

Neemt het broedsucces van de Merel *Turdus merula* in ons land af?

Is the breeding succes of the Blackbird *Turdus merula* declining in The Netherlands?

MARCEL DIX, KEES MUSTERS & WIM TER KEURS

In het begin van de vorige eeuw was de Merel in Nederland nog een schuwe bosvogel. Rond de eeuwwisseling begon de kolonisatie van steden en dorpen en nu wordt vrijwel overal in ons land gebroed (Teixeira 1979). Geen soort waar de natuurbescherming zich druk om moet maken, zo lijkt het.

Toch is het jaarlijkse aantal met mistnetten gevangen en geringde Merels tussen 1960 en 1986 langzaam maar zeker gedaald, wanneer wordt gecorrigeerd voor het steeds grotere aantal in mistnetten gevangen vogels (Hagemeijer & Musters 1991; Noordervliet *et al.* 1992). Zo'n achteruitgang kan drie oorzaken hebben, toevalsfluctuaties zoals weersinvloeden achterwege gelaten: (a) het gedrag van de vogelsoort is veranderd, (b) het gedrag van de ringers is veranderd en (c) het aantal Merels is afgenomen.

Gedrag vogelsoort: In mistnetten kunnen minder Merels worden gevangen door geleidelijk afnemende verplaatsingen tussen zomer- en winterbiotop, wanneer er in Nederland minder Merels van elders overwinteren of wanneer Nederlandse Merels overwinteren op plaatsen waar minder ringers actief zijn. Dat dergelijke veranderingen zich snel kunnen voltrekken, heeft het veranderde trekgedrag van de Zwartkop *Sylvia atricapilla* bewezen (Berthold 1995). Er bestaan echter geen aanwijzingen dat zich een verandering in trekgedrag bij de Merel heeft voorgedaan.

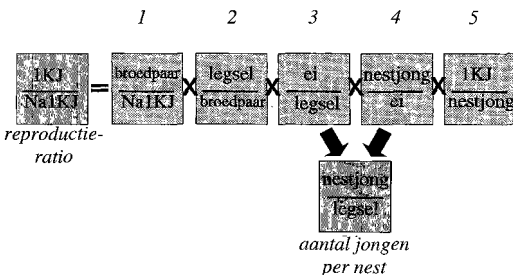
Gedrag ringers: Als ringers in de loop der jaren hun mistnetten op andere tijden en op andere plaatsen zijn gaan zetten, kan dit betekenen dat bepaalde soorten minder worden gevangen en andere meer. In dat geval zou men verwachten dat soorten met ongeveer dezelfde levenswijze en biotopkeuze als de Merel (zoals Heggemus *Prunella modularis* en Zanglijster *Turdus philomelos*)

ook steeds minder gevangen zouden worden, en dat is niet het geval (Hagemeijer & Musters 1991).

Afname Merel: De meest voor de hand liggende verklaring voor de afname van het aantal geringde Merels is dat de stand in 1960-86 is teruggelopen. In Engeland werd in dezelfde periode een lichte afname in het aantal broedparen gevonden (Marchant *et al.* 1990).

Het bericht dat de Merel mogelijk in aantal is achteruitgegaan in Nederland, verscheen in de pers en leidde tot ingezonden brieven, waarin de beschuldigende vinger vooral naar de Ekster *Pica pica* werd uitgestoken. Die soort zou zijn toegenomen met als gevolg een toename van de predatie op eieren en jongen van de Merel. Daardoor zouden er elk jaar minder mereljongen worden grootgebracht en zou de stand achteruitgaan.

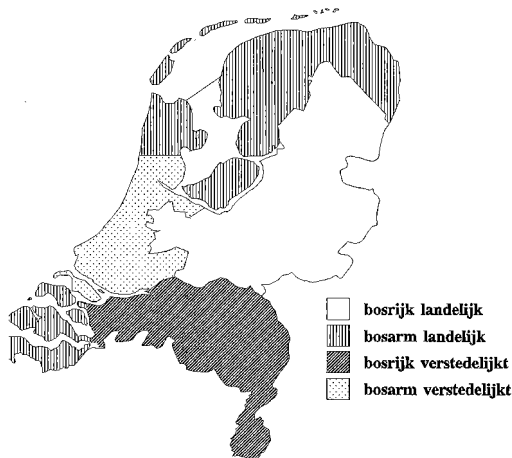
De literatuur gaf op de vraag of de Merel in Nederland achteruit zou kunnen gaan als gevolg van een toename van de Ekster geen eenduidig antwoord. Weliswaar is er onderzoek gedaan waaruit kan worden opgemaakt dat Eksters geen negatieve invloed hebben op de plaatselijke dichtheid en het broedsucces van Merels (Kooiker 1991; Birkhead 1991; Gooch *et al.* 1991), maar er zijn ook enkele kleinschalige studies in stedelijke omgevingen verricht, waaruit kan blijken dat dat wel mogelijk is (Mizera in Birkhead 1991; Groom 1993). In Nederland - met grote verstedelijkte gebieden - zou dit laatste van belang kunnen zijn. Er bestaan aanwijzingen dat eieren en nestjongen in stedelijke gebieden een groter deel van het menu van de Ekster uitmaken dan in het landelijke gebied (Kooiker 1991). Groom (1993) vond dat het lage broedsucces van Merels in parken in Manchester waarschijnlijk moet worden toegeschreven aan nestpredatie door Eksters. In verstedelijkt



