

Over de broedassociatie tussen Houtduiven *Columba palumbus* en Boomvalken *Falco subbuteo*

On the breeding association between Woodpigeons *Columba palumbus* and Hobbies *Falco subbuteo*

ROB G. BIJLSMA

In de eerste helft van deze eeuw doken in de literatuur geregeld berichten op over concentraties broedende Houtduiven *Columba palumbus* in de omgeving van boomvalknesten *Falco subbuteo* (Thijssse s.a., Naumann & Naumann 1905, Ashley 1918, Soffel 1922, Tinbergen 1932, Scholze 1933, Roberts 1936, Gebhardt 1941). Sindsdien hebben vele auteurs dit fenomeen bevestigd (Wigman s.a., Pflugbeil 1960, Valverde 1967, Morata 1971, Kos 1973, Ficzyński 1978, Wessman 1978, Olsanik 1979). Ook bij de Torrenvalk *Falco tinnunculus* (Wittenberg 1958, Bijlsma & de Roder 1983) en Zwarte Wouw *Milvus migrans* (Valverde 1967, Cain & Hillgarth 1974) werd het associatie-verschijnsel opgemerkt.

Algemeen wordt aangenomen dat de Houtduiven in de nabijheid van Boomvalken worden gevrijwaard van „roofgespuis”, zoals Thijssse (s.a.) dat formuleerde (zie ook Tomiałojć 1979). Cain & Hillgarth (1974) veronderstellen dat de broedassociatie een wederzijds voordeel betekent, namelijk bescherming tegen predatoren voor de Houtduiven en waarschuwing van Boomvalken door de duiven bij naderend gevaar. Collar (1978) heeft er echter op gewezen dat er aanzienlijke individuele variatie bestaat in de tolerantie van Boomvalken ten opzichte van Houtduiven.

In dit artikel wordt op grond van waarnemingen op de ZW-Veluwe nestplaatskeuze, broedseizoen en broedsucces van Houtduiven die bij Boomvalken broeden beschreven en vergeleken met vogels die niet in de buurt van Boomvalken broeden (Bijlsma 1978, 1980a).

Gebied

De ZW-Veluwe (19 732 ha) bestaat uit de zuidelijke uitloper van de Gelderse Vallei, de uiterwaarden van de Rijn tussen Rhenen en Heesum en de Veluwe naar het noorden tot Lunteren en Otterlo. De onderhavige studie werd uitgevoerd in het Veluwe-gedeelte (ruim 11 000 ha), bestaande uit bos (63%), akkerland (18%), heide (16%), grasland (2%) en zandverstuiving (1%). De bossen bestaan grotendeels uit puur naaldhout (65%) en gemengd bos (25%); puur loof-

hout komt weinig voor (10%). Grove Den (55%), Lariks (18%) en Douglasspar (9%) vormen de belangrijkste naaldhoutsoorten, hier en daar aangevuld met Fijnspar en Oostenrijkse en Corsicaanse Den. De grootste variatie in de bossen, zowel naar leeftijd als naar boomsoort, menging en ondergroei, is te vinden langs de zuid- en westrand van het studiegebied. Het resterende deel is voornamelijk begroeid met Grove Dennen, waarbij de ondergroei eerst nog bestaat uit Amerikaanse Vogelkers, Vuilboom, Lijsterbes en Amerikaanse Eik, maar naar het centrum geleidelijk overgaat in Blauwe Bosbes, Vossebes en Bochtige Smele.

