

De invloed van predatie op de broedresultaten van de Houtduif *Columba palumbus* op de Zuidwest-Veluwe

The influence of predation on the breeding results of the Woodpigeon *Columba palumbus* on the South-west-Veluwe

Rob G. Bijlsma

Houtduiven *Columba palumbus* broeden van maart tot en met oktober (soms november) en zijn theoretisch in staat binnen deze acht maanden vier tot vijf broedsels van elk twee jongen groot te brengen. In werkelijkheid bedraagt het aantal uitvliegende jongen per paar per jaar 1,57-2 in Duitsland (Bettmann 1971), 1,2-3,1 in Nederland (Bijlsma 1978) en 2,1 in Engeland (Murton 1958, Murton & Isaacson 1964).

Een van de belangrijkste broedsucces verlagende factoren is predatie. Het materiaal van Murton (1958, 1960, 1965b) en Murton & Isaacson (1964) laat daarover geen twijfel bestaan. De gegevens uit Duitsland (Akkermann 1965), Polen (Tomialojć 1974, 1978) en Nederland (Bijlsma 1978, van Orden 1961) wijzen eveneens sterk in deze richting.

In dit artikel zal op grond van eigen materiaal, verzameld in vier proefvlakken op de Zuidwest-Veluwe, de invloed van predatie op de broedresultaten van Houtduiven gequantificeerd worden. Deze gegevens werden overwegend in 1978 verzameld en met betrekking tot de jaren daarvoor al deels gepubliceerd (Bijlsma 1978).

Terrein van onderzoek

Binnen het bijna 200 km² grote studiegebied „de Zuidwest-Veluwe” werden vier proefvlakken gekozen. Deze terreinen kende ik grondig, waren snel bereikbaar, makkelijk te controleren en vertegen-

woordigden een karakteristiek Houtduivenbiotop. Drie proefvlakken waren gelegen in aaneengesloten bossen, nl. in de Sysselt (Ss) en in de Oostereng (OI en OII), de vierde in de villawijk Wageningen-Hoog (WH). Een korte typering van elk volgt hieronder.

Op Wageningen-Hoog werd het proefvlak van 0,19 ha dagelijks gecontroleerd. Opgaand loofhout met klimop werd afgewisseld met Rhododendrons *Rhododendron spp.*, verspreide Zomereiken *Quercus robur*, Douglassparren *Pseudotsuga menziesii*, een Krent *Amelanchier lamärckii* en een open plek. Menselijke verstoring was minimaal. In de Sysselt, een landgoed ten oosten van Ede, werd een proefvlak van 1,5 ha gekozen, bestaande uit een 24-jarige, slecht gedunde opstand Fijnspar *Picea abies* met tussenbeplanting van jongere Fijnsparren en afgestorven stammen van Vuilboom *Rhamnus frangula* en Berk *Betula verrucosa*. Menselijke verstoring was minimaal. Twee proefvlakken, OI en OII, lagen in de boswachterij Oostereng tussen Bennekom en Renkum. OI, ter grootte van één ha, betrof een tweemaal gedunde opstand van 22-jarige Douglasspar zonder ondergroei. OII (1,3 ha) bestond uit een gesloten opstand 18-jarige Douglasspar zonder ondergroei. Beide terreinen ondervonden weinig last van menselijke activiteiten.

Over de aanwezigheid en talrijkheid van predatoren op de Zuidwest-Veluwe informeert tabel 2.

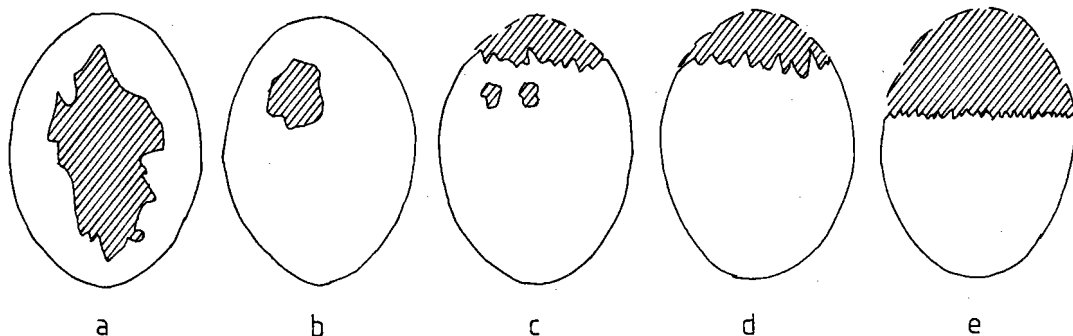


Fig. 1: Resten van Houtduif-eieren. De arcering geeft het verdwenen gedeelte aan.

a = Ekster, b = Vlaamse Gaai, c = Wezel/Hermelijn, d = Eekhoorn, e = normaal uitgekomen.

Remnants of Woodpigeon-eggs. Shading shows disappeared parts.

a = Magpie, b = Jay, c = Weasel/Stoat, d = Squirrel, e = hatched.

De gemiddelde dichtheden in deze tabel zijn berekend over een oppervlak van 11 780 ha. Het merendeel van de genoemde roofvijanden komt voor rond de vier proefvlakken en wel in dichtheden boven het gemiddelde.

Werkwijze

De broedsuccesgegevens werden op identieke wijze als in 1976 en 1977 bepaald (Bijlsma 1978). Hierbij werd Wageningen-Hoog dagelijks gecontroleerd, de Syssest en Oostereng I eenmaal per tien dagen en Oostereng II vijf tot acht maal per maand. De controles liepen van half maart tot en met eind november.

Bij mislukte broedsels trachtte ik zo nauwkeurig mogelijk de oorzaak te achterhalen. In de eifase bleken eiresten een vrij betrouwbaar hulpmiddel bij het op naam brengen van de roofvijand (fig. 1).

