



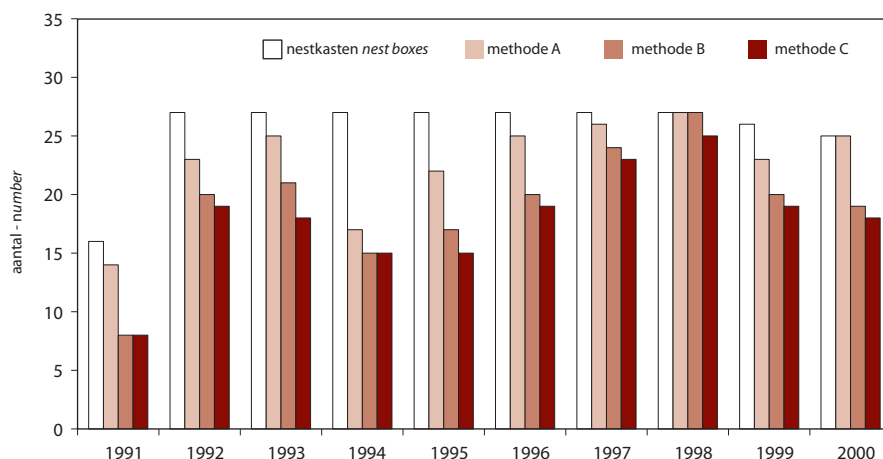
Broedbiologie van een kleine populatie nestkastbewonende Holenduiven in westelijk Noord-Brabant

Harvey van Diek

Terwijl alle andere duivensoorten in Nederland in de afgelopen decennia behoorlijke klappen kregen te verduren, ging het de Holenduif voor de wind. Maar hoe staat het eigenlijk met de broedresultaten? Dit artikel beschrijft een nestkastbewonende populatie in Noord-Brabant, waarvan de broedbiologie door zo'n 4700 controles werd vastgelegd.

Hans Potters

De Holenduif *Columba oenas* heeft de afgelopen decennia in Nederland ontwikkelingen doorgemaakt die op zijn zachtst gezegd stormachtig kunnen worden genoemd. Schattingen gemaakt voor de perioden 1973-77, 1979-85 en 1998-2000 wijzen op een forse toename van de landelijke broedpopulatie: respectievelijk 13 000-17 000, 30 000-40 000 en 50 000-70 000 paren (Bijlsma 2002). Parallel hieraan zijn ook de aantallen buiten het broedseizoen sterk gestegen. De resultaten van de PTT-tellingen laten tussen 1980 en 1998 een verviervoudiging zien van de index van de winterpopulatie (Bijlsma *et al.* 2001). Concentraties van meer dan 1000 Holenduiven, die in de jaren 1978-83 nog nauwelijks werden geregistreerd (SOVON 1987), zijn in het westen van Noord-Brabant tegenwoordig in de wintermaanden op voedselrijke plekken of slaapplekken geen uitzondering meer (eigen waarnemingen). De soort is hier in grootschalige akker- en tuinbouwgebieden zelfs beduidend talrijker dan de Houtduif *C. palumbus*.



Figuur 1. Jaarlijks aanbod van voor Holenduiven geschikte nestkasten en het aantal broedparen berekend volgens de verschillende methoden (voor omschrijving zie tekst). Number of available nest boxes and number of pairs based on (A) the number of nest boxes that was occupied at least once in the given season, (B) assigning pairs to boxes based on the timing of their occupancy, or (C) the maximum number of nest boxes that was found occupied simultaneously.

De toename van de Holendui in Nederland is dan wel spectaculair en intrigerend – de andere duiven vertonen namelijk juist een afname (Bijlsma 2002) – maar heeft desondanks niet geleid tot een *hausse* aan publicaties. Voor een soort die zich zo gemakkelijk laat verleiden om in nestkasten te broeden, en waarvan broedgevallen in potentie dus eenvoudig zijn te volgen, is het gebrek aan belangstelling zelfs schrijnend te noemen. In de ons omringende landen is de situatie wat dat betreft beter, al zijn de meeste studies tamelijk bejaard (onder andere Delmee 1954, Murton 1966 en Möckel 1988). Voldoende redenen derhalve om de resultaten van een nestkastonderzoek dat van 1986 t/m 2000 in westelijk Noord-Brabant werd uitgevoerd aan de vergetelheid te ontrukken.

GEBIED, MATERIAAL EN METHODE

Studiegebied en nestkasten

Het onderzoek werd uitgevoerd in een 2.8 ha groot terrein, gelegen op 1 km ten oosten van de bebouwde kom van Roosendaal (NBr.) en geheel omgeven door cultuurland (hoofdzakelijk weilanden, maïsakkers en tuinbouwvelden). Het gebied bestaat voornamelijk uit extensief beheerde graslandperceeltjes (ongeveer tweederde van de totale oppervlakte), afgewisseld met loof- en naaldbosjes van maximaal 15 jaar oud. Een groot deel van het terrein is omzoomd door een bomenrij die gedomineerd wordt door Zomereik *Quercus robur* en waar verder Lijsterbes *Sorbus aucuparia*, Zwarte Els *Alnus glutinosa*, Ruwe Berk *Betula pendula* en populier *Populus sp.* in voorkomen.

In 1986 en daaropvolgende jaren werd de randbeplanting in toenemende mate voorzien van diverse typen nestkasten die onder meer bij Holenduiven in de smaak bleken te vallen. Vanaf 1992 bestond nagenoeg alle geschikte broedgelegenheid uit speciaal voor de soort gemaakte kasten. Het betrof een kortere versie van de langwerpige, horizontaal geplaatste constructies die voor Steenuilen *Athene noctua* worden gebruikt, met inwendige maten van ongeveer 20x20x50 cm en een opening van 8x8 cm aan de voorzijde. Deze werden aan bomen bevestigd op 3 tot 5 m hoogte op

onderlinge afstanden van 20 tot 30 m. Van 1992 t/m 2000 hingen er in het studiegebied 25-27 kasten die potentieel geschikt waren als broedgelegenheid voor Holenduiven (figuur 1).

Nestcontroles

In de jaren 1986-1990 nam de controlefrequentie per nestkast geleidelijk toe. Systematisch onderzoek gedurende het gehele broedseizoen van het totale kastenbestand ging echter pas in 1991 van start en werd in 2000 beëindigd. Om de kans op verstoring tot een minimum te beperken, vonden de inspecties in principe eens per 14 dagen plaats. Later werd een deel van de kasten, vooral die waarin jongen zaten of verwacht werden, wekelijks bekeken. De periode waarin de standaardcontroles zijn uitgevoerd, van half maart tot half september, viel nagenoeg samen met het tijdvak waarin de eileg plaatsvond. Daarna zijn alleen de kasten met broedende vogels of jongen nog gecontroleerd. In totaal zijn ruim 4700 controles verricht.