Figuur 1. Opbouw van de reproductie-ratio (zie tekst). Uit 3 en 4 kan het aantal jongen per nest worden afgeleid. Over de donkere blokken kunnen ringgegevens informatie verschaffen. The reproduction ratio (fledgling/adult) is the product of five factors: 1. number of breeding pairs (broedpaar) formed by the adult birds (Na1KJ); 2. clutch/breeding pair (legsel/broedpaar) = mean number of clutches per breeding pair; 3. egg/clutch (ei/nest) = mean number of eggs per clutch; 4. nestling/egg (nestjong/ei) = mean number of nestlings that hatch per egg; 5. fledgling/nestling (1KJ/nestjong) = mean number of nestlings that fledge on the total of nestlings. From 3 and 4 the number of nestlings per nest can be derived. Information on the dark squares can be found in ringing data.



Merel (Hans Gebuis) *Blackbird* *Turdus merula*



Figuur 2. De regio-indeling. *The division in regions*: 'bosrijk landelijk' = 'woody rural'; 'bosarm landelijk' = 'open rural'; 'bosrijk verstedelijkt' = 'woody urbanized'; 'bosarm verstedelijkt' = 'open urbanized'.

Nederland zou een toename van de Ekster in theorie kunnen resulteren in een afname van het broedsucces van de Merel. Is het broedsucces in Nederland tussen 1960 en 1986 inderdaad afgenomen?

Aanpak van het onderzoek

Er zijn natuurlijk meer factoren van invloed op de merelstand in Nederland dan alleen het broedsucces. Ook de jaarlijkse sterfte heeft invloed. Van belang kan ook zijn of 'onze' Merels ervoor kiezen te emigreren om ergens anders te gaan broeden of juist omgekeerd. Een meetbare verandering in de verhouding immigratie/emigratie lijkt ons echter erg onwaarschijnlijk, omdat de Merel overwegend standvogel is (Speek & Speek 1984).

Het aantal jongen dat jaarlijks wordt grootgebracht hoeft ook niet voortdurend af te nemen om de Merel achteruit te laten gaan; een broedsucces dat continu te laag is om de jaarlijkse sterfte te compenseren, is daarvoor al voldoende. In de ingezonden brieven werd echter steeds een *toename* van het aantal Eksters en een *afname* van het aantal mereljongen in de loop der jaren verondersteld. Het is deze veronderstelde afname in het aantal mereljongen die we wilden onderzoeken.

De in de ingezonden brieven geventileerde veronderstelling impliceert dat er elk jaar aan het eind van het broedseizoen verhoudingsgewijs steeds minder jonge vogels dan oude vogels zijn. Of nauwkeuriger: dat het aantal pas uitgevlogen vogels dat in een kalenderjaar geboren is (door ringers '1KJ-vogels' genoemd) ten opzichte van het totaal aantal oudere vogels dat in eerdere kalenderjaren geboren is ('na1KJ-vogels') steeds kleiner wordt. Die ratio (1KJ-vogels/na1KJ-vogels) hebben we de 'reproductie-ratio' genoemd.

De reproductie-ratio is een product van vijf factoren (figuur 1): (a) het aantal broedparen, gevormd uit alle volwassen vogels, (b) gemiddeld aantal legfels per broedpaar, (c) aantal eieren per legfel, (d) gemiddelde uitkomst per ei en (e) gemiddeld aantal jongen dat uitvliegt op het totaal aantal nestjongen. Helaas bestaan er

van de reproductie-ratio noch van de afzonderlijke factoren lange landelijke tijdreeksen. Hier kunnen ringgegevens echter uitkomst bieden. Ten eerste worden er elk jaar grote aantallen Merels met netten gevangen en geringsd en daarbij wordt genoteerd waar en wanneer dat gebeurde en of de geringde vogel eerstejaars (1KJ) of overjarig (na1KJ) is. Als de vangst van 1KJ- ten opzichte van na1KJ-vogels in de loop der jaren niet verandert, dan kunnen we het aantal 1KJ- per na1KJ-vogels aan het eind van het broedseizoen dus beschouwen als een maat voor de reproductie-ratio. Daarnaast worden er elk jaar nestjongen geringd en daarbij wordt genoteerd waar en wanneer dat gebeurde en hoeveel pullen de ringer in het nest aantroft.