Eksters *Pica pica* hakten een fors gat in het midden van de eieren. Zwarte Kraaien *Corvus corone*

pasten eenzelfde techniek toe of vernielden de eieren volledig (fig. 1a). Vlaamse Gaaien *Garrulus glandarius* maakten een vrij klein, min of meer rond gat (fig. 1b). Wezel *Mustela nivalis* en Hermelijn *Mustela erminea* manipuleerden de eieren door de hoektanden door de eischaal te drukken, herkenbaar aan de twee kleine, naast elkaar gelegen gaten. Vervolgens werd één van beide polen afgeknaagd (fig. 1c). Ik kon geen verschil vinden tussen Wezel- en Hermelijnpredatie zodat ik ze samengevoegd heb. Eekhoorns *Sciurus vulgaris* beten één ei-uiteinde brokkelig af (fig. 1d). Predatieresten van eieren lagen bijna altijd op of onder het nest en slechts zelden op enige afstand daarvan. De schalen van normaal uitgekomen eieren (fig. 1e) hadden een fijn gekartelde rand (veroorzaakt door de eitand van het jong) en een uitgedroogd, naar binnen gekruld membraan langs de rand ervan. De schalen werden door de ouders van het nest verwijderd waarbij vaak de kleinere helft in de grotere werd geplaatst. In tegenstelling

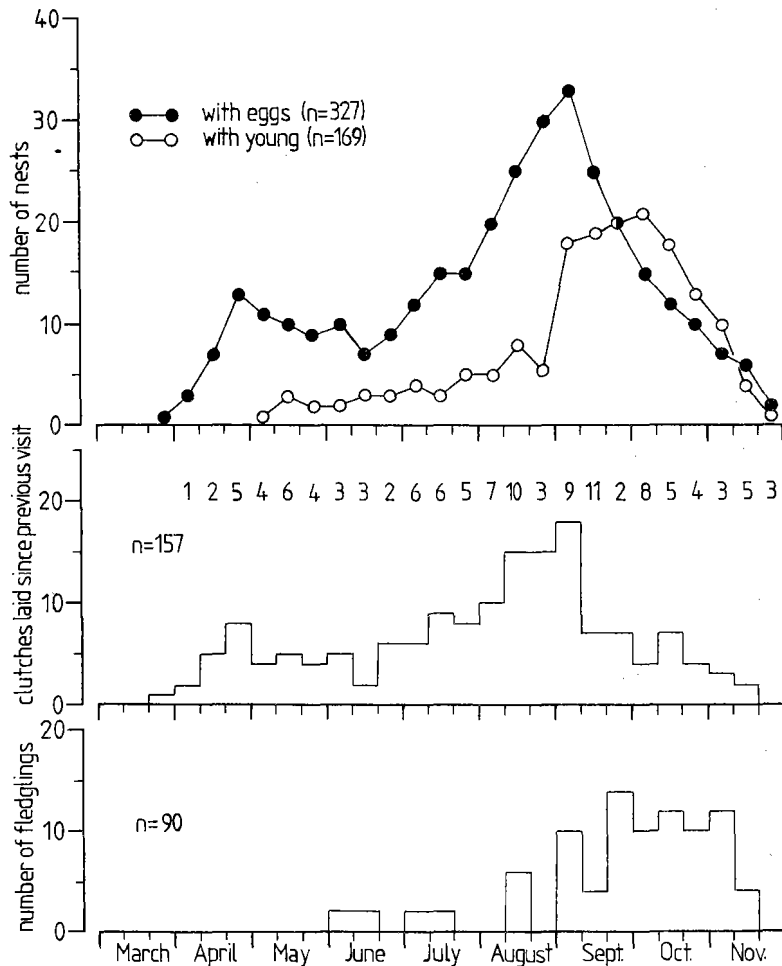


Fig. 2: Seizoensvariatie in aantal bezette nesten, aantal nieuwe legfels sinds vorige bezoek en aantal uitvliegende jongen in 1978. De cijfers in de middelste figuur geven het aantal mislukte broedsels per decade aan.
Seasonal variation in number of occupied nests, number of clutches started since previous visit and number of fledglings in 1978. Numerals in middle figure show failed breeding attempts per decade.

tot bij gepredeerde eieren ontbraken bloed- of eiwitresten op de schalen van goed uitgekomen eieren.

In 46 gevallen werd de roofvijand op heterdaad betrapt en de resultaten van hun werkzaamheden werden vergeleken met bovenstaande determinatiegegevens. In negen gevallen zou een verkeerde determinatie zijn gemaakt indien de predator niet was betrapt (20%). Een overeenkomstige fout in de lijst van roofvijanden en de frequentie van hun optreden is zodoende onvermijdelijk.

Predatoren van nestjongen waren moeilijk op soort te brengen. De aanwezigheid van plukresten, omstandigheden van de plukplaats, excrementen en ruiveren of haren van de dader verschaften echter belangrijke informatie. Roofzoogdieren plukten hun prooi slechts zeer gedeeltelijk waarbij de veren, indien aanwezig, werden afgebeten. Doordat Vossen *Vulpes vulpes* geregeld de deels verorberde prooien meesleepten, verdween tevens veel informatie. Roofvogels plukten hun prooi op de grond en veelal op vaste plukplaatsen in de omgeving van het eigen nest. Uilen plukten de prooi in bomen. De veren lagen hierbij verstrooid op de bodem en meestal niet ver van de plaats waar de prooi was geroofd. Kraaiachtigen pikten van de rug of borst een deel van de veren weg en vraten bij uitzondering de gehele prooi op. Zodoende bleven vleugelschoppen, halve karkassen, poten e.d. als getuige achter. Deze resten bleven in de buurt van de plaats waar het jong was gegrepen.

Een nest zonder broedende oudervogel en met steenkoude eieren werd beschouwd als verlaten. Vlaamse Gaaien doorzochten geregeld de broedplaatsen op zoek naar onbeheerde nesten (pag. 13, 15) zodat het opgegeven aantal verlaten legsels aan de lage kant zal zijn. Leeg aangetroffen nesten, welke bij de voorgaande controle nog bezet waren, werden nauwgezet met een loupe onderzocht. Forse eischilfers met bloed- of eiwitresten duiden op predatie, fijne schilfers echter op uitgekomen eieren. Bloed- en veerresten op en onder het nest waren een aanwijzing voor roven. Een leeg nest met veel faeces en dons op de rand en zonder tekenen van geweld wees op een succesvol uitgevlogen broed.

