

Dichtheid en nestsucces van Kleine Karekiet *Acrocephalus scirpaceus* en Rietzanger *A. schoenobaenus* in jong en overjarig riet

Density and nest success of Reed Warbler *Acrocephalus scirpaceus* and Sedge Warbler *A. schoenobaenus* in cut and uncut reed

JAAP GRAVELAND

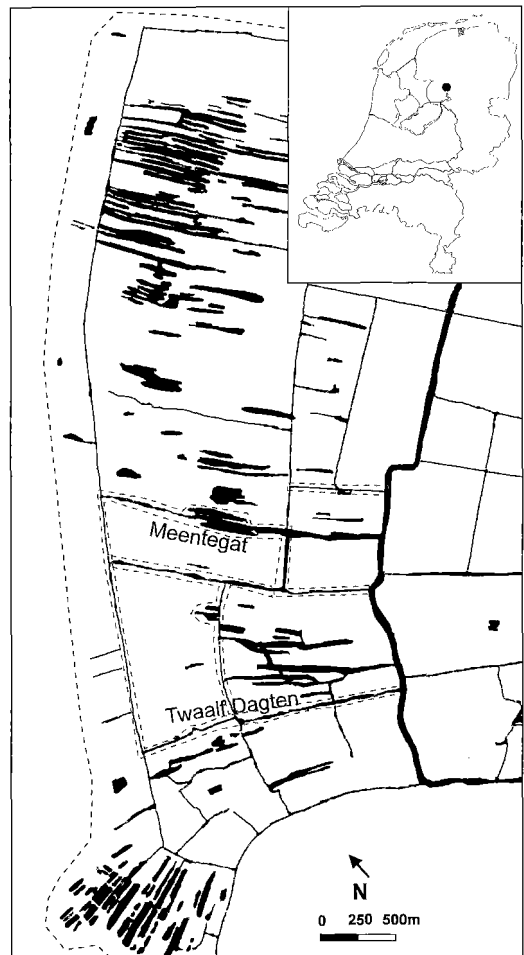
Met het gereedkomen van het Soortbeschermingsplan Moerasvogels (Vogelbescherming Nederland in prep.) is de discussie tussen beheerders, rietsnijders en vogelbeschermers over het belang van overjarig riet voor rietvogels weer opgelaaid (Anonymus 1996). Vogelbeschermers en beheerders gaan ervan uit dat de aanwezigheid van overjarig riet voor de meeste moerasvogels essentieel is (Provincie Noord-Holland 1990, Andrews & Ward 1991, Ward 1992, Hawke & José 1996). In grote lijnen klopt dat wel maar er zijn twee belangrijke kanttekeningen bij te plaatsen. In de eerste plaats gaat die sterke binding zeker niet op voor alle soorten. Voor Grote Karekieten is de aanwezigheid van in het water staand riet van groter belang, en berust de schijnbare voorkeur voor overjarig riet in veel gevallen op het feit dat overjarig riet in het water staat, omdat rietsnijders daar moeilijk met hun machines kunnen komen (Graveland in press). In de tweede plaats kan het niet maaien van riet weliswaar een positief effect hebben op rietvogels op de korte termijn, maar heeft het een negatief effect op langere termijn. Het maaien van riet vertraagt immers de successie van riet naar bos en is in die zin gunstig voor rietvogels.

In het licht van de felheid van discussies rond het belang van overjarig riet voor rietvogels is het verbazend hoe weinig gegevens er zijn gepubliceerd over dichtheden en broedsucces van moerasvogels in jong en overjarig riet. De enige Nederlandse bron die ik kon vinden was het rapport van Prop & Veldkamp (1987). Over het broedsucces van rietvogels in jong en overjarig riet is in Nederland naar mijn weten niets gepubliceerd. In dit artikel worden de resultaten gepresenteerd van een onderzoek naar de dichtheid en het broedsucces van Rietzangers en Kleine Karekieten in jong en overjarig riet. Het onderzoek werd uitgevoerd in De Weerribben in de periode 1993-95.

Studiegebied

Het studiegebied lag in het westelijke deel van De Weerribben, tussen de vaarten het Meentegat en de Twaalf Dagten (figuur 1). Het gebied bestaat uit verschillende typen rietland, wat bosopslag en hooiland, en wordt

doorsneden door een aantal vaarten. Kleine Karekieten en Rietzangers zijn voornamelijk te vinden in een 1-3 m brede zone langs deze vaarten. De vegetatie bestaat daar uit riet in verschillende stadia van verlanding en verruiging. Naast riet dat jaarlijks wordt gemaaid zijn er ook grote stukken die slechts eens in de twee tot vier jaar worden gemaaid. Achter deze randzone wordt het landschap gedomineerd door drie vegetatietypen waar veel



Figuur 1. Studiegebied (onderbroken lijn aan weerszijden van vaarten) in De Weerribben. Study area (broken line on both sides of channels) in De Weerribben.

minder Kleine Karekieten en Rietzangers voorkomen. In de lagere delen staat voornamelijk hoogproductief riet dat wordt bevoeid en jaarlijks wordt gemaaid. Daarnaast is er veel veenmosrietland, met een zeer ijle opgaande vegetatie die niet geschikt is als nestplaats. Het derde type, hooiland, wordt eveneens jaarlijks gemaaid en wordt alleen gebruikt door wat Rietzangers. Het onderzoek richtte zich op de vogels in de smalle zone langs de vaarten.

Methoden

Opsporen van nesten Het gebied werd tussen 25 april en half juli één- tot tweemaal per week bezocht. De meeste bezoeken vonden plaats tussen 5u30 en 11u00, en in mindere mate in de avonduren. In de eerste week werd de verspreiding van het jonge en overjarige riet ingetekend.

Zangposten van mannetjes werden ingetekend op 1:5000 kaarten. Het gedrag van de vogels vormde een belangrijk hulpmiddel bij het in een vroeg stadium lokaliseren van de nesten. Zodra het mannetje een vrouwtje heeft, wordt de zang korter en eenvoudiger en vermindert de zangfrequentie. Paarvorming is verder te herkennen doordat beide partners een ondiepe versnelde vleugelslag laten zien, met name bij het landen, zelfs als de partner niet direct in de buurt is.

Zodra werd vastgesteld dat een mannetje was gepaard, werd getracht uit het gedrag van het vrouwtje af te leiden of er een nest was en waar dit zich bevond. Rietzanger-nesten bevonden zich dicht bij de grond in dichte vegetatie en de afstand tot het water varieerde sterk. De nesten zaten in uiteenlopende vegetatietypen, met name in vervuigd riet, drijfwillen en zeggevegetatie of Gele Lis *Iris pseudacorus* vlak langs het water. Nesten van Kleine Karekieten daarentegen bevonden zich vrijwel uitsluitend vlak langs het water en in riet. Nesten van Kleine Karekieten waren veel gemakkelijker te vinden dan nesten van Rietzangers. Daar stond tegenover dat nestbouwende vrouwtjes van Rietzangers zich beter lieten volgen dan vrouwtjes van de Kleine Karekiet die zeer heimelijk te werk gingen en zich weinig buiten de vegetatie lieten zien. Mogelijk hangt dit verschil samen met het feit dat Kleine Karekieten wel en Rietzangers niet door Koekoeken *Cuculus canorus* werden geparasiteerd (zie vervolg).

Als de aanwezigheid van een paar aangaf dat een nest

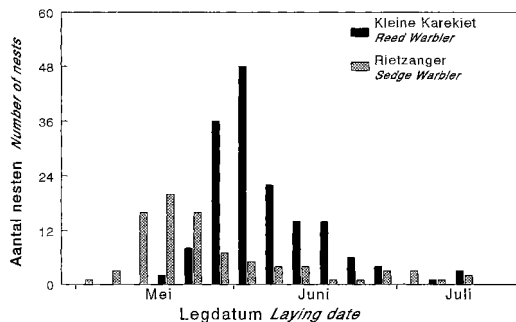
aanwezig was, maar de plaats van het nest niet uit het gedrag van de vogels kon worden afgeleid, dan werd systematisch naar het nest gezocht. Nesten werden pas gecontroleerd zodra werd vermoed dat er eieren waren, omdat een nestbezoek tijdens de nestbouwfase vrijwel altijd tot gevolg heeft dat de nestpoging wordt verstoord en dat het vrouwtje elders opnieuw begint.

