

Fotoperiode en dagritme van Houtduiven *Columba palumbus*

Rob G. Bijlsma

Ter nagedachtenis aan Ron Murton (1932-1978) en Ludwik Tomiałojć (1939-2020), inspirerende leermeesters die beiden in de huid van de Houtduif kropen.

In de nazomer, als de dagen korter worden en de meeste vogels zich ge-deisd houden, immers broedseizoen voorbij én in de rui, is een bos toch niet helemaal stil. De verantwoordelijke heet Houtduif, een duivensoort die met zijn sonore zang, nestgrom en vleugelklap het hart van de rechtge-aarde vogelaar doet opspringen. Als die vogelaar tevens roofvogelaar is, is het dubbel genieten: de duiven zijn een weldaad voor de connaisseur bovenop een bepalend onderdeel van de spijskaart van Haviken. Onder de Nederlandse vogelsoorten is de Houtduif een van de weinige die minstens zes maanden per jaar seksueel actief zijn. Onder gunstige omstandigheden kan de reproductieve periode tot acht maanden worden opgerekt.

In de bossen van Drenthe is de Houtduif een schaarse broedvogel geworden. Van een zingende vogel kijk ik op, voor een nestgrommer maak ik rechtsomkeert. In plaats van semi-koloniaal in sparrenbosjes te broeden gaat het om solitaire paren die op ruime afstand van elkaar nestelen.¹ Op Berkenheuvel in West-Drenthe zaten in 2022 vijf paren in de vierkante kilometer rond mijn huis. Deze paren kon ik in de nazomer goed volgen. Tegelijk deed ik vanaf 10 juli elke dag meer of minder langdurig waarnemingen vanaf een vaste zitpost naast huis.

De start van het broedseizoen wordt bij Houtduiven fotoperiodisch gestuurd. Zodra de daglichtlengte naar 12 uur is opgelopen, rond half maart, wordt gametogenesis gestimuleerd. Bij mannen zwellen de testikels², bij vrouwen komen de follikels in ontwikkeling (Lofts *et al.* 1967). Voor mannen start de seksuele ontwikkeling van de geslachtsorganen eerder dan bij vrouwen, in Vlaanderen bijvoorbeeld respectievelijk begin en eind maart (Huysentruyt *et al.* 2013), en bij Houtduiven in boerenland vroeger dan bij die in bossen. Dat komt overeen met de verschijning van eerste legsels (Bijlsma 1978, 1980). Vanaf het moment dat de daglengte in het najaar weer tot rond

¹ In juni 1983 vond ik in de veenkoloniën bij Klazienaveen nog 149 bezette nesten in een sparrenbosje van 10 ha (Bijlsma 1988). Voor sparrenbossen op de Veluwe kon de dichtheid in de jaren zeventig oplopen tot 380 paren/100 ha (Bijlsma 1978). Zulke dichtheden zijn nu uitgesloten.

² Beter is het woord in enkelvoud te gebruiken. Bij vogels is de ontwikkeling van testikels asymmetrisch, waarbij slechts een van beide opzwellt in de seksueel actieve periode. Bij duiven, bijvoorbeeld is de rechter testikel groter dan de linker, maar in verreweg de meeste vogelfamilies (en -soorten) is juist de linker testikel de grootste (Calhim & Montgomerie 2015). Een sluitende functionele verklaring is nog niet bedacht.

de 12 uur is geslonken, het spiegelbeeld van het voorjaar, slinken de reproductieve organen en is het gedaan met de voortplanting (Murton & Westwood 1977: 272). In de jaren zeventig was het inderdaad zo dat er na 10 september een abrupte reductie optrad in het aantal houtduifparen dat een legsel begon, wat niet wegnam dat ik tot half november nieuwe legfels aan de series kon toevoegen (Bijlsma 1978, 1980).

Houtduiven in de 21^{ste} eeuw, voor zover in bossen broedend, leven onder radicaal andere omstandigheden dan hun soortgenoten veertig jaar geleden. De bossen zijn deels ontdaan van sparren en heraanplant met douglas- en fijnsparren is in de ban gedaan (dichte sparrenvakken zijn dus verdwenen, de geliefde broedplaatsen van Houtduiven). De leefomgeving is bovendien gevaarlijker geworden: meer marters en meer roofvogels. En de Oehoe *Bubo bubo* is erbij gekomen, een puike houtduivenvreter. Met 37% in aantal is de Houtduif de belangrijkste prooi onder 4918 Nederlandse en Duitse prooiesten van Oehoes in 2002-09 (Wassink & Hingmann 2010). Het boerenland, waar de duiven de bulk van hun eten halen, is net zo grondig veranderd, met als belangrijkste factor: graanteelt is vervangen door maïsteelt, productiegras en lelies. Vanaf de vroege jaren tachtig zijn Houtduiven in bossen op zandgrond niet voor niets schaars geworden.

Maar hoe zit het met hun broedseizoen? Is dat ingekort, en zo ja, gaat dat gepaard met een latere start in het voorjaar of een vroegere stop in het najaar, of beide tegelijk? Is misschien het hele broedseizoen naar voren geschoven onder invloed van warmer wordende voorjaren (zie Boekema 2020, die na 2010 – in vergelijking met 2000-09 – in bebouwd gebied een vervroeging van de zang constateerde) en vervroeging van de graanoogst (zie voor dat laatste, Bijlsma 2013)? Of vallen de veranderingen in vergelijking met de jaren zeventig mee?

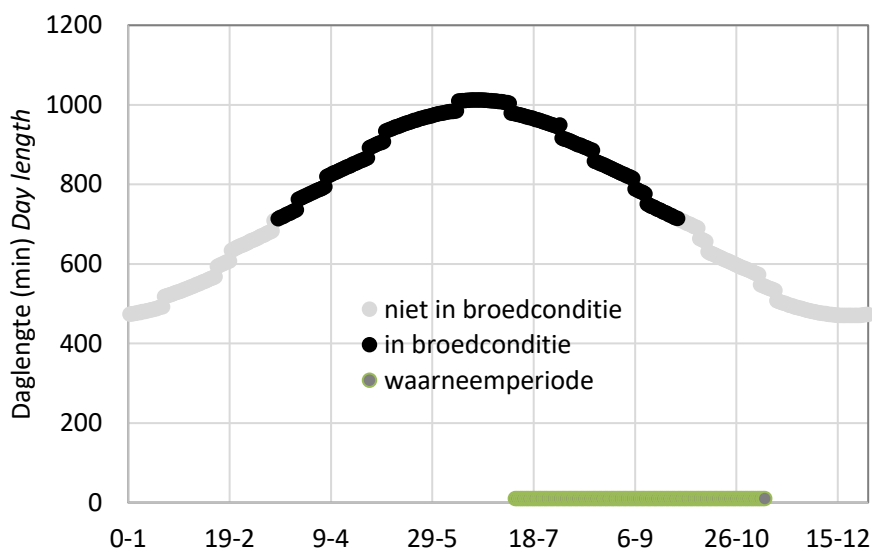
In dit verhaal kijk ik naar de timing van het broedseizoen van een handjevol bosbewonende Houtduiven. Ruim veertig jaar geleden viel de start van de eileg van Houtduiven rond half maart, vrijwel exact het moment waarop de daglichtlengte tot 12 uur is opgelopen. In het najaar was de grenswaarde van 12 uur daglicht geen belemmering om nog twee maanden reproductief actief te blijven bij korter wordende daglichtperiodes, zij het bij sterk afnemend aantal broedpogingen en verslechterend broedsucces (Bijlsma 1980). Het vrijwel onbeperkte voedselaanbod in die jaren – in de vorm van valgraan op akkers – zal de aanjager zijn geweest van de voortzetting van het broedseizoen tot in de vroege winter. Met de huidige landbouwpraktijken op zandgrond lijkt dat uitgesloten. Maar is dat ook zo?

Plaats, werkwijze en basale houtduifkunde

De vierkante kilometer rond mijn huis op Berkenheuvel in West-Drenthe is het toneel van intensief veldwerk van mijn kant. Het gaat om gemengd bos, van opgaande beuk tot middeloude grove den gemengd met zomereik, Amerikaanse vogelkers, lijsterbes en vuilboom, lokaal aangevuld met opgaande fijnspar, douglas en Amerikaanse eik. Het huis staat centraal in het onderzoeksgebied en kijkt uit over een klein heideveld met ven. Het boerenland rond de broedplaatsen bestaat grotendeels uit intensief grasland (zonder weidevogels of leeuweriken, ook geen koeien trouwens). De akkers zijn

in gebruik voor de teelt van maïs, aardappels en lelies. Op slechts twee akkers zag ik in 2022 haver en winterrogge verbouwd worden, respectievelijk bij Midzomer en Diever; de oogst ervan viel rond 14 augustus. Die akkers waren de enige met graan in de wijde omtrek. Graanverbouw is grotendeels verdwenen uit het portfolio van boeren op zandgrond.