Het lange broedseizoen (acht tot negen maanden)

maakte een directe telling van het aantal broedparen onmogelijk. Ervan uitgaande dat een Houtduivenpaar gedurende één broedseizoen niet van broedplaats verwisselde, en dat het eerst begonnen paar nog broedend aanwezig was op het moment dat het laatste paar begon, leverde het maximum aantal bezette nesten het aantal broedparen op. Hoewel met name de eerste veronderstelling niet geheel zeker is, zie ik geen andere mogelijkheid te komen tot een betere bepaling van het aantal broedparen.

Broedseizoen

Het broedseizoen liep van eind maart tot en met november (fig. 2). De legselproductie piekte binnen dit tijdvak tweemaal, nl. zwak aan het eind van april en sterk op de overgang van augustus naar september. In tegenstelling tot voorgaande jaren werden in oktober en november nog relatief veel legsels gemaakt. Deze late opleving in de legselproductie was mogelijk het gevolg van de overwegend natte en koude zomer van 1978. Een dergelijk lang broedseizoen vond ik ook in 1976 en 1977 (Bijlsma 1978) en is tevens in ieder geval in Duitsland (Akkermann 1965), België (Schnock & Seutin 1973), Engeland (Murton 1958) en Zweden (Ljunggren 1968) gebruikelijk.

Uit figuur 2 is verder op te maken dat de eerste helft van het broedseizoen zeer weinig uitvliegende jongen opleverde. Pas in september en oktober volgde een abrupte toename in het aantal nesten met jongen, direct volgend op de legpiek van augustus en september. De meerderheid van de jongen verliet het nest in september en oktober: 68,8% bij $n=90$. Ook deze resultaten komen overeen met de gegevens van 1976 en 1977, op grond waarvan werd berekend dat 67,3-72,1% van de uitvliegende jongen afkomstig was van in augustus en september begonnen broedsels (Bijlsma 1978).

Broedsucces

Gesommeerd voor de vier proefvlakken vertoonde het broedsucces een seizoensgebonden schommeling. De vroeg en laat begonnen legsels leverden

Tabel 1: Broedsucces per maand voor de vier gesommeerde proefvlakken (3,99 ha) in 1978
Monthly breeding success in four sampling-plots (3,99 ha) in 1978

Maand Month	aantal eieren gelegd no. eggs laid	aantal eieren uitgekomen no. eggs hatched	aantal jongen uitgevlogen no. young fledged	% eieren uitgekomen % eggs hatched	% jongen uitgevlogen % young fledged
maart	2	0	0	0	0
april	30	6	4	20	13
mei	26	4	4	15	15
juni	26	8	2	31	8
juli	48	20	14	42	29
augustus	84	38	32	45	38
september	68	36	30	53	44
oktober	32	12	4	38	13
november	10	2	0	20	0
Totaal/Total	326	126	90	38,7	27,6

geen uitvliegende jongen op terwijl de in juni aan-gevangen broedsels een zeer laag broedsucces hadden. De in april en mei, maar vooral de in de na-zomer gestarte legfels waren succesvoller, met name die in augustus en september (tab. 1). Bij benadering eenzelfde variatie werd in 1977 ge-vonden (Bijlsma 1978) en is eveneens karakteristiek voor de Engelse situatie (Murton 1958). De ver-klaring van dit fenomeen is te vinden bij Murton & Isaacson (1964), Murton & Westwood (1977) en Murton, Westwood & Isaacson (1964). Zonder hier verder dieper op in te gaan, kan gesteld wor-den dat het beschikbare materiaal aannemelijk maakt dat op de Zuidwest-Veluwe dezelfde fak-toren een overheersende rol spelen bij de bepaling van het broedseizoen en het broedsucces.

Het gemiddelde broedsucces van 27,6% in 1978 is laag vergeleken met de 44,4% van 1977 (Bijls-ma 1978). Binnen de vier proefvlakken varieerde het van 20,0% voor Wageningen-Hoog, 27,8% voor de Sysselt, 23,9% voor Oostereng I tot 34,1% voor Oostereng II. Deze variatie werd in hoge mate bepaald door de broeddichtheden (tab. 6) en zal in de volgende paragrafen behandeld worden in samenhang met predatie.

Predatie

Het aantal roofvijanden van Houtduiven op de Zuidwest-Veluwe is groot en gevarieerd. In dit op-zicht wijkt de situatie in mijn studiegebied sterk af van de aan predatoren relatief arme proefvlakken die Murton *et al.* in Engeland onderzochten.

De in tabel 2 gepresenteerde gegevens hebben be-trekking op de Zuidwest-Veluwe exclusief de Gel-derse Vallei, de uiterwaarden van de Rijn en de dorpen en steden (Wageningen-Hoog uitgezon-derd). Het oppervlak van dit overwegend uit bos,

heide en akkerland bestaande Veluwe-gedeelte bedraagt 11 780 ha. In 1976 bedroeg het aantal Houtduif-territoria in dit gebied tenminste 4792 ($\bar{x}=40,7$ territoria per 100 ha). Tabel 2 bevat ge-gevens uit 1976 (kraaiachtigen en roofzoogdieren) en 1978 (roofvogels en uilen). De vermelde prooi-keus is uitsluitend gebaseerd op eigen waarnemin-gen op de Zuidwest-Veluwe. Bij het beschouwen van de omvang van de roofvijandenpopulatie moeten we terdege beseffen dat de gepresenteerde cijfers betrekking hebben op paren. Het aantal individuen ligt dus dubbel zo hoog en hierbij op-geteld dienen nog de solitaire niet-broeders en na afloop van het broedseizoen tevens de jongen (Bijlsma 1977a, 1977b)

Niet alle predatoren zijn van belang. Van Wespen-dief, Boomvalk, Torenvalk, Steenuil, Ransuil en Kauw vormen Houtduiven een incidenteel onder-deel van het dieet. De predatie door Raaf, Boom-marter en Nerts kan intensief zijn maar is lokaal geconcentreerd. In mijn proefvlakken ontbraken ze. Aangezien in deze studie wordt gekeken naar predatie op eieren en nestjongen, zijn vooral Zwarte Kraai, Ekster, Vlaamse Gaai, Wezel, Hermelijn en Eekhoorn van belang.