Bepalen van broedsucces Nesten werden eenmaal per week gecontroleerd om gegevens te verzamelen over legdatum (datum van eerste ei), legselgrootte, uitkomst-succes van de eieren, aantal uitgevlogen jongen en het optreden van predatie. Voor het berekenen van de legdatum werd uitgegaan van een legfrequentie van één ei per dag, van een broedduur van 11 dagen voor de Kleine Karekiet en 13 dagen voor de Rietzanger en van het gegeven dat Kleine Karekieten al met broeden beginnen na het leggen van het één na laatste ei (Cramp 1992). Als de nesten pas tijdens de jongenfase werden gevonden werd de leeftijd van de jongen geschat aan de hand van de kleur, de lengte van de veerspoelen en de ontwikkeling van de veren en werd de legdatum bepaald door terugrekenen. De jongen verlaten het nest als ze 11 dagen (Kleine Karekiet) of 14 dagen (Rietzanger) oud zijn (Cramp 1992). Alle nesten werden, nadat de jongen moesten zijn uitgevlogen, nog éénmaal gecontroleerd om vast te stellen of de jongen inderdaad waren uitgevlogen of dat het nest was gepredeerd vlak voor de jongen het nest zouden verlaten. Als bij een bezoek geen jongen meer werden gevonden, maar er lagen wel veel schilfers van de veerspoelen op het nest, werd aangenomen dat het nest succesvol was geweest.

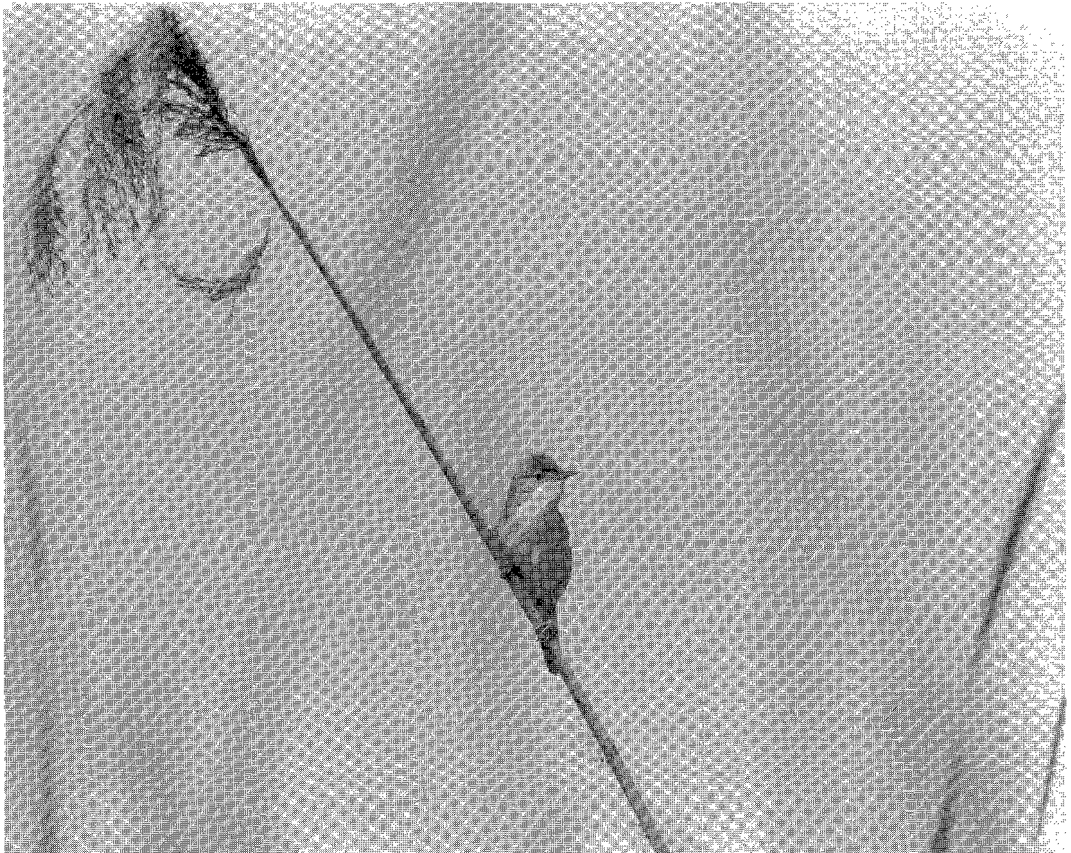
Nagegaan werd in hoeverre een eventuele voorkeur voor overjarig riet kon worden verklaard uit een hoger broedsucces van de vogels in overjarig riet. Er werd naar drie aspecten van het broedsucces gekeken: de legdatum, het uitvlegsucces van niet gepredeerde nesten en het predatierisico. Ten aanzien van het broedsucces van de vogels in jong en overjarig riet werden drie hypothesen geformuleerd. a) Vogels beginnen in overjarig riet vroeger met de leg dan in jong riet, met name omdat er sneller voldoende dekking is. Het is in het algemeen belangrijk voor vogels om zo vroeg mogelijk met de eileg te beginnen, omdat vroeg uitgevlogen jongen veelal een hogere overlevingskans hebben dan laat geboren jongen (Daan *et al.* 1989) en omdat er dan meer tijd is voor vervol- en tweede legfels. b) Het aantal uitgevlogen jongen bij niet gepredeerde nesten is in overjarig riet hoger dan in jong riet. Deze hypothese werd gebaseerd op het feit dat bij veel vogelsoorten de legselgrootte en de overleving van de jongen in het nest afnemen naar mate de legdatum later valt (Daan *et al.* 1989). c) Het predatierisico is lager in overjarig riet dan in jong riet, omdat overjarig riet meer dekking biedt.

Predatie Potentiële predatoren waren Hermelijn *Mustela erminia*, Bunzing *M. putorius*, Bruine Rat *Rattus norvegicus*, Dwergmuis *Micromys minutus*, Kraai *Corvus corone*, Koekoek, Bruine Kiekendief *Circus aeruginosus*, Roerdomp *Botaurus stellaris* en Waterral *Rallus aquaticus*. Bunzing en Hermelijn worden regelmatig in het gebied waargenomen (meded. Staatsbosbeheer). Nesten van Dwergmuizen waren overal in de vegetatie te vinden. Kraaien en Koekoeken zaten veelvuldig op de uitkijk op molentjes of in bomen.

Er werden zoveel mogelijk bijzonderheden genoteerd met betrekking tot predatie. Predatie door vogels was



Figuur 2. Frequentieverdeling van data van eerste ei (1 mei = 1) van Kleine Karekieten en Rietzangers in 1993-95. *Frequency distribution of first egg dates of Reed Warblers and Sedge Warblers, 1993-95 (1=May 1).*



Kleine Karekiet Biesbosch juni 1989 (Hans Gebuis) *Reed Warbler* *Acrocephalus scirpaceus*.

niet als zodanig te herkennen maar bij nesten in de onmiddellijke nabijheid van bomen en bosjes verdwenen vaker eieren dan bij nesten in open gebieden. Predatie door zoogdieren was te herkennen aan kleine paarsgewijze gaatjes in de eischalen of fijn afgeknaagde randjes van eischalen die bij het nest waren achtergebleven. Ook de aanwezigheid van scherp afgebeten vogelpoten, resten van ingewanden en vleugels wezen onmiskenbaar in de richting van zoogdieren. Dwergmuizen lieten regelmatig keutels achter (klein, groen, bestaand uit gras) in gepredeerde nesten. Ook de aard van eventuele nestbeschadigingen werd genoteerd. Vaak was duidelijk zichtbaar dat het nest van onder af was gepredeerd omdat het hele nest, of delen daarvan, naar beneden waren getrokken.

Bij de analyse van de predatiegegevens werd gebruik gemaakt van de Mayfield-methode (Mayfield 1961, Johnson 1979, Beintema 1992). Daarbij is de dagelijkse overlevingskans p gelijk aan $a/(a+b)$, met a het totaal aantal dagen waarover actieve (bezette) nesten werden gevolgd en b het totaal aantal gepredeerde nesten. Op basis hiervan kan de totale overlevingskans van een nest worden uitgerekend als $H=p^x$, waarbij x het aantal dagen is tussen het leggen van het eerste ei en het uitvliegen van de jongen. Voor de Kleine Karekiet is x 24 dagen, voor de Rietzanger 32 dagen, bij een legselgrootte van 4 respectievelijk 5 eieren (Cramp 1992).