Een fijnspar naast huis doet dienst als uitkijkpost, van waaruit ik het grootste deel van de vierkante km rond mijn huis op de Bokkenleegte in Berkenheuvel kan overzien en beluisteren. De registratie van zang, balts en pendelvluchten vond hier plaats, of anders wel vanaf het bankje voor mijn huis met zicht over heideveld en achterliggend naaldbos. Van 10 juli tot en met 10 november 2022 bracht ik hier 12.550 minuten door (ruim 209 uur), tussen 6.00 en 22.00 uur, met het systematisch bijhouden van een veelheid van zaken (Figuur 1).



Figuur 1. Potentieel broedseizoen (zwart) van Houtduiven gebaseerd op daglengte (minuten daglicht), waarbij 12 uur licht per dag het moment is waarop Houtduiven seksueel actief worden (voorjaar, 18 maart) of seksueel in ruste gaan (najaar, <12 uur daglicht, 24 september). Periode voor de gedragswaarnemingen in 2022 is als balk op horizontale as weergegeven. *Length of daylight across the year, with potential egg-laying of Woodpigeon in black (at least 12 h of daylight, between 18 March and 24 September). Period for behavioural observations in 2022 is outlined on x-axis.*

Daaronder op de minuut nauwkeurig de activiteiten van Houtduiven, inclusief zangfrequentie, nestgrommen, balts- en pendelvluchten (van en naar nesten) en boomtopwachters (duif pontificaal in top boom, soms langer dan uur, typerend voor nest vlakbij; Foto 1). Vechtpartijen op de broedplaatsen, gepaard gaande met heftig vleugelgeklapper, zijn goed als zodanig herken- en hoorbaar, maar met de huidige lage dichtheid van Houtduiven is de frequentie ervan sterk afgenomen (Foto 2). Als aanvulling op de waarnemingen in 2022 kon ik gebruikmaken van de systematisch bijgehouden zang/balts en vliegbewegingen van Houtduiven elders op Berkenheuvel en in Boswachterij Smilde in 1990-2022, uitgevoerd vanuit boomtoppen (750 uur tussen 8 juni en 29 september). Tijdens de waarnemingen vanuit de boomtop kon ik het bos over enkele kilometers in de rondte overzien.

De 100 ha bos rond mijn huis kam ik jaarrond uit op houtduifnesten, geholpen door aanwijzingen die zingende, grommende, baltsende en pendelende Houtduiven me in de schoot werpen. Geruide veren en concentraties poep vergemakkelijken het opsporen van vaste zitposten en slaappleatsen (vaak in de buurt van het nest), zo ook eiddoppen van uitgekomen of gepredeerde eieren (Foto 3). De nestlocaties van de in 2022 gevonden en gevolgd duiven lagen gemiddeld 468 m uit de dichtstbijzijnde bosrand (spreiding 310-600 m), en 2.0-3.5 km van de dichtstbijzijnde akkertjes met graan. Gezien de afvliegrichtingen, later bevestigend door boomtopwaarnemingen, waren die akkers daadwerkelijk de bestemming van een deel van de pendelvluchten.



Foto 1. Houtduif in top dode fijnspar, boswachterij Smilde, nabij Alberta, 20 juli 2020. Deze vogel zat daar van 10.51 tot en met 11.57 u zomertijd, kenmerkend gedrag voor een broedvogel vlakbij nest (in combinatie met uitbuiken?) in de nazomer. *Woodpigeon in top of dead Norway spruce, forestry of Smilde, 20 July 2020, present for 66 minutes, typical behaviour of a breeding bird with nest nearby in late summer.*

Houtduiven leggen twee eieren op opeenvolgende dagen (die volcontinu door beide ouders worden bebroed)³, hebben een incubatieperiode van 17 dagen en een nestjongenfase van gemiddeld 23 dagen (in bossen 21-25 dagen; eigen waarnemingen). Van

³ Bij voedselschaarste sluiten broedtijden van man en vrouw niet op elkaar aan, waardoor het nest onbeheerd achterblijft. Dat resulteert geheid in predatie (Bijlsma 1980).

eileg tot uitvliegen neemt rond de 45 dagen in beslag.⁴ Houtduiven maken meerdere legsels per jaar, en zijn keien in het produceren van een vervolglegsel als een eerder broedsel voortijdig is mislukt (niet zelden binnen 10 dagen na mislukking). Zulke nieuwe nesten, net als tweede broedsels, zitten vaak op korte afstand van het eerdere nest.



Foto 2. Vechtpartij van Houtduiven, waarbij ze elkaar met de vleugels van de tak proberen af te slaan, Midzomer, 21 april 2020. Zulke knokpartijtjes kunnen tientallen minuten duren. *High intensity fighting of territorial Woodpigeons, Midzomer, 21 April 2020.*

⁴ A.E.H. Swaen (1915) komt voor een paartje Houtduiven in het Vondelpark tot 45-50 dagen (van eerste ei tot uitvliegen), daaronder 18 dagen voor de incubatie (1 dag langer dan ik vond; v. Siemenszowa-Pietruski meldde al in 1840 een broedduur van 17 dagen bij een paar in gevangenschap). Swaens studie is een prachtig exposé van het leven van Houtduiven, met het soort details waarvan de broedbiologisch angehauchte waarnemer smult. Hij had het geluk dat zijn woning op enkele meters van enkele iepen stond, waarin een duivenpaar zich vestigde. Beter nog: het paar was extreem mak. Zijn waarnemingen verschenen *ad verbatim* in druk, een dag voor dag verslag dat getuigt van nieuwsgierigheid en liefde voor detail (en voor het duivenhuishouden). Als hij uithuizig was, ‘tekenden mijn huisgenoten onmiddellijk het waargenomene op.’

Doordat de predatiedruk op nesten enorm is (in vier intensief gevolgde proefvlakken op de Veluwe leverden 45 van 162 legsels jongen op, waarbij 83% van de mislukkingen met bekende oorzaak voor rekening van predatie kwam: Bijlsma 1980), kan een broedseizoen rommelig verlopen vanwege de voortijdig afgebroken broedsels en de daaropvolgende productie van vervolglegsels. Rommelig voor de grondbewonende waarnemer, wel te verstaan (Tomiałojć 1974). In de setting van West-Drenthe anno 2022, met solitaire paren op 90-250 m afstand van elkaar, was het allemaal iets makkelijker doordat de duiven zo mooi ruimtelijk van elkaar waren gescheiden en de zangposten van de afzonderlijke mannen goed bekend waren (noodzakelijke kennis, want ze kunnen tot zeker 100 m afstand van het nest zingen; Bijlsma 1978).



Foto 3. Eidoppen zijn onmiskenbare indicatoren van een nabije nestplaats bij Houtduiven, zowel van uitgekomen eieren (links) als van gepredeerde eieren (rechts), beide op Bokkenleegte, resp. 24 juni 2016 en 20 mei 2016. *Egg shells on the forest floor are helpful indicators of a nest site, be they from hatched eggs (left) or depredated eggs (right), Bokkenleegte, 24 June 2016 and 20 May 2016.*

Resultaten

Zang, nestgrom en bedelroep

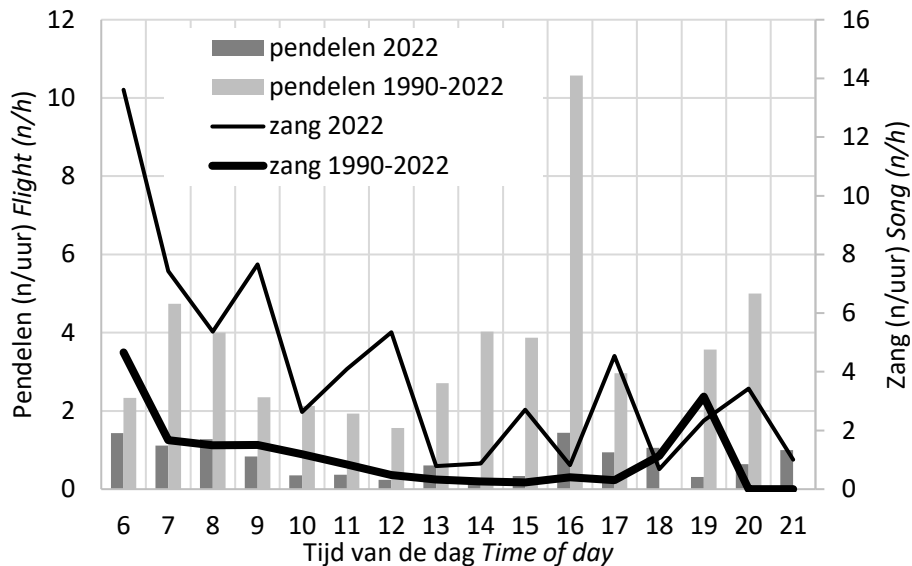
De zang van Houtduiven bestaat normaliter uit een samengestelde serie van koerende segmenten, uiteenvallend in twee subseries van respectievelijk ‘roekóekoe’ (nadruk op de tweede strofe) en ‘koekoe’. Een complete serie van ‘roekóekoe-koekoe’ wordt hier als één zangstrofe gekenmerkt. De meeste Houtduiven gebruiken 2-3 strofes per zangserie, waarna ze een stilte laten vallen. Bij de 496 compleet gescoorde zangseries vanaf 10 juli ging het in 17 gevallen (3.4%) om één enkele serie van roekóekoe-koekoe, 170x om twee series (34.3%), 266x om drie series (53.6%) en 43x om vier series (8.7%). Sommige duiven sloten hun zangserie af met een enkelvoudig ‘roe’

