

Broedgegevens van de Ekster *Pica pica*

Breeding data of the Magpie *Pica pica*

J. WALTERS

Hoewel de Ekster een talrijke broedvogel is, zijn er relatief weinig broedgegevens gepubliceerd. De nesten, overwegend hoog in bomen geplaatst, zijn moeilijk te bereiken en herhaalde controles zijn op zijn minst erg arbeidsintensief. In rustige streken bouwen Eksters ook wel laag in struiken. Schlegel (1858) maakt al melding van het broeden op manshoogte in duindoorns in de duinen. Bährmann (1968) meent dat de Ekster van oorsprong een lage broeder is met het voordeel van een betere beschutting tegen storm, maar dat de soort door intensieve vervolging steeds hoger is gaan broeden. De broedgegevens voor dit artikel werden in 1977-85 uitsluitend van zulke laag geplaatste nesten verzameld.

Gebieden van onderzoek

Het onderzoek vond plaats in twee gebieden:

(a) c. 200 ha rivierwater-infiltratiegebied in de Amsterdamse Waterleidingduinen onder Zandvoort, hierna aangeduid als AWD. Het gebied is niet voor het publiek opengesteld, zodat er weinig mensen komen. Er is weinig opgaand hout en de nesten worden vooral gevonden in duindoorn (de meest voorkomende struik) en verder in meidoorn, vlier en wilgen, op hoogten van 1-5 m. De soort broedt er sinds mensenheugenis, maar tot het einde van de jaren zestig slechts in enkele paren. Daarna nam hij, wellicht door het stopzetten van de bejaging, snel toe. In 1981 waren er 26 bewoonde nesten, in 1982 31, in 1983 36 (waarvan drie vermoedelijk vervolglegels betroffen), maar in 1984 25 en in 1985 24. Dit komt dus neer op 12-18 bewoonde nesten per 100 ha. Het terrein is door zijn ontstaan (in 1957) en door het huidige gebruik voor de waterwinning niet geheel representatief voor ongerept duin (Walters 1981).

(b) c. 300 ha van het westelijke havengebied bij Amsterdam (verder WHA genoemd) met een vrij homogene natuurlijke vegetatie en de minste verstoring door menselijk bezoek. In het begin van de jaren zeventig begon de ontwikkeling van struikgewas op de ongebruikte haventerreinen. In 1975 werd een eerste broedpoging van de Ekster opgemerkt. Daarna nam het aantal sterk toe. Er zijn aanwijzingen dat deze toename nu tot staan is gekomen. De broedichtheid bedraagt c. 5-7 bewoonde nesten per 100 ha, dus c. 40% van die in AWD. De meeste nesten werden gevonden in duindoorn (ook hier de meest voorkomende struik) en in wilgen, op 1-5 m hoogte. Eksters die in opgaand hout van de aanplant langs de wegen broedden, werden niet onderzocht in verband met mogelijke verstoring.

In beide gebieden zijn groepen niet-broedende Eksters potentiële predatoren van eieren en jongen. Daarnaast komen er enige Zwarte Kraaien *Corvus corone*, huiskatten, wezels

en een enkele bunzing voor. Vossen zijn talrijk in AWD, maar van weinig betekenis in WHA. Bruine ratten zijn talrijk in WHA, maar ontbreken in AWD. Takkelingen worden een enkele maal door Bruine Kiekendieven *Circus aeruginosus* gegrepen (WHA). In AWD zijn Kauwen *Corvus monedula* talrijk na het uitvliegen van hun jongen. Gezien het tijdstip van het seizoen kunnen zij eventuele schade alleen aan vervolglegels van Eksters toebrengen. Deze legels werden echter buiten het onderzoek gehouden, onder meer omdat zij in de dan dicht bebladerde struiken moeilijk tijdig te vinden zijn. In AWD is de mens geen predator meer, in WHA buiten het bereik van de jagers evenmin.

Het voedselaanbod voor de Eksters is voor de twee gebieden nogal verschillend. In WHA gaat het vooral om verkeersslachtoffers en dode vogels, kuikens en eieren in de meeuwenkolonie (in AWD werden de meeuwen rond 1980 door vossen verdreven). Dode konijnen en eieren van de grote grondbroeders moeten in AWD met meer soortgenoten en met de vossen worden gedeeld, in WHA met veel bruine ratten. Het bijvoeren van Fazanten *Phasianus colchicus* was alleen in AWD van betekenis in de eerste jaren van het onderzoek. Op de beschikbaarheid van overig voedsel kunnen de lagere voorjaarstemperaturen vlak langs de kust van invloed zijn (AWD 1-2 km, WHA c. 25 km van de Noordzeekust).