Vergelijking binnen deelgebieden Er waren aanzienlij-

ke verschillen in de hoeveelheid overjarig riet tussen delen van het studiegebied. Oorzaken waren verschillen in bereikbaarheid (sommige gedeelten zijn alleen in strenge winters over ijs te maaien) en verschillen tussen pachters in wijze van oogsten. Daardoor zou het in principe mogelijk zijn dat de geconstateerde verschillen in dichtheid tussen jong en overjarig riet niet zozeer werden veroorzaakt door het al of niet maaien van het riet, maar door andere factoren. Een voorbeeld kan dit illustreren. Vogels die nestelden in de buurt van bosjes werden vaker geparasiteerd en gepredeerd dan vogels die elders nestelden (Graveland, ongepubl. gegevens). Dit zou een reden kunnen vormen voor de vogels om gedeelten met veel bomen te mijden, terwijl daar meer overjarig riet zou kunnen staan dan elders.

Om aan dit bezwaar tegemoet te komen werd ook onderzoek gedaan naar het effect van maaien *binnen* een bepaald oevergedeelte. Daartoe werd een vergelijking gemaakt in dichtheid van vogels in oevergedeelten tussen jaren waarin deze gedeelten wel en jaren waarin ze niet werden gemaaid. Deze vergelijking beperkte zich tot de jaren 1994 en 1995.

Resultaten

Algemeen Er werden 215 nesten van Kleine Karekieten en 85 nesten van Rietzangers gevonden (figuur 2). Een vergelijking van het aantal aanwe-

zige paren en het aantal nesten wees uit dat 90-95% van de nesten van Kleine Karekieten en ongeveer 80% van de nesten van Rietzangers werd gevonden. Bij de Kleine Karekiet werd 86% van de nesten gevonden (162/188) voor of binnen een week na de start van de eileg, 3% daarna (maar nog tijdens de eifase) en 11% tijdens de jongenfase of na het uitvliegen van de jongen. Bij de Rietzanger waren die percentages 84% (66/79), 5% en 11%. Bij 27 nesten van de Kleine Karekiet en 6 nesten van de Rietzanger was het stadium niet goed vast te stellen omdat het nest bij de eerste controle leeg was en het leeg bleef.

Vervolglegfels en tweede legfels kunnen van eerste legfels verschillen in aantal eieren, nestsucces en de mate waarin vogels het nest verstoppen. Om de dataset zo uniform mogelijk te maken werden vermoedelijke vervolglegfels en tweede broedsels niet in de berekeningen betrokken. Het ging daarbij om twee groepen nesten: legfels die in juli werden gestart en legfels die werden gestart vlak bij een nest dat kort tevoren was gepredeerd. De juli-legfels betroffen waarschijnlijk hoofdzakelijk tweede broedsels. Dat viel af te leiden uit het feit dat er een lichte toename in het aantal nesten optrad in het begin van juli (figuur 2). Verder stelde Bibby (1978) in Engeland aan de hand van individueel gemerkte vogels vast dat legfels in juli bijna uitsluitend tweede broedsels waren. In totaal werden 8 (4%) nesten van de Kleine Karekiet en 12 nesten (14%) van de Rietzanger van de berekeningen uitgesloten.

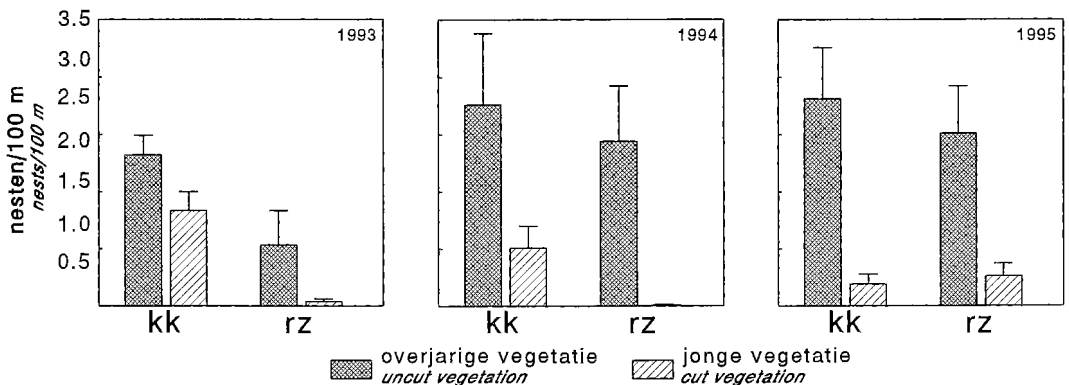
In de eerste twee weken van juli werd even intensief naar nesten gezocht als in de periode daarvoor. Toch werden bijna geen nesten meer aangetroffen (figuur 2). Dit suggereert dat de meeste nesten die in een jaar werden geproduceerd werden gevonden. De hier gepresenteerde gegevens geven dus een goed beeld van het jaarlijkse broedsucces van Rietzanger en Kleine Karekiet.

Dichtheid in jong en overjarig riet Figuur 3 toont de dichtheden (aantal nesten per 100 m oever) van Kleine Karekiet en van Rietzanger in jong en overjarig riet in 1993-95. In de deelgebieden waar zowel jong en oud riet voorkwam was de dichtheid van Kleine Karekieten in oud riet 1.50 (s.d. 1.16) nesten per 100 m, en in jong riet 0.34 ± 0.34 nesten per 100 m (gemiddelden van 20 deelgebieden in drie jaar, Wilcoxon signed-rank toets $t_{15}=3.83$, $P<0.001$).

Bij Rietzangers was het beeld wat gecompliceerder omdat niet alle vogels in riet nestelden. Van de 81 nesten waarbij de aard van de vegetatie waarin ze zich bevonden goed kon worden vastgesteld, bevonden 47 zich in riet, en 34 in drijftillen, zeggen en Gele Lis langs het water. De meeste nesten die niet in het riet zaten, bevonden zich in smalle randen met Oeverzegge *Carex acutiformis* vlak langs het water. Oeverzegge is één van de vroegst zich ontwikkelende planten in laagveenmoerassen en bloeit bijvoorbeeld tegelijkertijd met de Dotterbloem *Caltha palustris*.

De dichtheid van rietzangernesten bedroeg 0.03 ± 0.10 nesten per 100 m voor jong riet en 0.69 ± 0.89 voor overjarig riet ($t_{13}=3.20$, $P=0.001$). Buiten het riet waren de dichtheden 0.05 ± 0.10 in gemaaide vegetatie en 0.29 ± 0.46 in ongemaaide vegetatie (Wilcoxon signed-rank toets $t_{13}=2.66$, $P<0.01$). In niet gemaaide gedeelten was de dichtheid in riet hoger dan in zeggen etc. ($t_{16}=2.59$, $P<0.01$). In gemaaide gedeelten leek de dichtheid in zeggen hoger dan in riet maar het verschil was niet significant ($t_5=1.48$, $P=0.14$).

In het vervolg zullen de termen overjarige vegetatie en jonge vegetatie worden gebruikt om de nesten aan te duiden die zich bevonden in ongemaaide respectievelijk gemaaide oevergedeelten, of het nu riet betrof of andere vegetatie. De term zeggen wordt gemakshalve gebruikt om alle niet-riet vegetatie aan te duiden (naast Oeverzegge gaat



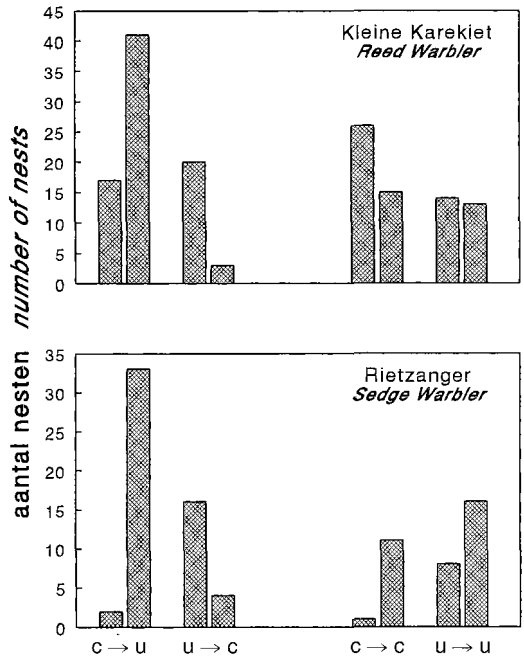
Figuur 3. De dichtheid van nesten van Kleine Karekiet (kk) en van Rietzanger (rz) in jonge en overjarige vegetatie (bij Kleine Karekiet uitsluitend riet) in 15 (1993), 13 (1994) en 11 (1995) deelgebieden van De Weerribben (gemiddelde en standaardfout). Density of nests of Reed Warblers (kk) and Sedge Warblers (rz) in cut and uncut vegetation (only reed in case of Reed Warblers) in 15 (1993), 13 (1994) and 11 (1995) subareas of De Weerribben (mean±s.e).



het om drijftillen en Gele Lis). De termen overjarig riet en jong riet hebben uitsluitend betrekking op nesten in het riet.