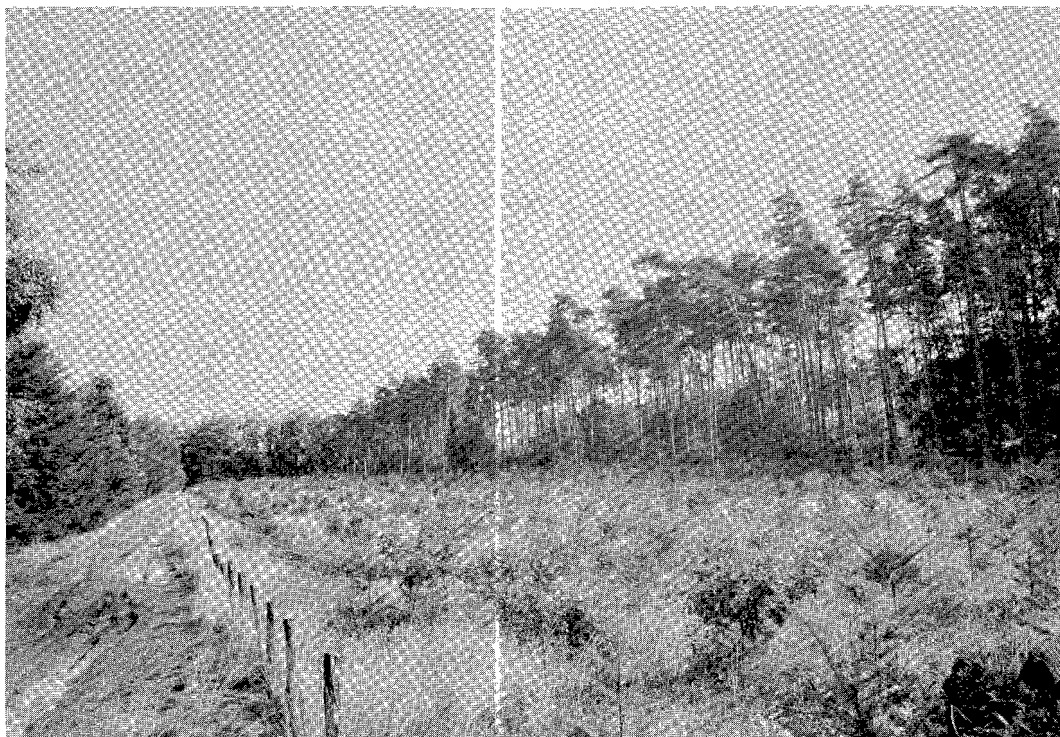
Werkwijze

In 1975-78 zocht ik 82 van de 94 mij bekende bezette nestplaatsen van Boomvalken tot 50 meter er vandaan systematisch af op bewoonde houtduif-nesten. Van alle nesten (n = 441) werden nestboom, nesthoogte en afstand tot het boomvalk-nest genoteerd. Bij 261 nesten werd bovendien broedbegin, broedsucces en oorzaken van mislukking bijgehouden. Controle van de nesten geschiedde in de meeste gevallen vanaf de grond, waarbij een broedende Houtduif gelijk gesteld werd met een nest met twee eieren of kleine jongen (vgl. Bijlsma 1978, Glutz von Blotzheim & Bauer 1980). Uitgaande van een gemiddelde broedduur van 17 dagen en een nestjongenfase van 28 dagen werd het broedbegin berekend. Goed bevederde jongen op het nest of een leeg nest met veel faeces op de rand werden beschouwd als een geslaagd broedsel. De nesthoogte werd bepaald door twee meter op de stam van de nestboom af te passen en deze hoogte van enige afstand te vermenigvuldigen tot aan het nest. De afstand van de houtduif-nesten tot de boomvalk-nesten werd in het veld geschat of berekend op grond van aantekeningen op 1 : 10 000-kaarten. Oorzaken van mislukking van het broedsel werden bepaald volgens eerder beschreven criteria (Bijlsma 1980a).

Om na te gaan of er houtduif-nesten over het hoofd werden gezien, werd rond vier nesten van Boomvalken eerst gezocht volgens de gebruikelijke methode en intensiteit: dit leverde 27 bewoonde nesten op. vervolgens werden dezelfde terreinen zeer intensief bezocht (bijna dubbele tijdsbesteding), waarbij 28 nesten werden gevonden. Vermoedelijk is de ondertelling bij de gebruikelijke werkwijze dus gering. Vanaf het moment van vestiging van een boomvalk-paar werd bij ieder daaropvolgend bezoek gekeken of nieuwe houtduif-paren geboekstaafd konden worden. Het contro-



Figuur 1. Open, oud bos van Grove Den als karakteristieke broedplaats van Boomvalken, Wekeromse Zand (Rob Bijlsma). *Typical breeding habitat of Hobbies: open, old wood of Scots Pine.*



Figuur 2. Oude Grove Dennen in coulissen vormen een kenmerkende broedplaats van Boomvalken, Rockelse Bos ten noorden van Ede (Rob Bijlsma). *Typical breeding habitat of Hobbies: shelterwood of old Scots Pine.*

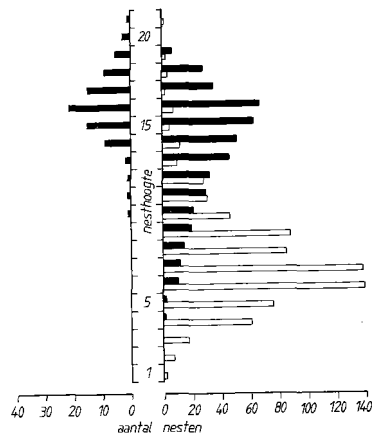
leren van de boomvalk- en houtduif-nesten bleek geen nadelige gevolgen te hebben op het broedsucces (Bijlsma 1980b).