Materiaal en methode

Beide gebieden werden vaak bezocht, vooral in de voor ekster-broedsels belangrijke periode van einde maart tot begin juni. In 1981-85 werd ernaar gestreefd alle aanwezige broedsels op te sporen. Door de beperkt beschikbare tijd lukte dat in verscheidene gevallen pas na de legperiode, in enkele gevallen zelfs na het uitkomen van de jongen op aanwijzing van de voedsel brengende oude vogels. Bij vinden werd de inhoud van het nest genoteerd, alle eieren gemeten (met een precisie van 0.1 mm) en, indien onbebroed, gewogen met een precisie van 0.1 g. Latere inspecties vonden plaats met tussenpozen van één dag tot twee weken, maar meestal eenmaal per week. In de legperiode werden de eieren gemerkt of bij elke inspectie opnieuw gemeten om eventuele verliezen tijdens de leg op te sporen. Legsels die niet op tijd uitkwamen, werden ook opnieuw gemeten om na te gaan of het oorspronkelijke legsel niet door een ander was vervangen, wat bij een interval van twee weken mogelijk zou zijn geweest. Vijfmaal werd vastgesteld dat een nest na verlies van een legsel snel opnieuw werd gebruikt, mogelijk door een ander paar. Een legsel bestond uit het restant van een eerste broedsel en een compleet nieuw broedsel. Jongen werden bij alle bezoeken gewogen en gemeten (lengte kop met snavel, vleugels), totdat ontijdig verlaten van het nest door de verstoring dreigde. In verscheidene gevallen konden jongen die het nest al hadden verlaten, nog worden gepakt, gewogen en gemeten.

De eerste-eidatum is voor onbebroede legsels teruggere-

kend op basis van één ei per dag, hoewel, waarschijnlijk als gevolg van ongunstig weer, wel eens een dag werd overgeslagen. Bij verder gevorderde legfels is de eerste-eidatum geschat aan de hand van uitkomstdatum minus 18 dagen broeden en weer een dag per ei voor het leggen. De broedperiode is gewoonlijk 18 dagen (Bährmann 1968, eigen waarnemingen), maar 17 en 19 dagen komen ook voor. Wanneer een legsel niet uitkomt, blijft de Ekster langer broeden. Tweemaal werd zo een minimale broedduur van 38 dagen vastgesteld. Voor het berekenen van de gemiddelde broedduur werden deze gegevens niet gebruikt.

Het broedsucces is geschat met de methode van Mayfield (1961), in de aanvullende versie van Johnson (1979) (bijlage 1). De methode is gebaseerd op de overlevingskans per etmaal (p), waarvoor de beste schatting is $\hat{p} = a/(a+b)$. Hierin is a het aantal dagen waarin de broedsels te zamen onder controle waren vanaf vinden tot uitkomen van de eieren, respectievelijk tot uitvliegen van de jongen of tot de geschatte datum van mislukken dan wel tot de laatste inspectiedatum en b het aantal broedsels dat gedurende dit aantal broedsel-dagen verloren is gegaan; $p \rightarrow$ wordt hierbij verondersteld constant te zijn. Omdat dit voor de verschillende broedfasen onderling niet zeer waarschijnlijk is, zijn afzonderlijke p -waarden berekend voor leg- en broedperiode en voor een periode met kleine en één met grotere jongen. De arbitraire grens tussen de twee laatste groepen is aangebracht op het tijdstip waarbij de splitsing van het materiaal het minste verlies aan gegevens met zich meebracht (kleine pulli: tot en met 9 dagen, grotere pulli: vanaf 10 dagen). De totale jongenperiode is gesteld op 28 dagen (Bährmann 1968: 24-30; Eykman *et al.* 1937 c. 4 weken; Witherby *et al.* 1952: 22-27 dagen, soms enkele dagen langer).

De bepaling van het aantal broedsel-dagen is gewoonlijk eenvoudig. Een broedsel dat op 15 april werd gevonden en dat op 22 april nog werd bebroed met hetzelfde aantal eieren, draagt 7 broedsel-dagen bij aan in de broedperiode. Als dat legsel op 15 april 2 eieren had bevat en op 22 april 7, zou de bijdrage aan a in de leg-, respectievelijk broedperiode, 5 en 2 broedsel-dagen zijn geweest. Als een volledig legsel van 15 april zou zijn mislukt vóór de volgende inspectie op 22 april zonder dat de datum van mislukken exact bekend was, krijgt het broedsel 40% van $7=3$ broedsel-dagen toegewezen, met één punt voor b . Bij uitkomen van de eieren tussen twee bezoeken wordt de meest waarschijnlijke datum van uitkomen geschat uit de datums van leggen of uit de gewichten van de kleine pulli. Verliezen zijn bij nestblijvers als de Ekster meestal eenvoudig te constateren. Een enkele maal was het moeilijk om te beslissen in welke broedfase het verlies was opgetreden.