Er waren grote verschillen in de dichtheid tussen jaren. Bij de Kleine Karekieten gold dat met name voor het jonge riet. In 1995 was de dichtheid bijvoorbeeld 0.19 nesten per 100 m, in 1993 0.83 nesten per 100 m (figuur 3). De dichtheid van rietzangernesten in jong riet was in alle jaren vrijwel gelijk, namelijk bijna nul. Er waren echter grote verschillen in de dichtheden in overjarig riet en zeggevegetatie. De dichtheid in overjarig riet was in 1994 en 1995 meer dan twee keer zo hoog als in 1993. Van 1994 naar 1995 nam de dichtheid in de zeggevegetatie sterk toe, terwijl die in overjarig riet nauwelijks veranderde. Mogelijke oorzaken van deze verschillen tussen jaren worden in de discussie besproken.

Vergelijking binnen deelgebieden Het aantal Kleine Karekieten langs oevers waar in 1994 wel en in 1995 niet was gemaaid, nam met een factor 2.5 toe, het aantal Rietzangers met een factor 17 (figuur 4). Daarentegen nam langs oevers die in 1994 niet en in 1995 wel waren gemaaid het aantal Kleine Karekieten af met een factor zes en het aantal Rietzangers met een factor vier. In de gebieden die in beide jaren wel of niet werden gemaaid waren de veranderingen in aantallen veel geringer. Rietzangers bleken ook toe te nemen in oevergedeelten die beide jaren wel, of beide jaren niet waren gemaaid, maar de toename was veel kleiner (respectievelijk een factor zeven en een



Figuur 4. Het aantal nesten langs vier typen oevergedeelten in 1994 en 1995: oevergedeelten waar alleen gemaaid was in 1994 (c→u), alleen in 1995 (u→c), in 1994 en 1995 (c→c) of in geen van beide jaren (u→u). *Number of breeding pairs in four types of areas in 1994 and 1995: vegetation cut only in 1994 (c→u), cut only in 1995 (u→c), cut in both years (c→c) or uncut in both years (u→u).*

factor twee) dan bij oevergedeelten die in 1994 wel en in 1995 niet waren gemaaid. De toename van Rietzangers in oevergedeelten met een zelfde maaibeheer in 1994 en 1995 viel samen met een verdubbeling van het aantal Rietzangers in het studiegebied (zie discussie). Ook uit deze resultaten bleek dus dat Kleine Karekieten en Rietzangers een sterke voorkeur vertonen voor overjarige vegetaties.

Legdatum Rietzangers begonnen ongeveer twee weken eerder met de eileg dan Kleine Karekieten (figuur 5). Kleine Karekieten legden in overjarig riet gemiddeld acht dagen eerder dan in jong riet ($t_{96}=6.42$, $P<0.001$; figuur 5a), Rietzangers vier dagen (n.s.). Er waren overigens grote verschillen tussen jaren in het verschil in legdatum tussen jonge en overjarige vegetatie. In het warme voorjaar van 1993 legden Kleine Karekieten in overjarig riet slechts zes dagen eerder, in 1994 en 1995 bedroeg het verschil twaalf dagen. Bij de Rietzangers was er in 1993 helemaal geen verschil in legbegin (vrouwjes legden in jonge vegetatie gemiddeld zelfs een halve dag eerder), maar legden de vrouwjes in 1995 zes dagen eerder in overjarige vegetatie dan in jonge vegetatie. Dit verschil was echter niet significant. In 1994 werd slechts één nest van de Rietzanger in jonge vege-

tatie gevonden. Rietzangers nestelden wel significant eerder in riet (jong of overjarig) dan in zeggen (Mann-Whitney U-test, $t_{12}=2.04$, $P=0.04$).

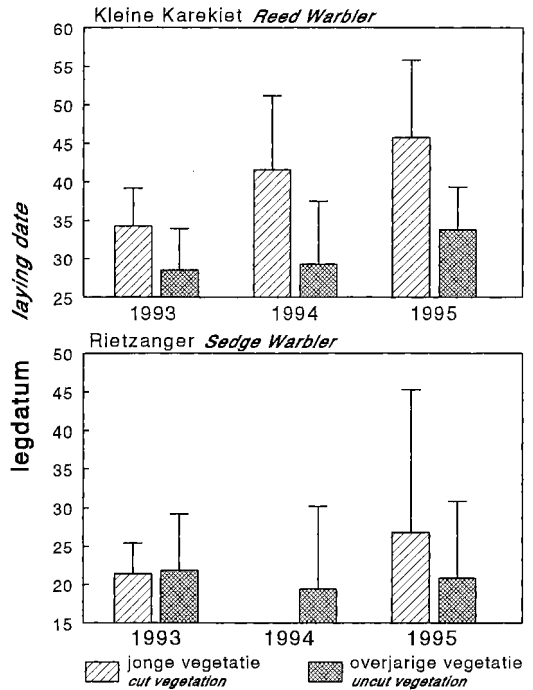
Een mogelijke verklaring voor het geringe verschil in legdatum tussen jonge en overjarige vegetatie bij Rietzangers is dat een deel van de nesten in de gemaaide vegetatie zich bevond in kleine plukjes overjarige vegetatie die na het maaien waren achtergebleven.

Broedsucces van niet-gepredeerde nesten in jong en overjarig riet Er werd verwacht dat het aantal uitgevlogen jongen in niet gepredeerde nesten in overjarige vegetatie hoger zou zijn dan in jonge vegetatie omdat de vogels er vroeger met de eileg begonnen en vroege broedsels veelal succesvoller zijn dan late broedsels, of omdat de 'beste' vogels (meest gezond, grootst etc.) een territorium zouden veroveren in overjarige vegetatie en die vogels door hun betere kwaliteit meer jongen zouden grootbrengen dan de 'kneuzen' in de jonge vegetatie.

Er bleek echter geen verschil te bestaan in legselgrootte en aantal uitgevlogen jongen tussen vogels die in jong of overjarig riet nestelden (figuur 6). Zowel bij de Kleine Karekiet als bij de Rietzanger werden in jonge en overjarige vegetatie ongeveer evenveel eieren gelegd en vlogen er evenveel jongen uit.

Predatie in jonge en overjarige vegetatie Predatie vormde verreweg de belangrijkste oorzaak van het mislukken van legfels (tabel 1). Nesten van Kleine Karekiet mislukten viermaal, en nesten van Rietzangers zevenmaal zo vaak door predatie als door andere oorzaken. Naast predatie mislukten nesten vooral als gevolg van de wind, als gevolg van parasitering door de Koekoek en doordat legfels werden verlaten zonder dat de oorzaak duidelijk was. Het mislukken van legfels door voedselgebrek of slecht weer, te herkennen door het één voor één verdwijnen van jongen in de loop van de nestperiode of het achterblijven van dode jongen in het nest, kwam bijna nooit voor.

Bij rietzangernesten was het predatierisico hoger dan bij nesten van Kleine Karekieten, zowel in



Figuur 5. Legdata (1^e ei) van (a) Kleine Karekiet en van (b) Rietzanger in gemaaide en ongemaaide vegetatie (bij Kleine Karekiet uitsluitend riet). Laying dates (1^{st} egg) of (a) Reed Warbler and (b) Sedge Warbler in cut and uncut vegetation (exclusively reed in case of Reed Warbler).

jonge vegetatie als in overjarige vegetatie (tabel 2). De kans op predatie van rietzangernesten was in jonge vegetatie 1.7 keer, en in overjarige vegetatie 2.3 keer zo hoog als bij nesten van de Kleine Karekiet. Voor jonge vegetatie was het verschil niet significant (toets op verschil in dagelijkse overlevingskans p ; $z=1.18$, $P=0.20$), voornamelijk door het geringe aantal nesten in jonge vegetatie (5 in riet, 12 in zeggen). In overjarige vegetatie was het verschil wel significant ($z=2.61$, $P<0.01$).

De dagelijkse predatiekans van nesten van Kleine Karekieten was in jong riet 2.2 (1.66/0.75, tabel 2) keer zo hoog als in overjarig riet ($P=0.02$). Bij de Rietzanger was de predatiekans in jonge vege-

Tabel 1. Dagelijkse kans op legselverlies (1-overlevingskans p , gemiddelde \pm standaardfout, als percentage van aantal broedsels) door predatie, nestparasitering of andere oorzaken. Daily risk of failure of nests (mean \pm standard error, as percentage of nests present) due to predation, cuckoo parasitization and other causes.

