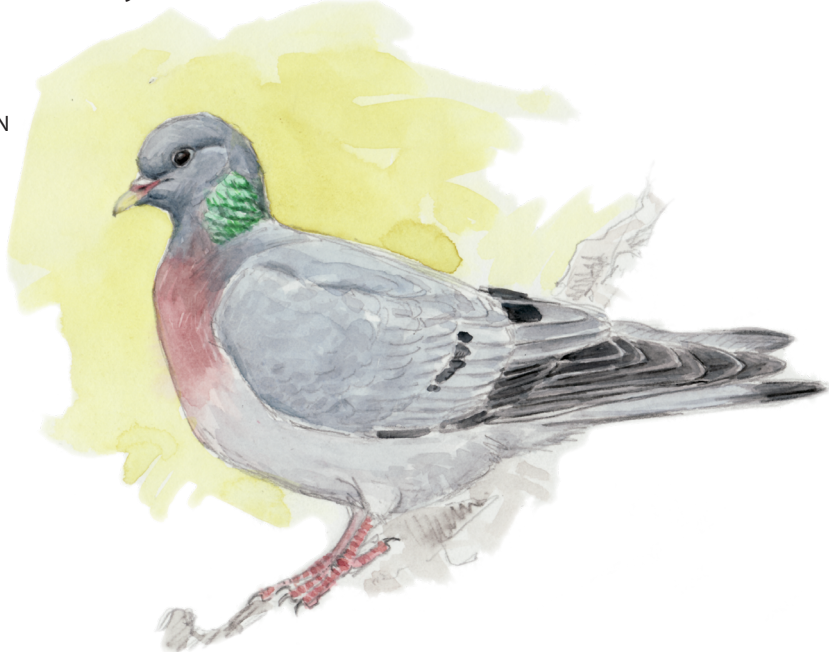


Hulduens serieproduktion af ofte overlappende kuld i skove med redekasser i Vendsyssel 2006-22

EINAR FLENSTED-JENSEN
OG ESSEN SLOTH ANDERSEN



(With a summary in English: Serial production of often overlapping clutches by the Stock Dove *Columba oenas* in forests with nest boxes in Northern Jutland 2006-2022)

Indledning

Alle arter af fugle har været underlagt selektion for at udvikle tilpasninger, der giver det enkelte individ mulighed for at maksimere produktionen af flyvedygtigt afkom i løbet af dets levetid. En arts mulighed for at producere afkom vil være bestemt af en række forhold deriblandt karakteristika ved arten og dens levevis. Eksempelvis er langt de fleste af de godt 350 arter i duefamilien Columbidae (Winkler *et al.* 2020) begrænset af, at de højst kan producere to flyvefærdige unger pr. ynglekuld. Det betyder, at duernes ynglesucces maksimeres ved at producere så mange succesfulde kuld som muligt pr. ynglesæson – under hensyntagen til næste års produktion af unger (Westmoreland *et al.* 1986).

Duernes serieproduktion af kuld hænger sammen med en række yngletilpasninger, der synes at være en af hovedårsagerne til deres enorme globale succes både i antal arter og individer. Blandt disse tilpasninger er de frøædende forældres produktion af 'duemælk', som er ungerne eneste føde i de første dage af deres liv. Duemælken betyder, at duerne ikke som de

fleste andre frøædende fuglearter skal bruge insekter ved ungefodringen og dermed ikke er afhængige af kulminationen på insektforekomsterne på en ofte snæver årstid. I stedet kan mange duearter yngle næsten hele året selv på ret nordlige breddegrader.

Den hytteostagtige duemælk produceres både i hannens og hunnens halspose, kroen (Goodwin 1967), og den indeholder både protein, fedt, mineraler, vækstfremmere, immunfremmere og mange nyttige bakterier (Jin *et al.* 2023). Duemælken er således ikke kun en erstatning for insektføde, for den fører også til en meget hurtig vækst af de små unger. Til gengæld kan de monogame forældrefugle tilsammen kun producere nok duemælk til to unger (eller til en unge, især i troperne). Dette afspejler sig i, at hunnerne altovervejende lægger kuld med to æg (Westmoreland & Best 1987).

Med de maksimalt to æg pr. kuld kan duerne kun øge deres ungeproduktion ved at opfostre flere kuld i løbet af den lange ynglesæson. Det sker normalt som serieproduktion af kuld. Men i bestræbelserne på at maksimere antallet af kuld pr. sæson kan forældrene

– hvis de vel at mærke formår det – med fordel starte et nyt kuld, mens det forrige kuld s unger endnu ikke er fløjet fra reden (Burley 1980). Sådanne overlap mellem de enkelte kuld kan ske ved, at de to kuld er placeret i hver sin rede, men overlappet kan også ske i samme rede, så der samtidigt er både æg og unger i reden. Blandt duer er fænomenet med overlap mellem kuld blevet konstateret blandt arter, der yngler i huller eller andre relativt prædatorfrie steder, som det ses hos tamdue/Klippe due *Columba livia* (Burley 1980) og Huldue *Columba oenas* (Möckel 1988). Fænomenet er imidlertid også observeret hos arter med åbne reder som fx den nordamerikanske Sørgedue *Zenaida macroura* (Westmoreland *et al.* 1986).

Denne artikel handler om kuldoverlap hos Huldue, der i litteraturen er blevet beskrevet gennem enkeltstående tilfælde (Cramp 1985, Möckel 1988, Bom 2016, Surmacki & Podkowa 2022). Desuden er kuldoverlap hos Huldue for nylig blevet fotodokumenteret i Tyskland (Lühl 2022). Der har således ikke været tvivl om, at overlappende kuld forekom hos Huldue, men litteraturen giver ikke indtryk af, at kuldoverlap kan være en central del af mange Hulduers ynglestrategi. Vi har kun fundet et enkelt studie, hvor man i en lille bestand i redekasser i Holland systematisk studerede kuldoverlap hos Huldue og beskrev dette som et vigtigt fænomen for arten (Potters 2009).

I Danmark er Hulduen efterhånden blevet en ret almindelig ynglerekfugl med en bestand, der for 2018 blev opgjort til 1100 par (Christensen *et al.* 2022). I Danmark yngler Huldue hovedsageligt i løvskove i det østlige Jylland og på Øerne, og arten benytter gerne redekasser. Blandt danske Hulduer nævner Christensen (1993), at han nogle gange har observeret kuldoverlap i samme rede på op til otte dage, og Rold Skov Gruppen under DOF har set både huldueunger og æg i samme uglekasse, men man troede, at der var tale om døde æg (K. Vestergaard pers. medd.).

Som for duer generelt kan Hulduer tilstræbe at maksimere deres livstidsreproduktionssucces på bl.a. følgende to måder: 1) de kan forsøge at komme i gang med at yngle tidligt på foråret og fortsætte med at yngle til langt hen på efteråret, og 2) de kan minimere antallet af dage mellem kuldene ved bl.a. at lægge nye æg inden ungerne fra forrige kuld har forladt reden.

Duerne vil imidlertid – i deres stræben efter at maksimere deres reproduktionssucces – være begrænsede af en række forhold, deriblandt de karak-

teristika som knytter sig til arten såsom produktion af duemælk. Desuden vil der være lokale forhold i yngleområdet (bestemt af fx klima og udbud af føde), der vil sætte grænser for, hvor tidligt i ynglesæsonen fuglene kan starte med at yngle, og hvor langt hen på sæsonen de vil kunne yngle. Ydermere er det sandsynligt, at de to forældres kondition og yngleerfaring vil være afgørende for, om de kan overkomme belastningen ved at påbegynde æglægning tidligt og opfostre kuld efter kuld – især hvis det næste kuld påbegyndes inden forrige kuld har forladt reden. Derfor er det forventeligt, at der vil være individuel variation i, hvor godt fuglene klarer sig mht. antallet af unger, de kan opfostre på en sæson. Vi ser på, om der er indikationer på, at det er tilfældet.

I denne artikel præsenterer vi resultaterne af den internationalt set første systematiske og større undersøgelse af Hulduens produktion af overlappende kuld. Undersøgelsen er baseret på en omfattende opsætning og systematisk kontrol af hulduekasser i Østvendssyssel (Møller *et al.* 2016, Flensted-Jensen 2023). Projektet strakte sig fra 2006 til 2022 og havde oprindeligt som overordnede formål at opbelyse den fra starten meget lille bestand af Hulduer i Vendssyssel samt at indsamle viden om artens ynglebiologi. Studierne af omfanget af kuldoverlap blev hurtigt et vigtigt aspekt af huldueprojektet.

Materiale og metode

Hulduens ynglebiologi

Hulduepar er monogame, og efter vinteropholdet i Sydvesteuropa vil de voksne fugle typisk vende tilbage til det skovområde og redested, der benyttes det foregående år (Möckel 1988). I Danmark kan ynglesæsonen strække sig fra det tidlige forår til langt hen på efteråret. Hunnen lægger i redehullet de to æg med to dages mellemrum. Den fælles udrugning strækker sig over 16-20 dage. Herefter opfodres redeungerne af begge forældre i omkring fire uger – først med duemælk og derefter med vegetabilsk føde. Før udflyvningen har Hulduens unger opnået en vægt, der svarer til de voksne. De udflyjende unger har kun et begrænset og kortvarigt behov for forældrepleje. Hunnen starter ofte næste kuld umiddelbart efter udflyvningen, men den kan som nævnt også lægge æg, mens der stadig er unger i reden.