Voor het totale broedresultaat is het nog van belang te weten, hoe groot de overlevingskans per etmaal (q) is van eieren in legfels die uitkomen en hoe groot in broedsels die ten minste één jong van 28 dagen opleveren. Hiervoor geldt als beste schatting $\hat{q} = c/(c+d)$, waarin c het aantal ei-, respectievelijk pulli-dagen onder observatie is en d het aantal eieren, respectievelijk pulli dat in die dagen verloren is gegaan. Bij een overlevingskans p , respectievelijk q per etmaal is de kans om n dagen te overleven p^n , respectievelijk q^n . Tussen ei- en jongenperiode treedt nog een gedeeltelijk verlies op door het niet-uitkomen van eieren met afgebroken of zonder kiemontwikkeling (K). De vaststelling hiervan is niet in de tijd gespreid en moet daarom niet met de methode Mayfield/Johnson worden benaderd. Samengevat is de overlevingskans in de gehele broedcyclus:

$$(p_{\text{leg}})^m \times (q_{\text{leg}})^m \times (p_{\text{broed}})^{18} \times (q_{\text{broed}})^{18} \times (1-K) \times (p_{\text{kl.pulli}})^9 \times (q_{\text{kl.pulli}})^9 \times (p_{\text{gr.pulli}})^{19} \times (q_{\text{gr.pulli}})^{19},$$

waarin m de gemiddelde legselgrootte minus 1 is.

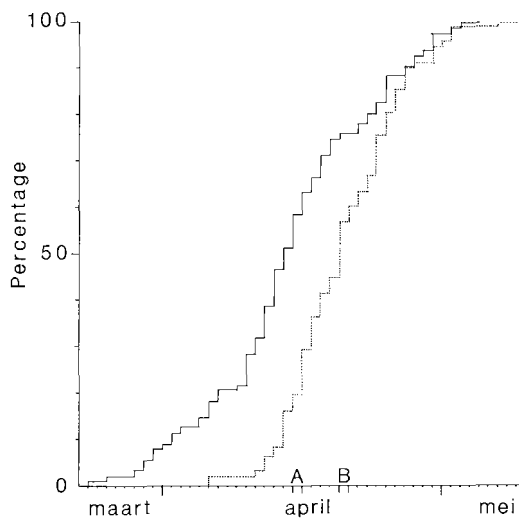
Resultaten

Eieren In 1980-85 was de gemiddelde eerste-eidatum in broedsels die geen vervolglegels waren in AWD tussen 13 en 24 april (gemiddeld 20 april $\pm$ 7.0 (s.d.), $n=91$) en in WHA tussen 13 en 18 april (gemiddeld 15 april $\pm$ 8.5, $n=87$). De vroegste eidatums waren 28 maart (AWD) en 25 maart WHA). De jaarlijkse spreiding was in AWD kleiner dan in WHA (figuur 1).

Details over de legselgrootte worden gegeven in tabel 1. In beide gebieden waren de legfels aan het begin van het seizoen het grootst (figuur 2). In alle onderscheiden tijdvakken zijn daarbij de legfels in de AWD gemiddeld kleiner dan in WHA.

Maten en gewichten zijn vermeld in tabel 2. In AWD waren de eieren significant korter en dikker dan in WHA, met als resultaat een niet-significant verschil in het verse eigewicht.

Broedsucces De schattingen van de p - en q -waarden zijn vermeld in bijlage 2. In bijlage 3 zijn deze gebruikt om de broedresultaten in de verschillende broedfasen in beide gebieden te benaderen. De $\hat{p}$ -waarden zijn voor de vier broedfasen in AWD opvallend gelijk, maar in WHA zijn die voor de ei-periode significant kleiner dan die voor de totale jongenperiode



Figuur 1. Eerste-eidatums in AWD (.....) en WHA (—) in 1980-85, gegroepeerd rond de gemiddelde eerste-eidatum van elk der jaren (A voor WHA en B voor AWD), in cumulatieve percentages van de totalen. Beide series bij benadering normaal verdeeld (grafisch getoetst). Verschil tussen beide series statistisch significant $F = s_{\text{WHA}}^2 / s_{\text{AWD}}^2 = 2.219$, $p < 0.005$. First egg dates in AWD (.....) and WHA (—) in 1980-85, grouped around the mean first egg date in each of these years (A for WHA and B for AWD), in cumulative percentages of the totals. Both series practically normally distributed (tested graphically). Difference between both series significant.

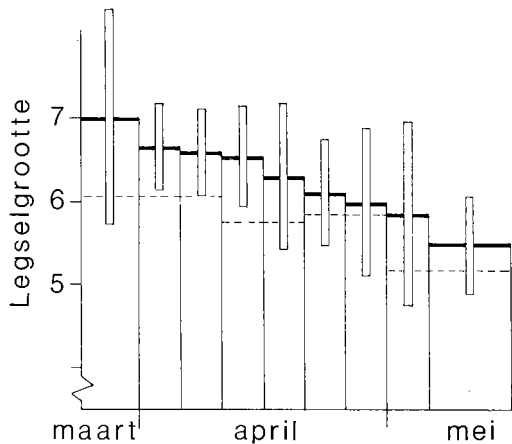
Tabel 1. Legselgrootte van Ekster in beide gebieden (exclusief vervolglegsels). *Clutch size of Magpie in both study areas (replacement clutches excluded).*