Broedbiotoop en nestplaatskeuze

Boomvalken bouwen zelf geen nest. Binnen het bestaande aanbod wordt een keuze gemaakt waarbij een goed uitzicht over de nestomgeving en vrije af- en aanvliegmogelijkheden bij het nest van essentieel belang zijn. Het is daarom niet verwonderlijk dat het gros van de Boomvalken aan de randen van open, oude naaldhoutpercelen of -complexen broedt (Fiuczynski & Nethersole-Thompson 1980). Op de ZW-Veluwe broedde in 1975-78 90% van de Boomvalken in oude, verwaarloosde Grove Dennenbossen (figuur 1) en in bosbouwkundig intensief beheerde monocultures van Grove Den waarin coulisten- en schermkap werd toegepast (figuur 2). De meeste nesten waren gebouwd door Zwarte Kraaien *Corvus corone* en bevonden zich in de toppen van de bomen (n = 82, gemiddelde nesthoogte = 16.2 m, uitersten 10-21 m) (zie Bijlsma 1980c en figuur 3).

De Houtduiven prefereren op de ZW-Veluwe c. 20- tot 40-jarige sparrenbossen om in te broeden, waarbij de dichtheden variëren van 9.1-38.0 paren/10 ha en lokaal zelfs kunnen oplopen tot 180/10 ha. In bossen met overwegend Grove Den liggen de dichtheden aanzienlijk lager (0.8-2.7/10 ha) met de grootste aantallen in percelen in de stakenfase. De broeddichtheden in loofhout liggen hier tussenin (3.6-6.0/10 ha). De gemiddelde nesthoogte bedroeg in een eerdere studie (Bijlsma 1978) 7.5 meter (n = 763, uitersten 1-21 m, figuur 3).

Het lijkt geen twijfel dat de uitgesproken voorkeur voor vrij jonge, dichte, slecht toegankelijke sparrenbossen te maken heeft met de enorme predatiedruk die op Houtduiven en hun broedsels wordt uitgeoefend (Bijlsma 1980a). De gewoonlijk stevige bouwsels van dode twijgen op de talrijke horizontale zijspruiten van de sparren kunnen bovendien gemakkelijk een volledige broedcyclus doorstaan daar de omringen-



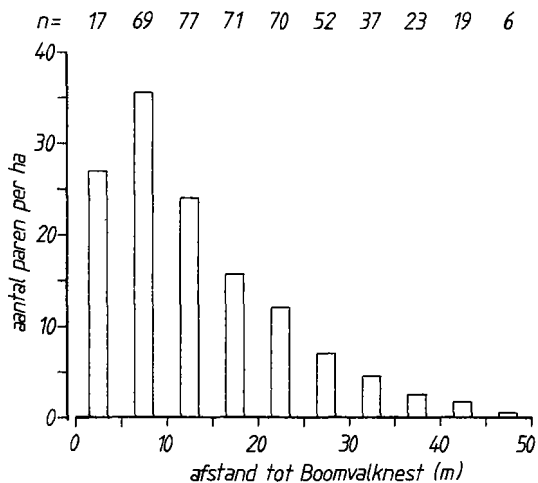
Figuur 3. Nesthoogte van Boomvalken (links, n = 82), van Houtduiven in de omgeving van nesten van Boomvalken (rechts, zwart, n = 441) en van Houtduiven onder normale omstandigheden (rechts, wit, n = 763). Nest height of Hobbies (left, n = 82), of Woodpigeons nesting close to Hobbies (right, black, n = 441) and of Woodpigeons under usual circumstances (right, white, n = 763).

de bomen bescherming bieden tegen harde wind.

