

Hoe verhoudt zich de jaarlijkse reproductie van kuikens van de Waterral *Rallus aquaticus* tot het voedselaanbod in het water?

Gerard H.J. de Kroon

Inleiding

Doordat veel vogels leven in een omgeving met wisselende omstandigheden, bijvoorbeeld het klimaat, dient de voortplanting in een periode te vallen waarin een maximum aan overlevingskansen bestaat voor zowel oude als jonge vogels. Zowel het broeden als het jongen grootbrengen dient daarom in een zo gunstig mogelijke tijd te gebeuren. De voortplantingscyclus op deze breedtegraad vindt plaats in het zomerhalfjaar (maart - augustus), hetgeen niet alleen verband houdt met temperatuur van lucht en water, maar tevens met de voedselbeschikbaarheid (diversiteit), waarbij voedselkwaliteit en -kwantiteit een gewichtige rol spelen. Vooral tegen het eind van de broedtijd, als de kritische overlevingsfase van de jongen wordt bereikt, dienen de omstandigheden optimaal te zijn, wil er een goede kans van overleven voor de jongen zijn (Bezzel 1977).

GEDetailleerde studies over de voedselvoorziening en de jaarlijks terugkerende reproductie aan verschillende vogelsoorten in verband met het succesvol grootbrengen van het nageslacht, suggereren dat er een verband bestaat tussen de voedselbeschikbaarheid en het broed, hetzij tijdens de toename of de climax, of de afname van voedselbeschikbaarheid (Daan et al 1989).

Tijdens het oecologisch onderzoek aan broedvogels van de Waterral (*Rallus aquaticus*), werd de vraag gesteld:

In hoeverre bestaat er verband tussen de tijd dat waterralkuikens uit het ei komen en de climax in de (re)productiecyclus van (aanvankelijk) aan water gebonden dieren, die de kuikens tot voedsel kunnen dienen?

In het zomerhalfjaar houdt de Waterral zich voornamelijk lopend op in een biotoop met ondiep water, waarbij zijn pootlengte de beperkende factor zou kunnen zijn (De Kroon, in voorbereiding). Zijn dieet bestaat uit ongewervelde (Invertebrata) en (kleine) gewervelde dieren (Vertebrata) (Percy 1951, Glutz von Blotzheim et al 1973, Cramp & Simmons 1980, De Kroon 1982 en Potapov & Flint 1989), zoals bijvoorbeeld: mijten, larven en imago's van insecten, spinnen, slakken, kleine vissen en amfibieën. Veel van deze diersoorten komen aanvankelijk in ondiep water voor. Gewantificeerde voedselgegevens uit het zomerhalfjaar (maart - augustus) zijn in de literatuur niet voorhanden.

Volgens Cramp & Simmons (1980) varieert de legselgrootte van de Waterral van zes tot elf eieren; het voortplantingsseizoen is van half april tot september; beide seksen beginnen met broeden als het legsel compleet is; de broedduur varieert van 19 - 22 dagen en er is een vervangingslegsel bij predatie.

Waterralkuikens zijn na enkele dagen nestvlieders en worden vervolgens enige tijd verzorgd (Cramp & Simmons 1980). Welke soort(en) prooidier(en) voor kuikens als stapelvoedsel dient(en) is niet bekend. Volgens Percy (1951) reiken de oudervogels de kuikens op het nest insecten en spinnen aan en tijdens het hoeden organen van dode vis.

Er is vastgesteld, dat de eerste waterralkuikens pas in midden mei voorkomen (De Kroon 1983). Dit houdt wellicht verband met het tijdstip waarop voldoende prooidieren in het water voorhanden zijn.

Voorstelbaar is dat het reproductiesysteem van de desbetreffende vogelsoort door de evolutie zo is aangepast, dat de meeste kuikens uit het ei komen als de reproductie van waterdieren optimaal is.

Volgens Soszka (1975) heeft de seizoensdynamiek van macrofauna op en tussen waterplanten en van bodemdieren (waaronder pluimvedermuggenlarven (*Chironomidae*) en weekdieren (*Mollusca*) verschillende seizoensclimaxen. Brinkhof & Cavé (1997) betogen, dat de reproductie van insecten die op het wateroppervlak voorkomen, een geleidelijk toenemend en geleidelijk afnemend (bol) seizoenspatroon vertoont, dat parallel zou lopen met het seizoenspatroon van overleving van jonge vogels in de eerste tien levensdagen. Volgens Higler (1990) neemt het aantal soorten dieren in het water toe van diep naar ondiep water en de meeste waterdieren komen voor op de bodem.