Gebied Area	Legselgrootte Clutch size							s.d.	n
	3	4	5	6	7	8	$\bar{x}$		
AWD	2	8	28	53	16	0	5.682	0.885	107
WHA	0	3	22	46	45	6	6.238	0.891	122

Verskil AWD – WHA statistisch significant *Difference between both areas significant* ($X^2 = 18.37$, $P < 0.005$)

($z=2.089$, $p<0.05$). Dit is te wijten aan het daar vrij veel voorkomende verlaten van nesten met eieren, wat in AWD niet werd vastgesteld. In WHA is in de eiperiode voor de factor "verlaten" $\hat{p}=0.9914$, voor de overige mortaliteitsfactoren te zamen $\hat{p}=0.9851$ (wat goed overeenkomt met de corresponderende waarde van 0.9871 in AWD).

Er is geen aanwijzing dat de overlevingskans van verlaten legsels kleiner zou zijn dan die voor niet-verlaten legsels ($\hat{p}$ -waarde voor verlaten legsels 0.9884 op basis van $a=256$ en $b=3$, $\pm$ s.d. 0.9771-0.9923). Uiteraard is hierbij het begrip "overleving" beperkt tot het blijven bestaan van de legsels, zonder enige bijdrage aan het voortplantingsresultaat.



Figuur 2. Afname gemiddelde legselgrootte in de loop van het seizoen in WHA (—) met standaarddeviaties (verticale balkjes) en in AWD (----). *Decrease of average clutch size in WHA (—) with standard deviations (vertical bars) and in AWD (----).*
 $r_{AWD} = 0.37$, $n = 66$, $t = 3.15$, $P < 0.01$
 $r_{WHA} = 0.41$, $n = 82$, $t = 4.00$, $P < 0.001$

In de eiperiode zijn de gedeeltelijke verliezen in beide gebieden van gelijke orde van grootte, maar in de jongenperiode zijn die in AWD significant groter dan in WHA (kleine jongen $z=3.284$, $p<0.01$; grote jongen $z=2.849$, $p<0.01$). Zoals te verwachten was, zijn de gedeeltelijke verliezen (per etmaal) bij de kleine pulli groter dan bij de grote (AWD $z=5.20$, $p<0.001$; WHA $z=2.40$, $p<0.05$).

De spreiding in de resultaten van bijlage 3 is groot, maar nog enigszins beperkt gehouden door de gemiddelde legselgrootte en het aandeel schiere en bedorven eieren als exacte grootheden te hanteren. Gebruikmaking van de spreiding in legselgrootte volgens tabel I zou de grenzen van de opbrengstpercentages in aantallen jongen van 28 dagen oud brengen op 10.5-29.7% voor AWD en 14.8-37.6% voor WHA. Een klein deel van de spreiding wordt veroorzaakt door de splitsing in negen verschillende factoren per gebied. Dit blijkt niet altijd noodzakelijk geweest te zijn, zoals voor de vier broedfasen in AWD (bijlage 2). Voegen wij die vier fasen samen, dan wint het eindresultaat iets aan precisie: gemiddeld aantal jongen van 28 dagen per broedsel 1.190 (0.900-1.433, dat is 15.8-25.2%).

Met de klassieke methode (broedsucces is het aantal uitgevlogen jongen van het aantal gevonden eieren, ongeacht het bebroedingsstadium) worden aanmerkelijk hogere, schijnbaar zeer exacte waarden verkregen: in AWD 168 uitgevlogen jongen uit 573 eieren (29.3%) en in WHA 199 uit 551 (36.1%). De gegevens van tabel 3, ook op deze wijze verkregen en dus niet vergelijkbaar met die van bijlagen 2 en 3, suggereren een toenemende jongenopbrengst bij toenemende legselgrootte (alleen het verschil tussen 5- en 7-legsels in WHA is significant). Van 4- en 8-legsels zijn voor deze vergelijking onvoldoende gegevens beschikbaar. Opmerkelijk is dat ook in AWD, waar de meest voorkomende legselgrootte zes is (tabel 1), 7-legsels meer

Tabel 2. Gemiddelde lengte, breedte en gewicht (vers) van eieren in beide gebieden (standaarddeviatie, aantal). *Mean length, breadth, and weights of (freshly laid) eggs in both study areas (s.d., n).*

Gebied Study area	AWD		WHA	
Lengte Length (cm)	3.397	(0.1606, 526)	3.440	(0.1711, 491)
Breedte Breadth (cm)	2.394	(0.0731, 526)	2.374	(0.0781, 491)
Gewicht Weight (g)	10.20	(0.817, 290)	10.30	(0.998, 323)

Verschillen in lengte en breedte statistisch significant ($z=4.13$ en 4.22 , $P<0.001$), verschil in gewicht niet significant ($z=1.36$). *Differences of length and breadth significant, difference in weight not significant.*



Ekster, 24 april 1985, Westelijk havengebied Amsterdam (A. C. Zwaga). *Magpie Pica pica*.

uitvliegende jongen lijken op te leveren dan de kleinere legfels.