Bij elke inspectieronde zijn per kast de volgende gegevens genoteerd: aanwezigheid van nestmateriaal, aanwezigheid van (broedende) volwassen vogels, aantal eieren en hun temperatuur (warm, lauw of koud) en versheid, aantal jongen en hun leeftijd, alsmede het succes van de broedpoging. De aanwezigheid van nestmateriaal (takjes, grashalmen) vormde vaak een goede indicatie voor de start van de eileg en was soms aanleiding de controlefrequentie van de betreffende kast op te voeren. Veelal verliepen broedende duiven de kast al bij nadering van de nestplaats maar sommige individuen met eieren (of kleine jongen) bleven hardnekkig zitten. In die gevallen is de broedende vogel niet gestoord en is aangenomen dat een tweelegsel is geproduceerd.

Het vaststellen van temperatuur en versheid van de eieren (op grond van schaalkleur) is van belang om bij (tijdelijk) onbeheerde legsel na te gaan of het een intacte of mislukte broedpoging betrof. Koude, vuile eieren zijn per definitie verlaten en consequent uit de kasten verwijderd. Datzelfde is gedaan met niet uitgekomen, vers ogende exemplaren die bij twee opeenvolgende controles koud waren. De leeftijd



Hans Potters

Studiegebied bij Roosendaal in West-Brabant (boven) en afbeelding gebruikte nestkast (rechts). Study area near Roosendaal, province Noord-Brabant (top) and nest box used by Stock Doves (right).



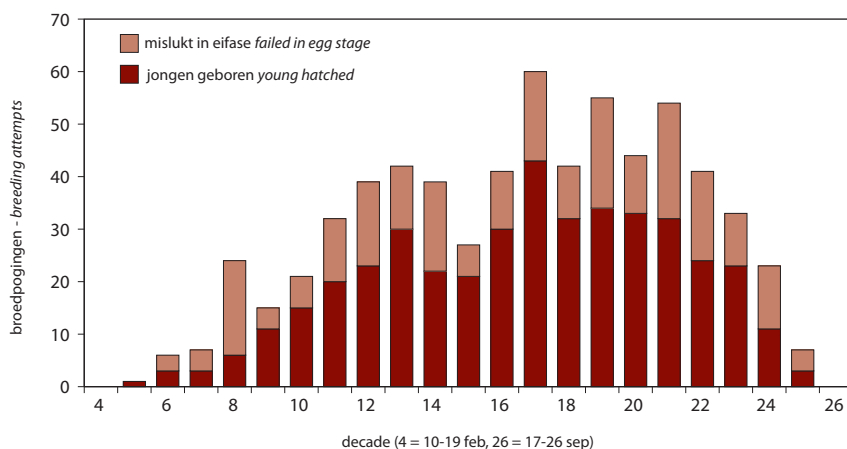
Hans Potters

van de jongen is tamelijk nauwkeurig in te schatten op grond van snavelkleur, hoeveelheid dons en ontwikkeling van het verenkleed (zie Möckel 1988 voor een gedetailleerde beschrijving). Een mislukte broedpoging is verondersteld te zijn gestrand in de eifase als er geen dode jongen of restanten daarvan in de kast werden aangetroffen. Jongen zijn beschouwd als uitgevlogen indien de kast geheel leeg was en er veel poep op en rond het nest lag.

Aantal broedparen

Omdat de volwassen Holenduiven niet individueel herkenbaar waren, was het onmogelijk het exacte aantal broedparen te bepalen dat jaarlijks van de nestkasten gebruik maakte. De werkelijke omvang van het broedbestand kon daarom alleen bij benadering worden vastgesteld. Dit zou kunnen door het aantal paren (a) gelijk te stellen aan het totale aan-

tal kasten waarin gedurende een seizoen minimaal één ei is gelegd, (b) te bepalen door ze aan kasten toe te delen op grond van de perioden waarin deze bezet waren of (c) equivalent te beschouwen aan het maximum aantal tegelijk bezette kasten (met warme eieren of jongen) zoals geconstateerd tijdens de tweewekelijkse controles. Aan al deze berekeningsmethoden kleven bezwaren. Zo zal werkwijze (a) in de regel leiden tot een overschatting van de werkelijke populatiegrootte omdat dezelfde paren verschillende kasten kunnen gebruiken. In theorie is onderschatting echter evenmin uit te sluiten omdat dezelfde kast door verschillende paren kan worden benut. Bij methode (b) is op grond van de controleresultaten per kast jaarlijks een reconstructie gemaakt van de bezettingsperiode. Indien uit die reconstructie - hooguit een benadering van de werkelijkheid - bleek dat op enig moment kasten tegelijk bewoond werden is ervan



Figuur 2. Legbegin bij serieuze broedpogingen van de Holenduif in 1991 t/m 2000, uitgesplitst naar legfels die nestjongen opleverden en die in de eifase mislukten. *Laying dates of first eggs in serious breeding attempts of Stock Dove during 1991-2000, differentiated for nests failed in the egg stage and nest in which young hatched.*

uitgegaan dat dit door verschillende paren gebeurde. Paren die ineengeschoven legfels (legfels die worden gestart voordat de jongen van het voorgaande broedsel de kast hebben verlaten) produceerden zijn dus verondersteld dit steeds in hetzelfde nest te hebben gedaan. Deze aanname doet de werkelijkheid waarschijnlijk geweld aan (zie resultaten) maar is noodzakelijk om de bepalingen niet te ingewikkeld te maken. Werkwijze (c) zal de populatiegrootte over het algemeen onderschatten omdat de kans dat alle paren tegelijk broedend worden aangetroffen niet zo groot is. Door het optreden van ineengeschoven legfels in verschillende kasten is overigens ook de kans aanwezig dat paren dubbel zijn geteld. In deze studie is als schatting van het aantal broedparen het rekenkundig gemiddelde van de uitkomsten van de drie methoden aangehouden.

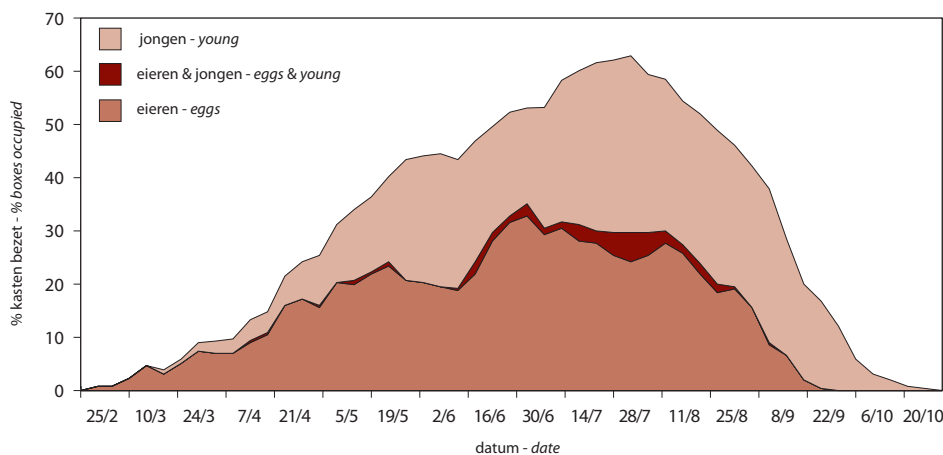
Verloop broedseizoen

Om het verloop van het broedseizoen te karakteriseren is gebruik gemaakt van twee verschillende grootheden: legbegin en bezettingsgraad van de kasten. Het legbegin is gedefinieerd als de datum waarop het eerste ei van een serieuze broedpoging (zie verderop) is gelegd. De bezettingsgraad is uitgedrukt als het percentage nestkasten met actieve broedgevallen (warme eieren of levende jongen).