Met behulp van deze ringgegevens kunnen tijdreeksen gemaakt worden, zowel van de ontwikkeling in de reproductie-ratio alsook van de ontwikkeling in één van de factoren die daarvoor van belang zijn, te weten het aantal jongen per nest. En daarmee kan de veronderstelling dat de reproductie-ratio van de Merel in de loop der jaren achteruit gaat in beginsel worden getoetst. Bovendien zouden we in het aantal jongen per nest een aanwijzing kunnen vinden of zo'n achteruitgang wordt veroorzaakt door toegenomen predatie door de Ekster. We mogen er immers vanuit gaan dat we in dat geval geen achteruitgang in het aantal jongen per nest zullen vinden, omdat Eksters het complete nest leeghalen en niet een deel van het legsel onaangeroerd laten (Birkhead 1991). Dus alleen bij een combinatie van een afnemende reproductie-ratio en een gelijkblijvend aantal jongen per nest zou de hypothese dat de toename van Eksters de afname van Merels veroorzaakt heeft, gehandhaafd kunnen blijven.

Hoe tijdreeksen maken? Voor ons onderzoek hebben we gebruik gemaakt van de ringgegevens uit het archief van de Nederlandse Ringcentrale. We hebben ons daarbij wegens tijdgebrek beperkt tot de gegevens uit 1973-92. Dit beslaat dus slechts de tweede helft van de periode die door Hagemeyer & Musters (1991) werd onderzocht. Maar ook in deze periode nam het aantal geringde Merels af. Bij het maken van reproductie-ratio-tijdreeksen speelde het probleem dat de leeftijd van de geringde Merels door de ringers niet altijd is vastgesteld. Zulke Merels worden door de ringers genoteerd als 'volgroeid', terwijl het om 1KJ- of na1KJ-vogels gaat.

Uit het materiaal bleek dat de term 'volgroeid' in de loop der jaren steeds minder is gebruikt. Daardoor is onduidelijk of de verhouding 1KJ/na1KJ in het aantal 'volgroeid' genoemde Merels altijd gelijk is gebleven. We hebben dit probleem opgelost door twee uitersten te berekenen: één ratio waarbij alle 'volgroeide' Merels zijn beschouwd als 1KJ (RATIO A) en één waarbij alle 'volgroeide' Merels zijn beschouwd als na1KJ (RATIO B):

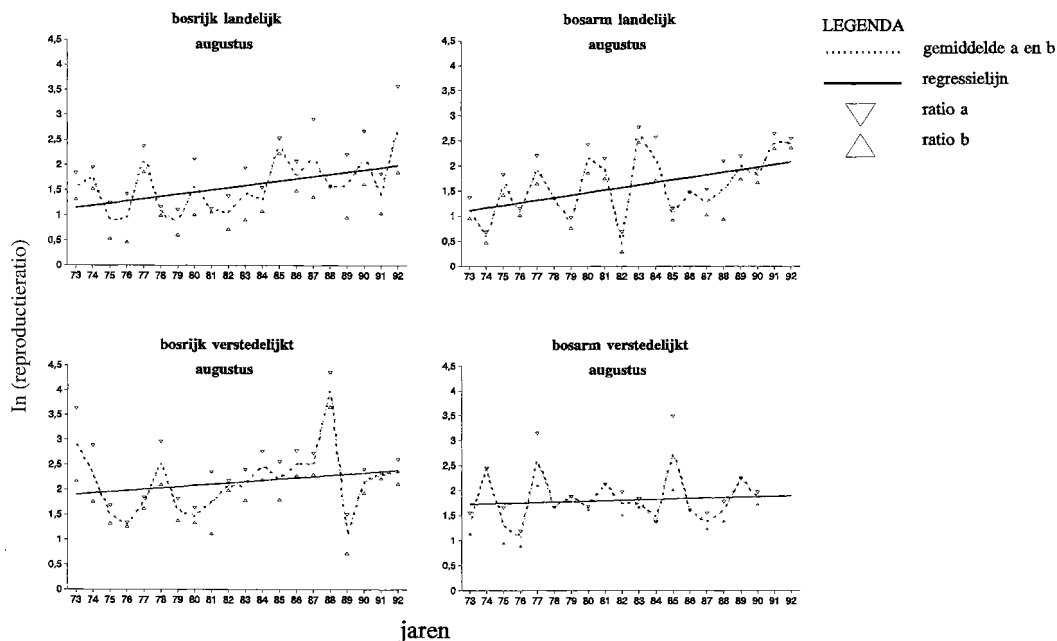
$$\text{RATIO A} = (\text{Volg.} + 1\text{KJ})/\text{na1KJ}$$

$$\text{RATIO B} = 1\text{KJ}/(\text{Volg.} + \text{na1KJ})$$

Omdat men weet dat de gezochte ratio hier ergens tussenin ligt, is het gemiddelde van ratio A en ratio B een goede benadering daarvan:

$$\text{RATIO} = (\text{RATIO A} + \text{RATIO B})/2$$

We hebben de reproductie-ratio in de verschillende jaren telkens per maand bepaald, vanaf mei tot het mo-