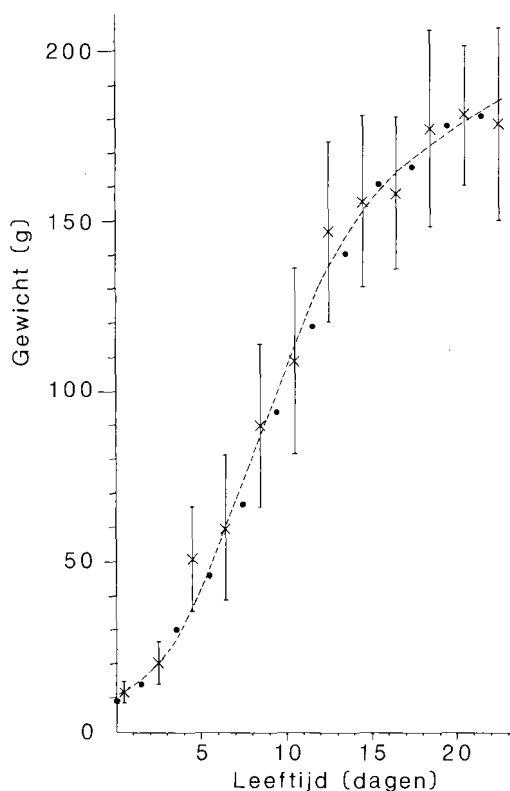
Groei van de jongen De meest ontwikkelde jongen hebben vaak de neiging om bij verstoring het nest te verlaten. Om die reden zijn jongen ouder dan 23 dagen voor bepaling van de gewichtsonwikkeling niet gebruikt. Extreem lage individuele gewichten zijn alleen gebruikt als het betreffende jong bij de volgende inspectie nog in leven was. De standaarddeviaties tonen een grote spreiding van gewichten van jongen van dezelfde leeftijd. Voor alle jongen in figuur 3 is de gewichtstoename van dag 5 tot dag 12 ongeveer evenredig met de tijd en bedraagt dan bijna 13 g/dag. Voor het zwaarste jong uit deze broedsels ligt deze periode op dag 4-11 en is de toename gemiddeld ruim 14 g/dag. Voor het lichtst wegende jong in deze broedsels

is die periode duidelijk later (dag 7-15) en de groei minder sterk (gemiddeld 10 g/dag). Op een leeftijd van ongeveer drie weken vertonen de zwaarste jongen een duidelijke matiging in de groei, terwijl dat dan bij de lichtste jongen nog nauwelijks het geval is. Er kon geen verband tussen het gewichtsverloop van de jongen en de grootte van de broedsels worden vastgesteld. Jongen in grote broedsels zijn gemiddeld door de hele periode heen niet lichter, mogelijk zelfs iets zwaarder dan die in de kleine broedsels (tabel 4).

Bij de grafische toetsing volgens de methode van Ricklefs (1967) blijkt de gemiddelde lijn van figuur 3 het best te passen bij de groeikromme van Gompertz met een asymptotisch gewicht van 200 gram voor geheel volgroeide jonge Eksters. Dit wijkt af van de groei van twee jonge Eksters in gevangenschap (Heinroth & Heinroth 1927), waarvoor Ricklefs

Tabel 3. Gemiddeld aantal jongen (standaarddeviatie, aantal) van 25-30 dagen oud in succesvolle legfels (methode Mayfield/Johnson niet toegepast; gegevens daardoor alleen onderling vergelijkbaar). *Average numbers of young (s.d., n) at days 25-30 in successful broods (Mayfield/Johnson method not applied; data therefore only mutually comparable).*

Legselgrootte <i>Clutch size</i>	AWD	WHA
5	2.86 (1.027, 14)	3.44 (1.424, 9)
6	3.13 (1.167, 30)	3.82 (1.629, 17)
7	3.44 (1.740, 9)	4.65 (1.461, 20)



Figuur 3. Gewichtsverloop jonge Eksters (verticale lijnen geven standaarddeviatie; curve op het oog ingetekend). *Weight increase in young Magpies (vertical lines indicate standard deviation; curve fitted by eye).* (●) AWD (n = 224), (×) WHA (n = 537)

(1968) een logistische groeicurve met een asymptoot van 190 gram als beste benadering vond. Ook in het materiaal van de onderhavige studie komen broedsels voor waarvoor de Gomperts curve niet optimaal is of waarvoor een andere asymptoot moet worden gekozen om de beste aanpassing te krijgen. Er was geen duidelijk verschil tussen de gemiddelde gewichtstoename in AWD en die in WHA.

Discussie

Eksters beginnen in AWD later te leggen dan in WHA. Mede door de grote verschillen tussen de jaren onderling is het gevonden verschil van vijf dagen echter niet

significant. In alle onderzoekjaren was de gemiddelde eerste-eidatum in AWD echter later dan in WHA. Mogelijk zijn de verschillen in temperatuur hiervan een oorzaak. Met name in seizoenen met overheersende zeewinden zijn die groter dan met overheersende landwinden. Gegevens van veel meer jaren zijn echter nodig om deze suggestie te kunnen toetsen. De legselgrootte in beide gebieden ligt binnen de opgaven in de oudere handboeken, bijvoorbeeld Schlegel (1858) (5-8 eieren). Er zijn geen tekenen dat de "afvalmaatschappij" tot grotere legfels heeft geleid.