Vanwege de betrekkelijk lage controlefrequentie van de

nestkasten waren start - de weinige keren dat een incompleet legsel werd gevonden daargelaten - en duur van de meeste broedpogingen slechts globaal te reconstrueren. Bij succesvolle gevallen (minstens één uitgevlogen jong) kon het legbegin binnen redelijke marges worden bepaald door de leeftijd van het grootste jong te schatten en uitgaande van de gemiddelde ligduur van het eerste ei terug te rekenen. De som van broedduur (17 dagen) en leginterval (2 dagen) bedraagt weliswaar 19 dagen maar omdat er onduidelijkheid bestaat over het tijdstip waarop Holenduiven gaan broeden (bij eerste of tweede ei; Möckel 1988) is gekozen voor een compromis van 18 dagen. Bij duidelijke éénlegfels is 17 dagen aangehouden. De lengte van het nestjongenstadium is op 25 dagen gesteld tenzij de controles anders uitweisen.

Bij broedpogingen die in de eifase overstuurd gingen is als legbegin de mediane datum aangehouden van de periode tussen de inspectieronden waartussen de leg moet zijn gestart. Verondersteld is dat deze 9 dagen (de helft van de normale eifase) hebben geduurd. Eidumping (het toevoegen van eieren aan reeds bestaande legfels door andere vogels) is beschouwd als een niet serieuze broedpoging en zoveel mogelijk buiten het materiaal gehouden. Hoewel enigszins arbitrair zijn daarom in eerste instantie uitsluitend gevallen meegeteld waarbij ten minste één keer een broedende vogel of warme eieren in de kast zijn aangetroffen. Indien



Figuur 3. Bezettingsgraad over het seizoen, uitgedrukt in het gemiddelde percentage nestkasten met warme eieren, levende jongen of ineengeschoven broedsels (eieren+jongen) in de periode 1991-2000. *Percentage occupied nest boxes with incubated eggs, nestlings and overlapping breeding attempts (eggs & nestlings).*

slechts een verlaten legsel werd gevonden is dit alleen meegemeld als vaststond dat minimaal twee verse eieren (of de resten daarvan) aanwezig waren. Bij broedpogingen die in het jongenstadium mislukten is het tijdstip van sterfte meestal geplaatst halverwege de controledata. Soms kon dit moment echter wat nauwkeuriger worden bepaald, bijvoorbeeld aan de hand van de leeftijd van de dode jongen.

Omdat het hier een nestkastenstudie betreft waarin alle mogelijke nestlocaties al voor de aanvang van de broedpogingen onder controle waren, is het nestsucces berekend als het 'klassieke' uitkomstpercentage en niet uit dagelijkse overlevingskansen (Mayfield 1961). Er is weliswaar een kans dat broedpogingen die mislukten in de maximaal twee weken tussen nestbegin en de eerstvolgende controledatum niet opgemerkt werden, maar omdat predatie van gehele legfels geen overwegende verliesoorzaak was, zal dit in de praktijk zelden zijn voorgekomen en geen grote overschatting van het broedsucces hebben veroorzaakt.

RESULTATEN

Aantal broedparen

Uit de ontwikkeling van het aantal broedparen blijkt dat de duiven het kastenbestand in een rap tempo hebben gekoloniseerd (figuur 1). Overigens was door de aanwezigheid van andere hollenbroeders niet alle nestgelegenheid permanent beschikbaar voor Holenduiven. Zo eisten vooral Kauwen

Corvus monedula nogal wat kasten op. De scherpe terugval van het aantal duivenparen in 1994 is zelfs geheel te wijten aan de groei van de lokale kauwenpopulatie. Deze kraaiachtige, die als nestplaatsconcurrent dominant is over de Holenduif, vestigde zich in 1991 en nam sindsdien sterk toe (tabel 1). In 1994 waren Kauwen zo talrijk geworden dat ze vrijwel alle kasten in bezit hadden genomen. Duivenparen die desondanks een broedpoging waagden, werden steenvast van hun eieren beroofd of het legsel werd simpelweg bedolven onder het nestmateriaal (takken) dat de Kauwen in ruime hoeveelheden aanvoerden. Pas na het uitvliegen van de jonge Kauwen in juni konden de Holenduiven weer ongestoord gaan nestelen. Vermoedelijk was toen een deel van de vogels al naar elders uitgeweken want de populatie bereikte niet meer de omvang van voorgaande jaren. Omdat de Kauwen schade aanrichtten aan landbouwgewassen in de omgeving werden vanaf 1995 consequent alle legfels uit de kasten verwijderd. Door de bestrijdingsmaatregelen daalde het aantal kauwenparen geleidelijk tot enkele, kwamen ieder seizoen eind april of begin mei de meeste kasten vrij voor de Holenduif en herstelde de broedpopulatie zich snel. Vanaf 1997 was sprake van een min of meer stabiele situatie.

Daarnaast maakten ook Steenuil (een of twee paar in 1991 t/m 2000) en Torenvalk *Falco tinnunculus* (een paar in 2000) gebruik van nestkasten die in potentie door Holenduiven zouden kunnen worden bezet. Veel invloed op het aantal

Tabel 1. Aantal bezettingsdagen per maand (alle nestkasten samen) van Holenduif (H, jaarmaxima vet) en Kauw (K) in de periode 1991-2000. Number of days nest boxes were occupied (all nest boxes together) by Stock Dove (H) and Jackdaw (K) in 1991-2000.

		feb	mrt	apr	mei	jun	jul	aug	sep	okt	totaal total	(per kast) (per box)
1991	H	-	53	102	78	182	149	195	205	29	993	(62.1)
	K	-	-	-	1	-	-	-	-	-	1	(0.1)
1992	H	-	26	88	319	252	452	414	177	16	1744	(64.6)
	K	-	-	6	33	14	-	-	-	-	53	(2.0)
1993	H	-	94	249	380	377	487	517	237	17	2358	(87.3)
	K	-	-	74	217	73	-	-	-	-	364	(13.5)
1994	H	-	9	-	40	123	373	431	159	10	1145	(42.4)
	K	-	-	171	596	236	-	-	-	-	1003	(37.1)
1995	H	-	16	43	158	285	412	322	145	8	1389	(51.4)
	K	-	-	119	70	9	-	-	-	-	198	(7.3)
1996	H	-	-	95	302	423	536	476	251	20	2103	(77.9)
	K	-	-	105	22	-	-	-	-	-	127	(4.7)
1997	H	-	11	83	327	616	573	497	329	28	2464	(91.3)
	K	-	-	119	33	-	-	-	-	-	152	(5.6)
1998	H	-	17	97	397	508	744	710	262	23	2758	(102.1)
	K	-	-	80	43	-	-	-	-	-	123	(4.6)
1999	H	-	18	67	290	451	594	604	266	63	2353	(90.5)
	K	-	-	85	17	-	-	-	-	-	102	(3.9)
2000	H	2	80	312	482	422	514	380	279	35	2506	(100.2)
	K	-	-	23	6	-	-	-	-	-	29	(1.2)

broedparen zal dat niet hebben gehad, te meer omdat de duiven er geen been in zagen om al snel na het weer beschikbaar komen van de kasten een legsel te starten. De lagere bezetting in 1999 en 2000 is mogelijk het gevolg geweest van de aftakeling van sommige kasten.