Het effect van de totale roofdier-populatie op de totale Houtduifpopulatie zal niet behandeld wor-den. Genoeg zij het er op te wijzen dat een hoog predatoren-niveau in mijn studiegebied samengaat met hoge dichtheden Houtduiven.

Intensiteit van de predatie. In de vier proefvlakken werden in totaal 162 broedpogingen vastgesteld waarvan er 117 (72,2%) mislukten. In ieder geval 82 hiervan kwamen op rekening van roofvijanden, dat is 82,8% van de gevallen waarbij de oorzaak van de mislukking bekend was (tab. 3). Al eerder is gememoreerd dat het aantal predatie-gevallen

Tabel 2: Dichtheid van Houtduif-predatoren op het Veluwegedeelte van de Zuidwest-Veluwe (11 780 ha), alsmede hun prooi-keus. Dichtheden van Wezel, Hermelijn en Nerts zijn relatief: +=schaars, +=vrij talrijk, +++=talrijk.

Density of Woodpigeon-predators on the Veluwe-part of the Southwest-Veluwe (11 780 ha) as well as their choice of prey.

Relative densities for Weasel, Stoat and Mink: +=scarce, +=rather numerous, +++=numerous.

Predator	aantal paren no. of pairs	aantal paren per 100 ha no. pairs/100 ha	predatie op eieren eggs	predation of nestjongen young	adulten full-grown
Havik <i>Accipiter gentilis</i>	24	0,20	—	+	+
Sperwer <i>Accipiter nisus</i>	31	0,26	—	+	+
Buizerd <i>Buteo buteo</i>	28	0,24	—	+	+
Wespendif <i>Pernis apivorus</i>	12	0,10	—	+	—
Boomvalk <i>Falco subbuteo</i>	23	0,20	—	+	—
Torenvalk <i>Falco tinnunculus</i>	55	0,47	—	+	—
Steenuil <i>Athene noctua</i>	29	0,25	—	+	—
Bosuul <i>Strix aluco</i>	81	0,69	—	+	+
Ransuil <i>Asio otus</i>	153	1,30	—	+	—
Raaf <i>Corvus corax</i>	1	0,01	+	+	+
Zwarte Kraai <i>Corvus corone</i>	221	1,88	+	+	—
Kauw <i>Corvus monedula</i>	384	3,26	+	+	—
Ekster <i>Pica pica</i>	354	3,01	+	+	—
Vlaamse Gaai <i>Garrulus glandarius</i>	1074	9,12	+	+	—
Boommarter <i>Martes martes</i>	8	0,07	+	+	+
Wezel <i>Mustela nivalis</i>	+++	?	+	+	—
Hermelijn <i>Mustela erminea</i>	++	?	+	+	—
Nerts <i>Mustela vison</i>	+	?	+	+	—
Eekhoorn <i>Sciurus vulgaris</i>	209	1,80	+	+	—

Tabel 3: Mislukkingsoorzaken per maand gedurende 1978
Causes of failure per month during 1978

Maand Month	april	mei	juni	juli	aug	sep	okt	nov	totaal total	% eipredatie % egg-predation
Vlaamse Gaai <i>Garrulus glandarius</i>	3	7	4	6	6	6	7	1	40	100
Ekster <i>Pica pica</i>		1		5	3	1	2	1	13	62
Zwarte Kraai <i>Corvus corone</i>		1	1	1	1				4	25
Buizerd <i>Buteo buteo</i>					1	1	1		3	0
Wezel/Hermelijn <i>Mustela nivalis/erminea</i>				1	2	1	1	1	6	100
Eekhoorn <i>Sciurus vulgaris</i>		3	2	2	1	6	1	1	16	100
Verlaten (<i>deserted</i>)	3	1	1		3	4	1		13	100
Nest- of broedval (<i>dropping of nest or brood</i>)							1	3	4	100
Onbekend (<i>unknown</i>)	2	1		2	3	3	3	4	18	78

geflatteerd kan zijn doordat bijna alle verlaten legfels ten prooi vielen aan roofvijanden. Daar staat tegenover dat vermoedelijk een belangrijk deel van de legfels verloren door onbekende oorzaak, te wijten was aan predatie.

Veruit de belangrijkste predatoren waren Vlaamse Gaai en Eekhoorn, direkt gevolgd door de Ekster (tab. 3). De Ekster-gevallen waren voornamelijk afkomstig van Wageningen-Hoog; in de bossen was deze soort veel minder succesvol. Meer dan de overige soorten bleken Vlaamse Gaai en Eekhoorn in staat behendig door dichte opstanden te manoeuvreren op zoek naar onbeheerde legfels. Wezel en Hermelijn zijn overwegend grondpredatoren voor wie het lokaliseren van prooi op zeven tot negen meter hoogte niet meevalt. Zwarte Kraai en Buizerd zijn te lomp om zich succesvol te doen gelden in de doorgaans dichte Houtduifbroedbossen. In meer open percelen nam hun aandeel echter duidelijk toe. De verlaten nesten waren deels een gevolg van voedselarmoede (met name in het voorjaar) en deels van mijn controle-activiteiten. Uit de boom gevallen nesten of broedsels waren vooral na harde stormen in het najaar te vinden.

De meeste broedsels mislukten in de eifase (tab. 1). De opvallende, witte eieren vormden dan ook een uitstekende aanwijzing voor een onbeheerd legsel. Kleine nestjongen drukten zich na het verdwijnen van de oudervogel roerloos in de nestkom en vormden zodoende geen baken in zee. Vanaf ongeveer de tiende levensdag deden ze geen moeite meer zich verborgen te houden. Potentiële vijanden werden begroet met een dreigend gesis, vaak vergezeld door het uitzetten van de krop, vleugelfladderen of pikken. De effectiviteit van deze angstaanjagende gedragingen was groot en alleen krachtige predatoren vergrepen zich aan nestjongen ouder dan twee weken.