Hulduer forsvare ikke et yngleterritorium mod artsfæller (bortset fra i redens umiddelbare omgi-

velser). Så der kan opstå ret tætte ynglebestande, men der kan også opstå redemangel. Knap- heds på redemuligheder er formentlig den evolu- tionære baggrund for, at individerne udviser en stor grad af ynglestedstrofasthed overfor et tidli- gere benyttet redehul. Men redeknaphed kan und- gås ved opsætning af flere redekasser.

Undersøgelsesområde og ynglebestand

Det i artiklen anvendte datamateriale stammer fra EFJ's projekt med en omfattende opsætning og kontrol af hulduekasser. I 2006 påbegyndte EFJ opsæt- ning af hulduekasser i tre skove i Østvendssyssel, og hurtigt blev to lokaliteter tilføjet. Baggrunden var, at B. Zobbe i foråret 2003 havde opsat 11 ugle- og hulduekasser i en skov i Knivholt ved Frederikshavn, og i efteråret 2005 blev det konstateret, at der havde været yngel af Huldue i alle kasserne.

I 2006 blev der inden ynglesæsonens start opsat 54 kasser, hvoraf 19 blev besat. I 2022 var antallet af kasser forøget til 131, hvoraf de 120 blev besat. I tre af skovene blev det til et omfattende og fler- årigt studium. De tre hovedlokaliteter var Knivholt, Vandværksskov og Børglumkloster Skov, og i 2022 havde disse hhv. 73, 16 og 29 besatte kasser. Kniv- holt (23 ha) og Vandværksskov (63 ha), der begge er beliggende i udkanten af Frederikshavn, er løv- skove med modne bøgetræer. Børglumkloster Skov (430 ha) ligger omkring 15 km sydvest for Frederiks-

havn og er domineret af nåletræer, men kasserne er placeret langs en skovvejsrute, der fører igennem mange ældre bøgepartier. Fourageringsområderne udgøres af det omgivende morænelandskab præ- get af landbrug og overdrev samt strandenge langs østkysten.

Definition af begreber

Ved analysen af Hulduernes kuldoverlap skelner vi mellem forskellige faser af ynglecycklus, og i beskriv-elsen af karakteristika ved de enkelte yngleforløb og kuldoverlap benytter vi en række begreber. Be- grebet 'kuldudviklingsperiode' strækker sig fra da- toen for lægningen af det første æg til datoen for udflyvningen af den sidste unge i kuldet (Fig. 1). Be- grebet 'kuldafstand' dækker det antal dage, der går, fra det første æg er blevet lagt, til det første æg i det efterfølgende kuld bliver lagt. Begrebet 'kuldover- lapstid' dækker antal dage fra der lægges et ægkuld i en kasse med et ungekuld indtil den sidste unge af dette kuld flyver ud kassen. Begrebet 'samlet kuldoverlapstid' er summen af overlapstiderne i be- gyndelsen og afslutningen af et givet kuld. Figuren viser et tænkt eksempel på en kuldserie, hvor begge overlapstider for andet kuld er forskellige fra nul (et 'dobbeltoverlap'), hvilket indebærer, at det første kuld overlapper med andet kuld, og at andet kuld overlapper med det tredje påbegyndte kuld. Disse overlap bidrager til, at kuldafstanden mindskes.

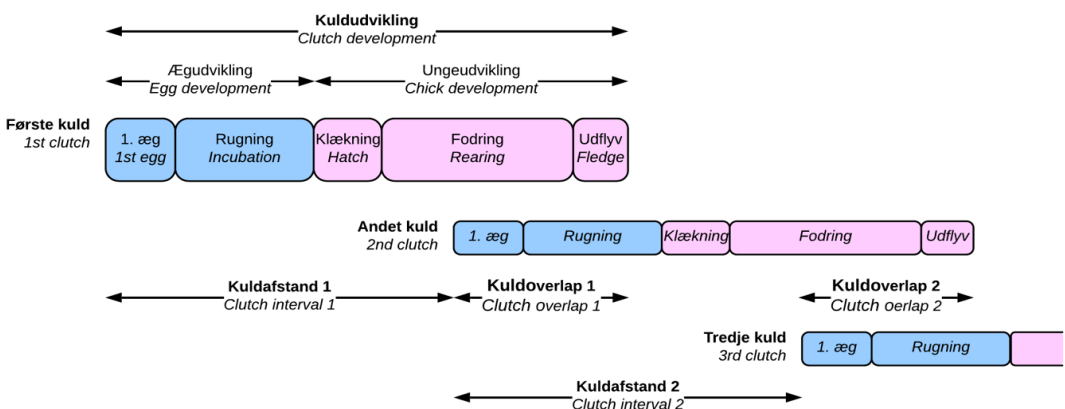


Fig. 1. Et tænkt eksempel på en kuldserie med tre kuld. Begreber benyttet i beskrivelserne af kuldserier og kuldoverlap er angivet (jf. Burley 1980). Eksemplet viser en kuldserie, hvor der er overlap både i begyndelsen og i slutningen af andet kuld (et såkaldt 'dobbeltoverlap').

An hypothetical example of a clutch series with three clutches. Concepts used in the description of clutch series and clutch overlap are given (cf. Burley 1980). The example shows a clutch series, where clutch overlaps are present both at the beginning and the end of the second clutch (a 'double overlap'). The paper normally makes no distinction between 'clutch' and 'brood'.

Redekasserne og eftersyn af redekasser

De nummererede kasser blev opsat i større træer og placeret, så duerne havde mulighed for uhindret tilflyvning. De redekasser, der blev opsat i årene 2006-07, blev lavet med et indvendigt bundareal på 20 × 20 cm og en højde fra bund til redegul på 27,5 cm samt en hulstørrelse med en diameter på 87 mm. Disse ret små kasser blev i løbet af 3-4 år udskiftet med kasser med bundareal 22,5 × 23 cm. For at øge pladsen til overlapskuld blev bundarealet i 2015 igen øget til 23,5 × 26,5 cm for nye og udskiftede kasser, og for at lette adgangen blev huldiameteren øget til 95 mm for alle kasser. Kasserne blev løbende repareret, og nye kasser blev tilføjet. Ydermere blev både gamle og nye kasser gjort mere sikre mod prædation af husmår *Martes foina* og rovfugle (Fig. A3 i det elektroniske Appendiks 1). Det blev gjort ad flere omgange, hvor adgangen til kassen blev gjort vanskeligere for mår ved at skærme og opsætte pigge (Fig. A4 i Appendiks 1). Rovfuglenes prædation blev forhindret ved at montere et stykke 110 mm plastrør i forlængelse af redehullet, og dertil en 40 mm aflang klods inde i kassen under hullet. I 2020 var der en stor stigning af prædationen af mår, og en 33 cm høj aluminiumsmanchet blev monteret omkring stammen under redekassen. Højden på manchetten blev siden øget til 50 cm. Effekten af ændringen af kasserne diskuteres i Appendiks 1.

Studiet af overlap mellem kuldene blev baseret på regelmæssig inspektion af redekasserne fra begyndelsen af marts til begyndelsen af november. Hver kasse blev undersøgt med et interval på 14-16 dage, frem til de sidste unger forlod kassen. Hver kasse blev normalt tilset 14-15 gange hvert år. Ved eftersynene noteredes antallet af æg/unger, og alderen på ungerne bestemtes efter Möckel (1988). Desuden blev det noteret, om der var forladte æg, døde unger eller tegn på prædation. Sås duen ikke forlade reden ved ankomst til træet, eller hvis forældrefuglen ikke var i kassen, bedømtes æggenes temperatur i hånden for at afgøre, om æggene blev ruget. Hvis der i kassen var unger, som var syv dage gamle eller ældre, blev de ringmærket.

Enhver kasse blev genbesøgt, hvis der ved den forrige kontrol var æg eller små unger, eller hvis kassen ikke var blevet kontrolleret ved forrige gennemgang af kasser. På den måde var det kun omkring 2/3 af kasserne, der blev kontrolleret ved hvert efterfølgende besøg. Æg, der ved sidste kontrol var

kolde, og som ved efterfølgende kontrol heller ikke blev ruget, blev fjernet. På samme måde fjernedes døde unger og æg, der af duerne var skubbet væk fra redeskålen. Hulduernes unger anbragte ekskrementerne bort fra redeskålen, men de fjernedes ikke af forældrefuglene, så efter 2-3 kuld kunne kassen være fyldt godt op, og da blev kassen nedtaget og rensset. Det gjaldt dog især den første og mindre kassetype. I kasser med større grundareal skubbede duerne affaldet ud til kanterne. Desuden besørge de ungerne ud mod kassens sider, og ofte klistredes gødningen op på kassens sider, specielt i hjørnerne.

Gennem kasseeftersynene blev der tilvejebragt præcise tal for antallet af redekasser, der i løbet af et år havde været besat af hulduepar. Klæknings-tidspunkt og antallet af æg og udføjne unger blev opgjort for alle de kuld, der blev påbegyndt i de enkelte redekasser. Det er de informationer, der er indsamlet fra de enkelte kasser og ikke fra de enkelte identificerede ynglende individer, der har dannet basis for nærværende studie. Det skyldes, at individgenkendelse stort set ikke var mulig. Den underliggende antagelse for undersøgelsen var, at hver af de besatte redekasser kun husede et og samme ynglepar fra begyndelsen til slutningen af ynglesæsonen.

Fra 2006 til og med 2022 blev i alt 1326 sæsonforløb fulgt i projektets kasser, og de førte til 5746 udføjne unger (Tab. A1 i det elektroniske Appendiks 2).