(alsof ze een nieuwe serie wilden inzetten), maar daarin waren ze niet consequent, ervan uitgaande dat de betreffende zanger – op basis van locatie – telkens dezelfde was. De facultatieve nakomer ‘roe’ heb ik – arbitrair – niet als zangstrofe meegerekend (maar wordt door anderen juist de kers op de taart gevonden; Gallagher 2018). Meer dan vier zangstrofes per serie maakte ik niet mee. Mijn Houtduiven waren sowieso gematigd in de output van zang.⁵ Zingende duiven produceerden in 72% van de gevallen maar één zangstrofe per minuut, 24% twee strofen en 4% drie strofen (n=482), waarbij de totale zangperiode zelden langer dan vier minuten was; hierna kon het gemakkelijk een uur stil blijven (let wel: ik heb het over de periode 10 juli-10 november, en over ver uit elkaar broedende duiven in bossen). De karige zangfrequentie maakt het horen van een koerende Houtduif tot een des te groter feest. Als hulp bij het verkleinen van het oppervlak dat moet worden afgezocht op nesten is het echter van beperkte waarde.

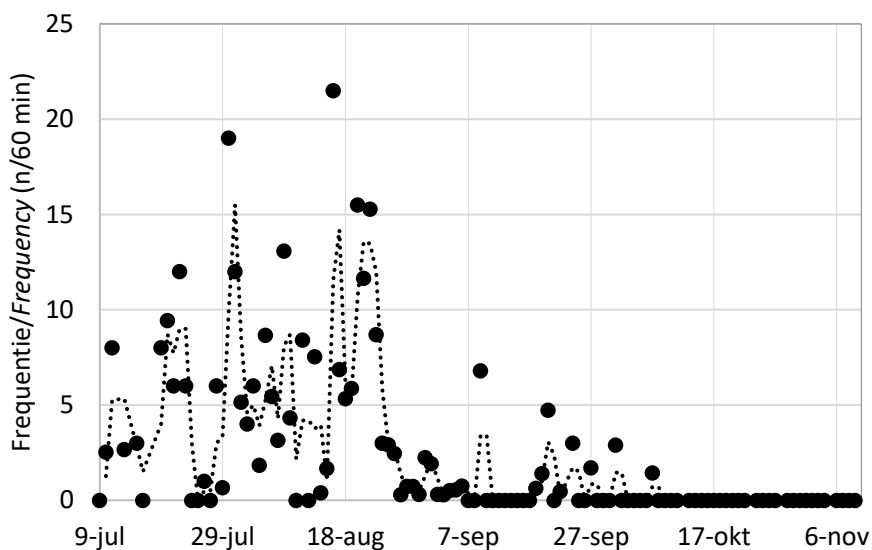
De zang van Houtduiven vertoonde een duidelijke ochtendpiek, was in de vroege middag vrijwel afwezig en voor de rest van de dag sporadisch elk uur eventjes te horen. Dat patroon werd ook zichtbaar bij een sommatie van waarnemingen vanuit boomtoppen over een veel langer tijdvak (1990-2022; Figuur 2). Normaliter verliep de zang na de ochtendpiek met horten en stoten, per uur zelden meer dan één zangperiode van 1-5 minuten, met 1-4 zangseries per minuut. Een Houtduif die eventjes zingend van zich liet horen, activeerde in de meeste gevallen de binnen gehoorafstand zittende andere doffers. Het zorgde voor een kortstondig duivenkoor, al dan niet krachtig visueel en auditief aangevuld met een baltsrondje en enkele vleugelklappen. Zo’n baltsrondje kon overgaan in een pendelvlucht, vooral wanneer de betreffende vogel jongen op het nest had zitten.

Over de tweede helft van het broedseizoen gerekend was zang grotendeels beperkt tot de periodes voorafgaande aan en tijdens de eileg, waarna de zangintensiteit sterk afnam (Figuur 3). Elke nieuwe start, of dat een tweede legsel betrof dan wel een vervolglegsel, was aanleiding voor zingend uitpakken. Dat er na eind augustus weinig meer werd gezongen, wordt begrijpelijk als we bedenken dat het laatste ei (althans in 2022, in mijn beperkte studiegebied op Bokkenleegte) op 2 september werd gelegd. De laatste zangstrofe noteerde ik op 8 oktober, maar feitelijk werd na 10 september nauwelijks meer gezongen.

⁵ Daarbij aangetekend: toen ze nog in losvaste kolonies broedden, kon het een gekte van belang zijn op de broedplaatsen, op sommige momenten van de dag een muur van zang, grommen en klappen. Paar dat aan de specifieke geur van de uitwerpselen die de nesten, de takken rond het nest en de grond bedekten, en je waande je eventjes tussen de trekduiven in Kentucky halverwege de 19^{de} eeuw. Wat het nog mooier maakte: zodra het geluid van de wegklepperende duiven wegstierf (de vakken werden regelmatig bezocht om de voortgang van de broedcyclus te noteren), klonk op de achtergrond het subtiele koeren van Tortelduiven. Inderdaad: meervoud, en toen Tortelduif geheten, in 1976 nog goed voor gemiddeld 5.9 paren/100 ha naaldbos en 8.6/100 gemengd bos op de ZW-Veluwe, met 143 nestvondsten in 1977-81 (Bijlsma 1985).



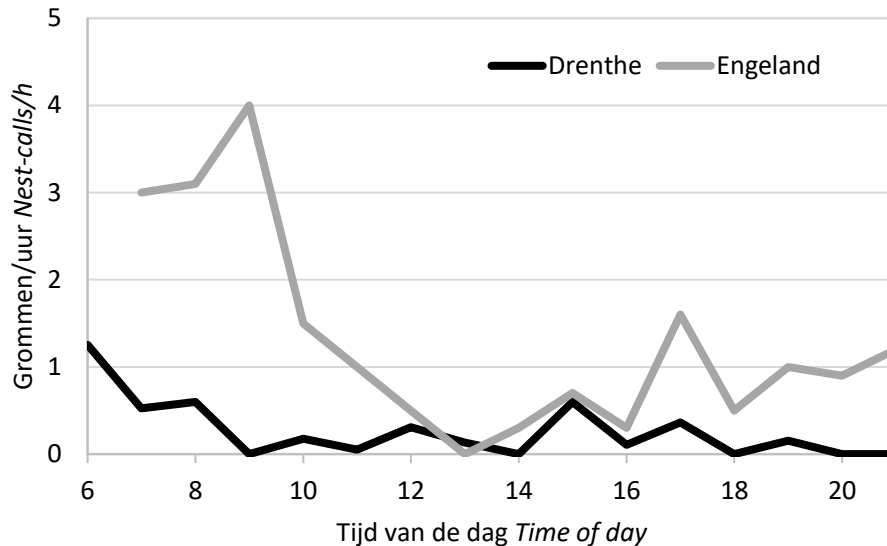
Figuur 2. Gemiddeld aantal pendelvluchten en zangstrofes van Houtduiven per uur over de dag, gesommeerd voor 5 paren in 2022 (209 waarnemingsuren, 10 juli-10 november) en voor boomtopsessies in Drenthe in 1990-2022 (750 uur, 8 juni-29 september). *Mean number of foraging flights and songs per hour of 5 pairs of Woodpigeons (209 h, 10 July-10 November 2022) and for Woodpigeons observed during tree topping sessions in Drenthe in 1990-2022 (750 h, 8 June-29 September).*



Figuur 3. Gezamenlijke zangfrequentie (strofes per uur) van vijf paren Houtduif op Bokkenleegte tussen 10 juli en 10 november 2022; laatste ei gelegd op 8 september. *Daily song frequency of five Woodpigeon pairs at Bokkenleegte between 10 July and 10 November 2022; last egg produced on 8 September.*

De nestgrom is een sonoor tweetonig geluid (lang-kort, waarbij het laatste gedeelte lager van toon is) dat de nestenzoeker als muziek in de oren klinkt en hem in de alerte modus doet schieten. Omdat het op, soms vlakbij, het nest wordt afgegeven (ongeacht in welk stadium het verkeert maar het meest voorafgaande aan de eileg), is het voor de nestenzoeker in bossen (waar tegenwoordig koud zoeken naar nesten een hopeloze onderneming is) een geschenk uit de hemel. Het is vooral de man die de nestgrom bezigt (soms tegelijk buigen en vleugelbibberen), maar vrouwen kunnen

het ook, maar dan zachter en lager van toon (volgens Murton 1965: 106). Rond de plek van de grommer bestaat de kans op het vinden van geruide veren op de grond. Nestgrommen is een geluid dat vooral in de vroege ochtend kan worden gehoord, ook de ervaring van Murton (1965: 215) die een steile ochtendpiek vond in zijn Engelse studiegebied (Figuur 4). In de namiddag vond een kleine (mijn gebied) of minder kleine opleving plaats, die in Engeland tot ver in de avond doorliep (Murton & Isaacson 1962).