De intensiteit van de predatie vertoonde maandelijkse schommelingen (tab. 4). In de tabel is het aantal bezette nesten telkens een somming van drie decades zodat er veel dubbele en driedubbele nesten onder zijn. Derhalve is het percentage predatie-gevallen relatief laag maar het geeft goed de intensiteit aan ten opzichte van het aantal voor predatie in aanmerking komende nesten. Van mei tot en met juli was de predatie het sterkst, daarna verminderde het met de helft. Onbeheerde nesten vond ik het vaakst in mei, juni en juli. Volgens Murton, Isaacson & Westwood (1963) kampt de Houtduif juist in deze periode met voedselschaarste. Beide partners moeten dan zoveel tijd aan foerageren besteden dat het niet mogelijk is het legsel constant te bebroeden. Voor en na dit tijdvak leveren zaai- en verspilld graan voldoende voedsel om constante bebroeding te garanderen. Ik heb voor de Zuidwest-Veluwe diverse aanwijzingen dat eenzelfde gang van zaken hier regel is.

Wil een Houtduifbroedsel kans van slagen hebben dan is de ononderbroken aanwezigheid van een oudervogel essentieel. Een broedende vogel wordt namelijk met rust gelaten zodat predatie zich beperkt tot onbeheerde broedsels. Alleen Boomkruipers vergripen zich zo nu en dan aan broedende Houtduiven. Vooral bij hoge broeddichtheden ontwikkelen predatoren een zoekgedrag dat er op gericht is een bepaalde prooi snel te lokaliseren. Dit verschijnsel is bekend van vele soorten roofvijanden (Curio 1976) en is ook bij de Vlaamse Gaai ten volle aanwezig (Bossemma 1979). Geregeld zag ik Vlaamse Gaaien systematisch naar onbeheerde nesten zoeken op plaatsen waar Houtduiven in hoge dichtheden broedden. Deze zoek-acties waren makkelijk als zodanig te herkennen en zullen in de volgende paragraaf uitgebreid behandeld worden. De intensiteit waarmee de percelen werden afgezocht, is te vinden in tabel 5.

Tabel 4: Predatie-druk per maand in 1978. Zie tekst.
Monthly predation-pressure in 1978. See text.

Maand Month	april	mei	juni	juli	aug	sep	okt	nov	totaal total
aantal bezette nesten number of nests occupied	23	36	34	54	94	135	89	30	495
aantal nesten gepredeerd no. of nests predated	3	12	7	15	14	15	12	4	82
percentage gepredeerd % predated	13	33	21	28	15	11	13	13	16,6

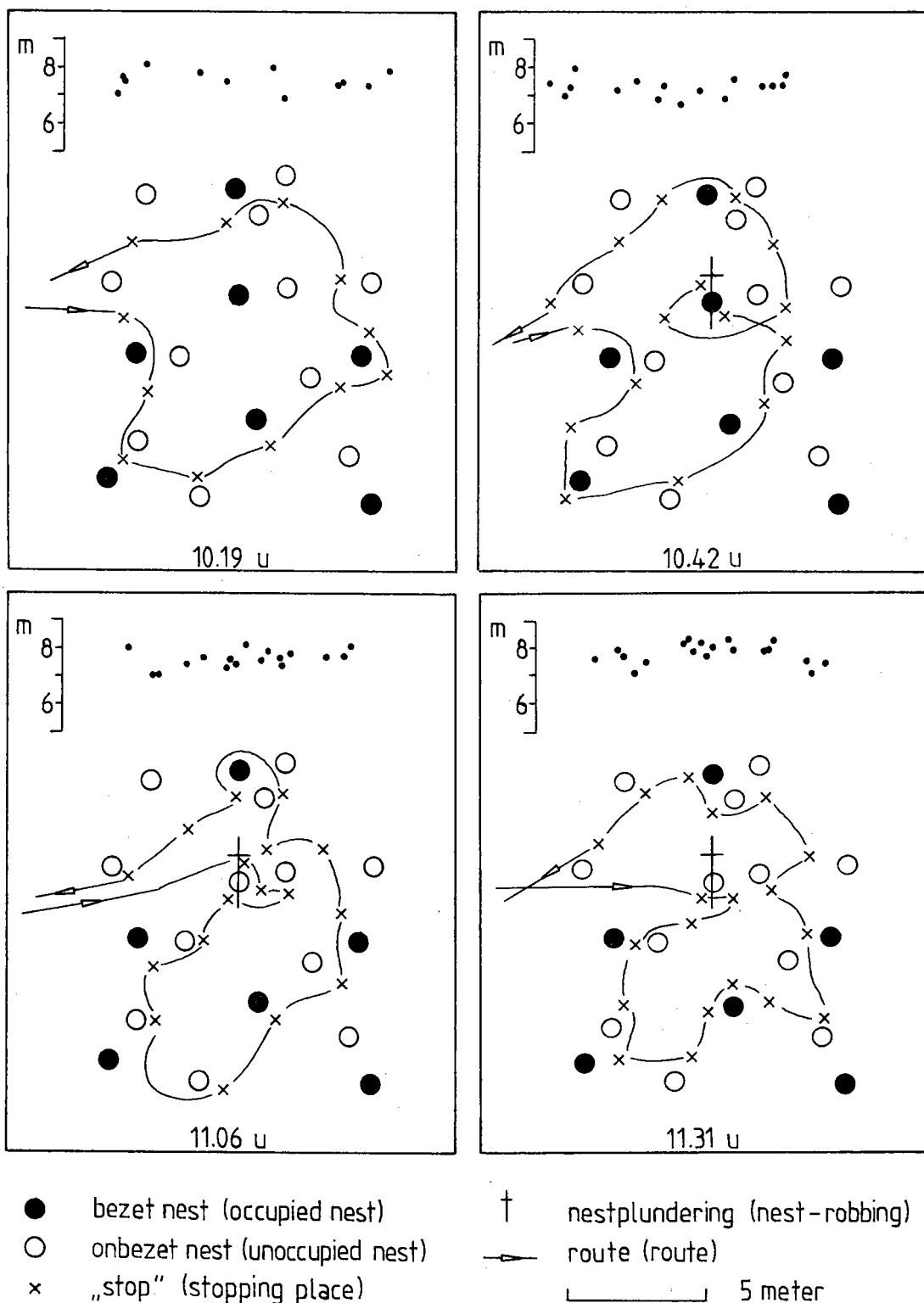


Fig. 3: Vier opeenvolgende bezoeken van een Vlaamse Gaai aan een Houtduivenbroedplaats op 14 augustus 1977. De punten boven elke figuur geven de hoogte aan van de stopplaatsen en corresponderen met die figuur.
 Four succeeding visits of a Jay to a breeding place of Woodpigeons on 14 August 1977. The dots above each figure indicate the height of the stopping-places shown in the figure below.