Ringmærkning

Alle unger blev ringmærket, inden de forlod redekassen. Lejlighedsvist – dog aldrig når der var æg i kassen – blev de voksne duer fanget og ringmærket, eller deres ring blev aflæst. Når en voksen fugl var blevet fanget, blev der ikke senere på sæsonen gjort forsøg på igen at fange ynglefugle i kassen. Der blev ringmærket 101 voksne duer, hvoraf 19 blev aflæst i følgende sæsoner. Blandt de ungemærkede ynglende Hulduer blev der foretaget 221 aflæsninger af 205 forskellige individer. Der er her tale om unger fra bestanden, der i følgende sæsoner selv var begyndt at yngle i kasserne (som 'rekrutter' til egnens hulduebestand).

Opgørelse af ynglesituationen i redekasserne

De beregnede kuldoverlap for perioden 2006-22 bygger på en rekonstruktion af tilstanden i hver enkelt redekasse (antal æg og unger) for alle dage

Tab. 1. Kuldudviklingens stadier i forhold til kuldstørrelser 2006-22.
Stages of clutch development in relation to clutch sizes of Stock Doves 2006-2022.

Kuldstørrelse (antal æg) <i>Clutch size</i>	Antal kuld <i>Number of clutches</i>	Andel af kuld (%) <i>Proportion of clutches (%)</i>	Antal <i>Number of</i>			Andel (%) <i>Proportion (%)</i>		Udføjne unger/kuld <i>Fledged/clutch</i>
			Æg <i>Eggs</i>	Klækket <i>Hatched</i>	Udføjne <i>Fledged</i>	Klækket <i>Hatched</i>	Udføjne <i>Fledged</i>	
1	483	9,6	483	188	146	38,9	30,2	0,30
2	4386	87,4	8772	6834	5437	77,9	62,0	1,24
3	138	2,8	414	224	159	54,1	38,4	1,15
4	10	0,2	40	4	4	10,0	10,0	0,40
Total	5017	100	9709	7250	5746	74,7	59,2	1,18

i alle ynglesæsoner. Disse rekonstruktioner bygger på en række antagelser, hvortil der er knyttet forskellige typer af usikkerheder. Antagelserne og de dertil knyttede usikkerheder er nærmere beskrevet i Appendiks 1. Her nøjes vi med hovedtrækkene.

For hver dag i året blev tilstanden i hver enkelt kasse opgjort ud fra observationer af kassernes indhold kombineret med observationer af eller antagelser om varigheden af de enkelte faser i ynglecyclen (Fig. 1). Derved kunne antallet af æg og unger samt forekomsten af kuldoverlap opgøres for alle de besatte kasser for hver dag i hver af ynglesæsonerne. Vigtigst for opgørelserne over ynglefænologi i de enkelte kasser var eftersyn, hvor der blev fundet unger i en alder, hvor de kunne aldersbestemmes rimelig præcist, idet det gav mulighed for tilbage-regning til datoen for klækning. Vi estimerede æglægningsdatoen ved at trække 18 dage fra datoen for klækning (Möckel 1988).

Hulduen lægger æg hver anden dag, og ifølge litteraturen (fx Möckel 1988) og EFJ's målinger strækker rugetiden sig over 17 dage (med en ret begrænset variation) – startende dagen efter lægningen af det første æg. Datoen for udflyvning blev estimeret ved at lægge de resterende dage af de 28 ungeudviklingsdage til datoen for den aldersbestemte unge.

Kuldudviklingsperioden (fra lægning af første æg til udflyvning af sidste unge i kullet) er sat til 46 dage, hvoraf ægudviklingsperioden (fra første æg til dagen før klækning af dette) strækker sig over 18 dage og ungeudviklingsperioden (fra klækning af første æg til sidste unge forlader reden) over 28 dage (Fig. 1, se også Appendiks 1). Disse tal er gennemsnitsværdier og stammer primært fra Möckel (1988), men de er bekræftet af EFJ's observationer.

Resultater med kommentarer

Kuldstørrelser og ungeproduktion

Hulduens ynglebiologi er præget af lange kuldserier, der domineres af ægkuld på to æg. Tab. 1 viser, at antallet af æg pr. kuld varierede fra et til fire. I 87,4 % af yngleforsøgene blev der lagt to æg, mens der i 9,6 % af forsøgene blev lagt et æg. I 2,8 % af kasserne med æg blev der fundet tre æg, og i 0,2 % af tilfældene fandtes der fire æg i kassen. Om etægskuldene bør det bemærkes, at der i et par tilfælde blev fundet et æg tabt under kassen – og i et enkelt tilfælde på kassens låg, men disse tilfælde er udeladt i materialet.

Tab. 1 viser også, at kuld med to æg i gennemsnit førte til 1,24 udføjne unger, og treægskuld gav 1,15 unger, mens der fra etægskuld i gennemsnit kun kom 0,30 udføjne unger. Tabellen peger også på, hvad der især går galt for par med etægskuld. Her bliver kun 39 % af æggene udruget, mens par med toægskuld i gennemsnit udruger 78 % af æggene.

Den gennemsnitlige kuldstørrelse var knap to æg i det meste af sæsonen, men var meget lavere i de sidste 20 dage af sæsonen (Fig. A1 i Appendiks 2). Produktionen af udføjne unger pr. kuld var størst (1,5 unger) for kuld lagt i de første 20 dage af sæsonen. I de efterfølgende 10 dage faldt antallet af flyvefærdige unger pr. kuld til 1,1. Faldet skyldes formentligt, at de først ankomne ynglefugle hovedsagelig bestod af robuste og erfarne ynglefugle. I de sidste 50 dage faldt antallet af flyvefærdige unger pr. kuld fra 0,9 til 0. Den væsentligste årsag til den reducerede ynglesucces i efteråret var et stigende antal ikke-klækkede æg.

Eksempler på kuldoverlap og kuldserier

Ved kasseeftersynene blev der hyppigt observeret unger fra det forrige kuld sammen med æg fra det næste kuld. Fig. 2 viser to eksempler på, hvordan



Fig. 2. Venstre foto: Overlappende kuld i samme redekasse. Der er ikke meget plads, når den voksne han (nederst) vil fodre de to 19 dage gamle unger eller varme de to æg. Højre foto: Projektets eneste observation af overlappende ungekuld i samme rede (Kasse 147, Knivholt, 23. september 2020). Den store unge er 32 dage gammel. Den lysebrune udklækkede unge er daggammel, og dele af dens æggeskal kan ses. Det andet æg (lige ved siden af den lille unge) er språet.

Left photo: Overlapping clutch in the same nest box. Not much space is available when the adult male (below) feeds the two 19 days old chicks or incubates the two eggs. Right photo: The project's only observation of overlapping chicks/young. The large chick is 32 days old. Parts of the remains of the eggshell of the newly hatched light brown chick can be seen. The other egg (beside the small chick) is hatching.

pladsen i hulduekasserne blev udnyttet, når der i en og samme kasse var både æg fra et nyt kuld og unger fra forrige kuld. Det venstre foto viser en situation, hvor hannen (nederst) havde flyttet sig væk fra rugningen af de to æg, mens de store unger havde placeret sig i hver sin side af kassen. På den måde udnyttedes næsten hele kassens gulvareal. Fotoet til højre viser en 32 dage gammel unge sammen med en daggammel unge og et æg, der er ved at klække.

Det er kun i sjældne tilfælde, at æg klækkes, mens der stadig er en stor unge i kassen fra det tidligere kuld.

Fig. 3 viser eksempler på forløbet af ynglesæsoner. I kasse 507 var der i 2017 fem kuld, som alle gav udfløjne unger, og dette mønster illustrerer det typiske forløb for kuldserier og overlap mellem kuld. Der var således tre overlappende kuld, hvoraf det længste overlap strakte sig over 18 dage. Samme år var der i kasse 524 også fem kuld, men kun tre af

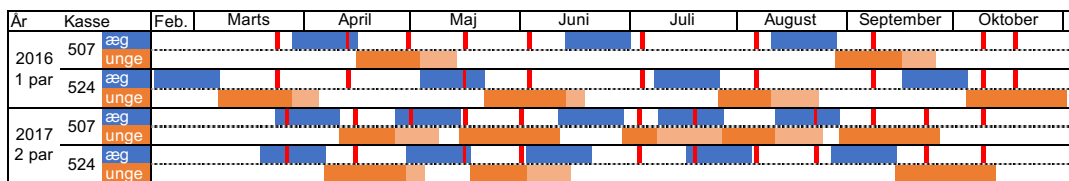


Fig. 3. To typer af kuldserier og overlappende hulduekuld i to meget nærtliggende kasser (507 og 524) i Børglumskloster Skov. I 2016 yngledet et par skiftevis i de to kasser, mens der i 2017 var et par i hver af kasserne. Diagrammet viser hver dag fra de sidste 12 dage af februar til de tre første dage af november. Et succesfuldt kuld består af en ægperiode (blå dage) og en ungeperiode (brune dage). Kuldoverlapsdage er markeret som en lysebrun del af ungeperioden. Kasseeftersynsdage er markeret med rødt.

Two types of clutch series and clutch overlap of Stock Doves in two nest boxes (507 and 524) very close to each other. Par = pair, æg = eggs, unge = chicks. In 2016 a single pair used the two boxes in parallel for their breeding process. In 2017 two pairs bred separately in the boxes. The diagram shows each day from the last 12 days of February to the first three days of November. A successful clutch consists of an egg period (blue days) and a chick period (brown days). Days of clutch overlap are marked as a light brown part of the chick period. Days with box control are marked with red.