	Kleine Karekiet Reed Warbler	Rietzanger Sedge Warbler	P^1
Dagelijkse kans op mislukken Daily risk of failure (N nesten nests)			
Predatie Predation	1.27 \pm 0.19 (44)	1.98 \pm 0.35 (11)	0.08
Koekoek Cuckoo	0.17 \pm 0.07 (6)	0	0.02
Anders Other causes	0.32 \pm 0.10 (11)	0.30 \pm 0.14 (5)	0.90
Aantal nestdagen Nr. nest days	3430	1636	

¹z-toets z-test

Tabel 2. Dagelijkse predatiekans (gemiddelde \pm standaardfout, in %) van nesten van Kleine Karekiet en Rietzanger in jonge en overjarige vegetatie (bij Kleine Karekiet alleen riet) in 1993-95 en het daaruit berekende percentage gepredeerde nesten. *Daily risk of predation (mean \pm standard error, in %) of nests of Reed Warbler and Sedge Warbler in cut and uncut vegetation (reed only, in case of Reed Warbler) in 1993-95 and the calculated percentage of predated nests.*

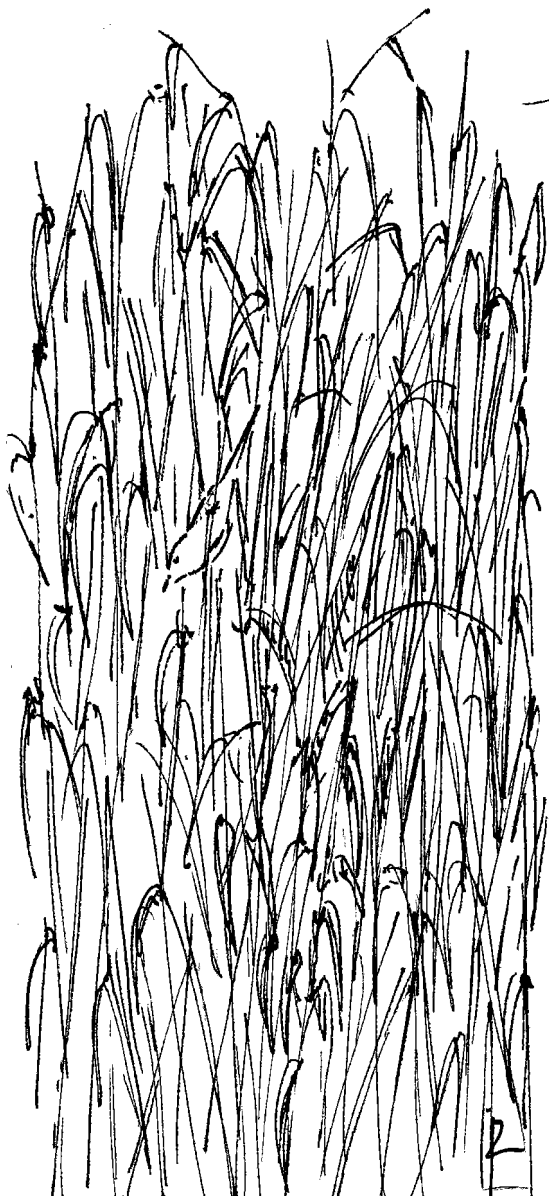
	Jong Cut	Overjarig Uncut	P ¹
Dagelijkse predatiekans <i>Daily predation rate</i>			
Kleine Karekiet <i>Reed Warbler</i>	1.66 \pm 0.31	0.75 \pm 0.06	0.02
Rietzanger <i>Sedge Warbler</i>	2.81 \pm 0.86	1.73 \pm 0.36	ns
Berekend aandeel gepredeerde nesten (%) <i>Calculated proportion of predated nests (%)</i>			
Kleine Karekiet <i>Reed Warbler</i>	33	17	
Rietzanger <i>Sedge Warbler</i>	60	43	

¹z-toets z-test

tatie 1.7 keer zo hoog als in overjarige vegetatie. Dit verschil in predatiekans van rietzangernesten tussen overjarige en jonge vegetatie leek zowel te gelden voor riet als voor zeggen. De dagelijkse predatiekans van rietzangernesten was in jong riet 4.03% en in overjarig riet 1.83%, en in jonge en overjarige zeggenvegetatie 2.25% respectievelijk 1.51%. Vanwege het kleine aantal nesten van Rietzangers in jonge vegetatie was geen van deze verschillen statistisch significant. Wel suggereren de gegevens dat de predatiekans van rietzangernesten in jonge vegetatie, of het nu riet of zeggen betrof, hoger was dan in overjarige vegetatie.

Uit de dagelijkse predatiekans werden overlevingskansen berekend voor de gehele nestperiode. Bij de Kleine Karekiet was de kans op succes van een broedpoging $0.9834^{24} = 0.67$ of 67% in jong riet en $0.9925^{24} = 83\%$ in overjarig riet. De overlevingskans van rietzangernesten gedurende die 24 dagen was 37% en 64%, dus veel lager. In werkelijkheid was de overlevingskans van rietzangernesten nog lager omdat hun broedcyclus acht dagen langer is dan die van de Kleine Karekiet. Dit betekent dat in jonge vegetatie slechts 40% van de rietzangernesten succesvol was (in jong riet 27%), en in overjarige vegetatie 57% (overjarig riet 55%).

Predatie en koekoekparasitering bij Kleine Karekiet en Rietzanger Bij Rietzangers was de dichtheid in overjarige vegetatie 6-25 keer zo hoog, bij Kleine Karekieten 1.5-10 keer zo hoog als in jonge vegetatie. Een belangrijke reden voor die sterkere voorkeur van Rietzangers voor overjarig riet is ongetwijfeld dat Rietzangers eerder met broeden beginnen dan Kleine Karekieten. Gemaaide vegetaties zijn zo vroeg in het seizoen nog niet geschikt om in te broeden. Een andere reden zou kunnen zijn dat rietzangernesten een grotere kans hebben gepredeerd te worden dan nesten van de Kleine Karekiet (tabel 1 en 2). Rietzangernesten bevinden zich lager in de vegetatie dan nesten van Kleine Karekieten. De afstand van de grond tot de bovenrand van het nest was bij Rietzangers 30 cm



(s.d. 9 cm, n=66) en bij Kleine Karekieten 58 ± 16 (N=219, Mann-Whitney U-test, $P < 0.001$). Rietzangernesten zijn daardoor waarschijnlijk kwetsbaarder voor predatie door grondpredatoren (met name zoogdieren) dan nesten van Kleine Karekieten.

Om na te gaan in hoeverre er inderdaad verschillen waren tussen Rietzangers en Kleine Karekieten in de kans op predatie door grondpredatoren werd een vergelijking gemaakt tussen beide soorten in de aard van de predatie. Onder de gepredeerde rietzangernesten kon driemaal zo vaak worden vastgesteld dat ze waren gepredeerd door zoogdieren als bij Kleine Karekieten (tabel 3). Bij de gepredeerde rietzangernesten bleken er tweemaal zoveel gepredeerd te zijn door grondpredatoren (getuige het feit dat het nest naar beneden was getrokken) als bij de nesten van Kleine Karekieten.

Van de 215 nesten van Kleine Karekieten werd 6% geparasiteerd door Koekoeken (tabel 3). Bij de Rietzangers werd bij geen van de 85 nesten parasitering vastgesteld.

Discussie

Voorkeur voor overjarig riet Kleine Karekieten en Rietzangers bleken een sterke voorkeur te vertonen voor overjarig riet boven jong riet. Rietzangers bleken voorts gebruik te maken van Oeverzegge, een vroege soort, die al snel een alternatief biedt voor overjarig riet.

Rietzangers vertoonden een sterkere binding aan overjarig riet dan Kleine Karekieten (figuur 3). Ten minste drie factoren dragen daartoe waarschijnlijk bij. In de eerste plaats broeden Rietzangers twee tot drie weken eerder dan Kleine Kare-

kieten (figuur 5) en biedt het jonge riet dan minder nestgelegenheid dan wanneer de Kleine Karekieten beginnen met broeden. In de tweede plaats nestelen Rietzangers dicht bij de grond en zijn de nesten daardoor waarschijnlijk kwetsbaarder voor predatie dan nesten van Kleine Karekieten. In de derde plaats duurt de broedcyclus bij de Rietzanger 33% langer. Daardoor zijn de nesten langer blootgesteld aan predatie en is er minder tijd beschikbaar voor vervolglegels dan bij de Kleine Karekiet. Bij de Kleine Karekiet is deze periode één van de kortste onder de zangvogels, onder andere doordat de legselgrootte de kleinste is onder de zangvogels in de gematigde streken. Mogelijk is dat een aanpassing aan de grote kans op parasitering door Koekoeken.