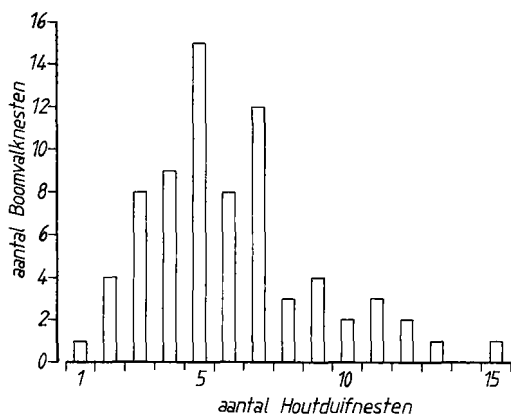
Houtduiven in de buurt van Boomvalken waken sterk af in nestboomkeuze (tabel 1). Ruim 80% van de paren bouwde het nest in een Grove Den. De nesthoogte was gemiddeld 14 meter (n = 441, uitersten 4-19 m, figuur 3), wat erop duidt dat de meeste nesten in de kruinen van de bomen lagen. De gemiddelde broeddichtheid was 68.5 paren/10 ha. Zelfs vergeleken met de dichtheden in sparrenbossen mag dat hoog genoemd worden. Er bestond een duidelijke neiging zo dicht mogelijk in de buurt van boomvalknesten te broeden (figuur 4). In totaal werden elf nesten gevonden in dezelfde boom als waarin de Boomvalk broedde (2.5%, n = 441). De minimale afstand tussen een houtduif- en een boomvalk-nest bedroeg één meter (n = 2). Per boomvalk-broedsel varieerde het aantal houtduif-nesten van 0-15 ($\bar{x}$ = 5.4, zie figuur 5). Bij negen van de 82 boomvalk-nesten werden geen nesten van Houtduiven gevonden.

Tabel 1. Nestboomkeuze van Houtduiven in de omgeving van nesten van Boomvalken (I) en onder normale omstandigheden (II). Nesting trees of Woodpigeons breeding close to Hobbies (I) and under usual circumstances (II).

Boomsoort/Tree species	I		II	
	n	%	n	%
Zilverspar <i>Abies alba</i>	0	0.0	86	5.3
Douglasspar <i>Pseudotsuga menziesii</i>	42	9.5	674	41.3
Fijnspar <i>Picea abies</i>	3	0.7	338	20.7
Grove Den <i>Pinus sylvestris</i>	359	81.4	112	6.9
Eik <i>Quercus spec.</i>	12	2.7	80	4.9
Amerikaanse Vogelkers <i>Prunus serotina</i>	9	2.0	57	3.5
Diversen <i>Miscellaneous</i>	16	3.6	284	17.4
Totaal/Total	441	99.9	1631	100.0



Figuur 4. Aantal houtduif-paren per 5 meter interval rond boomvalk-nesten, omgerekend tot aantal paren per ha. *Breeding density of Woodpigeons (number of pairs/ha) per 5 m interval from nests of Hobbies.*



Figuur 5. Aantal houtduif-paren ($n = 441$) per boomvalk-nest ($n = 82$). *Number of nests of Woodpigeons per hobby eyrie.*