Volgens de beste schatting in bijlage 3 is de jongenopbrengst per broedsel in AWD lager dan in WHA, maar door de lagere bevolkingsdichtheid in WHA is, op dezelfde basis, de jongen opbrengst per oppervlakte-eenheid in AWD toch 1.7 maal die in WHA. Het slechtere resultaat per broedsel in AWD wordt in belangrijke mate veroorzaakt door grotere gedeeltelijke verliezen in de jongenfase. Het is onwaarschijnlijk dat die door een hogere predatie worden veroorzaakt (predatie van één jong is vrijwel altijd inleiding tot het verlies van het gehele broedsel), zodat eerder aan ziekte of voedseltekort moet worden gedacht. Een eventueel voedseltekort komt echter in de gewichtsontwikkeling van de overblijvende jongen niet tot uitdrukking.

Dankwoord Dank is verschuldigd aan Gemeentewaterleidingen Amsterdam en Mobil Oil BV (Amsterdam) voor de toegang tot hun terreinen. Verder aan R. van der Valk (Hoofddorp) voor zijn statistische adviezen inzake het broedsucces en zijn intensieve deelname aan het veldwerk.

Summary

Breeding data of the Magpie were collected in two Dutch areas AWD and WHD (c. 25 km apart from each other) in the neighbourhood of Amsterdam in 1977-85. The results, obtained from lowly built nests only, are presented in the appendices 2 and 3, tab. 1-4, and figures 1-3. Breeding success was measured with a method based on Mayfield (1961) and Johnson (1979) (app. 1). The daily survival rate of a brood p has a beta distribution according to $f(p) = k \times p^a \times (1-p)^b$, in which a is the number of brood days under observation, b the number of broods failing in that period, and k a constant. The contribution of failing broods to a is taken to be 40% of the days between the last and the preceding inspection. In the above function the mode or maximum likelihood estimator is $\hat{p} = a/(a+b)$, the mean $\bar{p} = (a+1)/(a+b+2)$ and the variance $s.d.^2 = (a+1)(b+1)/(a+b+2)^2(a+b+3)$ (Abramowitz & Stegun 1970). For the calculation of $\pm$ unit standard deviation the

Tabel 4. Aantallen kleine (1-4 jongen) en grote broedsels (5-7) met een gemiddeld jongengewicht onder, respectievelijk boven de gemiddelde groeikromme van figuur 3 (AWD en WHA gecombineerd). *Number of small (1-4) and large broods (5-7) with an average growth curve shown in figure 3 (both study areas combined).*

Gemiddeld gewicht <i>Average weight</i>	Broedselgrootte <i>Brood size</i>	
	1-4	5-7
Lichter dan gemiddeld <i>Lighter than average</i>	43	32
Zwaarder dan gemiddeld <i>Heavier than average</i>	41	49

Verskil statistisch niet significant *Difference not significant* ($X^2=2.27$)

skewed bèta distributions were "normalized" by the transformation $p_i = (1-p)^{1/b}$ (Bart & Robson 1982). The best values for n appeared to be 2 or 3 for low values of a and b , and 6 or 7 for higher values of a and b . For successful broods the daily survival rate q for individual eggs or young was used to indicate partial losses.

Literatuur

- ABRAMOWITZ M. & STEGUN I. A. (eds) 1970. Handbook of mathematical functions. Dover, New York.
- BART J. & ROBSON D. S. 1982. Estimating survivorship when the subjects are visited periodically. *Ecology* 63: 1078-1090.
- BÄHRMANN U. 1968. Die Elster (*Pica pica*). Ziemsens, Wittenberg.
- EYKMAN C. *et al.* 1937. De Nederlandsche Vogels, 1. Wageningse Boek- en Handelsdrukkerij Wageningen.
- FOWLER J. & COHEN L. 1986. Statistics for ornithologists. British Trust for Ornithology, Tring.
- HEINROTH O. & M. 1927. Die Vögel Mitteleuropas, 2. Bermühler, Berlin.
- 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.
- MILLER H. W. & JOHNSON D. H. 1978. Interpreting the results of nesting studies. *J. Wildl. Mgmt* 42: 471-476.
- RICKLEFS R. E. 1967. A graphical method of fitting equations to growth curves. *Ecology* 48: 978-983.
- 1968. Patterns of growth in birds. *Ibis* 110: 419-451.
- SCHLEGEL H. 1858. De vogels van Nederland. Noothoven van Goor, Leyden.
- SOKAL R. R. & ROHLF F. J. 1969. Biometry. Freeman, San Francisco.
- WALTERS J. 1981. De broedvogels van de Amsterdamse Waterleidingduinen. *Limosa* 54: 109-116.
- WITHERBY H. F. *et al.* 1952. The handbook of British birds, 1. Witherby, London.