Methode

Om een verband te kunnen leggen tussen de hoeveelheid waterdieren en het aantal levende en etende kuikens, zijn:

- 1) waterdieren gevangen en
- 2) nesten opgespoord van de Waterral.

Waterdieren

Slechts één seizoen, vanaf 1 april tot begin juli 1992, werd in ondiep water nagegaan welke diersoorten en hoeveel per soort er voorkwamen. Hiervoor werden twee monsterplaatsen uitgekozen in het proefvak, dat deel uitmaakt van het Staatsnatuurmonument Nieuwe Zuider Linge



Waterralkuikens zijn na enkele dagen nestvleders en worden vervolgens enige tijd verzorgd.

Foto: Jürgen Diedrich GDT.

dijk, gemeente Lingewaal, waar oecologisch onderzoek aan broedvogels van de Waterral wordt gedaan en waar uiteraard ook waterralkuikens voorkomen.

Biotoop

Dit vijftien hectare grote gebied is historisch gezien een omgevormd slagenlandschap met smalle kavels (rabatten) en sloten, dat wordt begrensd door een hoge diefdijk en een kweldijk. De smalle kavels waren aanvankelijk griendpercelen die nu al meer dan dertig jaar overstaan door 'nietsdoen' en zijn daardoor veranderd in (broek)bos, met een onderbegroeiing van Oeverzegge (*Carex riparia*), Scherpe Zegge (*Carex acuta*), Riet (*Phragmites australis*), Bitterzoet (*Solanum dulcamara*) en Braam (*Rubus spec.*). In en langs de sloten Pluimzegge (*Carex paniculata*). Plaatselijk werd klei afgegraven, hetgeen nu riet- en zeggenland is. De kavelsloten zijn grotendeels overkoepeld door bosschages en bomen van Wilg (*Salix species*), Zwarte Els (*Alnus glutinosa*), Eik (*Quercus*) en Braam (*Rubus species*), die op de kavels en in de slootkanten groeien, zodat de dekkingsfactor voor foeragerende rallen optimaal is. In de sloten komt onder water een pakket sapropelium voor van voornamelijk plantaardige resten. Plaatselijk drijft deze substantie door gasvorming en is voor rallen begaanbaar. De waterdiepte tot aan het sapropelium varieert. Nabij de diefdijk is er plaatselijk invloed van kwelwater en wegzijgend water uit het dijklichaam. Het water was op beide plaatsen eutroof met een pH van 7 - 8 (op 9 mei 1992).

De waterstand wordt in dit gebied kunstmatig hoog gehouden vanaf maart tot minstens midzo-

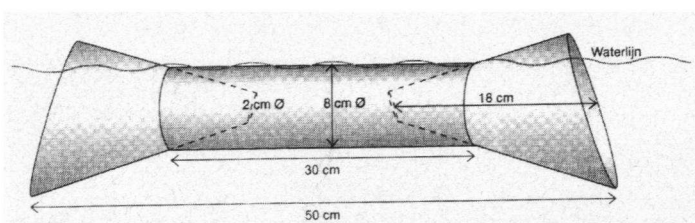
mer. Het bodemsubstraat van de smalle kavels ligt dan gedeeltelijk onder water.

De ene monsterplaats was gesitueerd langs een slootkant en de andere langs een klein ondiep kleiputje met invloed van enige kwel en wegzijgend water uit de diefdijk. Beide bemonsteringsplaatsen worden als representatief gezien voor de rest van het proefvak. De weersomstandigheden waren normaal, zonder nachtvorst in april of extreme droogte in juni en juli.