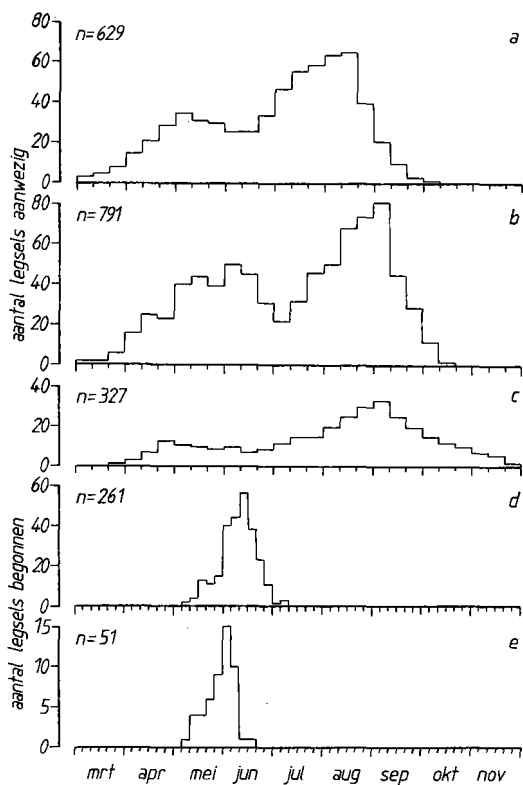
Broedbiologie

Houtduiven hebben een lang broedseizoen dat van begin maart tot en met november kan duren (Bijlsma 1978, Gnielka 1978, Tomiałojć 1979, Bijlsma 1980a, Glutz von Blotzheim & Bauer 1980, Wittenberg 1980). Het broedverloop vertoonde in mijn gebied een dubbele legpiek, namelijk rond mei en van augustus tot en met september (figuur 6a-c). De tweede legpiek was veruit het belangrijkste; niet alleen waren de aantallen broedende Houtduiven in de nazomer het grootst, tevens was het broedsucces in die periode aanzienlijk beter (tabel 2). Dit wordt vermoedelijk bepaald door het voedselaanbod. Het geringe aanbod in het voorjaar en de voorzomer resulteert in onderbrekingen in het bebroeden van de eieren, waardoor predatoren ongestoord kunnen toeslaan. Tijdens de graanoogst in de nazomer is er echter voedsel in overvloed (Bijlsma 1978, 1980a).

Wanneer we nu deze gegevens vergelijken met de broedcyclus van Houtduiven in de directe omgeving van een boomvalk-paar, dan blijken deze vogels bijna uitsluitend in mei en juni legsels te produceren (figuur 6d). De „timing” van de legselproductie was nauw gecorreleerd met het broedseizoen van de Boomvalken (figuur 6e). Deze koppeling was zelfs dermate rigide dat een mislukt houtduif-broedsel halverwege de broedcyclus van een boomvalk-paar niet meer resulteerde in een vervollegsels ter plaatse. Figuur 6d doet vermoeden dat Houtduiven onmiddellijk tot nestbouw overgingen als de Boomvalken zich aan een nestplaats hadden gebonden. Het is me nooit gelukt een voltallig houtduif-legsel te vinden in de omgeving van een boomvalk-nest voordat het boomvalk-vrouwje op eieren zat. De houtduif-paren verloren daarbij zo min mogelijk tijd en waren in staat binnen

Tabel 2. Broedsucces van Houtduiven in de omgeving van nesten van Boomvalken (I) en onder normale omstandigheden (II). *Breeding success of Woodpigeons nesting close to Hobbies (I) and under usual circumstances (II).*

Maand Month	Aantal eieren gelegd Number of eggs laid		Aantal jongen uitgevlogen Number of young fledged		Broedsucces (%) Breeding success (%)	
	I	II	I	II	I	II
Mrt	—	7	—	2	—	28.6
Apr	—	58	—	15	—	25.9
Mei	90	69	78	12	86.7	17.4
Jun	424	66	300	17	70.8	25.8
Jul	8	105	2	40	25.0	38.1
Aug	—	206	—	101	—	49.0
Sep	—	110	—	51	—	46.4
Okt	—	44	—	7	—	15.9
Nov	—	10	—	0	—	0.0
Totaal/Total	522	675	380	245	72.8	36.3



Figuur 6. Aantal aanwezige houtduif-legfels onder normale omstandigheden in 1976 (a), 1977 (b) en 1978 (c) en legbegin van Houtduiven in de omgeving van nesten van Boomvalken in 1975-78 (d), vergeleken met het legbegin van Boomvalken in 1975-78 (e). *Number of clutches present of Woodpigeons in 1976 (a), 1977 (b), 1978 (c), and number of clutches started in Woodpigeons nesting close to Hobbies during 1975-78 (d), as compared to start of laying in Hobbies during 1975-78 (e).*

één dag een nestvlondertje te bouwen, waarop de volgende dag het eerste ei gedeponeerd kon zijn.

Vergeleken met de doorsnee houtduif-bevolking was het broedsucces van Houtduiven in de buurt van Boomvalken twee keer zo hoog, namelijk 72.8% tegen 36.3%. Wanneer alleen de maanden mei en juni worden bekeken, was het verschil zelfs nog groter (tabel 2). Predatie was de belangrijkste oorzaak van mislukking bij niet met Boomvalken geassocieerde Houtduiven