J. Walters,
Instituut voor Taxonomische Zoölogie,
Postbus 20125, 1000 HC Amsterdam

Bijlage

Bijlage 1. Methode Mayfield/Johnson.

De gecombineerde kans voor een aantal broedsels om een aantal dagen te overleven en de daarop volgende dag verloren te gaan en voor een ander aantal broedsels om de gehele periode tot het einde van de waarnemingen, respectievelijk tot uitkomen of uitvliegen te overleven is $f(p) = k \times p^a \times (1-p)^b$ (k is een constante, p , a en b als gedefinieerd onder "Materiaal en methode"). Voor deze bèta-verdeling is de modus (= "maximum likelihood estimator" $\hat{p}$) $a/(a+b)$, het gemiddelde $(a+1)/(a+b+2)$ en de variantie $(a+1)(b+1)/((a+b+2)^2(a+b+3))$, voor grote monsters naderend tot $ab/(a+b)^3$ (Abramowitz & Stegun 1970).

Deze formule is minder gecompliceerd dan die van Johnson (1979), omdat hierin geen afzonderlijke factor voor de overleving in intervallen van één dag is opgenomen (voor het huidige onderzoek van geen belang) en omdat de keuze van het aantal broedsel-dagen voor broedselverliezen op een onbekende datum (bij Johnson 50% of 40% van het interval tussen het laatste en voorlaatste bezoek minus één dag) hierin nog niet is gemaakt. In de huidige studie is voor onbekende verliesdatums gekozen voor 40% van dat interval zonder aftrek van een extra dag (zie ook Miller & Johnson 1978). De toegepaste methode leidt tot vrijwel dezelfde resultaten als die van Bart & Robson (1982). Bij de benadering van deze auteurs zijn computer-berekeningen nodig, die een gemiddelde veldwerker gemakkelijk van de voordelen van de Mayfield-methode kunnen afhouden.

De toegepaste wiskundige afleiding vereist dat het verlies van een ei of jong in een broedsel niet van invloed mag zijn op het lot van de rest van dat broedsel. Daarom werd voor de etmaal-overlevingskans van

individuele eieren of jongen in succesvolle broedsels een afzonderlijke q -waarde geïntroduceerd. Gedeeltelijke verliezen in de ei-fase waren vrijwel zonder uitzondering beperkt tot één ei. Daarentegen kwam verdwijnen of sterven van meer dan een jong in succesvolle broedsels geregeld voor, zodat de gevraagde onafhankelijkheid hier niet geheel is gewaarborgd. Bij sterfte van één jong door ziekte kunnen ook de andere jongen een hogere sterftekans hebben. Daarentegen zou bij sterfte door ondervoeding de overlevingskans van de overige jongen juist kunnen toenemen. Predatie van een jong is vrijwel altijd inleiding tot gehele predatie van het broedsel en hiervoor werd q niet bepaald. De toegepaste bèta-verdeling is asymmetrisch, wat vooral bij relatief lage waarden van a en b , bijvoorbeeld in de legperiode, tot uitdrukking komt. De grenzen van ± 1 keer de standaarddeviatie liggen daarom niet symmetrisch rond de modus (of het gemiddelde). De grenzen van de standaarddeviatie in bijlage 2 zijn het resultaat van transformatie (Sokal & Rohlf 1969, Fowler & Cohen 1986). De normale verdeling is benaderd door transformatie van p in $p_i = (1-p)^{1/b}$, met de beste resultaten voor $n=2$ of 3 voor de kleine monsters en $n=6$ of 7 voor de grotere (zie ook Bart & Robson 1982). Ter illustratie: voor de legperiode AWD is s.d. 0.0129, dus $\text{modus} \pm \text{s.d.} = 0.9717$ en 0.9975. Via transformatie werden hiervoor de betere, vrij sterk afwijkende waarden 0.9630 en 0.9876 verkregen. Daarentegen bleek bijvoorbeeld voor de broedperiode eieren AWD de transformatie niet noodzakelijk: grenzen zonder transformatie 0.9847-0.9907 en met transformatie 0.9845-0.9906. Hoewel bèta-verdelingen scheef zijn, zijn verschillen tussen twee bèta-verdelingen bij benadering normaal verdeeld (Johnson 1979, Bart & Robson 1982), zodat bij toetsen van verschillen de voor normale verdelingen geldende procedure is gevolgd.