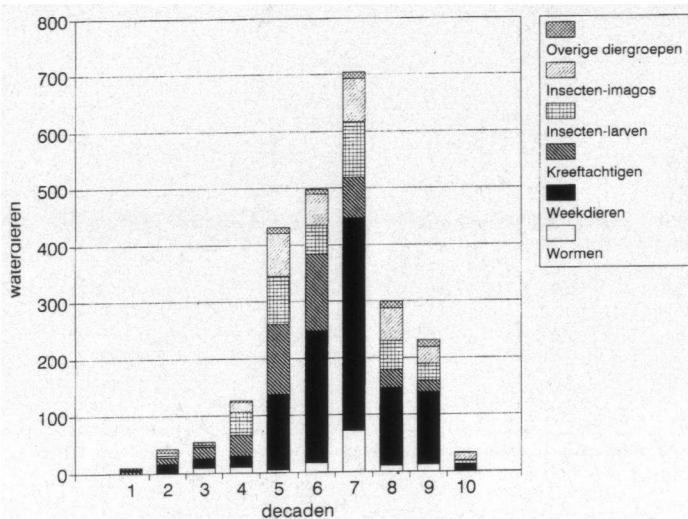
Vangstresultaten worden altijd beïnvloed door het aantal soorten en aantal individuen (abundantie) en door de verschillen in activiteit (mobiliteit). Vooral de eerste factor is tijdsafhankelijk, terwijl de laatste dagelijks zal kunnen variëren onder invloed van abiotische factoren. Daarom werd gekozen voor een continue bemonstering op één plaats, gedurende de gehele periode. Op die manier werd wellicht toch een representatief beeld verkregen van de voorkomende soorten waterdieren en aantallen in de loop van een seizoen.

Het bemonsteren is gedaan met vier fuikjes (fi-guur 1), twee op één monsterplaats.

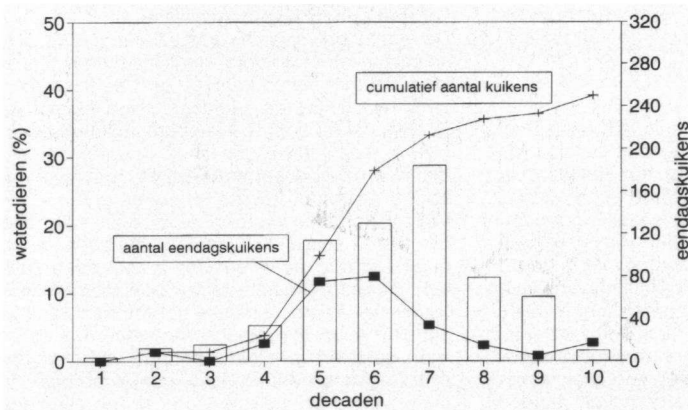
Voor deze vangstmethode is ten slotte gekozen, omdat de Waterral een oogjager is en niet alleen met zijn snavel in het water foerageert, maar zo nodig ook met zijn kop. Zodoende kan hij een waterdiepte bereiken van ten hoogste tien centimeter. Om deze redenen zijn fuikjes gebruikt, die zó in het water werden gelegd dat het bovenste gedeelte van het uiteinde van de keel nog boven het wateroppervlak uitstak. Meer keren per week werden de fuikjes voorzichtig gelicht en het water in de omgeving zo min mogelijk beroerd en de vangsten verzameld.



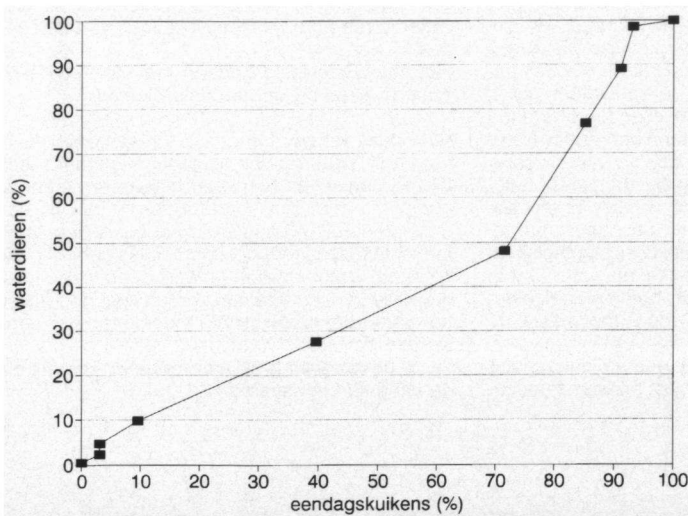
Figuur 1. De fultjes zijn gemaakt van groen vliegengaas met een maaswijdte van 1 mm. Aan weerszijden in de cilinder steekt een puntzakvormige keel, waarvan er één demontabel is, om de gevangen dieren eruit te kunnen halen.



Figuur 2. Het aantal gevangen waterdieren per decade, onderverdeeld in groepen. De eerste decade begint op 1 april. In totaal werden 2457 dieren gevangen.