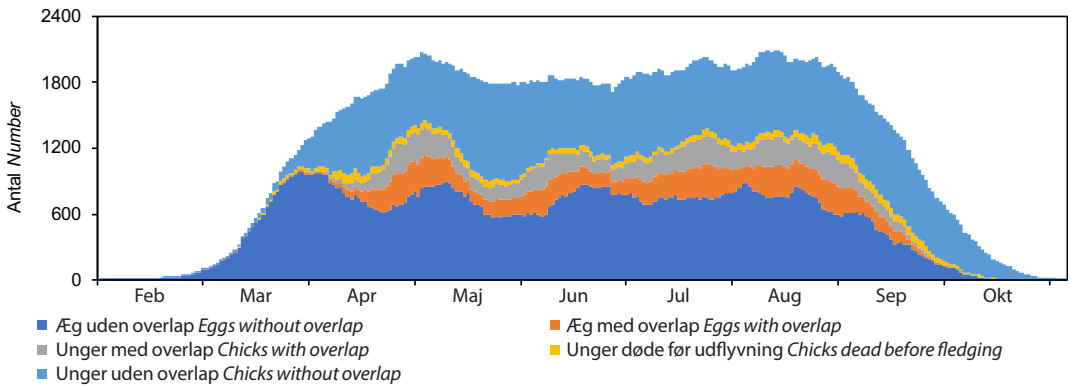


Fig. 4. Beregnede fordelinger af æg og unger for alle redekasser med kuldoverlap 2006-22. Hver søjle repræsenterer en dag.
Calculated distributions of eggs and chicks for all nest boxes emphasising clutch overlaps 2006-22. Each column represents one day.

disse var succesfulde. To af kuldoverlappene strakte sig over max. 12 dage. Det par, der yngede i kasse 507 og 524 i 2016, begyndte tidligt og sluttede sent. Der blev lagt syv kuld, hvoraf de seks gav udflyjne unger. Undervejs var der fem kuldoverlap, som maksimalt strakte sig over 17 dage. For dette par blev kuldoverlap opnået ved at lægge æg i en anden kasse end den, der rummede unger. Opdagelse af denne type af overlap kræver normalt vingemærkning til identifikation af de enkelte fugle. Men fordi kasse 507 og 524 var placeret blot 5 m fra hinanden, var det muligt at lave en sikker bestemmelse af, at der her var tale om et og samme par, der udnyttede to redekasser. På grund af den fremgangsmåde, der benyttes i nærværende opgørelse, blev yngleforløbet for parret i kasse 507 og 524 opgjort, som om der var tale om to forskellige par, der yngede uden kuldoverlap.

Fig. A5 i det elektroniske Appendiks 1 viser, hvor systematisk kuldoverlap i samme rede forekommer under næsten optimale vilkår. I 2022 var kun tre af de 29 besatte redekasser i Børglumkloster Skov uden kuldoverlap. De resterende kasser havde i gennemsnit tre overlap/kasse.

Fænologi og forekomst af kuldoverlap

Det var ikke alle kuldoverlap, der som i Fig. 2 blev direkte observerede ved kasseeftersynene hver 14.-16. dag. Vi har derfor beregnet antallet af æg og unger for alle dage i alle kasser ud fra den metode, som er beskrevet i Materiale og metode og i Appendiks 1. Fx viser Tab. A1 i Appendiks 1, at der i perioden 2018-22 årligt direkte observeredes mellem 61 % og

73 % af det samlede beregnede antal kuldoverlap.

Fig. 4 viser grafisk de beregnede aggregerede dagsoplysninger fra alle kasser og alle 17 år. Det ses, at de tidligste succesfulde æg blev lagt omkring 2. februar (dag #33), mens de seneste unger fløj fra redekasserne i begyndelsen af november (dag #306). Kuldoverlap begyndte at vise sig, når ungerne fra det første kuld var omkring 10 dage gamle. Antallet af reder med æg toppede omkring 1. april, og kuldoverlap blev almindelige et par uger efter. Sådanne overlap fortsatte gennem ynglesæsonen, og hen over hver af sæsonerne blev der normalt produceret 3-6 kuld i hver redekasse. Overlappene klingede af i løbet af september, og fra 1. oktober (dag #274) var der stort set ikke æg, men kun unger tilbage i kasserne.

Det fremgår af Fig. 4, at overlappende kuld rummede betydelige antal af æg og unger i forhold til dagstotalerne, der også rummer æg og unger fra kuld uden overlap. Kuldoverlapsgraden estimeres ved for de enkelte dagssøjler at dividere summen af æg og unger i overlappende kuld med det totale antal æg og unger. Fra begyndelsen af sæsonen steg overlapsgraden fra 0 % til fx 22,5 % på dag # 121 (dvs. 1. maj). På dag # 244 (dvs. 1. september) var overlapsgraden 31,1 %, mens den fra slutningen af september og frem praktisk taget var 0 %.

Sæsonforløbet i Fig. 4 viser især i begyndelsen svingninger, selv om den delvise synkronisering af æglægningen efterhånden udviskes. De første to svingninger synes at hænge sammen med de erfarne ynglefugles æglægning til det andet og tredje sæsonkuld. Sådanne svingninger er meget tydeligere i Fig. A2 i Appendiks 2, der kun beskriver et enkelt år (2022).

Forskellen fra Fig. 4 skyldes især, at toppene ikke falder tidsmæssigt ens hvert år, så de bliver udjævnet, når flere år summeres.

Fig. 5 viser, at varigheden af kuldoverlappene af de beregnede overlap varierede fra 1 dag til 21 dage. Gennemsnittet for varigheden af kuldoverlap var 9,3 dage, mens 81,3 % af overlapstiderne var på 4-14 dage. I kun fem tilfælde strakte kuldoverlappet sig over 19-21 dage (de er udeladt i Fig. 5). Da ungeudviklingsperioden i gennemsnit er 28 dage, indebar disse få overlap formentligt, at der blev lagt nye æg, mens ungerne var blot 7-9 dage gamle.

Fig. 5 viser også overlappenes 'effekter' på antal udføjne unger for ungekullet og ægkullet: Umiddelbart ser det ud til, at lange kuldoverlap har en negativ indvirkning på ungekullet med flere små kuld desto længere overlap. Men det skyldes udelukkende, at kuld med en unge starter tidligere med at lægge æg og dermed får et længere kuldoverlap. Det tyder på, at der er omkostninger forbundet med at fodre ungerne.

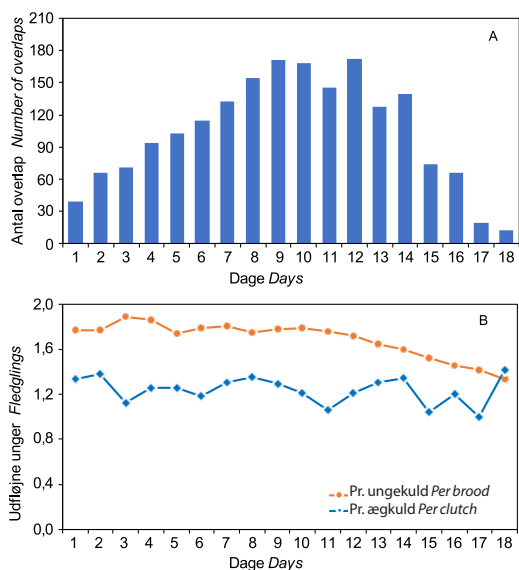


Fig. 5. Hyppighed af forskellige kuldoverlapstider (dvs. dage med både æg og unger i kasserne) (A) og det gennemsnitlige antal flyvefærdige unger pr. ægkuld og pr. ungekuld (B), 2006-22. N = 1867 kuld med overlap. Fem overlap af 19-21 dages varighed er ikke vist.

Frequencies of the different periods of clutch overlap (i.e., days with both eggs and chicks in the boxes) (A) and average number of fledglings per initiated clutch and per brood (B), 2006-22. N = 1867 clutches with overlap. Five overlaps lasting 19-21 days are not shown.

Generelt er det få unger, der dør efter to ugers alderen. Lange kuldoverlap ser altså ud til at have en beskedent omkostning for det følgende kuld. Den omkostning opvejes mange gange af fordelene ved overlap.

Antal kuld, kuldoverlap og ynglesucces

Der var flest kasser med fem og fire kuld (hhv. 33 % og 25 % af alle kuld, Tab. A2 i Appendiks 2), men andelen af kasser med seks og tre kuld var også betydelig (hhv. 17 % og 14 %). Andelen af kasser med syv eller flere kuld udgjorde 2,5 %.

Hvis vi ser bort fra de 13 kasser med syv kuld, lå tre kuldtyper over gennemsnittet på 4,3 udføjne unger pr. besat kasse (Tab. A2 i Appendiks 2). Kuldantal på seks gav 6,5 udføjne, mens fem og fire kuld gav hhv. 6,3 og 4,9 udføjne unger. Denne variation er bestemt af antallet af kuld og i mindre omfang også af forskelle i andelen af æg, der resulterede i udføjne unger. Ved fem og fire kuld var andelen, der resulterede i udføjne unger, hhv. 64 % og 63 %, mens den for seks og tre kuld var hhv. 56 % og 58 %. Derimod var den kun 37 % i kasser, hvor der kun produceredes et enkelt kuld.