Verloop broedseizoen

De Holenduiven vingen doorgaans in de eerste helft van maart met de eileg aan (vroegste datum ca. 28 februari) waarna het aantal broedende paren geleidelijk toenam. Rond de maandwisseling van juli en augustus was de bezetting van de kasten maximaal, gevolgd door een tamelijk snelle daling. De laatste eieren zijn rond 10 september gelegd en 27 oktober was de uiterste datum waarop nog nestjongen werden aangetroffen (figuren 2 en 3).

De dip in de eileg begin juni en de schoksgewijze toename van de bezettingsgraad vóór het culminatiepunt zouden erop kunnen duiden dat Holenduiven in zekere mate gesynchroniseerd broeden. In sommige seizoenen viel inderdaad op dat veel kasten broedgevallen herbergden die zich (tijdelijk) in nagenoeg hetzelfde stadium bevonden. Dat van synchronisatie echter meestal weinig of niets te bespeuren viel, is mogelijk een gevolg geweest van het grote aantal mislukkingen in de eifase.

Het seizoenspatroon en de mate van benutting van de aanwezige nestkasten door Holenduiven in de afzonderlijke onderzoeksjaren weken soms sterk af van het gemiddelde beeld (tabel 1). Weersomstandigheden, leeftijdsopbouw van de broedpopulatie en talrijkheid van nestplaatsconcurrenten zijn vermoedelijk belangrijkste oorzaken van deze variaties. Het bijzonder koude voorjaar van 1996 leidde er bijvoorbeeld toe dat de eerste eieren pas in april werden gelegd. Langdurige regenval in combinatie met lage tempe-

raturen veroorzaakte meermalen grote sterfte onder nestjongen.

De initiële stijging van het aantal bezettingsdagen per kast, die tussen 1991 en 1993 liefst 41% bedroeg, is zowel toe te schrijven aan een groeiend aantal broedparen als aan een verlenging van de productieve periode. Vooral de toename in de maanden april en mei is opvallend. Dit is wellicht te verklaren doordat de nestkasten zijn gekoloniseerd door jonge Holenduiven. Dergelijke onervaren broedvogels kunnen hun activiteiten aanvankelijk hebben beperkt tot het tijdvak met de meest gunstige voedselcondities in de zomermaanden. In latere jaren kan het aantal broedpogingen dat de paren ondernamen en ook het succes daarvan groter zijn geworden zodat de kasten die ze bewoonden langer in gebruik waren. De groei van de broedpopulatie is vermoedelijk veroorzaakt door een combinatie van vestiging van lokale jongen en immigratie uit omliggende gebieden.

Verder was het frappant dat de periode waarin de meeste ineengeschoven legfels werden geconstateerd exact samenviel met het tijdvak waarin de bezetting het hoogst was (figuur 3). Het verschijnsel komt meer voor dan uit de grafiek blijkt want daarin zijn alleen elkaar overlappende broedgevallen in dezelfde kasten opgenomen. Dat paren hiervoor soms verschillende nestlocaties gebruikten, werd met grote waarschijnlijkheid vastgesteld bij twee kasten die min of meer geïsoleerd van de rest hingen en alternerend (al dan niet met enige overlap) werden bezet. Het is zelfs goed mogelijk dat Holenduiven ineengeschoven legfels bij voorkeur in verschillende kasten deponeren maar door een gebrek aan broedplaatsen als gevolg van een toegenomen intraspecifieke concurrentie gedwongen zijn dit in dezelfde kast te doen. De som per seizoen van het aantal dagen met zowel bebroede eieren als jongen in dezelfde kast in de jaren 1991-



Hans Potters

Jonge Holenduif in nestkast. *Young Stock Dove in nest box.*

Tabel 2. Productie van eieren, nestjongen en uitgevlogen jongen bij de Holenduif in 1988-2000. *Number of eggs, nestlings and fledglings produced by the study population in 1988-2000.*

jaar <i>year</i>	aantal eieren <i>N eggs</i>	aantal nestjongen <i>N young</i>	aantal vliegvlug <i>N fledged</i>	% eieren uitgekomen <i>% eggs hatched</i>	% jongen vliegvlug <i>% young fledged</i>	% eieren vliegvlug <i>% eggs fledged</i>
1988-90	113	63	61	55.8	96.8	54.0
1991	74	39	34	52.7	87.2	45.9
1992	143	68	62	47.6	91.2	43.4
1993	181	92	69	50.8	75.0	38.1
1994	64	40	39	62.5	97.5	60.9
1995	100	55	47	55.0	85.5	47.0
1996	134	73	66	54.5	90.4	49.3
1997	178	80	72	44.9	90.0	40.4
1998	212	105	82	49.5	78.1	38.7
1999	149	91	75	61.1	82.4	50.3
2000	188	97	71	51.6	73.2	37.8
totaal total	1536	803	678	52.3	84.4	44.1

2000 (1, 13, 84, 66, 34, 50, 56, 75, 101 en 57) hield in ieder geval ongeveer gelijke tred met de bezettingsdruk, uitgedrukt in het gemiddeld aantal dagen dat een kast bezet was door Holenduif en Kauw samen ($R^2=0.622$, $P=0.007$).

In het tweede deel van de onderzoeksperiode viel op dat kasten die het eerst door Holenduiven werden betrokken zich dikwijls in de buurt van een huis en een broedend paar Torenvalken bevonden. Of deze locaties favoriet waren wegens een afschrikwekkende werking op predatoren is niet duidelijk. Veel effect zal het niet hebben gesorteerd want de belangrijkste vermeende vijanden, Huiskatten *Felis catus* en Kauwen, ontplooiden hun activiteiten verspreid over het gehele onderzoeksterrein.

Ei- en jongenproductie

Gerekend over de periode 1988-2000 resulteerde ruim 52% van de getelde 1536 eieren in nestjongen en 44% in uitgevlogen jongen (tabel 2). Hoewel door de vrij lage controle-frequentie sterfte van kleine nestjongen ietwat zal zijn onderschat is het deels of geheel niet uitkomen van de legfels toch veruit de belangrijkste oorzaak van het betrekkelijk geringe broedsucces. De verhouding tussen broedpogingen die al dan niet jongen opleverden lag gedurende het gehele seizoen vrijwel steeds in dezelfde orde van grootte (figuur 2). Alleen het relatief grote aantal mislukkingen rond eind maart springt in het oog. Waarschijnlijk komt dit doordat juist op dat tijdstip de Kauwen erg actief waren met de nestbouw en zodoende veel duivenlegfels verstoorden. Het grote aantal mislukkingen in de rest van de eifase lijkt vooral een gevolg van interacties tussen de Holenduiven onderling, hoewel het uitkomstsucces geen significant verband vertoonde met de grootte van de broedpopulatie ($R^2=0.173$, $P=0.233$). Opvallend is wel dat toen in 1994 door invloed van de Kauw het aantal paren Holenduiven flink kelderde, het aandeel eieren dat uitkwam steeg van 50.8% naar 62.5%. Na de bestrijding van de Kauwen in 1995 namen de duiven

weer toe en daalde dit percentage weer naar 55.0%.