Figuur 3. Overzicht van de hoeveelheid in het water gevangen dieren in procenten, het aantal eendagskulkens en het cumulatief aantal kulkens (1989 - 1996), per decade.



Figuur 4. Het verband tussen het percentage van het cumulatief aantal waterdieren per decade en het percentage van het cumulatief aantal eendagskulkens per decade.

Twijfelgevallen bij het determineren op de soort (met behulp van Brohmer (1964) en Prud'homme van Reine (1957)) zijn gedetermineerd tot op de familie.

De gevangen waterdieren zijn in acht diergroepen samengevat en weergegeven per decade in een staafdiagram (figuur 2).

In de Crustaceavangsten zijn Watervlo en Daphnia niet meegeteld, omdat het aantal moeilijk was vast te stellen en het niet bekend is of ralkuikens die eten.

Waterralkuikens

Door het jaarlijks (1989 - 1996) systematisch inventariseren van Waterrallen als broedvogel in twee proefvakken (de één in het eerder genoemde Staatsnatuurmonument en de ander in het Staatsnatuurmonument De Woord, gemeente Brakel), was het mogelijk om met behulp van de waargenomen waterralgeluiden en door te posten de meeste nesten te vinden. Natuurlijk zijn er per seizoen nesten gemist. De later door hun gepiep alsnog vastgestelde kuikens zijn niet in beschouwing genomen. De gesommeerde resultaten over acht seizoenen worden beschouwd als representatief voor de broedperiode van de Waterral.

Van de gevonden legfels werd (indien nodig) de datum waarop de eerste kuikens uit het ei zouden komen, bij benadering uitgerekend met behulp van de ei-drijftest (Blums 1973). Het legsel werd tegen die tijd gecontroleerd, zodat de datum van het (de) eerste uit het (de) ei gekomen

kuiken(s) objectief kon worden vastgesteld.

Natuurlijk kwamen er onder de gevonden legfels ook legfels voor die werden verstoord. Alleen de door nestcontrole verkregen data van legfels waarvan de kuikens zijn uitgekomen, zijn in beschouwing genomen. De legfels die werden verstoord, zijn buiten beschouwing gelaten. De redenen daarvoor zijn:

1) een legsel dat te gronde gaat, daarvan tellen de potentiële kuikens niet meer mee, omdat zij geen aanspraak maken op de voedselbeschikbaarheid. Er bestaat dus geen relatie tussen beide. Berekeningen aan verstoorde legfels ten aanzien van hypothetische kuikens en eventuele vervangings- en vervolglegfels zouden een onjuist inzicht kunnen geven van het voortplantingsproces. In relatie tot de vraagstelling zijn de uitgekomen kuikens van betekenis, samen met de mate van voedselbeschikbaarheid.

2) de verstoringfactor kan gezien worden als een normaal natuurlijk risico, dat door evolutionaire adaptatie in het reproductiesysteem van de soort enigermate zal zijn verdisconteerd, met als reactie een vrij directe aanmaak van een vervangingslegsel door het gedupeerde koppel (Glutz von Blotzheim et al 1973). Door het verloren gaan van een legsel komen de potentiële kuikens uit het daarop volgende succesvolle vervangingslegsel echter later in het seizoen aan bod voor voedsel. Dat een vroeg in het broedseizoen gelegd legsel van belang zou zijn, doet hier niet ter zake.

decade	1de	2de	3de	4de	5de	6de	7de	8de	9de	10de	11de	totaal
maand	april			mei			juni			juli		
n nesten met een legsel exclusief												
verstoorde legfels:	-	1	-	2	10	10	4	2	1	2	2	34
totaal n kuikens:	-	8	-	16	75	80	34	15	5	17	16	266
cumulatief n kuikens:	-	8	-	24	99	179	213	228	233	250	266	
n verstoorde legfels:	-	-	-	2	2	4	-	-	1	2	1	12
totaal n waterdieren:	11	45	60	128	435	500	707	301	233	37	-	2457
decade	1de	2de	3de	4de	5de	6de	7de	8de	9de	10de	11de	totaal

Tabel 1. Aantallen van gevonden legfels, van eendagskuikens, evenals van het cumulatief aantal kuikens over acht broedseizoenen (1989 - 1996) en het aantal waterdieren gevangen in 1992. Alles per decade. Zie verder figuur 2 en 3.

decade	1de	2de	3de	4de	5de	6de	7de	8de	9de	10de	11de	totaal
maand	april			mei			juni			juli		
gemiddelde datum van uitkomen:	0 00 000											

Tabel 2. Gemiddelde datum van uit het ei komen van kuikens per broedseizoen in 1989 en 1992 - 1996.