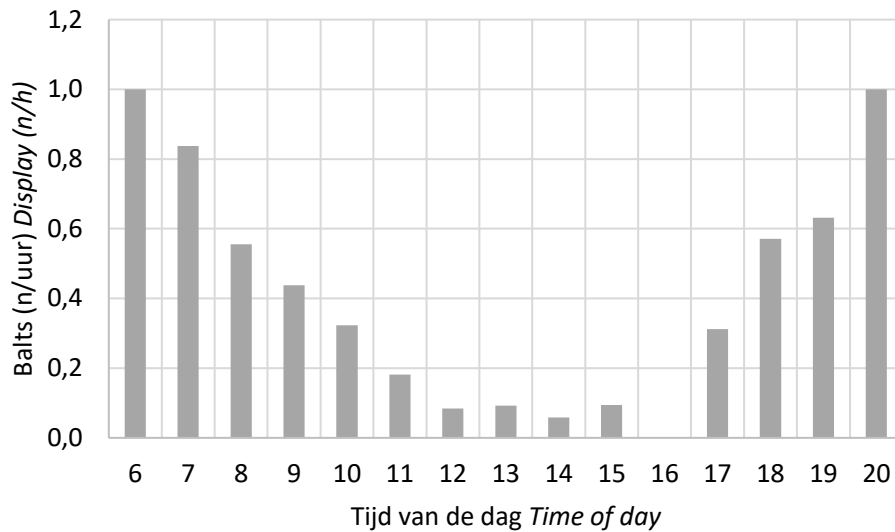
Figuur 4. Frequentie van nestgrommen over de dag (zomertijd) in Drenthe (10 juli-30 september 2022, 6.00-22.00), en in Engeland (110.5 uur geobserveerd tussen april en augustus, 7.00-22.00, tamelijk gelijkmatig verdeeld over de dag, alleen van 13-14 geen observaties). De Engelse data zijn omgezet van GMT naar zomertijd, dus 2 uur erbij opgeteld; Murton 1965: 215. *Number of nest-calls recorded during the day in Drenthe (July-September 2022) and in England (April-August, after Murton 1965: 215). GMT time in Murton's study is converted into summer time, i.e. +2 h. He did not observe between 13:00 and 14:00 summer time.*

Bedelende jongen laten een zachte aanhoudende pieptoon horen. Hongerende nestjongen gaan krijten, een schrill geluid (harde versie van de zachte bedeltoon) dat een geluidsbaken vormt voor de nestenzoeker maar dat al bij lichte wind verrassend lastig is te lokaliseren. In 2022 had één van de nesten naast huis twee hongerige jongen, die ik overdag persistent kon horen bedelen over een afstand van minstens 90 m bij windstil weer (in gesloten bos). Dat nest ging – niet verrassend – over de kop.

Balts

Baltsende Houtduiven zijn – bekeken vanuit het perspectief van de inventariseerder of nestenzoeker – lastige jongens. Krachtige vliegers als ze zijn scheuren ze bij een baltsvlucht makkelijk enkele honderden meters in de rondte. Opstijgen uit, en inzakken in het bos zijn de momenten om in de gaten te houden als het gaat om indicaties van nestplaatsen; in tegenstelling tot Wespddieven gebeurt dat gewoonlijk dicht in de buurt van het nest. Baltsvluchten waren het meest te zien in de vroege ochtend en in de namiddag. Midden op de dag kwam het zelden voor, en dan meestal als een

eenmalige klap van een pendelaar wegvliegend bij het nest op weg naar het foerageergebied, eventjes laten zien wie hier de baas is (althans, daar lijkt het op voor de boomtoppende waarnemer die dat natuurlijk niet echt weet).



Figuur 4. Gemiddeld aantal baltsvluchten per uur van Houtduiven boven het bos, gebaseerd op boomtopsessies in Smilde-Berkenheuvel gedurende 730 uren in juli-september 1990-2022. *Mean number of display flights (n/hour) of Woodpigeons above tree level, Forestry of Smilde-Berkenheuvel, July-September 1990-2022 (730 observation hours from tree tops).*

Pendelvluchten

Bij Houtduiven komt een groot deel van de incubatie voor rekening van de vrouwen (waaronder de nacht), maar ze worden overdag langdurig afgelost door hun partner zodat ze voedselgebieden kunnen bezoeken (Murton 1965). Aflossingen in de eifase komen 2-3x per dag voor. Ook in de jongenfase zijn aflossingen schaars (kleine jongen), net als nestbezoeken van voederende ouders in de latere jongenfase.

De pendelvluchten tussen nest en voedselgebied werden in de vroege jongenfase meestal solitair uitgevoerd. In de latere nestjongenfase gingen pendelvluchten vaak getweën (Foto 4). Het nest bleef dan onbewaakt achter maar na de voeding kon het voorkomen dat een van beide ouders in de nabijheid postvatte in een boomtop (Foto 1). Pendelvluchten, overigens net als baltsvluchten, vinden laag boven het bos plaats. Om ze op te merken is dus een hoge waarneempositie nodig (boomtop) of een vrij blikveld (open plek in het bos, of in de bosrand); van beide maakte ik gebruik tijdens de onderzoeksperiode in 2022. De schaarse voedselvluchten kunnen bij langdurige en veelvuldige observatie toch voldoende zijn om via kruispeiling op een nestplek uit te komen. Bij een beperkt aanbod van voedselgebieden, één akker met graanstoppel bijvoorbeeld, zijn de pendelvluchten echter nagenoeg identiek (baan van heen en weer vliegen), wat een kruispeiling uitsluit. De door mij gevolgde Houtduiven foerageerden – voor zover ik dat kon nagaan – niet in het bos maar op boerenland tot zeker 3.5 km van het nest (zoals vastgesteld aan de hand van pendelaars gevolgd vanuit boomtoppen). Houtduiven hebben een krop, waarin ze forse hoeveelheden voedsel voor de jongen kunnen aandragen. Een lange voedselvlucht is dan energetisch gezien geen probleem gezien de forse voedselhoeveelheid die in één keer wordt

vervoerd. Zo hadden twee net gevoede houtduifpullen van 16 dagen oud, gedood door een adult mannetje Havik op 31 augustus 2009, resp. 355 (16.17 gr drooggewicht) en 263 (12.68 gr drooggewicht) korrels van winterrogge in de krop (Foto 6). Dat zijn uitpuilende kroppen, die bijna een handpalm opvullen. Hoe de vliedunne huid dat kan dragen zonder te scheuren, blijft een raadsel.



Foto 4. Paarsgewijs foerageren van Houtduiven is typerend voor de late jongenfase, hier op stoppel van winterrogge op de Noordes bij Diever, 29 augustus 2022. *Pairwise foraging of Woodpigeons is typical in the late nestling stage, when nests are sparsely visited to feed the squabs; winter rye stubble near Diever, 29 August 2022.*

Broedperiode en -succes

Het paar naast mijn huis begon in 2022 op 6 mei met de eileg, gevolgd door een tweede paar op 18 mei (Tabel 1, Bijlage 1). Van de andere paren vond ik de eerste nesten in juni of juli. Daarna volgden, afhankelijk van de uitkomst van het eerste legsel, nog één tot drie nieuwe broedpogingen per paar, voor een deel vervolglegels (na mislukking van voorafgaande poging). Houtduiven versagen niet snel als het aankomt op de productie van vervolglegels.

De laatste zingende Houtduif noteerde ik op 8 oktober (Figuur 3), de laatste pendelvlucht van een broedvogel op 21 oktober. Daarna verzamelde ik alleen maar nullen (geen zang of balts, geen pendelvluchten; de maximaal tien foeragerende duiven in

november in het beukenbos naast mijn huis waren niet-broedende vogels die op de beukenootjes afkwamen).

Afgaande op de zangfrequentie viel de piek van de seksueel actieve periode van half juli tot eind augustus (Figuur 3). Dat komt overeen met de periode waarin de meeste eieren in de nesten lagen (Tabel 1, Bijlage 1). Nestgrommers werden overwegend tussen 24 juli en 9 augustus gehoord, samenvallend met fases waarin legfels werden voorbereid of gelegd, en met de vroege incubatie. Korte oplevingen van zang vanaf eind augustus vielen telkens samen met de start van een nieuwe legfel. De eieren van het laatste legfel werden op 8 en 9 september gelegd.