Figuur 3. Het verloop van de reproductie-ratio (IKJ/NaIKJ) voor de maand augustus in de vier regio's voor de periode 1973-1992 en de regressielijn. *The reproduction ratio (fledglings/adult) for august in the four regions during the period 1973-1992 and the regression line. In the regions 'open rural' (bosarm landelijk) and 'woody rural' (bosrijk landelijk) a significant increase is found ($P < 0.05$).*

Model: $Y = a + bX$;

bosrijk landelijk: $a = -2.08$, $b = 0.044$, $F = 6.00$, $df = 19$, $p = 0.02$;

bosarm landelijk: $a = -2.58$, $b = 0.051$, $F = 5.51$, $df = 19$, $p = 0.03$;

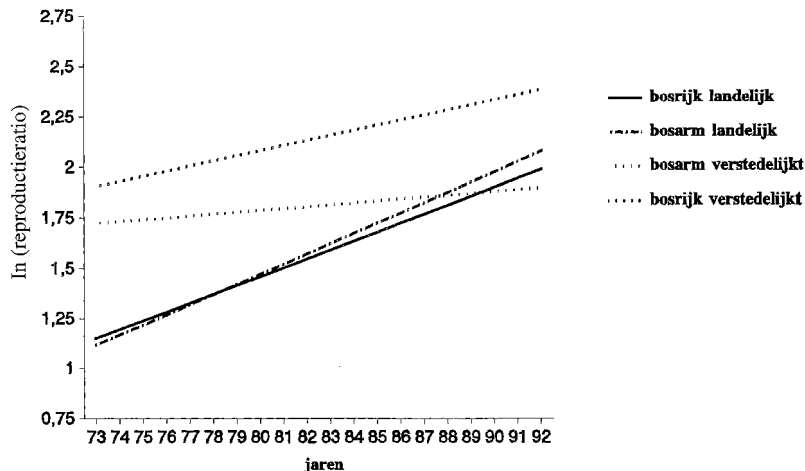
bosrijk verstedelijkt: $a = 0.05$, $b = 0.025$, $F = 1.03$, $df = 19$, $p = 0.32$;

bosarm verstedelijkt: $a = 1.05$, $b = 0.009$, $F = 0.17$, $df = 17$, $p = 0.68$.

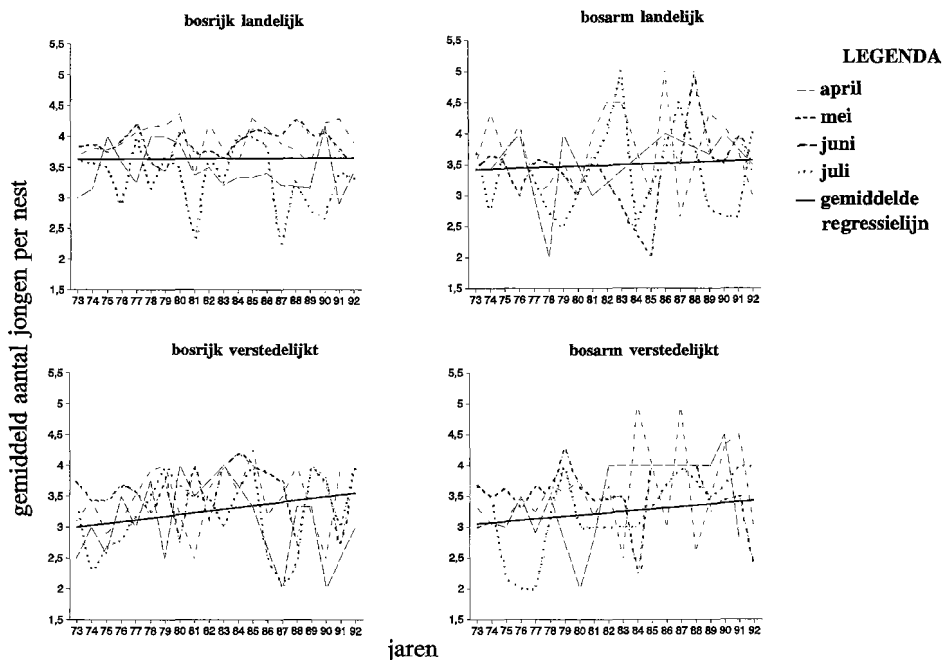
ment waarop de herfsttrek van de Merels begint (begin september; Glutz von Blotzheim *et al.* 1988) en onze analyse als gevolg daarvan 'vervuild' zou raken door vogels uit het buitenland. We presenteren de ratio's uit de maand augustus. Deze bevatten namelijk alle (overgebleven) 1KJ-vogels uit het hele broedseizoen, maar nog niet of nauwelijks buitenlandse vogels. Het aandeel

'volgroeid' genoemde Merels is in augustus overigens gemiddeld slechts 6,0%. Ook het aantal (geringde) merelpullen per nest is voor 1973-92 per maand bepaald.