Kleine Karekieten legden 6-12 dagen eerder in overjarig dan in jong riet. Door die vroege start is er meer tijd beschikbaar voor mogelijke vervolglegels of tweede broedsels. Bij een soort waarbij zoveel broedpogingen mislukken door predatie of parasitering is dat een belangrijk voordeel.

Er waren bij de niet-gepredeerde nesten geen verschillen in legselgrootte of uitvliegsucces tussen jong en overjarig riet. Dat is verrassend want de vogels konden in overjarig riet vroeger leggen en vroege legfels zijn bij de meeste soorten, inclusief de Kleine Karekiet, groter dan late legfels (Bibby 1978). Mogelijk was het verschil in legdatum tussen jong en overjarig riet te gering om een verschil in legselgrootte te kunnen vaststellen. Bibby stelde vast dat de legselgrootte over een periode van twee maanden met slechts 0.8 ei afnam. In De Weerribben was de afname in dezelfde orde van grootte (Graveland, ongepubl. gegevens).

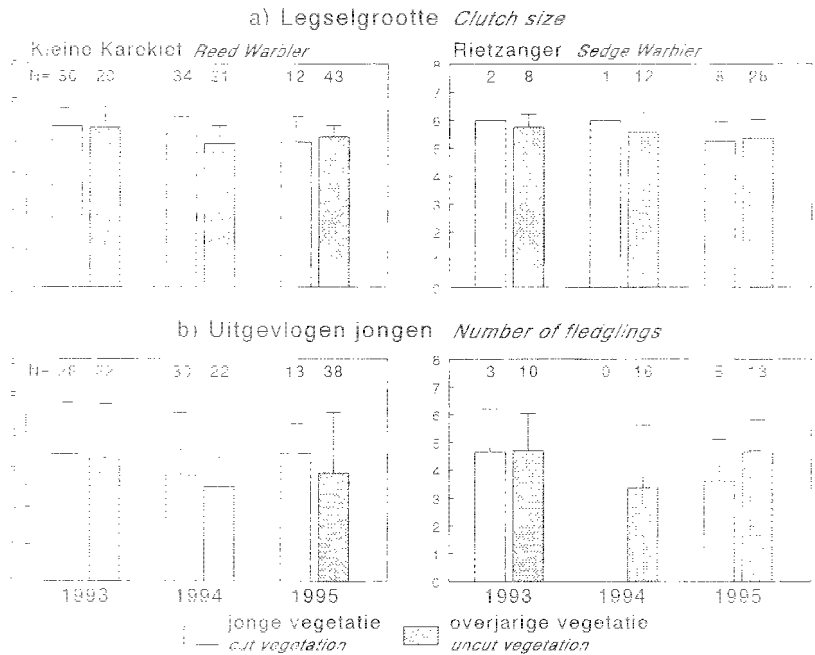
Het grootste winstpunt, in termen van uitvliegsucces, van broeden in overjarig riet ligt in het redu-

Tabel 3. Aantallen en kenmerken van gepredeerde en geparasiteerde nesten. *Numbers of predated and parasitized nests and their characteristics.*

	Kleine Karekiet <i>Reed Warbler</i>		Rietzanger <i>Sedge Warbler</i>		P ¹
	N	%	N	%	
Gepredeerd <i>Predated</i>	47 ²	100	34	100	
Eieren met tandafdrukken <i>Eggs with tooth marks</i>	4	9	6	18	0.22
Resten van nestjongen <i>Remains of nestlings</i>	1	2	6	18	0.01
Totaal zoogdierpredatie <i>Total mammal predation</i>	5	11	12	35	0.01
Nest naar beneden getrokken <i>Nest pulled down</i>	9	19	13	38	0.06
Koekoek <i>Cuckoo</i>	13	6 ³	0	0 ³	0.02
Aantal nesten <i>Number of nests</i>	215		85		

¹X²-test; ²drie nesten werden tevens geparasiteerd *three nests had also been parasitized*; ³percentage van alle nesten *percentage of all nests*

Figuur 6. a) Legselgrootte en b) uitvliesucces van Kleine Karekiet en Rietzanger in jonge en overjarige vegetatie (bij Kleine Karekiet uitsluitend riet). *Clutch size (a) and fledging success (b) of Reed Warbler and Sedge Warbler in cut and uncut vegetation (exclusively reed in case of Reed Warbler).*



ceren van de nestpredatiekans. Nesten van Kleine Karekieten in overjarig riet hadden een kans van 17% om gepredeerd te worden, in jong riet was dat 33%. Voor de Rietzanger waren die percentages 45% en 73%.

Door het vroegere legbegin en het kleinere predatierisico biedt overjarig riet de vogels dus grote voordelen boven jong riet. Vanuit beheersoogpunt is dat een belangrijke constatering. Vogels broeden weliswaar in jong riet, en soms zelfs in dichtheden die vergelijkbaar zijn met die in overjarig riet, maar daaruit mag niet worden geconcludeerd dat de vogels net zo goed toe kunnen met jong riet als met overjarig riet. Hun broedsucces is in jong riet beduidend lager dan in overjarig riet.

Mogelijke oorzaken van verschillen tussen jaren in dichtheid in jong en overjarig riet Tussen jaren bestonden niet alleen grote verschillen in dichtheid in jong en overjarig riet maar ook in het verschil in dichtheid tussen jong en overjarig riet (figuur 3). In principe zijn er twee mogelijke oorzaken voor deze verschillen tussen jaren. Als het overjarige riet 'vol' zit, zullen de overige vogelgenoegen moeten nemen met jong riet. De dichtheid in het jonge riet in verhouding tot die in het oude riet zou dan dus afhankelijk zijn van het aantal vogels en van de hoeveelheid beschikbaar overjarig riet. In de tweede plaats zou het nadeel om in jong riet te broeden in een warm voorjaar kleiner kunnen zijn omdat het jonge riet door een snelle groei eerder een alternatief vormt voor overjarig riet dan in een koud voorjaar.

Het voorjaar van 1993 was extreem warm (fi-

guur 7a). April 1993 vormde de warmste april van deze eeuw. In 1994 en 1995 lag de temperatuur daarentegen rond normale waarden. De beschikbaarheid van overjarig riet lag in 1994 ongeveer een factor twee lager dan in 1993 en 1995 (figuur 7b). Er waren ook grote verschillen tussen jaren in het aantal aanwezige vogels: het aantal Rietzangers verviervoudigde tussen 1993 en 1995 (figuur 7c). Vergelijkbare toenames werden gemeld uit andere moerasgebieden. Deze toename hangt zeer waarschijnlijk samen met een verbetering van de omstandigheden in het overwinteringsgebied (Sahel), door een toename van de hoeveelheid neerslag gedurende de laatste jaren (Joppen *et al.* in press).

Aan de hand van deze gegevens is het geringe verschil in dichtheid van Kleine Karekieten tussen jong en overjarig riet in 1993 te verklaren door het extreem warme voorjaar. De groei van het jonge riet kwam waarschijnlijk vroeg op gang. Een aanwijzing hiervoor is dat de Kleine Karekieten in 1993 in jong riet even vroeg met de leg begonnen als in overjarig riet (figuur 5). De lage dichtheid van de Kleine Karekiet in jong riet in 1995 ten opzichte van 1994 is te verklaren uit het veel hogere aanbod van overjarig riet in 1995, bij een ongeveer gelijk aantal vogels. De drievoudige toename van de dichtheid van Rietzangers in overjarig riet tussen 1993 en 1994 kan worden verklaard uit de verdubbeling van het aantal Rietzangers en een halvering van de hoeveelheid overjarig riet. Van 1994 naar 1995 nam de dichtheid van Rietzangers in overjarig riet niet verder toe ondanks een verdubbeling van het aantal Rietzangers. De dicht-

heid in zeggen nam wel sterk toe. Dit wijst erop dat met de hoge dichtheid aan Rietzangers in 1994 de maximale dichtheid in overjarig riet bereikt was.