Tabel 1. Opeenvolgende legfelproductie en nestsucces van vijf paar Houtduiven op Bokkenleegte in 2022, onder vermelding van type legfel (eerst, tweede of vervolg). *Sequential egg laying, clutch size and fledgling production of five Woodpigeon pairs at Bokkenleegte in 2022 (first, second and repeat layings, third column).*

Paarnummer	Start eileg	Type legfel	Eieren	Uitgevlogen
<i>Pair number</i>	<i>Start laying</i>	<i>Type</i>	<i>Eggs</i>	<i>Fledglings</i>
1	6 mei	eerste	2	0
2	18 mei	eerste	2	0
3	4 juni	eerste	2	0
1	15 juni	vervolg	2	1
2	30 juni	vervolg	2	0
3	10 juli	vervolg	2	2
4	10 juli	eerste	2	2
5	16 juli	eerste	2	2
1	24 juli	tweede	2	2
2	24 juli	vervolg	2	0
4	16 augustus	tweede	2	2
3	20 augustus	tweede	2	2
5	20 augustus	tweede	2	0
2	8 september	vervolg	2	2

De vijf gevolgde paren produceerden 14 legfels, waarvan er acht uiteindelijk 1x 1 en 7x 2 jongen opleverden (Tabel 1). Het klassieke nestsucces was 57%, het eisucces 54% (15 van 28 eieren leverden uitvliegende jongen op).⁶

Discussie

De Houtduiven in Drentse bossen, althans het handjevol dat ik in 2022 op de voet volgde, bleken bijna in alles hetzelfde te doen als de duiven op de Veluwe in de jaren zeventig. Een verrassende uitkomst, gezien de drastische veranderingen in het boerenland en de gevolgen ervan voor de voedselvoorziening van Houtduiven. Het enige

⁶ Toepassing van de Mayfield-methode om het nestsucces te berekenen is hier niet nodig, omdat alle nesten in de nestbouw- en eilegfase werden gevonden. De Mayfield-methode is bedoeld voor broedsels die op uiteenlopende momenten in de broedcyclus zijn gevonden, waardoor een klassieke berekening van het nestsucces een vertekening oplevert ten faveure van succesvolle nesten. Mijn onderzoek was zo intensief dat van alle paren en nesten de volledige nestcyclus – van begin tot eind – kon worden gevolgd.

verschil zat hem in de aanvang van het broedseizoen, dat in Drenthe anderhalve maand later opstartte dan indertijd op de Veluwe (maar zie het megaverschil in steekproefgrootte: 14 en 2033 nesten voor resp. Drenthe in 2022 en ZW-Veluwe in 1977-78; Bijlsma 1978). Een eventueel verlate start staat haaks op de gevonden vervroeging van de zangperiode in (sub-)urbaan gebied in Groningen (Boekema 2020). Omdat zang en balts indicatoren zijn van de reproductieve periode mogen we aannemen dat de Groningse duiven daadwerkelijk vroeger met de eileg zijn gestart in de afgelopen paar decennia.

Zijn bosduiven dan misschien andere duiven dan stadse duiven? Ongetwijfeld, al komen ze in sommige opzichten toch weer overeen. Een studie in Maastricht (in 2003 en 2008) liet zien dat de eerste paren er begin april met de eileg van start gingen (in Assen vanaf 23 maart; van Manen 2005) maar dat de eiproductie tot en met juli spaarzaam bleef; die legfels waren zelden succesvol. De piek van de eileg in Maastricht viel in augustus en de eerste helft van september, zelfs als we rekening houden met het feit dat de zoekinspanning het grootst in de nazomer was. De pendelvluchten suggereerden dat de duiven in de nazomer naar overstaand graan in de hamsterreservaten aan de oostkant van Maastricht vlogen, een afstand van maximaal 5 km (Alblas 2009). Hetzelfde werd gevonden bij gezenderde Houtduiven in Giessen (stadje in Hessen, Duitsland) die hun activiteitsgebied in juli-september naar landbouwgebieden buiten de stad uitbreidden tot gemiddeld 13.0 km² (afgelegd afstanden vanaf het nest gemiddeld 5.7 ± 0.2 km, maximum van 19.7 km), om daar vermoedelijk te profiteren van granen (Schumm *et al.* 2022).

In het Oost-Groningse Vlagtwedde gingen in 1999 en 2000 de meeste paren in de nazomer tot broeden over; 3 paren wisten 2 van 15 nesten succesvol te laten uitvliegen in 1999, en 4 van 7 nesten in 2000 (Luijten 2001).⁷ Dus precies zoals het vroeger op de Veluwe met bosbroedende Houtduiven gebeurde (Bijlsma 1978, 1980), en ook nu in Drenthe plaatsvindt (deze studie). Houtduiven mogen minstens een half jaar lang in de reproductieve modus verkeren (Lofts *et al.* 1967, Murton & Westwood 1977), de gunstige broedperiode valt hoe dan ook in de nazomer. Dat heeft ongetwijfeld te maken met het voedselaanbod. Mijn Houtduiven, zowel op de Veluwe in de jaren zeventig als in Drenthe in 2022, pendelden naar het omringende boerenland om daar te profiteren van liggend graan of valgraan (meest winterrogge, waarvan de oogst op de Veluwe over 1968-2012 bijna een maand vervroegde, van eind augustus naar eind juli/begin augustus; Bijlsma 2013). Het laat zien dat ze nog steeds leunen op het boerenland als verschaffer van hoogwaardig bulkvoedsel (Foto 5). De late start, en het slechte broedsucces, in de eerste maanden van het potentiële broedseizoen zijn evenzovele aanwijzingen dat het bos en de bosomgeving in die tijd onvoldoende voedsel opleveren om een legsel en broedsel volcontinu te bebroeden. Een legsel moet permanent zijn afgedekt om in ieder geval eipredatoren buiten de deur te

⁷ Een groen dorp van c. 15.000 inwoners in de ZO-hoek van Groningen. De onderzochte tuin bevindt zich aan de oostzijde van het dorp, buiten de bebouwde kom en grenzend aan akkerpercelen.

houden (Bijlsma 1980), want de predatiedruk is groot.⁸ Zo vond Chris van Orden in 1956-59 rond Apeldoorn 1182 nesten, waarvan er 872 teloor gingen, grotendeels door predatoren. Wanneer die laatste (in dit geval Gaaien *Garrulus glandarius*) stelsmatig werden uitgeroeid, was het nestsucces heel veel beter. Zo werden in 1956 en 1958 de Gaaien afgeschoten (81 van 97 nesten van Houtduiven succesvol), en in 1957 en 1959 met rust gelaten (11 van 117 nesten succesvol). Een hoge predatiedruk is echter normaal en hoeft niet per se te leiden tot een afname van de stand. Houtduiven zijn goed aangepast op predatie, vanwege hun lange broedseizoen en hun vermogen tot het produceren van vervolglegels (Bijlsma 1980).

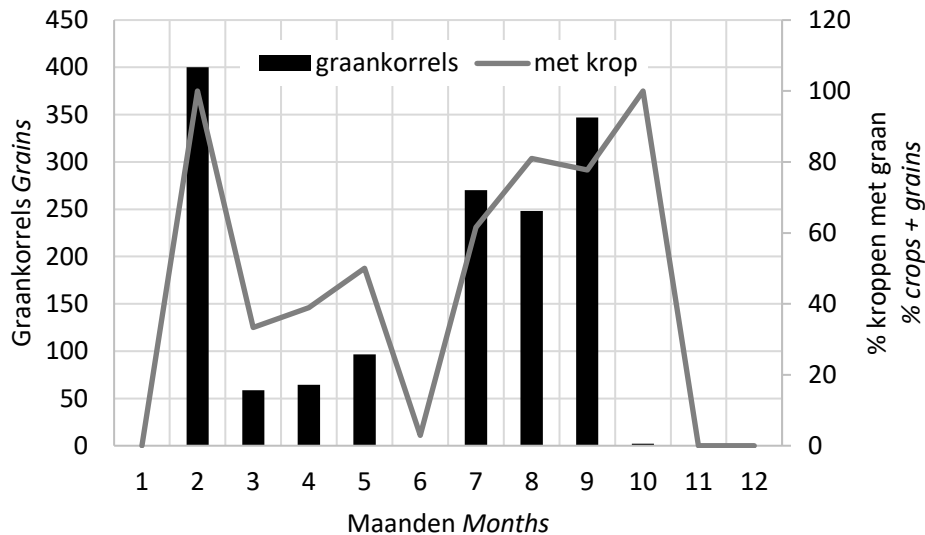


Foto 5. Adulte en juveniele Houtduiven foeragerend op gelegeerde winterrogge op de Noordes bij Diever, 24 juli 2014. *Adult and juvenile Woodpigeons foraging on lodged winter rye near the village of Diever, 24 July 2014.*

Gepiekt broeden in de nazomer, om dan te profiteren van proteïnerijk valgraan, is al zeker een eeuw oud, getuige de analyses van de krop- en maaginhouden van geschoten Houtduiven in de omgeving van Heumen bij Nijmegen (Luden van Heumen

⁸ Oudere nestjongen kunnen zich goed verweren bij het verschijnen van een potentiële predatoren, namelijk door hun keelzak op te blazen, te sissen en stevige klappen met de vleugel(s) uit te delen. Daarmee houd je je geen Havik, Buizerd of Wespandief van het lijf, maar wel Gaaien en Eekhoorns.