Ofschoon het statistisch niet valt hard te maken, zou het geringe uitkomstsucces vooral kunnen zijn veroorzaakt door een groot aantal gedumpte eieren die vermoedelijk zelden of nooit een jong opleveren. De resultaten van een rekenwijze om de invloed van eidumping te minimaliseren zijn in tabel 3 terug te vinden. Daartoe zijn alleen serieuze broedpogingen in beschouwing genomen en is verondersteld dat deze elk twee eieren omvatten, aannemende dat de aantallen 1- en 3-legfels elkaar in evenwicht houden. Het gemiddelde uitkomstcijfer (60% in plaats van 52%) was zoals verwacht hoger maar de jaarlijkse verschillen werden er niet kleiner door. Daaruit mag geconcludeerd worden dat behalve door eidumping de duiven elkaars broedsucces ook op andere manieren kunnen fnuiken, zoals door herhaalde conflicten om het bezit van een nestkast. Daarnaast zullen ook slechte weersomstandigheden direct en/of indirect (via voedselaanbod) hun tol hebben geëist, maar dit is moeilijk te kwantificeren. Opmerkelijk groot waren verder de verschillen tussen kasten, dus hoogstwaarschijnlijk ook tussen paren. Voorbeelden van een extreem laag uitkomstsucces per kast deden zich voor in 1992 (0 jongen uit 11 eieren), 1993 (1 uit 12), 1997 (0 uit 14) en 1998 (2 uit 14). Dwerg-eieren werden zes maal geconstateerd (1 op de 256 eieren) en waren als mislukkingsoorzaak dus slechts van marginale betekenis.

In totaal zijn 803 nestjongen geteld en de gemiddelde broedselgrootte bedroeg 1.77 (110x1, 339x2 en 5x3). De éénbroedsels kwamen tot stand doordat er slechts één ei werd gelegd (13%), door een gedeeltelijke uitkomst van grotere legfels (77%) of door onbekende oorzaken (10%). Van alle nestjongen zijn 678 (84%) beschouwd als uitgevlogen; 1.73 per succesvol broedgeval (107x1, 284x2 en 1x3). Partiële sterfte van een broedsel werd 23 maal vastgesteld (4 keer van drie naar twee jongen, 19 keer van twee naar één), totale sterfte 62 maal (40 tweebroedsels en 22 éénbroed-

Tabel 3. Aantal serieuze broedpogingen en succes daarvan bij de Holenduif in 1988-2000. *Number and success of serious breeding attempts of Stock Doves in 1988-2000.*

jaar	serieuze broedpogingen	aantal eieren	% eieren uitgekomen	% eieren uitgevlogen	pogingen met ≥ 1 jong geboren	pogingen met ≥ 1 jong vliegvlug	vlv. jongen /succesvolle poging
year	serious attempts	N eggs	% eggs hatched	% eggs fledged	attempts with ≥ 1 young hatched	attempts with ≥ 1 young fledged	fledglings /successful attempt
1988-90	51	102	61.8	59.8	35	34	1.79
1991	34	68	57.4	50.0	21	19	1.79
1992	62	124	54.8	50.0	37	34	1.82
1993	82	164	56.1	42.1	53	41	1.68
1994	29	58	69.0	67.2	25	24	1.63
1995	43	86	64.0	54.7	28	26	1.81
1996	63	126	57.9	52.4	43	39	1.69
1997	79	158	50.6	45.6	47	44	1.64
1998	90	180	58.3	45.6	60	48	1.71
1999	60	120	75.8	62.5	52	44	1.70
2000	76	152	63.8	46.7	54	40	1.78
totaal total	669	1338	60.0	50.7	455	393	1.73

sels). Van de 125 dode jongen werden er 96 (77%) – doorgaans ongeschonden – in de kast aangetroffen. Veruit de meeste (60) stierven in hun eerste levensweek, 20 in hun tweede en 16 waren ouder dan 14 dagen. Twee grote jongen die er niet in slaagden de kast te verlaten bleken kreupel te zijn. De resterende 29 vogels werden niet teruggevonden. In zes gevallen waren er predatiesporen, vaak plukresten van reeds bevederde jongen. Waarschijnlijk is echter ook een deel van de spoorloos verdwenen jongen gepredeerd. Huiskatten hebben vermoedelijk de meeste slachtoffers op hun naam staan maar mogelijk hebben ook Kauw en Steenuil zich wel eens aan een klein jong vergrepen. Getuige de vele vondsten van geplukte juveniele Holenduiven in de onmiddellijke omgeving van de nestkasten moet de mortaliteit onmiddellijk na het uitvliegen een nieuwe piek hebben bereikt.

De jaarlijkse fluctuaties in het aandeel nestjongen dat is uitgevlogen liepen soms parallel aan die van het uitkomst-succes maar vaak ook niet (tabel 3). Dat komt door de grote invloed die het weer op de overleving van de nestjongen had. Neerslagrijke en koele perioden leidden regelmatig tot substantiële sterfte. Zo werden na bijzonder zware regenval op 13 en 14 september 1998 (ca. 150 mm in 48 uur) liefst zeven jongen dood aangetroffen. Of aanhoudend natte weersomstandigheden verantwoordelijk kunnen zijn voor een vermindering van de voedselaanvoer en verhongering van het broedsel tot gevolg kunnen hebben is onbekend omdat er geen gegevens zijn verzameld over de conditie van de nestjongen. Onderkoeling lijkt wel een plausibele sterftfactor: de dode jongen waren vaak doorweekt. De nestkasten boden weliswaar de nodige beschutting maar ze waren verre van waterdicht. Het disproportioneel grote aantal kleine

Tabel 4. Gemiddeld aantal eieren, nestjongen, vliegvlugge jongen en broedpogingen per bezette nestkast bij de Holenduif in de periode 1991 t/m 2000. *Mean clutch size, brood size, number of breeding attempts and reproduction per occupied nest box in 1991-2000.*

jaar	paren	eieren /paar	jongen /paar	vliegvlugge jongen /paar	serieuze broed- pogingen	pogingen met ≥ 1 jong geboren	pogingen met ≥ 1 jong vliegvlug
year	pairs	eggs /pair	young /pair	fledglings /pair	serious attempts	attempts with ≥ 1 young	successful attempts
1991	10	7.40	3.90	3.40	3.40	2.10	1.90
1992	21	6.81	3.24	2.95	2.95	1.76	1.62
1993	21	8.62	4.38	3.29	3.90	2.52	1.95
1994	16	4.00	2.50	2.44	1.81	1.56	1.50
1995	18	5.56	3.06	2.61	2.39	1.56	1.44
1996	21	6.38	3.48	3.14	3.00	2.05	1.86
1997	24	7.42	3.33	3.00	3.29	1.96	1.83
1998	26	8.15	4.04	3.15	3.46	2.31	1.85
1999	21	7.10	4.33	3.57	2.86	2.48	2.10
2000	21	8.95	4.62	3.38	3.26	2.57	1.90
total total	199	7.15	3.72	3.10	3.11	2.11	1.80

jongen (maximaal een week oud) dat levenloos doch ongeschonden in de kasten werd teruggevonden doet vermoeden dat juist deze categorie zeer gevoelig is voor lage temperaturen. Net als bij het uitkomstsucces waren er flinke verschillen tussen kasten. In 1999 en 2000 werden in hetzelfde nest achtereenvolgens 7 en 5 nestjongen geteld maar geen enkele wist uit te vliegen.