(vgl. Murton & Isaacson 1964, Tomialojć 1978, 1979, Bijlsma 1980a). Slechts 32% van de mislukkingen van houtduif-broedsels in de buurt van Boomvalken werd door predatie veroorzaakt (tabel 3). Veelal betroffen dit broedsels die eind juni of begin juli waren gestart. Doordat Boomvalken rond het uitvliegen van de jongen lange tijd afwezig kunnen zijn op de broedplaatsen, ontbreekt dan iedere bescherming. De houtduif-broedsels vormden in die periode een makkelijke prooi voor rondschuimende Zwarte Kraaien en Buizerds *Buteo buteo*. Zo werden bijvoorbeeld drie van de vier juli-broedsels gepredeerd. Predatie kwam ook voor wanneer Boomvalken halverwege hun broedcyclus werden verstoord en het veld ruimden. Niet geheel onverwacht bleek het leeuwedeel van de mislukkingen bij Houtduiven rond boomvalknesten veroorzaakt te zijn door uit de boom gevallen nesten. Veel van deze nesten waren wankele constructies, zodat perioden met harde tot stormachtige winden grote schade konden aanrichten. Desondanks bleek het broedsucces van met Boomvalken geassocieerde Houtduiven veel hoger te zijn dan van elders broedende Houtduiven.

Discussie

Waar Houtduiven in mijn studiegebied gewoonlijk een uitgesproken voorkeur vertonen om te broeden in dichte, vrij jonge sparrenbossen, vallen de hoge broeddichtheden in open, oude grove dennen bossen met Boomvalken des te meer op. De veronderstelling dat Houtduiven doelbewust in de nabijheid van Boomvalken tot broeden overgaan teneinde te profiteren van het felle gedrag van Boomvalken jegens predatoren, wordt ondersteund door (a) het feit dat de hoge dichtheid van Houtduiven in grove dennen bossen alleen voorkomt in de directe omgeving van een boomvalk-nest, (b) de synchrone „timing” van de broedcycli van die Houtduiven en Boomvalken, waarbij de eerste de Boomvalk op de voet volgt met de eileg, en (c) het hoge broedsucces van deze Houtduiven. Zolang zomerstormen uitblijven en het boomvalk-paar met succes de broedcyclus doorloopt, is de kans

Tabel 3. Oorzaken van mislukking van Houtduif-broedsels in de omgeving van nesten van Boomvalken (I) en onder normale omstandigheden (II). *Causes of failure in Woodpigeons nesting close to Hobbies (I) and under usual circumstances (II).*

Oorzaak van mislukking/Cause of failure	I		II	
	n	%	n	%
Predatie Predation	23	32.4	82	70.1
Nestval Dropping of nest	41	57.7	4	3.4
Verlaten Deserted	4	5.6	13	11.1
Onbekend Unknown	3	4.2	18	15.4
Totaal/Total	71	99.9	117	100.0

op een geslaagd houtduif-broedsel groot. Hoewel Boomvalken zich kunnen vergrijpen aan nestjongen van Houtduiven, zijn dat vermoedelijk incidentele gebeurtenissen. Zo vermeldt Böhre (1980) één geval, noemen Gazenbeek & Versteeg (*s.a.*) de vangst van twee pas uitgevlogen Houtduiven en geven mijn waarnemingen op de ZW-Veluwe slechts vijf door Boomvalken gepakte Houtduiven (alle nestjongen) te zien op een totaal van 5826 gewervelde prooien (Bijlsma 1980c).

We kunnen ons afvragen waarom niet meer Houtduiven profiteren van de aanwezigheid van broedende Boomvalken (en Torenvalken). Het aantal houtduif-paren rond één boomvalk-nest komt de tien zelden te boven; dergelijke concentraties springen in het oog. Een groter aantal Houtduiven kan mogelijk het voordeel van de broedassociatie doen omslaan in een nadeel. Het is onduidelijk in hoeverre Boomvalken een ontmoedigende rol kunnen spelen bij de vestiging van Houtduiven.

Het is duidelijk dat Houtduiven profijt trekken van de ten opzichte van predatoren agressieve Boomvalken. Er zijn mijns inziens echter geen redenen te veronderstellen dat Boomvalken op hun beurt voordeel hebben van de aanwezigheid van Houtduiven (Cain & Hillgarth 1974). Deze laatste suggestie, gebaseerd op waarnemingen aan een broedassociatie tussen Zwarte Wouwen en Houtduiven, kon bij een herwaardering van de gegevens niet staande worden gehouden (Cain *et al.* 1982). Ook op de ZW-Veluwe brachten de controles van boomvalk-nesten aan het licht dat Boomvalken veel waakzamer zijn dan de Houtduiven die er omheen broeden. Dit geldt met name voor het Boomvalk-mannetje, dat tijdens de eifase urenlang in de nabijheid van het nest doorbrengt, en dat als waakhond zijn weerga niet kent.