Regionale verschillen? Een interessante vraag is of er zich in de ontwikkeling van de reproductie-ratio en het aantal pullen per nest in de loop van de tijd ook regiona-

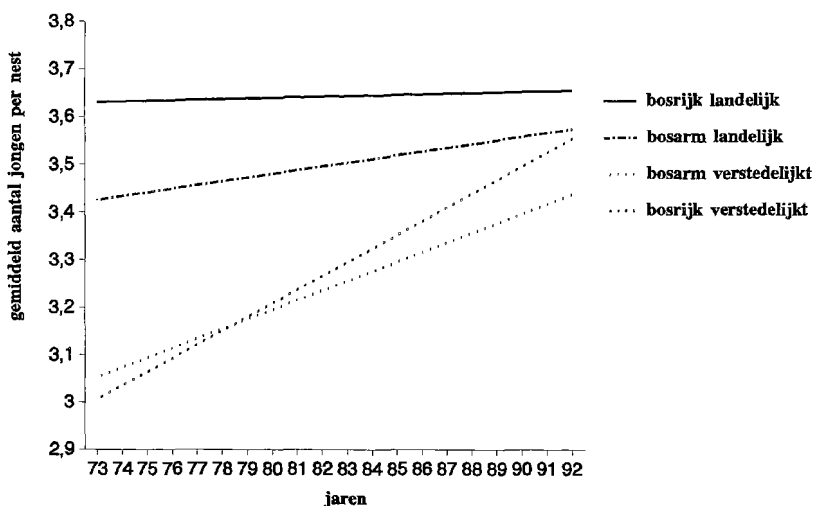


Figuur 4. De vier regressielijnen voor augustus uit figuur 2 in één figuur. *The four regression lines for August of figure 2 together.*



Figuur 5. Het verloop van het gemiddeld aantal jongen per nest per maand gedurende de periode 1973-1992 (dunne lijnen). De vier (niet aangegeven) regressielijnen voor respectievelijk april, mei, juni en juli zijn vervolgens gemiddeld tot één gemiddelde regressielijn per regio (dikke lijn), waarvan het model niet toetsbaar is. *The mean number of nestlings per month during the period 1973-1992 (thin lines). The four regressionlines (not shown) for april, may, june and july respectively are averaged to obtain a mean regression line per region (thick line), of which the model is not testable.* Model: $Y = a + bX$;

bosrijk landelijk: $a = 0.36$, $b = 0.00$;
bosarm landelijk: $a = 0.33$, $b = 0.00$;
bosrijk verstedelijk: $a = 0.27$, $b = 0.01$;
bosarm verstedelijk: $a = 0.25$, $b = 0.01$.



Figuur 6. De vier (gemiddelde) regressielijnen uit figuur 4 in één figuur. *The four regression lines of figure 4 together.*

le verschillen hebben voorgedaan. De Ekster zou altijd al in hoge dichtheden op de beboste zandgronden van Zuid-, Midden- en Oost-Nederland voorkomen, maar is vooral in de open gebieden van laag-Nederland de laatste decennia toegenomen (Teixeira 1979). Nog steeds liggen de dichtheden in de open landbouwgebieden van laag-Nederland onder die in hoog-Nederland (SOVON 1987). Vanuit de Ekster gezien ligt dus in de eerste plaats een indeling in hoog- versus laag-Nederland voor de hand, ofwel gebieden met een geringe toename versus gebieden met sterke toename van Eksters. Daarnaast is het waarschijnlijk dat Eksters in verstedelijkte gebieden sterker nesten prederen dan in landelijke gebieden (Kooiker 1991; Groom 1993). Ook vanuit de Merel gezien ligt een indeling in verstedelijkte versus niet-verstedelijkte gebieden voor de hand. Dat sluit aan bij het gegeven dat Merels uit het stedelijk gebied en die uit het landelijk gebied verschillende broedstrategieën hebben. Zo zouden 'stadsmerels' gemiddeld genomen kleinere legfels hebben dan de 'bosmerels', maar wel meer broedsucces (grotere kans op overleving van het jong na uitkomen van de eieren en ook meer succesvolle legfels per jaar; Glutz von Blotzheim *et al.* 1988).