De productie aan eieren en jongen en het aantal broedpogingen per paar vertonen, zoals al uit de ontwikkeling van de bezetting van het nestkastenbestand bleek, globaal gezien allemaal een geleidelijke toename met een terugval in 1994 gevolgd door een herstel daarna (tabel 4). Afwijkingen van deze trend zullen deels het gevolg zijn van het feit dat het aantal broedparen slechts een benadering is. Een ervaren paar kan gemiddeld zo'n 8-9 eieren leggen en 4-5 jongen voortbrengen waarvan er 3-4 uitvliegen. De productie per kast lag in veel gevallen echter een stuk hoger. Uitgaande van de aanname dat Holenduiven het gehele seizoen trouw blijven aan een bepaalde broedplaats zijn er ook paren die ver boven het gemiddelde scoren. In de periode 1991-2000 zijn 17 maal 11-12 eieren, zeven maal 13-14 eieren en vier maal 15-16 eieren per jaar in één kast gevonden. Gedumpte eieren kunnen het beeld hier echter hebben vertekend. Het aantal nestjongen bedroeg 19x6, 3x7, 7x8 en 2x9, terwijl 21x5, 15x6 en 4x7 uitgevlogen jongen zijn geteld. Het aantal serieuze broedpogingen per kast en broedpogingen met minstens één nestjong of één uitgevlogen jong was maximaal respectievelijk zes (6x), vijf (1x) en vier (5x).

DISCUSSIE

Verloop broedseizoen

Tijdstip en duur van de broedperiode van de Holenduif zoals vastgesteld in West-Brabant (begin maart tot half oktober) zijn gelijk aan die in andere West-Europese onderzoeksgebieden. In noordelijker en oostelijker gelegen regionen beginnen de duiven later en stoppen ze eerder. Verschillen in klimaat en de daaruit voortvloeiende beschikbaarheid van voedsel zullen hierbij een belangrijke rol spelen. De start van het broedseizoen is echter in eerste instantie afhankelijk van endogene processen; de gonadenontwikkeling wordt namelijk gestuurd door de lengte van de daglichtperiode (Möckel 1988).

Het bij dit onderzoek gevonden seizoenspatroon van het legbegin stemt in grote lijnen overeen met ervaringen in Groot-Brittannië, België en het westen van Duitsland (Delmee 1954, Murton 1966, Möckel 1988) waarbij de nadruk ligt op de tweede helft van de broedperiode. De situatie in voormalig Oost-Duitsland wijkt hiervan af door het relatief grote aandeel legsels dat in april en mei wordt gestart. Dit zou kunnen samenhangen met het feit dat in West-Europa de Holenduif zich meer als standvogel gedraagt terwijl de Midden-Europese broedpopulatie merendeels uit

trekkers bestaat (Möckel 1988). Dat in het oosten van Duitsland hoofdzakelijk in boomholten broedende paren zijn bestudeerd terwijl bij de West-Europese onderzoeken nestkasten en dergelijke domineerden is mogelijk ook relevant. In het laatste geval creëert men namelijk nieuwe broedgelegenheid die wellicht vooral door jonge vogels wordt gekoloniseerd. In gebieden met natuurlijke holten is mogelijk vaker sprake van een stabiele situatie met vooral ervaren broedparen.

Kleinere variaties in seizoenspatroon tussen de diverse studies zullen in eerste instantie een gevolg zijn van plaatselijke factoren. Zo is het van belang welke voedselbronnen de Holenduiven kunnen benutten omdat het broedseizoen hierop wordt afgestemd. Verschillende onderzoeken hebben uitgewezen dat nestjonge duiven vooral worden gevoerd met zaden van allerlei akkeronkruiden (in Duitsland vooral wikkesoorten *Vicia spp.*, Gasow 1977) en granen. De beschikbare hoeveelheid voedsel gedurende de broedperiode is dus aan schommelingen onderhevig en zal, afhankelijk van de lokale landbouwpraktijk, ook per gebied uiteenlopen. Het veelvuldig optreden van ineengeschoven legsels is misschien een aanpassing om optimaal te kunnen profiteren van tijdelijk gunstige voedselsituaties. Verder doen ook (seizoensgebonden) nestplaatsconcurrentie en predatie hun invloed gelden.

Aanwijzingen dat de eileg bij Holenduiven min of meer gesynchroniseerd geschiedt, zijn in het oosten van Duitsland gevonden (Möckel 1988). Het legbegin vertoonde daar drie pieken die qua sterkte en tijdstip door weersomstandigheden werden bepaald.

Legsel- en broedselgrootte

Het standaardlegsel van de Holenduif bestaat uit twee eieren. Geregeld zijn er evenwel in één nest drie of vier eieren (en soms nog één of meer erbuiten) aangetroffen, een fenomeen dat ook bij buitenlandse studies is waargenomen (Möckel 1988). Omdat deze legsels maar zelden meer dan twee jongen opleverden mag worden aangenomen dat de meeste niet op een reguliere wijze tot stand zijn gekomen. Een deel zal zijn ontstaan door incorporatie van (onbevuchte) eieren afkomstig van een voorafgaande, mislukte broedpoging. Dat was soms ook te zien aan verschillen in versheid. Het dumpen van eieren door vogels in kasten die reeds door een ander paar zijn bezet lijkt eveneens een factor van belang. De frequentie waarmee overcomplete legsels werden gevonden was namelijk positief gecorreleerd met de grootte van de broedpopulatie en het hoogst gedurende de periode waarin de bezettingsgraad van de nestkasten maximaal was. Een andere uitleg biedt Möckel (1988) die stelt dat Holenduiven in een vroeg stadium beschadigde eieren kunnen herkennen en ter compensatie nog een of twee extra eieren aan hun legsel toevoegen.

Het is niet uit te sluiten dat onvervalste drielegsels wel degelijk voorkomen want minstens vijf maal werd een broedsel van drie jongen vastgesteld. In slechts één geval zijn ook alle jongen uitgevlogen. Bij de overige vier verdween in de eerste levensweek telkens één jong. Over de oorzaak van deze sterfte bestaat geen zekerheid maar wellicht zijn de oudervogels niet in staat geweest om voldoende voedsel aan te slepen. Bij één van de oorspronkelijke driebroedsels had het jong dat later het loodje zou leggen duidelijk te kampen met een groeiachterstand. Op een totaal van 454 broedsels met nestjongen en 391 broedsels met uitgevlogen jongen zijn genoemde gebeurtenissen met respectievelijk 1.1% en 0.3% zeldzaam. Soortgelijke waarden zijn gevonden in Duitsland waar bij verschillende studies rond 0.3% van het totale aantal legsels resulterende broedsels van drie jongen die alle uitvlogen (Möckel 1988). In België lag dit cijfer met drie succesvolle driebroedsels op 156 legsels (1.9%) wat hoger (Delmee 1954).