Blandt de 1872 kuldoverlap fandtes 814 i kasser, hvori der produceredes fem kuld (Tab. A2 i Appendiks 2). I disse kuld var der potentiel mulighed for 1332 kuldoverlap (vises ikke i tabellen), og 61 % af disse muligheder blev udnyttet. For kasser med seks og fire kuld blev hhv. 59 % og 49 % af mulighederne udnyttet. I femkuldkasserne var der 999 muligheder for 'dobbelt overlap' (se Fig. 1), og 40 % blev udnyttet. Udnyttelsesgraden af mulige dobbelt overlap var 39 % ved seks kuld, 24 % ved fire kuld, 20 % ved syv kuld og 10 % ved tre kuld.

Vi har inddelt redekasserne efter deres produktion af kuld med udføjne unger, og her skelnede vi mellem tre 'typer' af ynglepar (Tab. 2; strengt taget er der her tale om individuelle redekasser, men vi har som nævnt antaget, at hver kasse var besat af et og samme par gennem hele ynglesæsonen). Den første type, som vi gav betegnelsen 'de meget succesfulde par', omfattede par, der fik unger på vingerne fra fem eller seks kuld. De udgjorde 10 % af alle yngleparrene og stod for 14 % af alle påbegyndte kuld, og 94 % af disse kuld førte til flyvefærdige unger. Den anden type – 'de middelsuccesfulde par' med tre eller fire succeskuld – udgjorde 40 % af alle par. De bidrog med 48 % af kuldene og havde en succesrate på 77 %. Den tredje type – 'de lidet succesfulde par' med 0-2

Tab. 2. Antal succesfulde kuld pr. sæson i forhold til karakteristika for yngleforløb og kuldoverlap 2006-22. Der skelnes mellem 'de lidet succesfulde par' (0-2 succeskuld), 'de middelsuccesfulde par' (3-4 succeskuld) og 'de meget succesfulde par' (5-6 succeskuld). Begrebet 'kuldafstand' dækker antallet af dage fra det første æg i et kuld til det første æg i næste kuld.
Number of clutches with success in relation to characteristics of breeding and clutch overlap 2006-22.

Parameter	Antal succesfulde kuld pr. redekasse Number of successful clutches per nest box							Samlet In total
	0	1	2	3	4	5	6	
Success type Success type	Liden Low	Liden Low	Liden Low	Middel Medium	Middel Medium	Meget High	Meget High	
Antal redekasser Number of nestboxes	183	214	265	293	241	116	14	1326
Antal kuld Number of clutches	425	556	932	1237	1162	621	84	5017
Antal kuld med succes Number of successful clutches	0	214	530	879	964	580	84	3251
Andel (%) af kuld med succes Proportion (%) of successful clutches	0	38,5	56,9	71,1	83,0	93,4	100	64,8
Gennemsnitlig dagnummer for første æg Average date (day #) of first egg	123,7	121,5	106,7	94,7	85,2	76,7	66,1	101,8
Gennemsnitlig kuldafstand (antal dage) Average number of days between clutches	43,2	46,9	45,2	40,8	38,3	36,5	35,2	41,0
Gennemsnitlig antal dage med kuldoverlap Average number of days with overlap	0,2	1,6	2,6	4,6	6,3	8,3	10,9	4,7
Antal overlap i % af mulige overlap Number of overlap in % of potential overlap	2,1	19,3	30,0	51,4	68,1	83,2	98,6	50,7
Antal dobbelte overlap i % af mulige Number of double-overlap in % of potential	0	0,5	8,7	22,0	45,0	65,8	98,2	31,8
Andel (%) af æg der ikke klækkede Proportion (%) of eggs unhatched	47,9	36,5	30,9	23,9	17,6	12,2	9,6	25,3
Andel (%) af æg hvor ungen omkom Proportion (%) of eggs where the chick died	52,1	28,3	17,0	12,0	6,6	3,8	1,2	15,5
Andel (%) af æg der resulterede i udføjne unger Proportion (%) of eggs that resulted in fledged young	0,0	35,2	52,1	64,1	75,8	84,0	89,2	59,2
Antal individer registreret som rekrutteret til ynglebestanden Number of individuals recorded as recruits	0	7	34	44	75	35	10	205

succeskuld – udgjorde 50 % af parrene, bidrog med 38 % af kuldene, og de havde en succesrate på 39 %.

Det første karakteristikum ved den type af ynglefugle, der var i stand til at producere mange kuld, var datoen for lægningen af det første æg. I de få kasser med seks succeskuld lå den gennemsnitlige første æglægningsdato næsten to måneder tidligere end i kasser uden nogen succes (Tab. 2).

Det andet karakteristikum drejer sig om kuldafstanden, dvs. antallet af dage fra det første æg i et kuld til det første æg i næste kuld. De meget succesfulde

par, der producerede flyvefærdige unger fra fem eller seks kuld, havde en kuldafstand på i gennemsnit 36 hhv. 35 dage, mens afstanden hos de middelsuccesfulde (tre og fire succeskuld) var 41 og 38 dage, hvorimod de lidet succesfulde par havde en kuldafstand på 43-47 dage.

Det tredje karakteristikum er, at de meget succesrige par havde et kuldoverlap, der i gennemsnit strakte sig over 10,9 dage (6 kuld) og 8,3 dage (5 kuld). De middelsuccesfulde par havde overlap på 6,3 dage (4 kuld) og 4,6 dage (3 kuld), mens de lidet succesfulde

par (0-2 succesfulde kuld) havde overlap på 2,6 dage (2 kuld), 1,6 dage (1 kuld), og 0,2 dage (0 kuld).

Det fjerde karakteristikum er graden af kuldoverlap i forhold til mulighederne. Der er fx for par med fem kuld mulighed for, at der kan forekomme fire kuldoverlap, men kun tre kuld kan indgå i overlap både som æg og unge (dobbelte overlap). Udnyttelsesgraden for de meget succesfulde par var 83 % og 99 % for overlap samt 66 % og 98 % for dobbelte overlap. De middelsuccesfulde par udnyttede hhv. 51 % og 68 % af mulighederne for overlap samt 22 % og 45 % af mulighederne for dobbelte overlap. Heroverfor står de lidet succesfulde par, hvor 2-30 % af overlapsmulighederne blev udnyttet, og hvor dobbelte overlap var 0-9 %.

Det femte karakteristikum er overlevelsen af æg og unger. Hos de meget succesrige par kom der udføjne unger fra 89 % og 84 % af æggene, hvorimod andelen var 64 % og 76 % hos de middelsuccesrige, og blot 0-52 % hos de lidet succesfulde ynglepar. Det betyder, at de meget succesrige 10 % af duerne producerede 20 % af de udføjne unger. De 40 % middelsuccesrige 57 %, og de 50 % lidet succesrige duer producerede 22 % af de udføjne unger.

Det sjette karakteristikum var Hulduernes evne til at producere afkom, der senere indgik i ynglebestanden. I Tab. 2 vises fordelingen af de i alt 205 aflæste ungemærkede ynglende Hulduer ('rekrutterne') i forhold til deres forældres antal af succeskuld. De meget succesrige 10 % af forældreparrene producerede 22 % af de 205 nye ynglefugle, mens de 40 % middelsuccesrige producerede 58 %, og de 50 % lidet succesrige par producerede kun 20 % af de nye ynglefugle.

Stedtrofasthed og erfaring

En lille undersøgelse viste en betydelig stedtrofasthed efter hjemkomsten fra vinterkvarterene. Ringene blev på i alt 51 Hulduer genaflest i en efterfølgende ynglesæson. 26 af disse duer blev genfanget i samme kasse, og 25 typisk i en nabokasse. De 51 duer flyttede sig i gennemsnit 31 m. Kasser, der tages i brug år efter år, er ofte besat af individer med et eller flere års yngleerfaring.

De erfarne ynglefugles genbrug af tidligere benyttede kasser er formentlig forklaringen på mønstret i Tab. A3 i Appendiks 2. De placerer sig i de mange kontinuert benyttede kasser, hvor der i gennemsnit blev produceret 4,1 kuld. Heroverfor står de kasser, der blev benyttet første gang eller efter en pause uden

benyttelse. Der blev i de første to år, efter en redekasse blev taget i brug, i gennemsnit produceret 2,5 kuld i det første år og 3,4 kuld i det andet år. Det kan antagelig tolkes som effekten af fugle med hhv. ingen og et års erfaring. Gennemsnittet for alle de øvrige kasser var 4,1 kuld (Tab. A3 i Appendiks 2). Yngleresultatet var i gennemsnit hhv. 2,8 og 4,0 udføjne unger i de første to år efter nybesættelsen af en kasse, mens resultatet for de kontinuerligt besatte kasser var 4,6 udføjne unger. Genfangster af 28 ungemærkede duer i kassernes 1. og 2. år bekræfter, at det især er unge duer, der benytter disse kasser, idet alderen var henholdsvis 1,4 og 2,6 år for 1. og 2. år og 2,8 år for de øvrige kasser.

Genfangsterne viste, at nogle af de studerede Hulduer opnåede at langt liv. Den længstlevende af de aflæste ringmærkede duer i projektet var en han mærket som unge, og som blev aflæst 11 år og 11 mdr. efter mærkningen. I mellemtiden var den blevet aflæst fire gange.

Diskussion

Denne artikel har analyseret datamaterialet fra et meget stort redekasseprojekt for Hulduer i skove i Vendsyssel. Dataene dækkede perioden 2006-22 og omfattede 1326 sæsonyngleforløb, som førte til 5746 udføjne unger. Kasseeftersynene med to ugers mellemrum i de 17 ynglesæsoner muliggjorde studiet af detaljerne i og vigtige karakteristika for yngleforløbene i hulduebestanden.