Als de toename van de Ekster werkelijk een negatieve invloed heeft op het broedsucces van de Merel, mogen we dus verwachten dat die invloed sterker is in bosarme dan in bosrijke gebieden en sterker in verstedelijkte dan in landelijke gebieden. Het broedsucces zal dan dus het minst afgenomen zijn in bosrijke, landelijke gebieden en de sterkste achteruitgang verwachten we in de bosarme, verstedelijkte gebieden. Daarom hebben we Nederland in een viertal regio's ingedeeld (figuur 2):

- (1) 'bosrijk landelijk': Drenthe, Overijssel, Gelderland, Utrecht
 - (2) 'bosarm landelijk': Friesland, Groningen, Waddeneilanden, Noord-Holland ten noorden van het Noordzeekanaal, IJsselmeerpolders, Zeeland
 - (3) 'bosrijk verstedelijk': Noord-Brabant, Limburg
 - (4) 'bosarm verstedelijk': Zuid-Holland, zuidelijk deel van Noord-Holland
- Utrecht is in de regio 'bosrijk landelijk' terecht gekomen omdat bijna alle gegevens uit het oostelijke deel van deze provincie komen.

Resultaten

Reproductie-ratio In figuur 3 is per regio het verloop in de reproductie-ratio van augustus weergegeven in 1973-92. Tevens is de meest waarschijnlijke rechte lijn door de punten (de regressielijn) getrokken. Daaruit is te zien dat de reproductie-ratio in geen van de regio's is afgenomen. In de twee landelijke regio's is de reproductie-ratio zelfs significant toegenomen.

Dit blijkt nog duidelijker uit figuur 4, waarin de vier regressielijnen bij elkaar zijn gezet. De twee landelijke regio's hebben een nagenoeg gelijke ontwikkeling in de reproductie-ratio doorgemaakt. In de twee stedelijke regio's is de reproductie-ratio daarentegen gelijk gebleven of licht gestegen. Uit figuur 4 blijkt ook dat de verschillen tussen de landelijke en verstedelijkte regio's, die in het begin van de jaren zeventig nog bestonden,

in de loop van twee decennia zijn verdwenen. In het begin van de jaren negentig hebben alle vier de regio's ongeveer dezelfde reproductie-ratio.

Aantal jongen per nest We beschikken ook over de ontwikkelingen in het aantal jongen per nest per maand uit 1973-92. In de twee stedelijke regio's bleek dit aantal in juli significant te zijn toegenomen. Voor de andere maanden werd geen significante stijging gevonden.

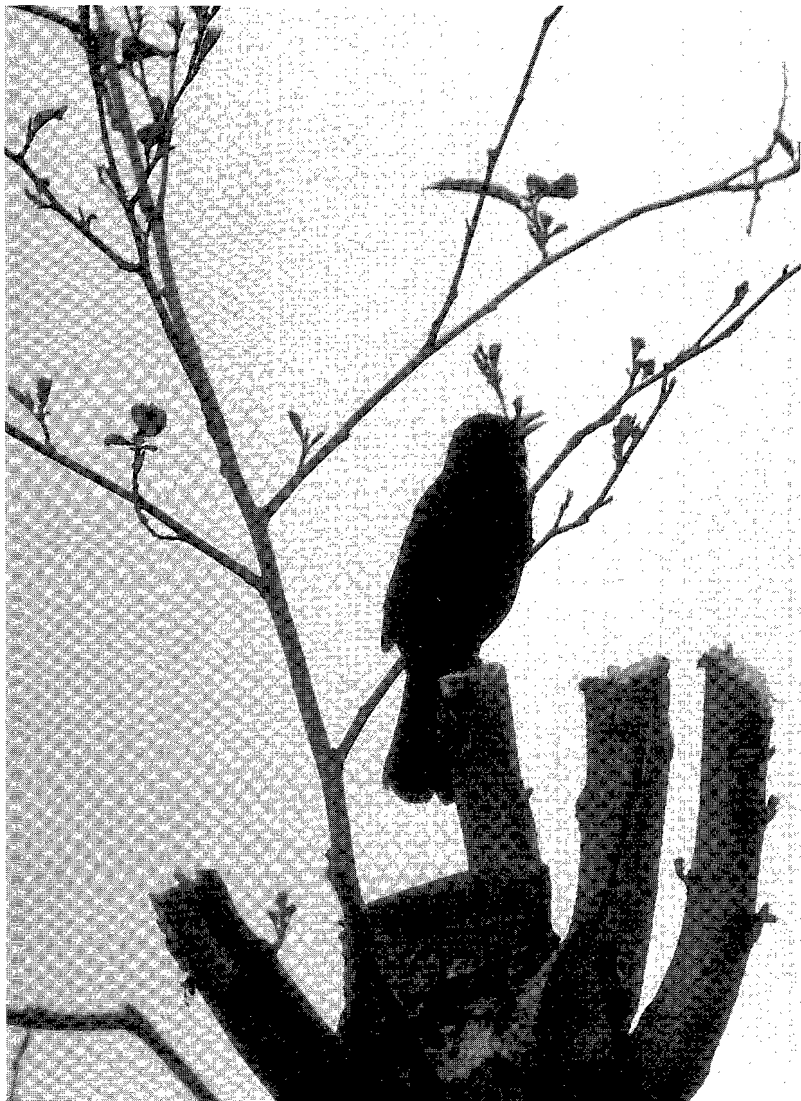
Om een vergelijking tussen de regio's te kunnen maken hebben we de vier regressielijnen (van april, mei, juni en juli) per regio gemiddeld tot een 'gemiddelde regressielijn' per regio (figuur 5). Daaruit blijkt dat het aantal jongen per nest in geen van de regio's achteruit is gegaan. Ook nu weer is er een duidelijk verschil tussen de stedelijke regio's en de landelijke. In de stedelijke regio's is het aantal jongen per nest veel sterker toegenomen dan in de landelijke regio's. Dat blijkt nog duidelijker uit figuur 6, waarin de regressielijnen van de vier regio's bij elkaar zijn gezet. Ook hieruit blijkt weer dat de verschillen tussen de regio's in de loop der tijd zijn afgenomen.