1912, 1918a, 1918b).⁹ Als we de uitbijters in februari en oktober buiten beschouwing laten (beide gebaseerd op slechts 1 vogel), zien we dat de meeste duiven in januari-juni geen graankorrels in hun krop hadden (Figuur 5) maar dat de kropen in juli-september veel meer graankorrels telden dan die in welke andere maand dan ook. Dit beeld blijft overeind als we het aantal graankorrels per krop alleen berekenen over Houtduiven die überhaupt graankorrels in de krop hadden: 306-446 korrels/duif in juli-september, tegen 165-193 in maart-mei.



Figuur 5. Maandelijks gemiddeld aantal graankorrels in de kropen van Houtduiven geschoten rond Heumen en omstreken in 1912 en 1913, en percentage duiven met graankorrels in de krop (voor januari-december resp. 1, 1, 6, 18, 14, 34, 39, 21, 9, 1, 1 en 1 ex. per maand beschikbaar; naar Luden van Heumen 1918). *Mean monthly number of cereal grains extracted from crops of Woodpigeons shot near Heumen in 1912 and 1913 (bars), and percentage of pigeons with grains in crop (based on respectively 1, 1, 6, 18, 14, 34, 39, 21, 9, 1, 1 and 1 pigeons per month in January-December).*

⁹ Over Jan J. Luden (het toevoegsel ‘van Heumen’ was een eigen vinding, net als de zelf toegedichte titel ‘Baron’, die wat meer cachet moesten geven aan zijn niet geringe ambities), een hartstochtelijk jager, is een interessante biografie verschenen (Altink 1988). Het geeft achtergronden bij zijn streven om een ‘ornithologisch onderzoeksstation’ van de grond te krijgen, waartoe hij bekende namen en clubs uit die tijd (J. Ritzema Bos, F. Zacher, E. Blaauw, Nederlandsche Ornithologische Vereniging) voor zijn karretje spande om het Ministerie van Landbouw, Nijverheid en Handel te overtuigen tot het verstrekken van subsidie. Dat verpakte hij als: licht in de duisternis willen verschaffen over ‘het nut en de schade’ van vogels, aan de hand van onderzoek naar de maaginhoud van door hem geschoten vogels. Als onderzoeksstation gebruikte hij zijn aangekochte landgoed rond het Heumensche Bos (142 ha, leuk jachtgebied). In een verzoekschrift van 48 gebonden pagina’s probeerde hij dat idee vervolgens aan de toenmalige minister te verkopen, met als frontispice – ongetwijfeld bedoeld als illustratie van zijn ‘wetenschappelijk aanpak’ – een verzameling potten met maag- en kropinhouden (Luden van Heumen 1912). Daar stonk het ministerie niet in: men had andere dingen aan het hoofd, en waarschijnlijk had iedereen wel door dat Luden vooral een jagend warhoofd was met meerdere agenda’s (prominent: jacht, jetsetten, ruzies, zelfs een blauwe maandag componeren).

De Heumense Houtduiven stortten zich vooral op rogge en haver (op 145 duiven resp. 15x en 45x vastgesteld), tegen 1x maïs (NB: de maïsteelt zoals we die nu kennen kwam pas na de late jaren zeventig in zwang), 1x gerst, 2x tarwe en 6x boekweit (toentertijd een gewoon gewas op arme zandgrond). Luden van Heumen (1918a, 1918b) vermeldt nadrukkelijk dat tarwe en gerst in de omgeving van Heumen nauwelijks werden verbouwd. De in voetnoot 6 genoemde Houtduiven uit Drenthe bevestigen dit beeld (graan als voer voor de jongen). Maar Houtduiven zijn opportunistisch genoeg om andere voedselbonanza's aan te boren zodra die zich voordoen (bijvoorbeeld vlierbessen; Dijkstra 2001). Buiten de broedtijd gaat het dan eerst en vooral om eikels (Snouckaert van Schauburg 1908): hij zag 'zeer groote vluchten, waarschijnlijk aangelokt door de massa afgevallen eikels' rond zijn woonplaats Doorn in de winter van 1907/1908. Ook Dijkstra (1943) noteerde veel Houtduiven in mastjaren van eik (1933/34 en 1942/43). Voor beukenootjes geldt hetzelfde verhaal, maar die komen – net als eikels – pas in de herfst beschikbaar, ofwel na de – voor de reproductie cruciale – omslag in daglichtlengte van 12 uur per dag op 24 september. Zulke voedselbergen zijn niet relevant voor broedvogels (Bijlsma 1995, 2007).¹⁰



Foto 6. Nestjonge Houtduif van 16 dagen oud (327 g), met gevulde krop, vers gedood door adult mannetje Havik, Bokkenleepte, 31 augustus 2009 (zie ook voetnoot 6). De huid van de uitpuilende krop is vliedun, en de 355 korrels van winterrogge zijn goed te zien. *Woodpigeon chick, 16 days old (327 g), killed by adult male Goshawk, Bokkenleepte, 31 August 2009. Crop filled to capacity, grains of winter rye clearly visible through paper-thin skin (355 grains, 16.17 g dry weight).*

¹⁰ Tenzij het de conditie beïnvloedt waarmee ze uit de winter tevoorschijn komen. Goed doorvoede duiven zullen eerder in broedconditie komen dan hongerige (Murton & Westwood 1977).

Als alternatief voedsel voor granen werden in kropen van de Heumense duiven een trits planten gevonden, waarvan slechts enkele vaker dan incidenteel: gewone spurrie *Spergula arvensis*, wikke *Vicia* spp. en zegge *Carex* spp. (allemaal in de vorm van zaden), rupsklaver *Medicago* spp. (blad) en bosanemoon *Anemone nemorosa* (wortelstokken). Alternatief voedsel voor granen kwam vooral in aanmerking in maart-juni, ofwel in voorjaar en zomer. De duiven waren dan, bij afwezigheid van bulkvoedsel, gedwongen te foerageren op uiteenlopende, verspreid voorkomende plantensoorten of andere landbouwgewassen dan granen, zoals erwt, kool, raapzaad en radijs (Luden van Heumen 1918a, 1918b). Dat de duiven in die fase niet of nauwelijks aan broeden toekomen, is niet verwonderlijk, net zo min dat de meeste nesten gestart in die maanden voortijdig sneven. Een houtduifnest moet permanent worden bebroed. Dat lukt alleen als man en vrouw gemakkelijk aan voedsel kunnen komen en op tijd zijn voor aflossingen tijdens de incubatie en vroege jongenfase (Bijlsma 1978).¹¹

Waarmee we terugkomen op de aanleiding tot dit verhaal: de timing van het broedseizoen van Houtduiven. Alles wijst erop dat die is zoals die was: een broedperiode van minstens zes maanden (start in maart/april/mei, afloop in september-oktober), met een duidelijke nazomerpiek (juli-augustus), die op zijn beurt samenvalt met rijping en oogst van winter- en zomergranen (zoals ook elders in Europa; zie bijvoorbeeld Murton 1958, Akkermann 1968, Wittenberg 1980, Bengtsson 2001, Ó hUallachan & Dunne 2013, Reichholf 2013, Slater 2018, Negrier *et al.* 2020, Schumm *et al.* 2022). Dat kwam als een verrassing, omdat graanteelt op onze zandgronden geen schim meer is van die van een halve eeuw geleden. De enkele Nederlandse studies van Houtduiven en andere graaneters suggereren dat áls er graan wordt verbouwd, het ging om atypisch landbouw (graanverbouw ten behoeve van hamsters in Limburg, biologisch beheer van akkers door Natuurmonumenten en Het Drentse Landschap in Drenthe; resp. Alblas 2009, Bijlsma 2018). De kelderende aantallen van Houtduiven in bossen zijn in dat opzicht niet verwonderlijk. Dat ze tegelijkertijd massaal in dorpen en steden zijn gaan broeden, verbaast wél gezien nog steeds hun afhankelijkheid van wat er buiten de bebouwing aan gewassen wordt geteeld.

Eerlijk gezegd verwacht ik dat de toename van Houtduiven in verstedelijkt gebied een tijdelijk verschijnsel is. Een aanwijzing daarvoor vond Willem van Manen tijdens een herhalingskartering van nesten in een woonwijk in Assen: 6 nesten in 2015, tegen 27 in 2005 (van Manen 2016).¹² Ook die andere stadse duif, de Turkse Tortel, is op zijn retour (Wijnhoven 2019, Santing & Bijlsma 2022), wat het nog een graadje interessanter maakt omdat Turkse Tortels *niet* voor hun voedsel afhankelijk zijn van graanvelden buiten de bebouwde kom. In parken in Wrocław zag Ludwik Tomiałojć

¹¹ Voortreffelijk onder woorden gebracht door Swaen (1915): ‘Ieder die het broeden van houtduiven wel eens van nabij heeft waargenomen, zal getroffen zijn door den bijzonderen trouw dien de vogels aan den dag leggen bij het zitten op de eieren en het verzorgen der jongen in de eerste dagen, en hun buitengewone “uithuizigheid” zoodra de nieuwe wereldburgers eenigszins krachtiger en groeter worden.’

¹² Hoeveel daarvan bezet waren in de voorafgaande zomer, was niet bekend.