Dankzegging Van de kritische opmerkingen van Joop B. Buker, Mennobart R. van Eerden, Eduard R. Osieck en Arie L. Spaans is dankbaar gebruik gemaakt.

Summary

Breeding association between Woodpigeons and Hobbies is well known. It is widely thought that as a consequence of the fierceness of Hobbies, predators are kept away from the nesting area, thus enabling Woodpigeons to rear young in a relatively safe environment. However, neither the extent of the phenomenon nor a quantification of the breeding success has ever been given. Both questions are tackled in this paper, based on observations on Hobbies and Woodpigeons on the SW. Veluwe during 1975-78 (see also Bijlsma 1978, 1980a-c).

In the study area Woodpigeons usually breed in den-

se stands of c. 20-40 years old Douglas Fir and Norway Spruce (tab. 1), with densities varying from 9.1 to 38.0 pairs/10 ha, and locally up to 180 pairs/10 ha. Breeding densities in Scots Pine are much lower (0.8-2.7 pairs/10 ha). Mean nest height is on an average 7.5 m (fig. 3). The breeding period extends from March to November, during which two peaks in egg production are found. Most Woodpigeons have nests with eggs during August and September (fig. 6a-c), when spilled grain provides an abundant food supply. In these months breeding success is highest (tab. 2).

Hobbies prefer to breed in old nests of Carrion Crows in the upper third of Scots Pines in old, open stands (fig. 1, 2), with a mean nest height of 16.2 m (fig. 3). Egg-laying takes mainly place during the second half of May and the first decade of June (fig. 6e).

In a radius of 50 m around the nests of 82 pairs of Hobbies I searched for occupied nests of Woodpigeons. In sum, 441 nests were found, giving a mean density of 68.5 pairs/10 ha, which is extremely high for woods consisting mainly of mature Scots Pine. Nests were situated at considerable heights ($\bar{x}$ = 14 m), which sharply contrasted with the choice of non-associated Woodpigeons (fig. 3). As compared to the nests of Woodpigeons nesting in spruce, those of Woodpigeons associated with Hobbies appeared to be flimsy, hurriedly built structures. Nine out of 82 pairs of Hobbies were not surrounded by Woodpigeons, suggesting individual differences in the tolerance of Hobbies with respect to Woodpigeons. The number of nests sharply decreased with increasing distances from the nests of Hobbies (fig. 4). Eleven nests (2.5%) were situated in the same tree as the eyrie of the Hobby, with a minimum inter-nest distance of one metre. The number of nests of Woodpigeons per Hobby varied from 0-15 (fig. 5). On an average, 5.4 nests of Woodpigeons were found per Hobby nest. The Woodpigeons synchronized the onset of breeding with that of the Hobbies (fig. 6d-e). Woodpigeons waited with nestbuilding and laying until the Hobbies had definitely chosen their nest site and had started egg-laying. The time lapse between egg-laying of Hobbies and associated Woodpigeons was sometimes only a few days. The laying period of Woodpigeons nesting close to Hobbies was very restricted; repeat layings did not occur at the same breeding place when a brood failed half-way the breeding cycle. Association with Hobbies resulted in an improved breeding success as compared to that of Woodpigeons nesting under usual circumstances (72.8% and 36.3% respectively, tab. 2). Improvement of breeding success was due to reduced predation, which can be attributed to the aggressiveness of Hobbies towards predators. The most important cause of failure among Woodpigeons nesting close to Hobbies appeared to be strong winds, which may be disastrous for the unstable nests (tab. 3). It is evident that Woodpigeons benefit from the protection of Hobbies. On the contrary, there are no indications that Hobbies profit from the presence of breeding Woodpigeons.

Literatuur

ASHLEY M. 1918. On the breeding habits of the Hobby. *Brit. Birds* 11: 194-196.