Discussie

Aangezien de reproductie van de Merel de laatste decennia niet is afgenomen, kan de achteruitgang in het aantal geringde Merels niet zijn veroorzaakt door een afnemend broedsucces. Dit betekent dat een veronderstelde toename van de nestpredatie door de Ekster niet de oorzaak kan zijn van de veronderstelde achteruitgang.

Is het feit dat het broedsucces van de Merels gelijk is gebleven en in 'landelijk' Nederland is toegenomen, in tegenspraak met de veronderstelling dat de Merel tussen 1960 en 1986 is afgenomen? Nee, het is mogelijk dat in die periode de sterfte onder pas uitgevlogen en volwassen dieren zó sterk is toegenomen, dat het gestegen broedsucces dat niet heeft gecompenseerd. De toename in het broedsucces zou in theorie een reactie op de afname in de stand kunnen zijn: een afname in de dichtheid van broedparen kan tot gevolg hebben dat de overblijvende vogels meer voedsel tot hun beschikking hebben en daardoor tot een hogere reproductie in staat zijn. Overigens blijkt uit het Broedvogel Monitoring-Project van SOVON dat de Merel buiten de bebouwde kom sinds 1989 eerder toe- dan afneemt (Verstraal *et al.* 1996).

De meest verrassende uitkomst uit het onderzoek is ons inziens dat de verschillen in reproductie tussen de regio's in de loop der tijd zijn verdwenen. De reproductie-ratio in de landelijke regio's is gestegen tot op het niveau van de verstedelijkte regio's, en het aantal jongen per nest in de verstedelijkte regio's is gestegen tot op het niveau van de landelijke regio's. Kunnen we dat verklaren?



Het is verleidelijk de oorzaak te zoeken in de verstedelijking van Nederland. Dit zou inderdaad de verhoging van de reproductie-ratio in de landelijke regio's kunnen verklaren. Maar in dat geval zou men verwachten dat de landelijke regio's ook in hun aantal jongen per nest op de verstedelijkte zouden gaan lijken: dit aantal zou er moeten dalen. Dat is niet het geval.

We beschikken nog over te weinig kennis om de gevonden veranderingen te kunnen interpreteren. Figuur 1 laat zien dat een groot aantal factoren de reproductie-ratio bepaalt. Daarvan kennen we nu alleen nog maar het gemiddeld aantal jongen per nest. Maar andere factoren kunnen ook veranderd zijn. Zo is het goed denkbaar dat de sterfte onder vliegvlugge jongen is toegenomen in verstedelijkte gebieden (toegenomen predatie door katten, toegenomen sterfte door verkeer),

waardoor de toegenomen nestgrootte niet tot uiting komt in de reproductie-ratio. Maar het gemiddeld aantal legsels per broedpaar kan ook zijn gedaald. In de landelijke gebieden kan de gestegen reproductie zijn veroorzaakt doordat bijvoorbeeld het aantal legsel per broedpaar is gestegen, maar ook doordat de sterfte onder de vliegvlugge jongen is gedaald.

Het is duidelijk dat door het grote aantal onbekende factoren dat van invloed is op de reproductie-ratio talloze speculaties mogelijk zijn. Het lijkt ons niet zinvol die hier allemaal te bespreken. Laten we volstaan met de conclusie dat de regionale verschillen in Nederland in de reproductie van de Merel zijn verdwenen. De afname in de regionale verscheidenheid is overigens een verschijnsel dat niet alleen voor de Merel opgaat.