Tabel 5: Aantal zoekakties van één Vlaamse Gaai in een 1 ha groot perceel in 1977
Number of searches by one Jay in a woodlot of 1 ha in 1977

Maand <i>Month</i>	aantal teldagen <i>no. of counting days</i>	aantal teluren <i>no. of counting hours</i>	aantal zoekakties <i>no. of searches</i>	$\bar{x}$ aantal zoekakties per uur $\bar{x}$ <i>no. of searches/hour</i>
mei	4	21,25	54	2,5
juni	1	6	14	2,3
juli	1	3	6	2,0
augustus	4	16	21	1,3
september	1	2	3	1,5
oktober	4	16,5	31	1,9
november	2	3,5	10	2,9
Totaal <i>Total</i>	17	68,25	139	2,0

Het betreft hier de activiteit van één Vlaamse Gaai in een dichte opstand Douglasspar. Of de maandelijks variatie in zoekintensiteit te maken heeft met de kans een onbeheerd legsel aan te treffen, blijft de vraag. Het is echter mogelijk dat de Vlaamse Gaai inderdaad geleerd had dat van mei tot en met juli de legsels het meest onbeheerd werden gelaten. Duidelijk is in ieder geval dat wanneer Houtduiven hun broedsel langer dan een half uur in de steek lieten, de kans op predatie bijna honderd procent was. Overigens is het opmerkelijk dat de door mij gevonden zoekintensiteit veel hoger ligt dan de eens per 5,7 uur die Murton & Isaacson (1964) vaststelden.

Werkwijze van de predator. Bij Vlaamse Gaaien heb ik kunnen constateren dat zoekgedrag (a) zeer frequent voorkomt en (b) een stereotiep schema volgt (fig. 3). In deze figuur heb ik vier opeenvolgende zoekakties in eenzelfde perceel door één Vlaamse Gaai uitgebeeld. De weergegeven situatie is representatief.

Diverse opmerkelijke zaken vallen hierbij in het oog. Allereerst bleek het beginpunt van de zoekactie telkens hetzelfde te zijn en samen te vallen met het eindpunt, in dit geval het midden van een laan Amerikaanse Eiken *Quercus rubra* waar de rest van de tijd werd doorgebracht met het zoeken naar rupsen. De gevolgde route was consequent tegen de klok in en had een tamelijk gefixeerd verloop. Veranderingen in dit schema traden op wanneer met succes een nest was leeggehaald, zoals om 10.42 u (fig. 3). Direkt na de plundering werd de onmiddellijke omgeving van het nest intensief onderzocht waarna de oorspronkelijke route weer werd opgenomen en afgewerkt. Bij de eerstvolgende zoekactie vloog de Vlaamse Gaai rechtstreeks naar de plaats waar de vorige keer succesvol het nest was geplunderd. De omgeving ervan werd grondig onderzocht en uiteindelijk viel het dier weer terug op de gebruikelijke route. Deze rechtstreekse terugkeer naar de plaats van de „misdad” kon twee uur worden volgehouden, soms langer, meestal echter korter. Vermoedelijk had de Vlaamse Gaai door ervaring geleerd dat in de direkte omgeving van een gepredateerd nest nog één of meerdere nesten onbeheerd zijn. Vooral bij hoge dichtheden kan dat geregeld het geval zijn, met name wanneer de mannetjes broeden en zich

tot territoriale conflicten laten verleiden.

Uit figuur 3 valt verder op te maken dat de Vlaamse Gaai zich sprongsgewijs verplaatste. Gemiddeld om de 2,6 m ($n=61$, variatie=1-7) werd een „stop” ingelast welke benut werd door alert rond te kijken. Door de kop in allerlei standen te draaien, zich uit te rekken of in elkaar te duiken ontstond de indruk dat ergens naar gezocht werd. De gemiddeld afgelegde afstand per rondgang bedroeg 40 m ($n=4$, variatie=25-47) met een gemiddelde van 16 stoppen ($n=4$, variatie=12-19). Binnen deze periode was een grondige inspectie van de aanwezige nesten ruimschoots mogelijk.

De hoogte waarop de Vlaamse Gaai zich door het perceel verplaatste, schommelde tussen de zes en negen meter (fig. 3). Dit kwam nauwkeurig overeen met de hoogte waarop naalddouwen nesten doorgaans worden gebouwd, nl. gemiddeld 7,5 m ($n=647$, s.d.=2,66; Bijlsma 1978).

Hoewel het zoekgedrag, zoals hierboven uiteengezet, betrekkelijk gefixeerd was, bleken Vlaamse Gaaien opmerkelijk flexibel wanneer het ging om het uitbuiten van plotselinge, gunstige situaties. Deze deden zich met name voor op de meer open broedplaatsen waar geregeld Haviken naar binnen doken tijdens de jacht. Broedende en rustende Houtduiven vlogen dan in paniek omhoog en weg en diverse malen heb ik kunnen waarnemen dat Vlaamse Gaaien deze afwezigheid trachtten te benutten door de tijdelijk onbeheerde nesten te gaan plunderen.

Ook na afloop van mijn controles was het frapant te zien hoe snel Vlaamse Gaaien ter plaatse waren om hun slag te slaan. In het laatste geval keerden de Houtduiven snel op de nesten terug (vaak al binnen de minuut) zodat weinig schade door predatoren werd aangebracht.