- BÖHRE P. 1980. Voedselgegevens van een Boomvalkpaar in de Amsterdamse Waterleiding Duinen 1979. Tjiftjaf 25 (2): 28-51.
- BIJLSMA R. G. 1978. De Houtduif (*Columba palumbus*) als broedvogel op de Zuidwest-Veluwe. Tjiftjaf 23 (1): 9-34.
- 1980a. De invloed van predatie op de broedsucces van de Houtduif *Columba palumbus* op de Zuidwest-Veluwe. Limosa 53: 11-19.
- 1980b. Nestcontroles en hun invloed op het broedsucces van enkele vogelsoorten met open nesten. Veldorn. Tijdschr. 3: 164-173.
- 1980c. De Boomvalk. Kosmos, Amsterdam.
- BIJLSMA R. G. & DE RODER F. E. 1983. Broedvogelinventarisatie OZO-Drenthe 1983. PPD Drenthe, Assen.
- CAIN A. P. & HILLGARTH N. 1974. Nesting relationships between *Columba palumbus* and *Milvus migrans*. Donana Acta Vert. 1: 97-102.
- CAIN A. P., HILLGARTH N. & VALVERDE J. A. 1982. Wood pigeons and Black Kites nesting in close proximity. Brit. Birds 75: 61-65.
- COLLAR N. J. 1978. Association of nesting Woodpigeons and Hobbies. Brit. Birds 71: 545-546.
- FIUCZYNSKI D. 1978. Zur Populationsökologie des Baumfalken (*Falco subbuteo* L., 1758). Zool. Jb. Syst. 105: 193-257.
- FIUCZYNSKI D. & NETHERSOLE-THOMPSON D. 1980. Hobby studies in England and Germany. Brit. Birds 73: 275-295.
- GAZENBEEK J. & VERSTEEG J. s.a. Snelle wicken boven wijde verten. Terwee, Putten.
- GEHARDT L. 1941. Zur Fortpflanzungsbiologie des Baumfalken (*Falco s. subbuteo*). Beitr. Fortpfl. Biol. Vogel 17: 81-86.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM U. N. & BAUER K. 1980. Handbuch der Vögel Mitteleuropas, 9. Akademische Verlagsgesellschaft, Wiesbaden.
- GNIELKA R. 1978. Brutstatistik einer urbanen Population der Ringeltaube. Orn. Jber. Heineanum 3: 31-42.
- KOS R. 1973. Am Horst des Baumfalken. Kosmos 69: 463-465.
- MORATA G. 1971. Observaciones sobre la reproducción del alcotán (*Falco subbuteo*). Ardeola 15: 37-48.
- MURTON R. K. & ISAACSON A. J. 1964. Productivity and egg production in the Woodpigeon. Ardea 52: 30-47.
- NAUMANN J. A. & NAUMANN J. F. 1905. In C. R. HENNICKE, Naturgeschichte der Vögel Deutschlands, nach eigenen Erfahrungen entworfen, 5. Köhler, Gera.
- OLSANIK V. 1979. Beobachtungen an einem Baumfalken. Falke 26: 244-246.
- PFLUGBEIL A. 1960. Vom Baumfalk um Karl-Marx-Stadt. Falke 7: 170-172.
- ROBERTS J. E. 1936. Some field notes on the Hobby. Lond. Nat. 1936: 68-72.
- SCHOLZE W. 1933. Ein Beitrag zur Fortpflanzungsbiologie des Baumfalken (*Falco s. subbuteo* L.). J. Orn. 81: 377-387.
- SOFFEL K. 1922. Von allerhand buntem Geflügel, von Spechten und den gefiederten Räubern. Voigtländer, Leipzig.
- TINBERGEN N. 1932. Beobachtungen am Baumfalken (*Falco s. subbuteo* L.). J. Orn. 80: 40-50.
- THIJSSE J. P. s.a. Het Vogeljaar. Schoonderbeek, Laren.
- TOMIAŁOJC L. 1978. The influence of predators on breeding Woodpigeons in London parks. Bird Study 25: 2-10.
- 1979. The impact of predation on urban and rural Woodpigeon (*Columba palumbus* (L.)) populations. Pol. ecol. Stud. 5: 141-220.
- VALVERDE J. A. 1967. Estructura de una comunidad de vertebrados terrestres. (Monografía Estación Biológica de Donana, 1.) CSIC, Madrid.
- WESSMAN J. 1978. (Breeding association of the Wood Pigeon and the Hobby.) Ornis fenn. 55: 86.
- WIGMAN A. B. s.a. Gevederde vrijbuiters. Veen, Amsterdam.
- WITTENBERG J. 1958. Anschluss der Ringeltaube an den Turmfalken. Vogelwelt 79: 107-108.
- 1980. Brutzeit und zeitliche Verteilung der Brutten einer Population der Ringeltaube (*Columba palumbus*). J. Orn. 121: 96-101.

R. G. Bijlsma,
Bovenweg 36, 6721 HZ Bennekom

Aanvaard voor opname 29 april 1984