Conclusies:

- (1) Het broedsucces van de Merel is in 1972-92 in Nederland toegenomen of gelijk gebleven, maar zeker niet afgenomen.
- (2) Er is dan ook geen sprake van dat een veronderstelde toegenomen predatie door Eksters een eventuele achteruitgang van de Merel heeft veroorzaakt.
- (3) De verschillen in reproductie tussen landelijke en verstedelijkte regio's zijn in dezelfde periode sterk afgenomen.

Dankwoord We willen de Nederlandse Ringcentrale, met name R. Wassenaar en A. van Noordwijk, hartelijk danken voor het ter beschikking stellen van de ringgegevens. P. Vos willen we danken voor zijn statistische adviezen.

Summary

A recent study on the number of passerines ringed in The Netherlands suggested a decline of the population of Blackbirds *Turdus merula* between 1960 and 1986. The popular response was to assume that this was caused by an increase of predation of eggs and nestlings by Magpies *Pica pica* as a result of the increasing population of the latter. We studied changes in reproductive success of the Blackbird to test this hypothesis, using data from the Dutch Ringing Centre (1973-92). The ratio between fledglings and adults caught in the month of August gives an idea of the reproductive success in the preceding breeding season. This ratio can be seen as the resultant of the number of nests per adult per season, the number of nestlings per nest and the survival of fledglings (Fig. 1). To get an idea which of these factors could be responsible for a change in reproduction-ratio, data on the yearly average number of ringed nestlings per nest were analysed. This number should not change if Magpies are the cause of the decline, as they usually leave the nest empty. Because of known differences in reproduction between rural and urban Blackbirds, as well as in population change between woodland and open area Magpies, a division in four regions was made: 'woody rural', 'open rural', 'woody urbanised' and 'open urbanised' (Fig. 2).

The results show that the reproduction-ratio in rural areas has increased to the level of urban areas, which has remained stable (Fig. 3, 4). The mean number of nestlings per nest in urban areas appears to have risen to the level of the rural areas, in which it remained stable (Fig. 5 & 6). The differences in reproduction success between rural and urban birds have vanished. In other words, if there has been any increase in predation by Magpies or other predators at all, it has not lead to an decrease in reproductive success of Blackbirds. The decrease in the number of birds caught must have other causes, like increased mortality in fledged and adult birds.

Literatuur

- BERTHOLD P. 1995. Microevolution of migratory behaviour illustrated by the Blackcap *Sylvia atricapilla*: 1993. Witherby Lecture. Bird Study 42 (2): 89-100.
- BIRKHEAD T. R. 1991. The Magpies. The ecology and behaviour of Black-billed and Yellow-billed Magpies. T. & A.D. Poyser, London.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM U. N., BAUER K. M. & BEZZEL E. 1988. Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Band 11.2. AULA Verlag, Wiesbaden.
- GOOCH S., BAILLIE S. R. & BIRKHEAD T. R. 1991. Magpie *Pica pica* and songbird populations. Retrospective investigation of trends in population density and breeding success. Journal of Applied Ecology 28: 1068-1086.
- GROOM D. W. 1993. Magpie *Pica pica* predation on Blackbird *Turdus merula* nests in urban areas. Bird Study 40: 55-62.
- HAGEMEIJER W. & MUSTERS C. J. M. (red.) 1991. Veranderingen in de aantallen geringde zangvogels in Nederland. Rapport Milieubiologie & SOVON, Leiden.
- KOOIKER G. 1991. Untersuchung zum Einfluss der Elster *Pica pica* auf ausgewählte Stadtvogelarten in Osnabrück. Die Vogelwelt 112 (6): 225-236.
- MARCHANT J. H., HUDSON R., CARTER S. P. & WHITTINGTON P. 1990. Population trends in British breeding birds. BTO, Hertfordshire.
- NOORDERVLIET M., MUSTERS C. J. M. & HAGEMEIJER W. 1992. Veranderingen in de aantallen geringde zangvogels in Nederland. Het Vogeljaar 40 (3): 113-118.
- SOVON 1987. Atlas van de Nederlandse vogels. SOVON, Arnhem.
- SPEEK B. J. & SPEEK G. 1984. Thieme's vogeltrekAtlas. Thieme, Zutphen.
- TEIXEIRA R. M. 1979. Atlas van de Nederlandse Broedvogels. Vereniging tot Behoud van Natuurmonumenten in Nederland, 's-Graveland.
- VERSTRAEL T., AMMERLAAN T. & VAN DIJK A. 1996. Broedvogel Monitoring-Project 1994: algemene resultaten. Kwartaalberichten CBS 96 (1): 5-11.

M. J. Dix, C. J. M. Musters & W. J. ter Keurs, *Secctie Milieubiologie van het Instituut voor Evolutie-naire en Ecologische Wetenschappen van de R.U.Leiden, Postbus 9516, 2300 RA, Leiden*

Aanvaard voor opname 25 januari 1998