Hulduernes maksimering af ungeproduktionen

Undersøgelsens første hovedspørgsmål var: Hvordan maksimerer danske Hulduer deres sæsonmæssige ungeproduktion? For mange fuglearter er kuld størrelsen en meget vigtig variabel ved den evolutionære optimering af den livslange ungeproduktion. Dette gælder imidlertid ikke for arterne indenfor duefamilien, der som tidligere nævnt har en næsten fast ægkuld størrelse på to æg. Studiet i Vendsyssel har bekræftet, at Hulduer forsøger at maksimere den sæsonmæssige ungeproduktion ved i stedet at forsøge at maksimere antallet af kuld, der produceres i løbet af en lang ynglesæson.

Rammebetingelserne for Hulduens optimeringsmuligheder adskiller sig fra de fleste andre duearter (men ikke Klippeduens/tamduens) ved, at dens reder er relativt sikre mod prædatorer. Det giver mulighed

for, at et pars redehul kan danne rammen for serieproduktionen af kuld i en hel ynglesæson, og der er gode muligheder for kuldoverlap.

Undersøgelsen i Vendsyssel viser, at kuldstørrelsen i langt de fleste tilfælde (87 %) udgøres af to æg og maksimalt to unger. Parrene med et æg havde en relativt lav succes. I de få tilfælde med treægskuld var der formentlig tale om, at en fremmed hun havde lagt et æg i et toægskuld, og vi fandt, at de par, der forsøgte at opfostre de tre unger, i gennemsnit fik lidt færre udføjne end parrene der havde toægskuld. Derfor synes det klart, at den evolutionære proces har været baseret på toægskuld.

De to æg synes som nævnt i indledningen især at være bestemt af det antal unger, et monogamt hulduepar tilsammen kan opfostre med duemælk i ungernes første levedage. Men produktionen af æg og udføjne unger er selvfølgelig også påvirket af andre faktorer. Vi fandt, at der sidst på sæsonen indtræffer et mindre fald i ægkuldstørrelsen samt et meget kraftigt fald i antallet af udføjne unger pr. kuld (især fordi en lavere andel af æggene klækkes). Det skyldes formentlig delvist en mindre fødetilgang og længere fourageringstid, men forklaringen kan også være, at det sidste kuld undervejs opgives, fordi trækdriften på et tidspunkt vinder over yngelplejeinstinktet.

De ynglende Hulduer vil ikke have et konstant energiforbrug gennem hele kuldudviklingsperioden (Burley 1980 for tamduer). Hunnen har en kortvarig spidsbelastning under produktionen af æg, og parret har en stor og kort fælles spidsbelastning under ungefodringen med duemælk. Hvis der ikke forekommer kuldoverlap, vil parret i hovedparten af kuldudviklingsperioden have et overskud af energi (Burley 1980). Dette overskud kan bruges på den samtidige pasning af to kuld, hvis parret vel at mærke formår at organisere den dobbelte pasning. Udjævningen af energiforbruget over hele kuldudviklingstiden er givetvis et vigtigt element i maksimeringen af ungeproduktionen pr. ynglesæson. Udjævningen medfører, at kuldoverlap ikke kan forekomme i en periode på måske 10 dage med produktion af duemælk og forberedelse til æglægning.

Beskrivelsen af maksimeringsproblemet klargøres af begreberne fra Fig. 1, som tidligere er blevet brugt på yngleprocessen hos tamduer (Burley 1980). Kuldafstanden (varigheden inden næste kuld påbegyndes) påvirker det antal kuld, et hulduepar kan producere i løbet af en sæson. Det kan illustreres af et

eksempel med en ynglesæson på 220 dage (7 måneder). Her kan et ynglepar uden kuldoverlap og med en konstant kuldafstand på 47 dage producere fire kuld (heltallet af 220/47). Det kan sammenlignes med et par, der har et konstant kuldoverlap på 10 dage og dermed en kuldafstand på 36 dage. I løbet af de 220 dage kan dette par producere seks kuld (heltallet af 220/36).

Hyppigheden af kuldoverlap i samme hulduerede

Det andet hovedspørgsmål drejede sig om hyppigheden af kuldoverlap i samme rede. I den forbindelse kan man spørge, hvorfor dette spørgsmål ikke allerede er besvaret i Danmark og internationalt. En forklaring er, at det kan være svært at opdage eksistensen og omfanget af Hulduernes kuldoverlap. En enkeltobservation af æg og unger i samme redehul kan tolkes som levende unger og døde æg. Gentagne observationer kan bevise et kuldoverlap, men det kan opfattes som en kuriositet. Selv hvor kuldoverlap observeres gentagne gange, er det ikke blevet tolket som en central del af Hulduens yngleadfærd. Det omfattende materiale fra huldueprojektet 2006-22 har muliggjort en stærkt forbedret vurdering af hyppigheden af kuldoverlap.

Det nemmeste for et hulduepar er måske at opfostre to kuld i to nærtliggende redehuller, men denne adfærd er i undersøgelsen kun blevet observeret få gange (Fig. 3). Det skyldes delvist, at yngleparrenes adfærd ikke blev observeret direkte i redekasseprojektet. Men det bør bemærkes, at egnede redehuller normalt er en meget knap ressource for Hulduen. Derfor synes arten at have udviklet en række evolutionære adfærdstilpasninger, der muliggør løsning af de komplicerede opgaver i forbindelse med den samtidige pasning af æg og unger i det samme redehul. Kuldoverlappene i samme rede må være en krævende opgave for yngleparrene, så de synes især at blive gennemført af erfarne og robuste fugle (se nedenfor).

Et hovedresultat af vores analyse er, at kuldoverlap udgør en overraskende central del af ynglestrategien for Hulduerne. Det fremgår dels af det store antal af kuldoverlap, dels af disse overlaps længde. Vi fandt, at der for 37 % af kuldene var tale om overlap, og i 16 % af tilfældene var der tale om dobbelte overlap. Disse tal bør imidlertid ikke tolkes direkte. Analysen kræver nemlig en forståelse af mulighederne for kuldoverlap. Selvfølgelig kan der ikke forekomme overlap ved en sæsonserie på et enkelt kuld. Ved to kuld kan der

højest forekomme et enkelt overlap. Ved tre kuld er der maksimalt to overlap, som også kan opfattes som et enkelt dobbelt overlap for det andet kuld (se Fig. 1). Ved fire kuld kan der højst være tre overlap og to dobbelte overlap, osv.

Vi fandt, at der blandt kuld med mindst en udflojet unge udnyttedes halvdelen af overlapsmulighederne og en tredjedel af mulighederne for dobbelte overlap. Vi fandt også, at kuldoverlappene så småt begyndte, da den første generation af unger var omkring 10 dage gamle, og herefter fortsatte overlappene til langt hen på sæsonen. Der var imidlertid kun en mindre 'elite' blandt ynglefuglene, der havde en lang sæson med mange kuld og mange kuldoverlap.

Kuldoverlappenes effekt på ungeproduktionen

Det tredje hovedspørgsmål var kuldoverlappenes effekter på antallet af kuld og udføjne unger pr. ynglesæson. Vores tænkte eksempel i forbindelse med maksimeringsproblemet (ovenfor) viser, at et konstant kuldoverlap på 10 dage kan øge antallet af kuld pr. sæson fra fire til seks. Spørgsmålet er, om der sker noget tilsvarende i virkeligheden, og om sæsonantallet af udføjne unger også øges.

Vi fandt, at kuldoverlappene i gennemsnit strakte sig over ni dage. Der kan utvivlsomt være negative effekter på antallet af kuld og udføjne unger af at have både æg og unger i samme rede og af forældrefuglenes vanskelige koordinering mellem rugning og ungepasning. Vi fandt indikationer på en negativ sammenhæng mellem overlapsperiodens længde og antallet af udføjne unger. Effekten var ikke markant, men kan få betydning, hvis den akkumuleres hen over en række kuld.

Omkostningerne ved lange overlapstider er formentlig forklaringen på, at vi fandt en kortere varighed af overlap end den maksimalt mulige overlapstid. Desuden kan den øgede arbejdsbelastning af forældrene føre til øget voksendødelighed og dermed mindske deres livstidsreproduktion. De voksne duer formodes dog normalt at tilpasse afstanden til næste kuld efter deres formåen således, at de ikke overbebyrdes. Under alle omstændigheder afspejler den gennemsnitlige varighed af kuldoverlappene formentlig et kompromis.

Der er en enorm variation i redekassernes – og dermed antagelig yngleparrenes – sæsonlængde, kuldoverlapsgrad, antal af mislykkede kuld og årsproduktion af udføjne unger. Antallet af udføjne

kuld pr. kasse varierede fra en til seks, og over halvdelen af alle flyvefærdige kuld kom fra kasser, hvor der gennem sæsonen var blevet lagt fire eller fem kuld. Den store variation mellem kasserne/yngleparrene mht. parrenes evne til at producere flyvefærdige kuld medførte, at den 'lidet succesfulde' halvdel af parrene kun bidrog med en femtedel af alle de unger, der kom på vingerne. Omvendt producerede den 'meget succesrige' tiendedel af parrene 20 % af alle udføjne unger. Det skyldtes delvist, at variationen i forekomsten af kuldoverlap var meget stor.