De verstoorde legfels zullen wel ter informatie worden opgevoerd in tabel 1.

Voor de keuze van de decade is de datum van uitkomen van het (de) eerste kuiken(s) aangehouden.

De voedselgeschiedenis van de broedvogels vóórdat de kuikens uit het ei kwamen en de overlevingskansen van de kuikens (mortaliteitsfactor) zijn buiten beschouwing gelaten, omdat daar niets zinnigs over is te zeggen.

Inventarisatie van dieren in het water

De vangsten zijn weergegeven in tabel 1 en in de figuren 2 en 3.

De vangsten bestonden uit:

wormen (*Vermes*);

bloedzuigers (*Hirundinea*);

weekdieren (*Mollusca*);

slakken (*Gastropoda*) en erwtenmossels (*Pisidium*);

kreftachtigen (*Crustacea*):

zoetwaterpissebedden (*Isopoda*), vlokreeften (*Amphipoda*);

insectenlarven (*Hexapoda*):

libellen (*Odonata*), kokerjuffers (*Phryganea*), kevertlarven (*Coleoptera*), muggenlarven (*Diptera*) en onbekende larven;

insectenimagos (*Hexapoda*);

wantsen (*Heteroptera*), waterschorpioenen (*Nepidae*), Ruggenzwemmers (*Notonecta glauca*), Vijverlopers (*Hydrometra stagnorum*), schaatsenrijders (*Gerridae*); kevers (*Coleoptera*) vlinders (*Lepidoptera*);

en uit overige dieren:

spinnen (*Arachnoidea*);

mijten (*Acar*);

watermijten (*Hydrachnellae*);

gewervelde dieren (*Vertebrata*);

visjes (*Pisces*);

salamanders, padden, kikkers (*Amphibia*)

en zoogdieren (*Mammalia*);

woelmuis (*Microtidae*).

Van de acht groepen dieren, domineerden de weekdieren (*Mollusca*) met 43%, gevolgd door kreftachtigen (*Crustacea*) met 19% (exclusief Watervlooiën en *Daphnia*'s) en insectenlarven (*Hexapoda*) met 15%.

Inventarisatie van waterralnesten

In totaal zijn 46 nesten met een legsel aangetroffen in acht broedseizoenen (1989 - 1996). Kuikens kwamen uit 34 legfels (74%). Van de gevonden legfels ging 26% te gronde. Van alle decaden was het gemiddeld percentage verstoorde legfels 25% (zie tabel 1).

Het gemiddelde van de uitgekomen kuikens van de niet verstoorde legfels is acht (34 nesten met een legsel (exclusief verstoorde legfels), 7,824 (8) kuikens, sd. 1,267 kuikens, minimum vijf - maximum tien kuikens).

Vanaf de 5de decade neemt het aantal kuikens sterk toe. Na de 6de decade neemt het aantal kuikens minder toe, doordat het aantal broedende koppels afneemt (figuur 3).

De meeste kuikens kwamen uit het ei in de 5de en 6de decade. Dat was 59% van het totaalaantal nesten (exclusief verstoorde legfels). De gemiddelde decade van uitkomen is de 6de decade, dat is de periode van 21 - 30 mei (34 nesten met een legsel, x 6,324 (6de) decade, sd. 2,011 decade, minimum 2de decade - maximum 11de decade). De gemiddelde datum van uitkomen van de kuikens per nest was 28 mei (zie tabel 2).

In figuur 4 komt tot uitdrukking, dat met het toenemen van het aantal kuikens ook de kans op voedsel toeneemt, vooral vanaf de 6de decade. Vanaf de 9de decade is de toename blijkbaar tot staan gekomen.

Discussie

Dieren in het water

Wij gaan ervan uit dat alle gevangen diersoorten passen in de voedselkeuze van de waterralkuikens en dat de kans dat de gevangen diersoorten in het gehele proefvak voorkomen, even groot is als op beide bemonsteringsplaatsen.