(2011, 2019), na eerst een toename van Houtduiven (een ontvluchting aan de predatiedruk van kraaiachtigen in bos en beemd, dacht hij), een snelle neergang vanaf het moment dat kraaiachtigen zich als broedvogel in de binnenstad meldden. Of zo'n open neergang geheel op conto van aan- of afwezigheid van nestpredatoren kan worden geschreven (in het Poolse geval ging het vooral Bonte Kraaien, met een tijdelijke invloed van Boommarters), valt te bezien (zie ook Bea *et al.* 2011, voor een Baltisch perspectief). Vermoedelijk speelt het voedselaanbod eveneens een rol, en is een hoge predatiedruk mede een afgeleide van een tekort aan bulkvoedsel voor duiven. Tomiałojć (2020) vermeldt terloops de connectie van stedelijke duiven met voedsel op het platteland, echter zonder er op in te gaan. Want wat is 'economisch haalbaar' in termen van de energiehuishouding van Houtduiven? Met andere woorden: hoe ver kan een Houtduif vliegen om voedselopname nog energetisch rendabel te laten zijn. De studie van Schumm *et al.* (2022) liet een uiterste afstand van 19.7 km zien, met een gemiddelde vliegafstand van 5.7 km tussen nest in de stad en foerageerplek buiten de stad. Houtduiven zijn krachtige vliegers. Voor wat vliegkilometers draaien ze hun hand niet om. Plus dat ze een krop hebben waarmee honderden graankorrels in een keer kunnen worden vervoerd, wat een langere voedselvlucht al snel rendabel maakt (Figuur 5, voetnoot 6). En hoe talrijk moet dat voedsel zijn om profijtelijk te kunnen worden gevonden en opgepikt? Mijn Veluwse winterstudie toonde een abrupte daling van het aantal foeragerende Houtduiven zodra de dichtheid van valgraan onder de 100 korrels per vierkante meter zakte. Let wel: een waarde waar we heden ten dage slechts van kunnen dromen op de zandgronden. Ik ben dus sterk geneigd te denken dat voedselaanbod een bepalender factor is in het leven van Houtduiven dan predatie. Ter adstructie: in het recente verleden ging een hoge en gevarieerde predatorenfauna in Nederland gepaard met een hoge dichtheid van Houtduiven. De reproductieve output per paar was – zelfs bij enorme uitval door predatie – ruimschoots voldoende om de populatie op peil te houden of zelfs te laten toenemen (Bijlsma 1978, 1980).¹³

¹³ Onze gesprekken in het verleden gingen vaak over dit onderwerp. Ludwik, gepokt en gemazeld in het 'oerbos' Białowieża, met een grote verscheidenheid aan predatoren, kon zich moeilijk een West-Europees cultuurlandschap voorstellen met óók een enorme predatorenfauna. Hij dacht dat predatie als regulatiemechanisme in intacte bossen à la Białowieża van veel grotere betekenis was dan in verarmde en uitgeklede cultuurlandschappen in West-Europa. Dat die laatste gebieden juist een hoge dichtheid van generalistische predatoren kenden, waaronder Havik en Buizerd (dichtheden vele malen hoger dan in Białowieża), met een navenant hoge predatiedruk op onder meer Houtduiven, kostte enige uitleg mijnerzijds. Dat te meer daar – ik heb het nu over de jaren zeventig – Houtduiven ondanks die enorme predatiedruk super algemeen waren en jaarlijks per paar gemiddeld 2.2 jongen groot kregen bij niet-aflatende predatie (Bijlsma 1980). De predatiedruk in Oost-Polen was ook enorm, en volgens Ludwik verantwoordelijk voor de extreem lage dichtheid van Houtduiven in Białowieża. Het verschil zat hem ongetwijfeld in de omringende landbouw: in Nederland goed voor voedselbergen voor bosduiven (en dus ongebreideld broeden, een conclusie die door Ron Murton ook al voor Engeland was getrokken, en in Nederland door Doude van Troostwijk 1964), in Oost-Polen marginaal. Let wel: de huidige staat van de landbouw lijkt in niets meer op wat in die tijd speelde (in Polen noch Nederland). Zó snel gaan veranderingen.

Hoe de landbouw zich zal ontwikkelen, is niet te voorspellen. Het tij zal voor de Houtduiven vermoedelijk niet snel keren. Maar je weet het nooit. De abrupte omslag van graan naar maïs had ook niemand voorspeld, en ruim voor die tijd niemand de opkomst en ondergang van het tweeslagstelsel en plaggenbemesting, van de hopcultuur, de invloed van runderpest, malaise in de lakennijverheid met een navenante vermindering van de vraag naar schapenwol en inkrimping van de schapenhouderij, de opkomst en ondergang van de rogge- en boekweitteelt, de boter-*boom*, de opkomst van kunstmest en subsidiestelsels (Bieleman 1992). En wie had kunnen voorspellen wat Mansholt teweeg zou brengen? Mansholt zelf in ieder geval niet, getuige zijn latere *mea culpa*. In dat menselijke geweld zijn Houtduiven aanpassingsbereide volgers, nu eens algemeen, dan weer schaars, al naargelang het vlaggetje van de boeren wappert (zie ook Inglis *et al.* 1994). En dát vlaggetje wappert in navolging van de wereldeconomie. Wat maar aangeeft: de stap van vijf houtduifparen op de Bokkenleegte naar wereldwijde fenomenen is minder groot dan je zou denken.

Summary: Bijlsma R.G. 2022. Photoperiod and daily rhythm in Woodpigeons *Columba palumbus*. Drentse Vogels 36: 19-40.

A 100 ha plot in woodland in West-Drenthe was systematically surveyed in 2022 and contained 5 Woodpigeon pairs that produced 14 clutches between 6 May and 8 September (first and last start of laying), including 5 first layings (3x 0, 2x2 fledglings), 6 repeat layings (2x 0, 1x 1, 2x 2 fledglings) and 4 second clutches (1x 0, 3x 2 fledglings). Failures occurred in the egg stage (3x) and chick stage (4x). Laying peaked in late summer, as did nest success. This was reflected in peaks in singing and nest-calling in July-August, and in the frequency of foraging flights. Foraging was focused on cereals (winter rye, oats), for which the pigeons had to fly 2.0-3.5 km from the nest sites to the nearest arable land with cereals. Cereal crops have become scarce in present-day farming regimes on sandy soils (largely replaced by maize, potatoes, industrial grassland and – in Drenthe at least – lilies). Furthermore, harvesting has become highly efficient and very few grains are lost during the process; up to and including the 1970s, spilled grains used to be superabundant on stubble land. The short peak of foraging Woodpigeons on cereal stubble in late summer, as found in Drenthe in 2022, suggests quick depletion of spilled grain, exacerbated by land cultivation in late September. Despite the changes in land use and the scarcity of cereals, Woodpigeons still show a late summer peak in breeding, similar to the pigeon's heyday in the mid-20th century up to and including the 1970s when cereals were still widely available (and crops of pigeons shot in late summer mostly contained grains, based on extensive material collected in 1912 and 1913 in the eastern Netherlands by J.J. Luden van Heumen). Nesting success is best for pairs starting laying in July and August, as it used to be during the past century. Nevertheless, Woodpigeon numbers have dropped considerably, the species now being scarce in woodland on sandy soils (more than decimated compared to surveys in the 1970s and 1980s) and, after an initial boom in the late 20th and early 21st century, are declining in towns and villages. The most likely cause seems to be the substantial reduction of cereals as a crop on farmland, and the subsequent loss of high quality bulk food.