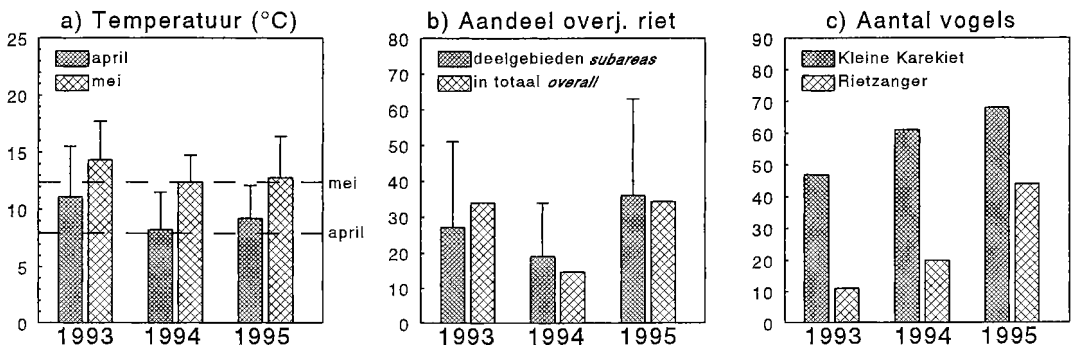
De dichtheid in gemaaid vegetatie in een bepaald jaar wordt dus mede bepaald door het aantal vogels in een gebied, de hoeveelheid beschikbare overjarige vegetatie en door de temperatuur in het voorjaar.

Rietzanger en Koekoek Het grote verschil in de mate van parasitering tussen Kleine Karekieten en Rietzangers is opmerkelijk genoeg om bij stil te staan, ook al vormt het geen belangrijk punt in het kader van deze studie. In tegenstelling tot Kleine Karekieten werden Rietzangers niet geparasiteerd (tabel 3), hoewel de nesten zich vaak slechts op een paar meter van elkaar bevonden. Een studie in Engeland liet het zelfde beeld zien: van de 389 rietzangernesten waren er slechts twee geparasiteerd, tegen 80 van de 1029 kleine-karekietnesten (Bibby 1978). Buitenlands onderzoek heeft herhaaldelijk laten zien dat Koekoeken niet alleen parasiteren maar dat ze ook één van de belangrijkste, of de belangrijkste, predator vormen van nesten van de Kleine Karekiet (Wyllie 1981, Schulze-Hagen 1992). De koekoekvrouwtjes halen zwaar bebroede nesten uit, die niet geschikt zijn om te parasiteren, en hebben zo een nieuwe kans als de Kleine Karekiet een vervolglegsel maakt. In De Weerribben waren Koekoeken veel talrijker dan enige andere potentiële vogelpredator. Koekoeken hielden zich veelvuldig bij bosjes op, terwijl Kraaien meer gebruik maakten van molentjes die verspreid in het gebied aanwezig waren. In de buurt van bomen werden veel meer nesten van Kleine Karekieten gepredeerd (zonder directe aanwijzingen voor zoogdierpredatie) dan elders. Waarschijnlijk was de Koekoek dus de belangrijkste predator bij de Kleine Karekiet en werden rietzangernesten voornamelijk gepredeerd door zoogdieren.

De eieren van Kleine Karekiet en Rietzanger lijken minder van elkaar te verschillen dan die van Kleine Karekiet en Koekoek. De kans om een koekoeksei tussen het eigen legsel te herkennen zou dus voor Rietzanger en Kleine Karekiet gelijk moeten zijn, tenzij Rietzangers beter in staat zijn koekoekseieren te herkennen. Er is echter geen reden om dat te veronderstellen gezien het kleine risico dat Rietzangers kennelijk lopen om geparasiteerd te worden.

Mogelijk kan het lage parasiterings- en predatiepercentage door Koekoeken bij de Rietzanger worden verklaard door het feit dat de nesten van Rietzangers veel moeilijker zijn te vinden, en door het grote aantal beschikbare nesten van de Kleine Karekiet. In De Weerribben werd slechts 6% van de nesten van de Kleine Karekiet geparasiteerd. Nesten die hoog in het riet waren gebouwd (>65 cm hoog) leken een wat grotere kans te hebben om geparasiteerd te worden (dagelijkse parasiteringskans = 1.6%) dan lage nesten (<50 cm, parasiteringskans 0.9%, $z=1.48$, $P=0.14$). Dit suggereert dat Koekoeken er moeite mee hadden om lage nesten te vinden, of deze nesten om een andere reden niet wilden parasiteren. Rietzangers zouden dus een lager predatierisico kunnen hebben omdat ze hun nesten zo laag bouwen. Het is zelfs mogelijk dat Koekoeken Rietzangers niet parasiteerden omdat lage nesten zo'n hoog risico liepen te worden gepredeerd door bodempredatoren. Een Hermelijn lust immers ook koekoeksjongen.

Rietvogels en het maai-beheer van riet De grote aandacht die het maaien van riet krijgt in het beheer van rietmoeras voor moerasvogels wekt misschien de indruk dat het duurzaam voortbestaan van populaties van Kleine Karekiet, Rietzanger en andere moerasvogels gewaarborgd kan worden via een uitgekend maai-beheer. Dat is echter een illusie. De vegetatiesuccessie in een rietmoeras wordt door frequent maaien vertraagd maar niet

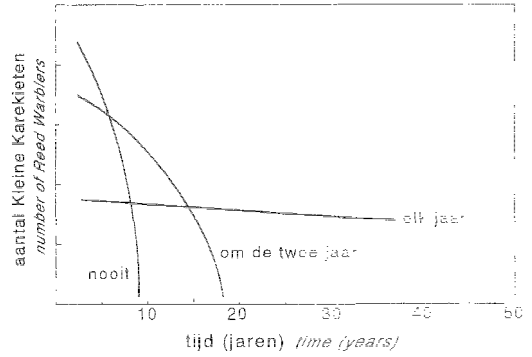


Figuur 7. Gemiddelde (\pm s.d.) dagelijkse temperatuur in april en mei, relatieve beschikbaarheid van overjarig riet en het totaal aantal broedparen in deelgebieden die in 1993-95 elk jaar werden onderzocht. De stippellijn geeft het langjarig gemiddelde aan. *Mean (\pm s.d.) daily temperature in April and May, relative availability of uncut reed and total number of birds in subareas included in the study each year, 1993-95 (stippled line refers to long-term-average).*

gestopt. Populaties van rietvogels kunnen alleen duurzaam voortbestaan als er niet enige regelmaat nieuwe moerassen ontstaan, door menselijk ingrijpen (natuurontwikkeling) maar bij voorkeur via het herstel van de natuurlijke dynamiek van waterpeilen (Graveland & Coops 1997).

In situaties waarin dat niet mogelijk is, is het echter de moeite waard na te gaan welk maaibeheer optimaal is voor rietvogels. De resultaten van deze studie tonen aan dat het maaien van riet nadelig is voor de Kleine Karekiet en met name voor de Rietzanger, omdat de vogels later met de leg moeten beginnen en een groter risico lopen dat hun legfels door predatie verloren gaan. Het huidige beleid om zoveel mogelijk overjarig riet te laten staan voor rietzangerachtigen en andere moerasvogels lijkt dus gunstig voor deze vogels. Het laten staan van overjarig riet leidt er echter toe dat het riet sneller verruit en verbost dan wanneer het elk jaar zou worden gemaaid. Een optimaal maai-beheer voor rietvogels op de korte termijn is dus niet optimaal op de lange termijn. Eigenlijk zou het criterium voor het bepalen van een optimaal beheer moeten zijn hoeveel rietvogels er gemiddeld per jaar over een periode van bijvoorbeeld 50 jaar in een gebied zullen broeden (figuur 8). Het is momenteel echter moeilijk om zo te werk te gaan omdat de relatie tussen maai-frequentie en snelheid van verlanding niet goed bekend is en omdat de verschillende soorten rietvogels niet allemaal dezelfde eisen stellen. De bevindingen bij de Grote Karekiet illustreren hoe belangrijk zo'n lange-termijn-visie is. In De Weerribben broedt de Grote Karekiet thans vrijwel uitsluitend op terrein dat is verpacht aan particuliere riettelers, die hun riet jaarlijks maaien. In gedeelten die door Staatsbos-beheer worden beheerd, blijft veel meer overjarig riet staan. Daardoor is het voor deze soort zo belangrijke waterriet en daarmee de Grote Karekiet vrijwel verdwenen (Graveland 1996). Roerdomp, Purperreiger en Rietzanger zitten echter juist vooral in door Staatsbos-beheer beheerde gedeelten, vanwege het aanwezige overjarige riet.