Bijlage 2. Parameters van het broedsucces in verschillende perioden van de voortplantingscyclus in beide gebieden. *Parameters of breeding success during different periods (in parentheses duration in days) of the breeding cycle in both study areas.*

Periode <i>Period</i>	AWD	WHA
Legperiode (AWD 4. 68, WHA 5.24 dagen) <i>Laying period</i>	a = 128, b = 2 $\hat{p} = 0.9846$ (0.9630-0.9876) c = 427, d = 3 $\hat{q} = 0.9930$ (0.9863-0.9947)	a = 219, b = 8 $\hat{p} = 0.9648$ (0.9468-0.9711) c = 794, d = 5 $\hat{q} = 0.9937$ (0.9897-0.9950)
Broedperiode (18 dagen) <i>Incubation period</i>	a = 1366, b = 17 $\hat{p} = 0.9877$ (0.9845-0.9906) c = 6449, d = 17 $\hat{q} = 0.9974$ (0.9967-0.9976)	a = 1285, b = 26 $\hat{p} = 0.9802$ (0.9765-0.9831) c = 6607, d = 8 $\hat{q} = 0.9988$ (0.9983-0.9989)
Reductie voor schiere en bedorven eieren <i>Reduction for infertile and addled eggs</i>	0.873 (384 van 440)	0.894 (321 van 359)
Periode kleine jongen (9 dagen) <i>Period with small young</i>	a = 582, b = 9 $\hat{p} = 0.9848$ (0.9778-0.9884) c = 2100, d = 91 $\hat{q} = 0.9585$ (0.9537-0.9623)	a = 451, b = 4 $\hat{p} = 0.9912$ (0.9839-0.9933) c = 2104, d = 51 $\hat{q} = 0.9763$ (0.9726-0.9792)
Periode oudere jongen (19 dagen) <i>Period with elder young</i>	a = 756, b = 11 $\hat{p} = 0.9857$ (0.9796-0.9883) c = 2016, d = 31 $\hat{q} = 0.9849$ (0.9817-0.9871)	a = 717, b = 7 $\hat{p} = 0.9903$ (0.9847-0.9923) c = 2998, d = 19 $\hat{p} = 0.9937$ (0.9919-0.9949)

a = broedseldagen *brood days*; b = broedselverliezen gedurende de a broedseldagen *brood losses during the a brood days*; $\hat{p}$ = beste schatting van etmaal-overlevingskans van de broedsels *maximum likelihood estimator of 24 hours' survival rate of the broods*; c = ei- of jongen-dagen bij broedsels die tot de volgende broedfase overleven *egg- or young-days in broods surviving to the next breeding phase*; d = verliezen van eieren of jongen gedurende deze c ei- of jongen-dagen *losses of eggs or young during the c egg or young days*; $\hat{q}$ = beste schatting van etmaal overlevingskans van individuele eieren of jongen in succesvolle legfels *maximum likelihood estimator of 24 hours' survival rate of individual eggs or young in successful broods*. (Tussen haakjes $\pm$ standaarddeviatie. Gegevens van 145 broedsels in AWD en 121 in WHA. *Between brackets $\pm$ s.d. Data from 145 broods in AWD and 121 in WHA.*)

Bijlage 3. Broedsucces van Eksters in AWD en WHA (behalve de aantallen schiere en bedorven eieren geheel gebaseerd op de beste schattingen van de dagelijkse overlevingskansen). *Breeding success of Magpies in both study areas (except the numbers of infertile and addled eggs, all data based on maximum likelihood estimates of daily survival rates).*

	AWD	WHA
Gemiddelde legselgrootte <i>Mean clutch size</i>	5.682	6.238
Legperiode <i>Laying period</i>		
verlies gehele broedsel <i>total losses</i>	0.398	1.068
gedeeltelijk verlies <i>partial losses</i>	0.171	0.168
Broedperiode <i>Incubation period</i>		
verlies gehele broedsel <i>total losses</i>	1.021	1.512
gedeeltelijk verlies <i>partial losses</i>	0.187	0.075
Schiere en bedorven eieren <i>Infertile and addled eggs</i>	0.496	0.362
	2.273	3.185
Uitgekomen eieren <i>Eggs hatched</i>	3.409	3.053
Jongen 0-9 dagen <i>Young 0-9 days</i>		
verlies gehele broedsel <i>total losses</i>	0.439	0.234
gedeeltelijk verlies <i>partial losses</i>	0.942	0.547
Jongen 10-28 dagen <i>Young 10-28 days</i>		
verlies gehele broedsel <i>total losses</i>	0.486	0.384
gedeeltelijk verlies <i>partial losses</i>	0.387	0.214
	2.254	1.379
Jongen van 28 dagen <i>Young at day 28 A¹</i>	1.155	1.674
% van legselgrootte <i>% of clutch size B¹</i>	20.3	26.8
% van uitgekomen jongen <i>% of hatched young C¹</i>	33.9	54.8
Bijdrage verliezen <i>Contribution to losses</i>		
Verlies gehele broedsel <i>total losses D¹</i>	52	70
gedeeltelijk verlies <i>partial losses E¹</i>	48	30

¹ Spreiding ($\pm$ standaarddeviatie) *Range ($\pm$ s.d.):* (A) 0.703-1.461, 1.079-2.051; (B) 12.4-25.7, 17.3-32.9; (C) 25.4-39.6, 43.0-61.0; (D) 47-60, 67-75; (E) 40-53, 25-33