Het begin van de productiviteit van (aanvankelijk) in het water levende dieren, zal zijn gerelateerd aan temperatuur, licht en warmtestraling. Zo zal in overstaande vegetaties het stilstaande water langer koud blijven door schaduwwerking. Het is daarom aannemelijk, dat de productiviteit daarvan pas in de 5de decade echt op gang komt. De diversiteit van de dieren was vrij groot en in overeenstemming met Higler (1990).

De vangstresultaten laten in de tijd een toename en een afname in aantal zien. Tot de 8de decade neemt het aantal toe. Daarna is er een schijnbare afname. Dit komt overeen met het (bol) seizoenspatroon van insecten die op het wateroppervlak voorkomen (Brinkhof & Cavé 1997). De afname is verklaarbaar, omdat bijvoorbeeld veel imago's van insectenlarven na het popstadium het water verlaten. Sommige mollusken verlaten eveneens het water (Barnsteenslak *Succinea putris*). Het voedsel is dan niet meer alleen verspreid in het water, maar komt ook voor op het bodemoppervlak en op en tussen plantendelen, waardoor de vindkans ook voor kuikens groter is geworden.

Wanneer het ondiepe water meer broedseizoenen op dezelfde wijze zou zijn bemonsterd, dan is het niet uitgesloten dat de climax, gezien de jaarlijkse fluctuaties die ook bij dit soort dierpopulaties voor zullen komen, wellicht iets eerder of wat later in de tijd zal zijn.

Kuikens

Lack (1968) en Perrins (1970) veronderstellen, dat voor het aanmaken van eieren energie (bouwstof, eiwit) nodig is hetgeen verhindert dat de meeste wijfjes leggen op de optimale datum. In verband hiermee zal de conditie van de Wateral bij aankomst in de broedhabitat van betekenis zijn, alhoewel de voortplantingsdrift ook een rol kan spelen, vooral bij de mannetjes. In ieder geval kost paarvorming tot en met het tijdstip van copuleren, het vinden van een nestlocatie en het bouwen van een nest enige weken tijd. Er zijn echter ook rallen die als koppel in de broedhabi-

tat verschijnen. Vermoedelijk komen die sneller tot een legsel. Vroeg in het broedseizoen eieren leggen is blijkaar geen regel. De eileg en het uitbroeden van de eieren door de verschillende paren blijken in de tijd gespreid te zijn (figuur 3). Dit komt overeen met de veronderstelling van Lack (1968) en Perrins (1970). Als de eerste kuikens uit het ei komen is de voedselbeschikbaarheid echter lang niet optimaal. In april en begin mei is de vindkans van dieren in het water vermoedelijk nog klein (figuur 3). Met het toenemen van de voedselbeschikbaarheid in ondiep water zal het succesvol foerageren toenemen. Teruggerekend valt de optimale legperiode in de 3de - 4de decade (22 april - 1 mei), waardoor de meeste kuikens uitkomen in een periode met een grotere voedselbeschikbaarheid (figuren 2 en 3). Vooral van slakken, erwtenmossels en van zoetwaterpissebedden en vlokreeften. De kans op voedsel zal in die periode veel groter zijn dan in de tweede en vierde decade (figuur 3). Dat de aanmaak van kuikens eerder een climax bereikt dan die van waterdieren (figuur 3) behoort voor de kuikens in eerste instantie niet nadelig te zijn, omdat de oudervogels hun de eerste tijd voedsel aanreiken. Eerst op het nest en daarna hun ouders volgend op voedseltocht, waarbij ze gehoeed en van tijd tot tijd worden verwarmd. De kuikens zijn in dit stadium zeer afhankelijk van hun ouders. De precairste tijd van overleven zal echter zijn als de kuikens zelf gaan foerageren, waardoor het gezinsverband losser wordt en het bedelen afneemt. Dit is een dag of veertien na het uit het ei komen (Koenig 1943, Andreas 1996). Dit gedragsonderdeel in zelfstandigheid sluit goed aan op de climax in de (re)productiecyclus van waterdieren (figuur 2 en 3). Veertien dagen oude waterralkuikens hebben een kortere snavel (gemiddeld 15 mm lang, Sigmond 1958) dan volgroeide juveniele rallen (wijfjes ♀x 38 mm, mannetjes ♂x 42 mm, meetre-

sultaten eigen waterralvangsten, N 803, periode 1975 - 1978). Hierdoor zal hun voedselkeuze beperkter zijn. De kuikens foerageren daardoor meer op en net onder het wateroppervlak, ook op drijvend sapperium of op het plas en dras staande bodemoppervlak. Doordat vanaf die periode (7de decade) de voedselbeschikbaarheid optimaal en gevarieerd is, zullen de kuikens toch optimale overlevingskansen hebben voor wat betreft het voedselaanbod.