Discussie

Dat Houtduiven bloot staan aan een geweldige predatiedruk moge uit bovenstaande duidelijk zijn geworden en wordt bevestigd door Akkermann (1965), Murton (1965a), Murton & Isaacson (1964), van Orden (1961) en Tomiałojć (1974, 1978). Dit wil echter geenszins zeggen dat predatoren een belangrijke invloed uitoefenen op het aantal per paar per jaar geproduceerde jongen en nog minder dat predatie een functie vervult bij de

Tabel 6: Gegevens over broedsucces en predatie voor zeven proefvlakken
Information on breeding success and predation in seven sampling-plots

Proefvlak <i>Sampling-plot</i>	II	III	I	OII	Ss	WH	OI
Dichtheid (paren/10 ha) <i>Density (pairs/10 ha)</i>	24,3	28,9	33,8	84,6	113,3	157,9	180,0
Broedsucces (%) <i>Breeding succes (%)</i>	65,0	64,5	50,0	34,1	27,8	20,0	23,9
Aantal broedpogingen/paar/jaar <i>No. of breeding attempts/pair/year</i>	2,2	2,4	2,1	3,7	3,6	4,7	4,2
Aantal uitgevlogen jongen/paar/jaar <i>No. of fledglings/pair/year</i>	2,9	3,1	2,1	2,5	2,2	2,0	1,2
Aantal broedpogingen mislukt (%) <i>No. of failed breeding attempts (%)</i>	40,7	52,4	48,6	82,9	76,1	78,6	74,5
Aandeel predatie in mislukte broedpogingen (%) <i>Share of predation in failed breeding attempts (%)</i>	57,8	61,4	69,2	90,9	72,2	100,0	83,3

aantalsregulatie van Houtduiven. Om een en ander te verduidelijken, heb ik relevante informatie in tabel 6 samengevat waarbij de proefvlakken I-III in 1977, de overige in 1978 werden onderzocht.

Bij toenemende broeddichtheid blijkt het broedsucces af te nemen, een verschijnsel dat ook door Murton & Isaacson (1964) werd vastgesteld. Dit afnemende broedsucces wordt gecompenseerd door meer legsels te produceren. Het is bekend dat vele soorten vogels fysiologisch gezien meer eieren kunnen leggen dan ze normaliter doen (Klomp 1970). Houtduiven behoren hier eveneens toe (Murton 1965a). Na verstoring wordt een vervolglegsel gemaakt, soms al binnen vijf dagen nadat het legsel verloren is gegaan. Het produceren van vervolglegsels blijft voortgang vinden totdat uiteindelijk een poging resulteert in uitgekomen eieren. Vanaf dit stadium is de kans op mislukking zeer veel kleiner (tab. 1). Deze toestand wordt veelal pas bereikt aan het eind van het broedseizoen zodat in het algemeen slechts één broedsel met succes wordt grootgebracht.

Bij lage broeddichtheden wordt later met broeden begonnen. Ook hier mislukken één of twee broedpogingen vooraleer met succes eieren worden uitgebroeid. In de meeste gevallen is het dan al nazomer en is, na het uitvliegen van de jongen, de resterende broedtijd te kort om nog een broedsel te beginnen. Het netto-resultaat, gemeten als het aantal uitvliegende jongen per paar per jaar, verschilt dan ook weinig met dat van Houtduiven

die in hoge dichtheden broeden (tab. 6). Een regulerende functie toekennen aan predatie (van Orden 1961) is derhalve niet in overeenstemming met de feiten.

Doude van Troostwijk (1964) heeft voor de Houtduif sterfte-gegevens samengevat voor de perioden vóór en ná het instellen van een afschotpremie op Houtduiven. Aangezien de levenskansen tussen beide categorieën niet significant van elkaar afwijken, heb ik de gegevens in één levenstabel gecompriimeerd (tab. 7). Hierbij moet opgemerkt worden dat het eerste levensjaar tevens Houtduiven jonger dan twee maanden insluit en de door mij berekende gemiddelde leeftijd van 16,8 maanden dus iets beneden de 17,3 maanden ligt welke door Doude van Troostwijk (1964) wordt opgegeven. De jaarlijkse mortaliteit (100 qx) schommelt tussen de 30-60% (ouder dan 5-de levensjaar uitgezonderd). Op de Zuidwest-Veluwe bedraagt de gemiddelde jongenproductie per paar per jaar 2,2 (berekend over 93 paren), ruimschoots voldoende om de sterfte op te vangen en een stabiele populatie te garanderen.

Door toepassing van de sleutelfactor-analyse hebben Murton & Westwood (1977) aannemelijk gemaakt dat de omvang van de Houtduif-populaties in Engeland wordt bepaald door het aantal Houtduiven dat er in slaagt de kritische periode van voedselschaarste (winter) te overbruggen. De buitengewoon zware predatiedruk op eieren en nestjongen is bij de regulatie van geen enkel belang.

Tabel 7: Levenstabel voor de Houtduif, gebaseerd op Doude van Troostwijk (1964)
Life-table for the Woodpigeon, based on Doude van Troostwijk

x	lx	dx	qx	ex
1	179	91	0,508	1,47
2	88	53	0,602	1,16
3	35	16	0,457	1,69
4	19	7	0,368	2,22
5	12	4	0,333	2,50
> 5	8	8	1,000	0,95
Totaal/total	341	179	0,525	1,40

x = leeftijdsinterval (jaar)
age-interval (year)

lx = aantal aanwezig bij aanvang x
number present at start x

dx = aantal sterfgevallen gedurende x
number dying during x

qx = proportionele sterfte gedurende x
proportional mortality during x

ex = levensverwachting
life-expectation

De predator-populatie op het vasteland van Europa is veel groter dan in Engeland. Tomiałojć (1976, 1978) wijst in dit verband op de lage broeddichtheden van Houtduiven op het platteland van Polen en wijt dit aan de hoge aantallen roofvijanden die daar voorkomen. In steden zou deze situatie omgekeerd zijn. Op de Zuidwest-Veluwe blijken hoge predator-dichtheden wel degelijk samen te gaan met hoge Houtduif-dichtheden. En hoewel de meerderheid van de predatoren in de bossen broedt en actief is (en juist niet in de steden), worden in de bossen de hoogste dichtheden broedende Houtduiven bereikt, nl. gemiddeld 88,0 territoria per 100 ha in 1976 (tegen slechts 39,4 territoria per 100 ha gemiddeld in dorpen en steden). Bovendien is de Houtduif, na Huismus *Passer domesticus* en Merel *Turdus merula* de talrijkste broedvogel in mijn studiegebied, ondanks de hoge predator-dichtheden.

Summary

This paper contains supplementary information to an earlier publication on the breeding biology of the Woodpigeon on the Southwest-Veluwe (Bijlsma 1978). During 1978 information was gathered in three woodland-plots and one garden-city-plot (totalling 3.99 ha) with regards to the extent of predation and its influence on the breeding results of Woodpigeons.