De productie van broedsels van drie jongen was zo incidenteel van aard dat over de oorzaken die eraan ten grondslag liggen geen zekere uitspraken kunnen worden gedaan. Wel lijken een gunstige voedselsituatie en optimale weersomstandigheden noodzakelijke voorwaarden te zijn. Alle broedgevallen die drie nestjongen opleverden werden namelijk gestart in een periode waarin het voedselaanbod vermoedelijk bovenmodaal is (legbegin geschat op resp. 15 mei, 24 juni, 3 juli, 9 augustus en 20 augustus). Drie van de vijf gevallen werden geconstateerd in 1995 tijdens langdurige droge perioden. Verder is het aannemelijk dat individuele eigenschappen een rol spelen want twee driebroedsels werden achter elkaar in dezelfde kast aangetroffen en zijn dus vrijwel zeker van hetzelfde paar afkomstig. In een andere kast werden eveneens twee keer drie nestjongen geteld maar dat gebeurde met een interval van vijf jaar.

Legsels die uit één ei bestonden en bij twee achtereenvolgende controles werden bebroed (of waar bij het tweede bezoek een jong aanwezig was), zijn 14 maal gevonden ofwel in 2.1% van de gevallen waarin sprake was van een serieuze broedpoging. Het is echter niet zeker of dit ook allemaal originele éénlegsels zijn geweest omdat partiële

predatie een rol kan hebben gespeeld. Aan de andere kant kunnen er een aantal zijn gemist door vroegtijdige mislukkingen in de eifase. Het voorkomen van echte éénlegsels lijkt reëel omdat sommige bij herhaling in dezelfde kast zijn aangetroffen. In 1993 en 1996 werden in één kast twee éénlegsels geregistreerd. Een andere kast bevatte éénlegsels in 1997 (twee maal), 1998 en 2000 (beide één maal). De productie van solitaire eieren zal dus, net als die van broedsels met drie jongen, op zijn minst voor een deel een kwestie van aanleg zijn. Delmee (1954) vermeldt dat van alle legsels 4% uit één ei bestond.

Broedsucces

In tabel 5 wordt het broedsucces in West-Brabant met andere delen van Europa vergeleken. Deze vergelijkingen kunnen niet als geheel zuiver worden beschouwd want de discrepanties tussen de waarden zijn niet alleen het gevolg van externe factoren (voedselaanbod, klimaat, predatie) maar ook van de gevolgde onderzoeksmethode. Hierbij kunnen onder meer genoemd worden verschillen in controlefrequentie van de broedplaatsen (bij minder vaak uitgevoerde inspecties zullen kortstondige broedpogingen eerder worden gemist), de duur van het onderzoek (hoe langer de studie, hoe minder jaarlijkse schommelingen het beeld vertekenen) en het type broedholte (natuurlijk of kunstmatig). Niettemin vertonen de resultaten uit de diverse landen soms ook opvallende overeenkomsten, zoals het gemiddelde aantal uitgevlogen jongen per succesvol broedgeval en per paar per jaar. Vooral dit laatste is verrassend omdat bij afwezigheid van individueel herkenbare duiven de omvang van de broedpopulatie steeds indirect moest worden bepaald. Het maximaal aantal uitgevlogen jongen per broedholte (dus hoogstwaarschijnlijk van hetzelfde paar) per jaar ligt eveneens overal in dezelfde orde van grootte: zeven in dit onderzoek, acht in Duitsland en negen in Groot-Brittannië (Möckel 1988).

Betrokken op het totale aantal eieren kwam Delmee (1954) in België tot een uitkomstpercentage dat nagenoeg identiek was aan de West-Brabantse bevindingen. Ook daar

Tabel 5. Broedsucces van de Holenduif in diverse Europese studies. *Reproductive success of Stock Dove in several studies in Europe*. NL: Nederland *Netherlands* 1988-2000, dit onderzoek *this study*; B: België *Belgium* 1938-50, Delmee 1954; UK: Groot-Brittannië *United Kingdom*, Campbell 1951; D: Duitsland *Germany*, diverse studies *several studies* 1962-1984, Möckel 1988; SF: Finland 1974-1977, Karhumäki 1978.

Land	aantal eieren	% eieren uitgekomen	% jongen uitgevlogen	% eieren uitgevlogen	uitgevlogen jongen per broedpoging	uitg. jongen per succesvolle broedpoging	uitg. jongen per paar per jaar
Country	N eggs	% eggs hatched	% young fledged	% eggs fledged	fledglings/attempt	fledgl. /successful attempt	fledglings/pair/year
NL	1536	52.3	84.4	44.1	1.01	1.73	3.10
B	360	53.6	70.5	37.8	1.14	1.68	3.06
UK	152	66.4	60.4	40.1	-	-	-
D	-	-	-	-	1.07-1.60	1.63-1.80	3.10-3.57
SF	-	-	-	-	-	-	3.40

werd intraspecifieke rivaliteit als belangrijkste mislukkingsoorzaak beschouwd: liefst 21% van alle gelegde eieren kwam daardoor niet uit. Vergeleken met het onderhavige onderzoek lag de predatiedruk (vooral door Hazelmuis *Muscardinus avellanarius* en Eikelmuis *Eliomys quercinus* maar ook Gaai *Garrulus glandarius* en Ekster *Pica pica*) echter een stuk hoger. Deze leidde er niet alleen toe dat 19% van de eieren niet uitkwam maar was ook verantwoordelijk voor het feit dat er naar verhouding minder nestjongen uitvlogen. Het relatief geringe broedsucces dat Campbell (1951) in Groot-Brittannië registreerde kwam vooral door een hoge nestjongensterfte. Dit zal vooral door de aard van de broedplaats (rieten daken van schuren) zijn veroorzaakt. Möckel (1988) kwantificeert voor een aantal studiegebieden in Duitsland met overwegend natuurlijke broedholten (van Zwarte Spechten *Dryocopus martius* in beukenbos) de oorzaken van het verloren gaan van holenduivenlegfels en -broedsels. De impact van intraspecifieke concurrentie wordt niet groot geacht maar waarschijnlijk is het mislukken van broedgevallen die om onbekende reden zijn gestrand (44-73%) hieraan deels te wijten. Het belang van de overige oorzaken (o.a. predatie, weersomstandigheden en verstoringen door de mens) verschilt per regio sterk. De grote invloed van het weer op de overleving van de nestjongen wordt ook door Möckel (1988) benadrukt. Neerslaghoeveelheid, luchttemperatuur en zonneschijnduur verklaarden in diens studiegebied tezamen ca. 60% van de variatie in het broedsucces. In West-Brabant bleken met name natte en koele perioden, die tot onderkoeling van het broedsel kunnen leiden, desastreus uit te pakken. Er zijn echter ook aanwijzingen dat bij slechte weersomstandigheden voedselgebrek kan optreden (Möckel 1988).