Aannemelijk is dat de meeste paren eieren leggen en uitbroeden, en daaraan volgend kuikens hoeden, ten tijde van de opgaande lijn van voedselbeschikbaarheid. Dit is in overeenstemming met één van de theorieën van Daan et al (1989).

Conclusie

De climax in de (re)productiecyclus van die dieren die een groot deel van hun leven in het water leven, betekent een maximale voedselbeschikbaarheid en valt ongeveer in de tijd, dat de meeste waterralkuikens zelf gaan foerageren. De kortere snavellengte in die leeftijdsfase zou de meest precare tijd van overleven kunnen zijn, doordat zij daardoor beperkter zijn in hun voedselkeuze dan volgroeide rallen met een veel langere snavel. Daar staat tegenover, dat gezien de diversiteit van diersoorten die als voedsel kunnen dienen, er voldoende keus zal zijn voor de kuikens die dan nog leven.

Het leggen van eieren, het uitbroeden ervan en het daaraan volgend voeden van kuikens, blijken de meeste rallen te doen tijdens de opgaande lijn van de (re)productiecyclus van (aanvankelijk) in het water levende dieren. Hierdoor is het aannemelijk, dat het voortplantingsmechanisme van de Waterral door evolutionaire adaptatie in hoge mate is ingericht op optimale voedselbeschikbaarheid. Hierdoor is het begrijpelijk geworden, dat pas vanaf midden mei de meeste kuikens uitkomen.

■ G.H.J. de Kroon, Havendijk 56, 4201 XB Gorinchem.

LITERATUUR:

- Andreas, U. (1996): Brutverhalten der Wasserralle (*Rallus aquaticus*); Ergebnisse von Volierenbeobachtungen. Journal für Ornithologie 137: 77-90.
- Bezzel, E. (1977): Ornithologie: 145-178. Stuttgart.
- Blums, P. (1973): The Coot (*Fulica atra* L.) in Latvia: 14. Riga.
- Brinkhof, M.W.G. & A. Cavé (1997): Food supply and Seasonal Variation in Breeding Success: An Experiment in the European Coot. Proc. R. Soc. Lond. B 264: 291-296.
- Brohmer, P. (1964): Fauna von Deutschland. Heidelberg.
- Cramp S. & K.E.L. Simmons et al (1980): Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa. Deel II: 537-545, Oxford.
- Daan, S., C. Dijkstra, R. Drent & T. Meljer (1989): Food Supply and the Annual Timing of Avian Reproduction. In Proceedings XIXth Int. Ornith. Congress, Ottawa 1986: 392-407.
- De Kroon, G.H.J. (1982): De Waterral. Kosmos monographie: 23-28. Amsterdam.
- De Kroon, G.H.J. (1983): Over het voorkomen van de Waterral op het Waddeneiland Vlieland. Het Vogeljaar 31 (6): 265.
- Glutz von Blotzheim, U.R., K.M. Bauer & E. Bezzel (1973): Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Deel 5: 394-395, Frankfurt am Main.
- Higler, L.W.G. (1990): Uitgangspunten van ecologisch waterbeheer. Waterschapsbelangen 19: 655-659.
- Koenig, O. (1943): Rallen und Bartmeisen. Niederdonau/Natur und Kultur, Wien - Leipzig. Heft 25.
- Lack, D. (1968): Ecological Adaptations for Breeding in Birds. Methuen, London.
- Percy, W. (1951): Three studies in Bird Character: 60, London.
- Perrins, C.M. (1970): The timing of birds' breeding seasons. Ibis 112:242-255.
- Potapov, R.L. & V.E. Flint (1989): Handbuch der Vögel der Sowjetunion IV: 284-285. Wittenberg Lutherstadt.
- Pruud'homme van Relne, W.J. (1957): Wat vind ik in sloot en plas? Zutphen.
- Sigmond, L. (1958): Die Postembryonale Entwicklung der Wasserralle. Sylvia 15: 97, 109-110.
- Soszka, J. (1975): The invertebrates on Submerged Macrophytes in three Masurian Lakes. Ekol. Pol., 23: 371-391.