Forskellene i produktiviteten hang delvist sammen med datoen for, hvornår årets første æg blev lagt. Eksempelvis lå den gennemsnitlige dato for første æg næsten to måneder tidligere for par med seks succeskuld end for par med blot et succeskuld. Produktiviteten blev også påvirket af, at de meget succesfulde par var mere end en uge hurtigere til at påbegynde det efterfølgende kuld end de lidet succesfulde par.

Disse variationer er ikke overraskende. Vi fandt, at Hulduer kan opnå et forholdsvis langt liv. Det gælder for en række populationer af andre potentielt længelevende fugle, at der ofte er en gruppe af individer med høj fænotypisk kvalitet, som står for en betydelig del af bestandens samlede produktion af unger. Det er kendt, at individerne i denne gruppe ofte er karakteriseret ved tidlig ynglestart, høj reproduktiv succes og lang levetid (Newton 1989). Vores resultater viser, at disse karakteristika også gælder for projektets Hulduer.

Betydningen af Hulduernes erfaring og robusthed

Artiklens fjerde hovedspørgsmål handlede om betydningen af ynglende Hulduers robusthed og erfaring for gennemførelsen af overlappende kuld og for kuldseriernes længde. Dette spørgsmål er indirekte besvaret af de ovenfor diskuteret observationer af forskelle mellem yngleparrene. For at opnå maksimal succes skal et ynglepar vende hurtigt hjem fra overvintringsområdet, begynde kuldpassning lang tid før det store flertal, klare mange kuldoverlap og dobbelte overlap, samt fortsætte deres yngleaktiviteter til sent på sæsonen. Her kan omfanget af erfaring spille ind. Førstegangsynglende er uden erfaring, mens en tilbagevendende ynglefugl kan danne par med et individ, som har samme eller mere eller mindre yngleerfaring end ynglefuglen selv (Burley 1980).

Ynglefuglenes varierende 'robusthed' eller 'kvalitet' overfor vanskeligheder under yngleprocessen

spiller med stor sandsynlighed også en rolle (Blums *et al.* 2005). Robuste fugle vil givetvis også ofte være fugle med yngleerfaring, da det må antages, at det især er de robuste fugle, der efter vinterhalvårets dødelighed vender tilbage til redekasserne med de tidligere erhvervede yngleerfaringer. Da vi ikke har haft mulighed for at mærke og aflæse alle individer i alle yngleforløb, må vi – i tillæg til de ovennævnte indikatorer – nøjes med at påpege et par supplerende forhold, der indikerer, at det for fuglenes succes gør en forskel, om de har yngleerfaring eller ej og/eller er robuste.

Det er med stor sandsynlighed de mest robuste og erfarne ynglefugle, der begyndte ynglesæsonerne meget tidligt. De havde nogenlunde frit valg mellem redekasserne, og de valgte i overvejende grad samme kasse, som de havde benyttet året før, eller en nærtliggende kasse (Appendiks 1). De mindre erfarne og senere hjemkomne fugle måtte bruge de resterende kasser (herunder de nyopsatte). Effekten af manglende yngleerfaring kan formentligt ses ved at sammenligne nye kasser med de kontinuerligt benyttede. I de første to år efter kassebesættelsen blev der produceret hhv. 2,5 og 3,4 kuld, som gav hhv. 2,8 og 4,0 udføjne unger. Heroverfor var de gamle besatte kasser med 4,1 kuld og 4,6 udføjne unger. Vi tolker disse resultater som udtryk for, a) at førstebesættelsen af en ny kasse især foretages af uerfarne fugle, og b) at de samme fugle næste år, nu med et erfaringsår, ofte genbesætter den tidligere brugte redekasse. Desuden kan tallene indikere, at fuglene i de kontinuerligt besatte kasser i gennemsnit havde mere end et års yngleerfaring.

En anden indikation på yngleerfaringens betydning kan findes i den stigende ynglesucces hen over projektperioden 2006-22. Det var nemlig ikke bare antallet af ynglepar, der steg gennem projektets 17 år. Ynglesuccessen blev også forøget fra i gennemsnit 2,6 udføjne unger pr. årsbesat kasse til 5,3 unger pr. kasse. I de første år, hvor mange redekasser var ubenyttede, har der givetvis været en del tilfælde, hvor et par har benyttet to kasser for at opnå kuldoverlap, hvilket med den anvendte opgørelsesmetode betyder en lavere ynglesucces pr. kasse. Men effekten af overforsyningen af kasser var nok primært, at der blev plads til såvel erfarne som uerfarne ynglepar. Senere blev konkurrencen om kasserne meget hårdere. Den meget markante forøgelse af yngleresultatet synes især at skyldes, at bestanden i stigende grad er kommet til at bestå af fugle med betydelig yngleerfaring

og robusthed – og det giver flere kuldoverlap og højere produktivitet.

Undersøgelsens begrænsninger og fremtidige studier

Besvarelsen af artiklens hovedspørgsmål om Hulduens kuldserier og kuldoverlap byggede på et stort og langvarigt redekasseprojekt, der også havde til formål at undersøge betingelserne for at opbygge en stor ynglebestand og for at besvare andre ynglebiologiske spørgsmål. Der er således ikke tale om et eksperimentelt designet studie af Hulduernes kuldoverlap i stil med de mangfoldige studier af fuglearter (især mejser), hvor man fx ved tilføjelse eller fjernelse af æg undersøger deres grad af optimering af kuld størrelsen. Der findes også et stramt designet studie af tamduers brug af kuldoverlap i volierer (Burley 1980). Vores studie er af en helt anden type.

Materialet fra redekasseprojektet gav mulighed for vores undersøgelse af den langsigtede naturlige forekomst af kuldoverlap i en kontekst af prædationssikre redekasser. Analyserne af materialet byggede på en række antagelser (se bl.a. Appendiks 1). Hovedresultaterne er, at kuldoverlap i samme redekasse var en integreret del af Hulduernes ynglestrategi, at disse overlap var meget hyppige, og at de havde en betydelig effekt på den sæsonmæssige ynglesucces.

I projektperioden var der mange ændringer i rammebetingelserne for at kuldoverlap ville finde sted: kassernes prædationssikring forbedredes, kasseantallet øgedes kraftigt og udnyttelsesgraden af kasserne svingede, men var i store dele af perioden på næsten 100 %. Ændringerne i disse rammebetingelser har haft betydning for vores opgørelser. Det bør fx bemærkes, at der i undersøgelsen kun blev observeret og beregnet kuldoverlap i en og samme kasse, selv om vi for projektets relativt korte perioder med mange ledige kasser som nævnt ikke kan udelukke, at nogle par har haft overlappende kuld fordelt på to kasser. De to kasser blev i undersøgelsen registreret som havende to par uden kuldoverlap og med lavere produktivitet end det virkelige, men ukendte par.

Materialet gav mulighed for at undersøge yngleparrenes meget forskellige længder af kuldserierne og brug af kuldoverlap. Parrene med flest succeskuld pr. sæson udnyttede stort set alle muligheder for kuldoverlap, og de var af betydelig længde, mens de lidet succesfulde par havde relativt få og korte overlap. Disse og andre resultater bygger på antagelsen, at hver besat kasse rummer et og samme hulduepar

gennem hele ynglesæsonen. Denne antagelse er realistisk for kasser, hvori der produceres mange kuld, for her er stort set ingen muligheder for skiftende par. Men for kasser med relativt få kuld kan vi ikke udelukke, at de blev benyttet af mere end et par.

Vi tolkede forskellene mellem redekasserne/yngleparrene som udtryk for variation mht. yngleerfaring og robusthed. De mange forskelle mellem de meget succesfulde par, par med middel succes og de lidt succesfulde understøtter denne tolkning. Der er imidlertid behov for direkte studier af betydningen af erfaring og robusthed for evnen til med succes at producere lange kuldserier og mange kuldoverlap.

Et centralt spørgsmål er, hvad resultaterne fra redekasseprojektet i Vendsyssel siger om adfærden hos Hulduerne andre steder i Danmark og i deres stort set europæiske udbredelsesområde. Formelt set har vi kun beskrevet ynglefuglene i redekasseprojektet. Der er imidlertid fra flere lande enkeltobservationer af kuldoverlap, og omfanget af overlap i vores resultater peger på, at de sandsynligvis er en del af en evolutionært udviklet ynglestrategi for arten Huldue. Det er op til fremtidige studier at undersøge, om det rent faktisk er tilfældet. Det bør også undersøges hvilke rammebetingelser, der især påvirker overlapsgraden og dens effekt på den sæsonmæssige ynglesucces.

Konklusioner

På den snævre plads i Hulduernes redehuller kan der forekomme et tilsyneladende næsten umuligt fænomen. Mens ungerne fra det forrige kuld stadig fylder godt op i redehullet, lægger hunnen et nyt kuld æg. Derefter koordinerer forældrene rugningen af æggene og fodringen af ungerne, indtil det gamle ungekuld forlader hullet. Det er imidlertid langt fra alle yngleparrene, der med held kan gennemføre strategien med overlappende kuld. Den vellykkede brug af kuldoverlap kræver nemlig, at forældrefuglene har en betydelig robusthed og yngleerfaring.

Artikel præsenterer resultaterne af den første systematiske og større undersøgelse af forekomsten og hyppigheden af overlappende kuld i en hulduebestand. Vi konkluderer, at overlapsstrategien er en systematisk og vigtig del af yngleadfærden hos ynglende Hulduer i Danmark og formentlig også i andre dele af udbredelsesområdet.