The plots were systematically checked from March up to and including November. Extensive information is given on how to recognize and identify different predators by means of damaged eggs (fig. 1), remains of nestlings, excrements, moulted feathers and so on. Some difficulties are pointed out.

Egg-laying lasted from the end of March to the middle of November and was bimodal in occurrence (fig. 2). The late egg-production in October and November probably resulted from the predominantly cold and wet summer of 1978. Hatching success was very low ($\bar{x}$ = 38.7%) and so was breeding success ($\bar{x}$ = 27.6%) (tab. 1). Most nestlings fledged during September and October (68.8%, n = 90).

Breeding Woodpigeons were exposed to severe predation. Of 162 clutches started only 45 resulted in fledglings. Of 99 cases in which the cause of failure could be established, 82.8% was due to predation. The major part of breeding attempts failed during the egg-stage (tab. 1, 3). Jay, Magpie and Squirrel were responsible for most destruction (tab. 3).

Predation was heaviest during May to August and coincided with the period during which unguarded nests were most often found, probably a result of foodshortage (tab. 4). High densities of breeding Woodpigeons resulted in the development of a searching image among predators. On average twice an hour Jays purposeful searched breeding places of Woodpigeons (tab. 5). The method used during these visits is visualized in figure 3. From a fixed starting point the Jay followed a more or less fixed, anti-clockwise route. If a nest was robbed, the immediate vicinity was carefully checked after which the usual route was taken up again (see 10.42 u in fig. 3). The next visit the Jay flew straight to the place where the previous visit the nest was robbed. The mean distance covered during a visit was 40 m (n = 4, variation = 25-47). At regular intervals ($\bar{x}$ = 2.6 m, n = 4, variation = 1-7) stops were inserted ($\bar{x}$ = 16 stops, n = 4, variation = 12-19). The stopping places were used to search for unguarded nests. The searching height fluctuated between 6-9 m (fig. 3) and corresponded exactly with the height of most Woodpigeon nests in coniferous woodland ($\bar{x}$ = 7.5 m, n = 647, sd = 2.66; Bijlsma 1978).

Breeding success was inversely related to breeding density, especially as a result of increasing predation (tab. 6). Low breeding success was compensated by more breeding attempts and consequently the average number of fledglings per pair

per year hardly differed between Woodpigeons breeding at high or low densities. In all, average annual production (2.2 fledglings per pair) was amply sufficient to replace adult mortality (tab. 7). Mortality through predation of eggs and nestlings is evidently unimportant as a factor regulating population size. In fact, high breeding densities of Woodpigeons on the Southwest-Veluwe (4 792 territories on 11 780 ha) coincided with a dense and variable predatory population (tab. 2). After House Sparrow and Blackbird, the Woodpigeon is the most common breeding bird on the Southwest-Veluwe and much more common in woodland ($\bar{x}$ = 88.0 territories per 100 ha) than in built-up areas ($\bar{x}$ = 39.4 territories per 100 ha) despite the fact that by far the most predators are found in woodland.

Literatuur

- Akkermann, R. 1965. Zur Biologie der Ringeltaube (*Columba p. palumbus* L.). Oldenburger Jahrbuch 64: 43-81
- Bettmann, H. 1971. Zur Vermehrung der Ringeltaube (*Columba palumbus*). Orn. Mitt. 23: 169-170
- Bossemma, J. 1979. Jays and oaks: an eco-ethological study of a symbiosis. Behaviour 70: 1-117
- Bijlsma, R. G. 1977a. De betekenis van de relatie prooi-predator bij de regulatie van dierlijke aantallen. Tijdschrift 22(2): 33-78
- 1977b. Enige opmerkingen over de ecologie van de Eekhoorn (*Sciurus vulgaris*) op de ZW-Veluwe in 1976. Trias 29(4): 4-13
- 1978. De Houtduif (*Columba palumbus*) als broedvogel op de ZW-Veluwe. Tijdschrift 23(1): 9-34
- Curio, E. 1976. The ethology of predation. Springer Verlag, Berlin
- Doude van Troostwijk, W. J. 1964. Some aspects of the Woodpigeon population in the Netherlands. Ardea 52: 13-29
- Klomp, H. 1970. The determination of clutch-size in birds. A review. Ardea 58: 1-124
- Ljunggren, L. 1968. Seasonal studies of Woodpigeon populations. I. Body weight, feeding habits, liver and thyroid activity. Viltrevy 5: 435-504
- Murton, R. K. 1958. The breeding of Woodpigeon populations. Bird Study 5: 157-182
- 1960. The effect on Wood-pigeon breeding of systematic nest destruction. Ann. appl. Biol. 48: 95-106
- 1961. Some survival estimates for the Woodpigeon. Bird Study 8: 165-173
- 1965a. The Woodpigeon. Collins, London
- 1965b. Natural and artificial population control in the Woodpigeon. Ann. appl. Biol. 55: 177-192
- & Isaacson, A. J. 1964. Productivity and egg predation in the Woodpigeon. Ardea 52: 30-47
- Isaacson, A. J. & Westwood, N. J. 1963. The feeding ecology of the Woodpigeon. Brit. Birds 56: 345-375
- & Westwood, N. J. 1977. Avian breeding cycles. Clarendon Press, Cambridge
- Westwood, N. J. & Isaacson, A. J. 1964. A preliminary investigation of the factors regulating population size in the Woodpigeon. Ibis 106: 482-507
- van Orden, C. 1961. Enkele gegevens omtrent de Vlaamse Gaai als Houtduivenregulator. Lev. Natuur 64: 214-215
- Schnock, G. & Seutin, E. 1973. Contribution à l'étude écologique de l'alimentation du Pigeon ramier (*Columba palumbus*) en Belgique. Aves 11: 182-192
- Tomiałojć, L. 1974. The influence of the breeding losses on the results of censusing birds. Acta Ornithol. 14: 386-393
- 1976. The urban population of the Woodpigeon in Europe: its origin, increase and distribution. Acta Zool. Cracov. 21: 585-631
- 1978. The influence of predators on breeding Woodpigeons in London parks. Bird Study 25: 2-10