Nederlandse ontwikkeling in Europees perspectief

De resultaten van de verschillende onderzoeken in West-Europa wijzen er niet op dat broedgedrag en -prestaties van de Holenduif hier gedurende de 20^e eeuw opzienbarende veranderingen hebben ondergaan. De oorzaak van de grootschalige toename zoals die zich in Nederland in de afgelopen tientallen jaren heeft gemanifesteerd moet dan ook veeleer gezocht worden in een verbeterde overleving buiten de broedtijd. Een veel genoemde verklaring voor een lagere mortaliteit is de afname van het gebruik van giftige landbouwbestrijdingsmiddelen. De nationale situatie kan echter niet los worden gezien van ontwikkelingen elders in Europa. Een forse stijging van het broedbestand in de periode 1970-90 heeft zich behalve in Nederland ook voorgedaan in Groot-Brittannië (toename meer dan 50%), België, Ierland en Denemarken (elk 20-50%). In andere regio's zijn de aantallen broedende Holenduiven echter gelijk gebleven of vertonen ze zelfs een afname, zoals langs de noordrand van het areaal en in het Mediterrane gebied (Möckel 1997). Dat de toena-



Arte Ouwerkerk

De toename van Holenduiven in Nederland is waarschijnlijk eerder gevolg van veranderingen in overleving en sterfte dan van veranderingen in broedsucces. *The increase of Stock Dove in The Netherlands is probably caused by increased survival rates and not by changes in breeding success.*

me zich beperkt tot West-Europa zou samen kunnen hangen met klimatologische veranderingen. In de landen waar de populatie zich positief heeft ontwikkeld, is de soort geheel of gedeeltelijk standvogel. Het mildere winterweer van de afgelopen decennia kan heel goed tot een lagere sterfte bij standvogels hebben geleid. In zuidelijkere delen van Europa zijn de omstandigheden in de winter waarschijnlijk nooit een belemmering geweest. Het vaker uitblijven van langdurige perioden met strenge vorst en/of een sneeuwdek heeft er vermoedelijk ook voor gezorgd dat steeds minder Holenduiven geneigd zijn weg te trekken. Die strategie zou de overleving eveneens kunnen bevorderen, bijvoorbeeld omdat in Zuidwest-Frankrijk en Noord-Spanje nog steeds veel op Hout- en Holenduiven wordt gejaagd. Een afnemen-de neiging tot wegtrek zou meteen het feit verklaren dat in Nederland het aantal overwinterende Holenduiven sterker is gestegen dan het aantal broedparen.

LITERATUUR

- Bijlsma R.G., F. Hustings & C.J. Camphuysen 2001. Algemene en schaarse vogels van Nederland (Avifauna van Nederland 2). GMB Uitgeverij/KNNV Uitgeverij, Haarlem/Utrecht.
- Bijlsma R.G. 2002. Holenduif *Columba oenas*. In: SOVON Vogel-

- onderzoek Nederland 2002, Atlas van de Nederlandse Broedvogels 1998-2000, p. 260-261. Nederlandse Fauna 5. Nationaal Natuurhistorisch Museum Naturalis, KNNV Uitgeverij & European Invertebrate Survey - Nederland, Leiden.
- Campbell B. 1951. A colony of Stock Doves. *Bird Notes* 24: 169-176.
- Delmee E. 1954. Douze années d'observations sur le comportement du Pigeon colombin (*Columba oenas* L.). *Gerfaut* 44: 193-259.
- Gasow H. 1977. Über die Ansiedlung der Hohltaube und die Nahrung der älteren Nestlinge von Hohltaube und Ringeltaube. *Mitteilungen Landesamt für Ökologie, Landschaftsentwicklung und Forstplanung Nordrhein-Westfalen* 3: 207-213, 277-282.
- Mayfield. H. 1961. Nesting succes calculated from exposure. *Wilson Bulletin* 73: 255-261
- Möckel R. 1988. Die Hohltaube *Columba oenas*. Ziemsen Verlag, Wittenberg Lutherstadt.
- Möckel R. 1997. Stock Dove. In: Hagemeijer E.J.M. & M.J. Blair (editors). The EBBC Atlas of European Breeding Birds: Their Distribution and Abundance. T & A.D. Poyser, London.
- Murton R.K. 1966. Natural selection and the breeding seasons of the Stock Dove and Wood Pigeon. *Bird Study* 13: 311-327.
- SOVON 1987. Atlas van de Nederlandse Vogels. SOVON, Arnhem.

Hans Potters, Robyndijk 42, 4706 LW Roosendaal, hpotters@hetnet.nl

Breeding biology of a small nest box nesting population of Stock Dove *Columba oenas* in Noord-Brabant

Breeding phenology and breeding success were studied in a small population of Stock Doves breeding in nest-boxes in the southern Netherlands. The study area was a 2.8 ha mixture of small meadows, woodlots and tree rows amidst agricultural fields and grassland. From 1986 nest boxes suitable for breeding Stock Doves were mounted and in 1992-2000 25-27 such nest boxes were permanently available. The boxes were checked from mid March through mid September at 14-days interval. Data were gathered about nest building, attendance of adults, number and freshness of eggs and number and age of nestlings.

Since Stock Doves may produce several clutches or broods in the same or different nest boxes, the number of pairs depends on the way it is calculated (Fig. 1). The decrease in the number of pairs in 1994 can be fully explained by an increasing number of Jackdaws *Corvus monedula* (Tab 1) which bred in the same boxes and were dominant over the doves. After the eggs of the Jackdaws were systematically taken, Jackdaw numbers gradually declined and Stock Doves recovered even to above their previous numbers.

First onset of breeding was 28 February, but most pairs started laying in May, July and August. Last date on which chicks were seen in a nestbox was 27 October. A small dip in occupancy of nest boxes in the end of June indicates synchronised breeding that fades in the course of the season (Figs 2 and 3). Deviations from this pattern in some years were mainly caused by weather conditions (cold springs and long lasting wet spells) and competition for the boxes with other species. Some pairs produced overlapping broods (young of the current and eggs of the next brood at the same moment) in the same nest box. Probably overlapping broods were also produced in separated nest boxes, but this was hard to

prove since birds were not marked. The phenomenon occurred most frequently in years when nest box occupancy and competition with Jackdaws was highest (Fig. 3).

During 1988-2000, 52% of 1536 eggs hatched and 44% fledged (Tab 2). In the field I had the impression that low hatching rate was mainly caused by intraspecific competition, but annual hatching success did not correlate with population size. Especially in March many clutches were lost due to nest box competition with Jackdaws.

Nearly all clutches contained two eggs, but five times three eggs were found. It is not sure if these clutches were produced by one female, since egg dumping is not a rare phenomenon in Stock Doves. Mean brood size was 1.77 (110x1, 339x2, 5x3) young and 1.73 young fledged per successful breeding attempt (107x1, 284x2, 1x3). Over the years the number of fledglings per successful breeding attempt was remarkably stable, but the amount of successful broods was not (Tab 3). Chick mortality occurred mostly (60 cases) in their first week of life and less often in their second week (20) or at later ages (16). Probably, most young died because of bad weather with continuous rain. Taken into account the considerable number of pluckings of juvenile Stock Doves in and near the study area, a second peak in mortality occurred just after fledging.

The maximum number of eggs found in a nest box in one season amounted 4 times 15-16, 7 times 13-14 and 17 times 11-12. Probably these eggs were produced by more than one female. On the other hand the numbers presented in Table 4 probably underestimate the reproduction per pair, since pairs may well have occupied several nest boxes. Nevertheless reproductive success was surprisingly similar to that found in surrounding countries (Tab 5).