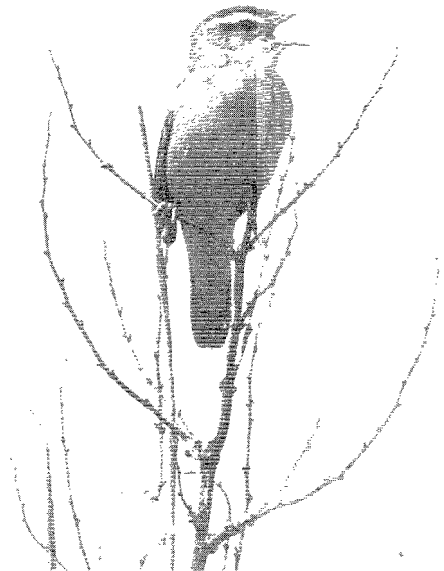
Beheerders van moerasgebieden zoals Natuurmonumenten en Staatsbos-beheer beschikken waarschijnlijk over voldoende gegevens over de maai-frequentie, de snelheid van verlanding en het voorkomen van rietvogels om vast te stellen welk maaibeheer voor de verschillende soorten optimaal is over een periode van 50 jaar. Niemand heeft nog de moeite genomen om die gegevens op een rij te zetten, omdat ze veelal verstopt zitten in slecht ontsluitbare publicaties (b.v. beheersrapporten) en omdat men vooral oog heeft voor de effecten van maaibeheer op korte termijn. Gezien de al jaren voortdurende discussie over maaien en rietvogels is het de hoogste tijd dat een koppeling wordt gemaakt tussen de gegevens over maaibeheer en snelheid van verlanding enerzijds en maaibeheer en dichtheid en broedsucces van rietvogels



Figuur 8. Schematische weergave van de hypothetische relaties tussen de frequentie waarmee het riet wordt gemaaid en het aantal in het riet broedende Kleine Karekieten. Het is thans onzeker hoe de relaties precies liggen en wat dus het meest optimale maaibeheer is over een langere periode. *Schematic representation of the hypothetical relationship between the frequency of reed cutting and the number of Reed Warblers. At present, the precise relationships are uncertain and therefore what the optimal reed-cutting frequency is for reed-breeding birds, considered over a longer period of time.*

anderzijds. Alleen dan is het optimale maaibeheer voor rietvogels vast te stellen.

Dankwoord Ik wil Staatsbos-beheer bedanken voor de toestemming om in De Weerribben te werken. Patrick Martens was behulpzaam bij het lokaliseren en volgen van de nesten. Commentaar van Hans Schekkerman en



Rietzanger (Piet Munsterman) *Sedge Warbler*, *Acrocephalus schoenobaenus*

Arie Spaans op een eerdere versie van dit artikel was erg waardevol. Het onderzoek werd uitgevoerd in het kader van het onderdeel Soortenbeleid van het Natuurbeleidplan.

Summary

In discussions between conservationists, managers and reed growers on the optimal management of reed beds for the benefit of marsh birds, cutting of reed is a controversial issue.

This paper presents results of a study on nest density and breeding success of Reed Warblers *Acrocephalus scirpaceus* and Sedge Warblers *A. schoenobaenus* in cut and uncut reed, carried out in the Dutch National Park 'De Weerribben' in 1993-95. Results are based on data from 215 Reed Warbler nests and 85 Sedge Warbler nests. Both species showed a marked preference for nesting in uncut vegetation (Reed Warbler nests in reed; Sedge Warbler nests in reed and sedges). Nest density in uncut vegetation was 1.5-10 (Reed Warbler) and 6-25 times (Sedge Warbler) higher than in cut vegetation. Nest densities in cut vegetation in comparison with uncut vegetation differed markedly between years. These differences were related to the number of birds present, the availability of uncut reed and spring temperature. Because of the rapid growth of young shoots, cut reed provided an alternative for uncut reed sooner in a warm spring than in a cold spring.

Reed Warblers started nesting 6-12 days earlier in uncut reed than in cut reed, the difference depending on spring temperature. In Sedge Warblers, there was no clear difference in laying date between cut and uncut vegetation. Clutch size and fledging success in broods of Reed Warbler and Sedge Warbler that were not predated did not differ between cut and uncut vegetation. However, the nest predation rate was 1.7 (Sedge Warbler) and 2.2 (Reed Warbler) times higher in cut vegetation than in uncut vegetation. The predation rate of Sedge Warbler nests was 1.7 (cut vegetation) to 2.3 times (uncut) higher than in Reed Warbler nests. Ground predators, in particular mammals, were the main predators of Sedge Warbler nests. The Cuckoo appeared to be the main predator of Reed Warbler nests. About 6% of Reed Warbler nests were parasitized by Cuckoos, compared with none for Sedge Warbler nests.

In conclusion, the presence of uncut vegetation, in particular uncut reed, is important for Reed and Sedge Warblers. It allows them to nest earlier, thus providing them with more time for replacement or second broods, and it reduces the risk of predation in comparison with cut vegetation. However, leaving reed uncut accelerates the process of natural succession to carr woodland and will thus negatively affect the density of reed-dwelling birds in the long term. To determine the optimal reed-cutting strategy for reed-dwelling birds, it is essential that data on densities and nesting success of birds in cut and uncut reed are integrated with data on the relationship between the frequency of reed-cutting and the rate of succession of reed marshes.

Literatuur

- ANDREWS J. H. & WARD D. 1991. The management and creation of reedbeds, especially for rare birds. *British Wildlife* 3: 81-91.
- ANONYMUS 1996. Natuurdiploma verdoezelt rietwinning. *Vogels* 5-96: 16.
- BEINTEMA A. J. 1992. Mayfield moet: oefeningen in het berekenen van uitkomstsucces. *Limosa* 65: 155-162.
- BIBBY C. J. 1978. Some breeding statistics of Reed and Sedge warblers. *Bird Study* 25: 207-222.
- CRAMP S. (ed.) 1992. *The Birds of the Western Palearctic*, Vol. 4. Oxford University Press, Oxford.
- DAAN S., DIJKSTRA C., DRENT R. & MEIJER T. 1989. Food supply and the timing of avian reproduction. *In* H. QUELLET (ed.), *Acta XIX Congr. Int. Orn.* Ottawa 1986: 392-407.
- FOPPEN R. P. B., TER BRAAK C. J. F., VERBOOM J. & REIJNEN R. *in press*. Sedge Warblers *Acrocephalus schoenobaenus* and African rainfall, a low population resilience in fragmented marshlands. *Ardea*.
- GRAVELAND J. 1996. Watervogel en zangvogel: de achteruitgang van de Grote Karekiet *Acrocephalus arundinaceus* in Nederland. *Limosa* 69: 85-96.
- *in press*. Reed die-back and the decline of the Great Reed Warbler *Acrocephalus arundinaceus* in The Netherlands. *Ardea*.
- GRAVELAND J. & COOPS H. 1997. Verdwijnen van rietgordels in Nederland. Oorzaken, gevolgen en een strategie voor herstel. *Landschap* 14: 67-86.
- HAWKE C. J. & JOSÉ P. V. 1996. Reedbed management for commercial and wildlife interest. RSPB, Beds.
- JOHNSON D. H. 1979. Estimating nest success: the Mayfield method and an alternative. *Auk* 96: 651-661.
- MAYFIELD H. 1961. Nesting success calculated from exposure. *Wilson Bull.* 73: 255-261.
- PROVINCIE NOORD-HOLLAND, DIENST RUIMTE EN GROEN 1990. Rietlanden en moerassen in Noord-Holland. Onderzoeksrapport nr. 9. Haarlem
- PROP D. & VELDKAMP R. 1987. Broedvogels van de Weerribben. Rapport nr. 1987-22. Staatsbosbeheer, Kalenberg.
- SCHULZE-HAGEN K. 1992. Parasitierung und Brutverluste durch den Kuckuck (*Cuculus canorus*) bei Teich- und Sumpfrohrsänger (*Acrocephalus scirpaceus*, *A. palustris*) in Mittel- und West-Europa. *J. Ornithol.* 133: 237-249.
- VOGELBESCHERMING NEDERLAND *in prep*. Soortbeschermingsplan Moerasvogels. Rapport Ministerie van Landbouw, Natuurbeheer en Visserij, Directie Natuur.
- WARD D. (ed.) 1992. Reedbeds for wildlife: Proceedings of a conference on creating and managing reedbeds with value for wildlife, 15th November 1991, Histon (UK). RSPB/University of Bristol, Bristol.
- WYLLIE I. 1981. *The Cuckoo*. Batsford, Londen.

Jaap Graveland, Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek (IBN-DLO), Postbus 23, 6700 AA Wageningen

Aanvaard voor opname 4 oktober 1997