Literatuur

- Akkermann E. 1968. Zur Biologie der Ringeltaube (*Columba p. palumbus* L.). Oldenburger Jahrbuch 64: 43-81.
- Alblas P. 2009. Broedbiologie van Maastrichtse Houtduiven (*Columba palumbus*) in 2003 en 2008. Rapport CNME Maastricht en regio, Maastricht.
- Altink A. 1988. Jan J. Luden: vreemde vogels en gewone vogels in een voormalige heerlijkheid. Europese Bibliotheek, Zaltbommel.
- Bea A. *et al.* 2011. Woodland and urban populations of the Woodpigeon *Columba palumbus* in the eastern Baltic region. *Ardeola* 58: 315-321.
- Bengtsson K. 2001. Which Wood Pigeon *Columba palumbus* clutches generate young? *Ornis Svecica* 11: 99-101.
- Bieleman J. 1992. Geschiedenis van de landbouw in Nederland in 1500-1950. Boom, Meppel.
- Bijlsma R. 1978. De Houtduif (*Columba palumbus*) als broedvogel op de ZW-Veluwe. *Tijftjaf* 23(1): 9-34.
- Bijlsma R.G. 1980. De invloed van predatie op de broedresultaten van de Houtduif *Columba palumbus* op de Zuidwest-Veluwe. *Limosa* 53: 11-19.
- Bijlsma R.G. 1985. De broedbiologie van de Tortelduif *Streptopelia turtur*. *Het Vogeljaar* 33: 225-232.
- Bijlsma R. 1988. De Houtduif: graag een boomvalk als buur. Pp. 44-48 in Desmet J. (red.), *Dierenlevens*. Lannoo, Tielt.
- Bijlsma R.G. 1995. Kieskeurig foerageren door een Houtduif *Columba palumbus*. *Drentse Vogels* 8: 73-75.
- Bijlsma R.G. 2007. Grit in magen van Houtduiven *Columba palumbus*. *Drentse Vogels* 23: 50-52.
- Bijlsma R.G. 2013. Dode winter, of: hoe de vogels van de Veluwe akkers verdwenen. *Limosa* 86: 108-122.
- Bijlsma R.G. 2018. Habitatgebruik van nazomerse Huismussen *Passer domesticus* op het platteland. *Drentse Vogels* 32: 82-98.
- Bijlsma R.G. 2022. Broedseloverlap bij bosbewonende Houtduiven *Columba palumbus*. *Drentse Vogels* 36: 41-47.
- Boekema E. 2020. Zangactiviteit van vogels rond Groningen in de 21^e eeuw: patronen en veranderingen in de broedtijd. *Grauwe Gors* 47: 44-57.
- Calhim S. & Montgomerie R. 2015. Testes asymmetry in birds: the influence of sexual and natural selection. *J. Avian Biol.* 45: 175-185.
- Dijkstra A. 2001. Consumptie van vlierbessen *Sambucus nigra* door Houtduif *Columba palumbus*. *Drentse Vogels* 14: 19-22.
- Dijkstra M. 1943. Houtduiven (*Columba palumbus*)-sterfte 1942/43. *Limosa* 16: 142-145.
- Doude van Troostwijk W.J. 1964. Some aspects of the Woodpigeon population in The Netherlands. *Ardea* 52: 13-29.
- Gallagher H. 2018. De Houtduif en zijn gekoer. *Het Vogeljaar* 66: 149.
- Huysentruyt F., Baert K. & Casaer J. 2013. Onset of Common Woodpigeon *Columba palumbus* breeding season in Flanders as based on gonadal development. *Ardea* 101: 45-48.
- Inglis I.R., Isaacson A.J. & Thearle R.J.P. 1994. Long term changes in the biology of the woodpigeon *Columba palumbus* in eastern England. *Ecography* 17: 182-188.
- Lofts B., Murton R.K. & Westwood N.J. 1967. Photoresponses of the Woodpigeon *Columba palumbus* in relation to the breeding season. *Ibis* 109: 338-351.
- Luden van Heumen J.J. 1912. Iets over onderzoekingen naar het oeconomisch belang der vogels. P.A. Geurts, Nijmegen.
- Luden van Heumen J.J. 1918a. Verslag van krop- en maaginhouden bij de Woudduif (*Columba palumbus* L.). *Ardea* 7: 19-55.

- Luden van Heumen J.J. 1918b. Beknopt overzicht van het voedsel der Woudduif (*Columba palumbus* L.). *Ardea* 7: 55-59.
- Luijten L. 2001. Broedvogelonderzoekje vanuit de luie stoel. *Grauwe Gors* 29: 45-48.
- Manen W. van 2005. Nestelende Houtduiven *Columba palumbus* in Assen. *Drentse Vogels* 19: 47-50.
- Manen W. van 2015. Minder Houtduiven *Columba palumbus* in Assen? *Drentse Vogels* 29: 34-37.
- Murton R. 1958. The breeding of Woodpigeon populations. *Bird Study* 5: 157-183.
- Murton R.K. & Isaacson A.J. 1962. The functional basis of some behaviour in the Woodpigeon *Columba palumbus*. *Ibis* 104: 503-521.
- Murton R.K., Isaacson A.J. & Westwood N.J. 1963. The food and growth of nestling wood-pigeons in relation to the breeding season. *J. Zool.* 141: 747-781.
- Murton R.K. 1965. *The Woodpigeon*. Collins, London.
- Murton R.K. & Westwood N.J. 1977. *Avian breeding cycles*. Clarendon Press, Oxford.
- Ó hUallachain D. & Dunne J. 2013. Seasonal variation in the diet and food preference of the Woodpigeon *Columba palumbus* in Ireland. *Bird Study* 40: 417-422.
- Orden C. van 1961. Enkele gegevens omtrent de Vlaamse gaai als Houtduivenregulator. *De Levende Natuur* 64: 214-215.
- Reichholf J.H. 2013. Unterschiede im Verlauf dreier Brutzeiten der Ringeltauben *Columba palumbus* in Südbayern und ihre Implikationen. *Mitt. Zool. Ges. Braunau* 11(1): 37-46.
- Santing J. & Bijlsma R.G. 2022. Schommelingen in de broedvogelstand van Exloo, een esdorp aan de rand van het Drents Plateau, tussen 1976 en 2022. *Drentse Vogels* 36: 84-126.
- Schumm Y.R. *et al.* 2022. Should I stay or should I fly? Migration phenology, individual-based migration decision and seasonal change in foraging behaviour of Common Woodpigeons. *The Science of Nature* (2022)109:44.
- Siemenszowa-Pietruski S.K. v. 1840. Fortpflanzung der Ringeltaube in der Gefangenschaft. *Archiv für Naturgeschichte* 6: 43-46.
- Slater P. 2018. Woodpigeons: better late than never. *Lifecycle, Autumn 2018* (issue 8): 6-8.
- Snouckaert van Schauburg R. 1908. Ornithologie van Nederland. Waarnemingen van 1 mei 1907 tot en met 30 April 1908. *Verslagen en Mededeelingen N.O.V.* 5: 13-26.
- Swaen A.E.H. 1915. Over het broeden der houtduif (*Columba palumbus* L.). *Ardea* 4: 22-31.
- Tomiałojć L. 1974. The influence of breeding losses on the results of censusing birds. *Acta Ornithol.* 14: 386-393.
- Tomiałojć L. 2011. Changes in breeding bird communities of two urban parks in Wrocław across 40 years (1970-2010). *Ornis Polonica* 52: 1-52.
- Tomiałojć L. 2020. Impact of nest predation on migratory Woodpigeons *Columba palumbus* in Central Europe – breeding densities and nesting success in urban versus natural habitats. *Acta Ornithol.* 55: 139-154.
- Wassink G. & Hingmann W. 2010. Het dieet van de Oehoe in Nederland en enkele aangrenzende gebieden in Duitsland. *Limosa* 83: 97-108.
- Wijnhoven H. 2019. *De Turkse tortel*. Atlas Contact, Amsterdam/Antwerpen.
- Wittenberg J. 1980. Brutzeit und zeitliche Verteilung der Bruten einer Population der Ringeltaube (*Columba palumbus*). *J. Ornithol.* 121: 96-101.

Adres: Doldersummerweg 1, 7983 LD Wapse, rob.bijlsma@planet.nl

Bijlage 1. Eieren en jongen van Houtduiven aanwezig op 100 ha rond Bokkenleegte per 10/11-daagse periode tussen 1 mei en 10 november 2022, weergegeven als gemiddeld aantal per dag (plus aantal actieve nesten). *Number of eggs and chicks of Woodpigeons per 100 ha at Bokkenleegte per 10/11-day periods between 1 May and 1 November 2022, expressed as mean number per day. Nests = number of active nests.*

Tijdvak	Nesten (n)	Eieren (som)	Jongen (som)
<i>10/11-day period</i>	<i>Nests (n)</i>	<i>Eggs (sum)</i>	<i>Young (sum)</i>
1-10 mei	1	0.9	0.0
11-20 mei	2	2.5	0.0
21-31 mei	2	2.7	1.3
1-19 juni	3	2.0	2.7
11-20 juni	3	3.3	1.2
21-30 juni	3	2.2	1.9
1-10 juli	3	0.7	4.9
11-20 juli	5	4.3	2.4
21-31 juli	5	8.7	2.6
1-10 augustus	5	7.9	5.5
11-20 augustus	5	1.0	5.9
21-31 augustus	5	6.0	3.5
1-10 september	5	2.9	4.2
11-20 september	4	1.8	4.4
21-30 september	3	1.0	4.7
1-10 oktober	1	0.0	2.0
11-20 oktober	1	0.0	1.4
21-31 oktober	0	0.0	0.0
1-10 november	0	0.0	0.0

Bijlage 2. Tijdsbesteding in minuten per daguur zomertijd in 2022 (Bokkenleegte) en in 1990-2022 tijdens boomtopsessies in Smilde-Berkenheuvel (alleen dagen waarop Houtduiven systematisch werden genoteerd). *Number of observation minutes per hour summer time in 2022 (Bokkenleegte) and in 1990-2022 during tree top sessions in the forestry of Smilde-Berkenheuvel (only observations bouts when Woodpigeons were systematically recorded).*

Daguur <i>Time of day</i>	2022	1990-2022
6	335	180
7	645	430
8	890	2160
9	930	6850
10	1350	9845
11	1460	10590
12	1260	6383
13	1285	3910
14	1130	2065
15	885	1270
16	625	590
17	575	385
18	455	210
19	385	95
20	280	60
21	60	0