Projektet havde normalt et begrænset udbud af redekasser i forhold til mængden af redesøgende

fugle (se Appendiks 1). Det førte til, at bestanden blev domineret af erfarne ynglefugle, der formåede at yngel med mange kuldoverlap og opnå høj produktivitet. Der var indskrænkede muligheder for, at uerfarne fugle kunne yngle i studieområdet og også for, at ynglepar kunne yngle med overlappende kuld fordelt på to redekasser. Men manglen på egnede redehuller synes også at være et generelt fænomen blandt Hulduer, der yngler i naturlige huller såsom sortspættehuller.

Vores vigtigste resultat er, at kuldoverlap er overraskende hyppigt. Der var kuldoverlap i 37 % af alle kuldene. I 16 % af kuldene var der endda tale om dobbelte overlap, dvs. at der for et givet kuld var overlap med det tidligere kuld og senere med det efterfølgende kuld. Hvis der i løbet af en lang ynglesæson uden kuldoverlap maksimalt kan produceres fire kuld, så vil der ved gennemsnitlige overlap på 10 dage kunne produceres seks kuld.

Tak

Stor tak til skovejere for at give adgang til opsætning redekasser og færdsel i skovene, samt den store interesse for projektet EFJ har mødt. Også stor tak for de hensyn der er taget ifm. skovning mv. Langt størstedelen af kasserne var placeret i Frederikshavn Kommunes skove, som også har bidraget til mårsikring af kasserne. Endvidere takkes Ringmærkningsadministrationen, Statens Naturhistoriske Museum for udlevering af ringe og administration af genmeldinger. En helt særlig tak til Brian Zobbe for i 2005 at overlade EFJ hans redekasser ved Knivholt. Den gestus har haft en helt afgørende betydning for projektets succes. Vi takker Hans Christoffersen for tidlig hjælp samt Henning Heldbjerg og en anonym bedømmer for mange vigtige kommentarer til en tidligere version af artiklen. Thomas Bregnballe og Hans Meltofte fra DOFT's redaktion takkes for stor og afgørende hjælp med udarbejdelsen af det endelige manuskript. Desuden takkes David B. Collinge for tjek af de engelske tekster.

Summary

The serial production of often overlapping clutches by the Stock Dove *Columba oenas* in forests with nest boxes in Northern Jutland 2006-2022

Most species of doves and pigeons (Columbidae) lay two eggs per clutch, while they produce a varying number of clutches during the breeding season. The clutch distance is not necessarily determined only by the length of the period between the first egg and the last fledgling. Thus, doves may breed with what we refer to as a clutch overlap, where new eggs are added while the pair is still raising chicks. These eggs can either be placed in a nest close by or in the nest that still contains unfledged chicks. This paper considers the latter case.

Among doves and pigeons, the phenomenon of over-

lapping a new clutch with the previous brood is observed among species that breed in holes or other places that are relatively safe from predators. This includes Feral Pigeon *Columba livia domestica* (Burley 1980) and the Stock Dove *Columba oenas* (Möckel 1988), but clutch overlaps have also been observed in species that breed in open nests like the Mourning Dove *Zenaidura macroura* (Westmoreland *et al.* 1986).

This paper presents the first systematic and large-scale study of the frequency of clutch overlaps among breeding Stock Doves. The literature has described these overlaps through individual cases or very small studies (see references in Cramp 1985 as well as Möckel 1988, Bom 2016, Surmacki & Podkova 2022 and Lühl 2022, photo). We have only found a single paper that treats clutch overlap as an important phenomenon, i.e. in a small population of Stock Doves in nest boxes in the Netherlands (Potters 2009).

The present paper is based on a long-term project using nest boxes for Stock Doves (Fig. A2 and A3 in the digital Appendix 1) in forests in Northern Jutland, Denmark. Our nest box data covers the period 2006–2022 during which the number of occupied boxes quickly increased from 16 in 2006 and ended with 120 in 2022. During the 17 years of observation, the boxes hosted 1326 seasonal breeding occupations. This led to 5746 fledglings and an average of 4.3 fledglings per box per season. We interpret this number as the average pair productivity based on the assumption that pairs nearly always uphold their occupation of nest boxes for a whole breeding season (this assumption might not be true for times and study areas where boxes are in surplus in relation to the number of pairs searching for nesting sites).

The breeding process was examined with intervals of 14–16 days during the whole breeding season for all occupied boxes and all years. These examinations led to direct observation of more than half of the calculated number of clutch overlaps (Tab. A1 in the digital Appendix 1). They also led to a concrete understanding of crowding in boxes where both a clutch and a brood were present (Fig. 2), as well as the sequence of overlapping clutches in a single nest or when a pair achieved overlaps by using two boxes simultaneously (Fig. 3).

Our analysis of the data demanded precise definitions and solid estimates of concepts like clutch development period, clutch distance and overlap (Fig. 1; inspired by Burley 1980). We defined the egg development period from the day of the laying of the first egg to the day before the first egg hatched, i.e., 18 days with little variance. The chick development period begins with the first hatch and ends with the last chick that leaves the nest. This period is more variable, but the average is 28 days (Fig. A1 in Appendix 1). This gives a total 'clutch development period' of 46 days. This period depends to some extent on the clutch size of two eggs, which was confirmed by our data (Tab. 1 and Fig. A1 in Appendix 2).

These estimates were combined with estimates of the age of observed chicks using Möckel's (1988) method to reconstruct the state of each nest box for all days in all years. Our day-based reconstruction of the situation with respect to eggs and chicks is presented in Fig. 4. Clutch overlaps with eggs and chicks contained a significant part of the daily totals of eggs and chicks. The degree of clutch overlap for each day can be estimated by dividing the sum of overlapping

eggs and chicks by the total number of eggs and chicks. From the beginning of the seasons the overlap degree increased from 0% to e.g. 22.5% on day #121 (1st May). On day #244 (1st September) the overlap degree was 31.1% while it from late September was very close to 0%. Some oscillation of the degree of overlap over the seasons was observed. Oscillations are much clearer when a single year like 2022 is considered (Fig. A2 in Appendix 2).

During all the days in the 17 breeding seasons, 19.4% of all eggs and 18.7% of all chicks were found in overlapping clutches. An analysis of the reconstructed clutch overlaps is shown in Fig. 5. Among the 1867 clutches with overlap to the previous clutch, the overlap periods varied from one day to 18 days. The average period of overlap was 9.3 days, and 81.3% of the overlap periods were 4–14 days. Fig. 5 also shows estimates of the 'costs' of raising two clutches simultaneously. The effects appear to be weak, but the extra burden on the parents might have some importance when cumulated over a series of clutches.

The presentation of the results on the relationship between clutch overlap and breeding success is made in two ways. Tab. 2 focusses on successful pairs by only covering clutches that produced fledglings. In contrast, Tab. A2 in Appendix 2 presents the breeding process for all clutches including those that produced no fledglings. Thus, it mixes effective and ineffective pairs. Tab. A2 in Appendix 2 shows that an occupied nest box produced between one and 10 clutches. Boxes with one clutch gave on average 0.7 fledglings, and the single box with ten clutches produced no fledglings. Boxes with six and five clutches had 6.5 and 6.3 fledglings, respectively, while the results from the rest of the boxes were significantly lower.

Tab. 2 shows that especially successful boxes with six and five fledglings excelled with respect to clutch overlap since about 60% of the possibilities for overlap were exploited. In contrast, only about 17% of the possibilities were used in boxes that produced two clutches. In boxes that produced five and six clutches nearly 40% of the possibilities for double overlaps were exploited, while the number was about 10% for the three-clutch boxes. Thus, the boxes with many clutches seem occupied by pairs with good capabilities to perform clutch overlap.

Tab. 2 can be used to characterise the pairs that produce many clutch overlaps and many success clutches during a breeding season. First, the average first laying of eggs is nearly two months earlier for the relatively few pairs with six successful clutches than for boxes without fledglings. Second, the six-clutch boxes had a clutch distance of 35 days while boxes with zero, one or two success clutches had distances of 43–47 days. Third, the pairs with five or six successful clutches had overlaps of 8.3 and 10.9 days, respectively, while those with zero, one or two successes had overlaps of 0.2–2.6 days. Fourth, the pairs with five or six clutches exploited 83% and 99%, respectively, of possible overlaps as well as 66% and 98% of possible double overlaps. In contrast, pairs with zero to two successful clutches exploited up to 30% of possible overlaps and up to 9% of the possibilities for double overlaps. In addition, 84% and 89% of the eggs resulted in fledglings for pairs with five and six successes, while it was 35% and 52% for pairs with one and two successful clutches.

It seems highly probable that it is robust and experienced

members of the population that obtained very high breeding success by returning from their wintering areas early in the season, by producing the first clutch long before the majority, by managing many and long clutch overlaps and double overlaps, and by continuing their breeding until late in the season. The effect of lack of breeding experience can probably be seen by comparing new nest boxes with the ones that were in continuous use (Tab. A3 in Appendix 2). In the first two years after a new box was occupied, the outcome was 2.5 and 3.5 clutches, respectively, and they resulted in 2.8 and 4.1 fledglings. In contrast, the boxes with continuous occupation and supposedly more experienced birds had 4.1 clutches and 4.6 fledglings.

Another indication of the importance of breeding experience is given by the increasing breeding success during the project period 2006-2022 (Tab. A1 in Appendix 2). The breeding success increased from an average of 2.6 to 5.3 fledglings per box per year. In the first years, where many nest boxes were unused, there were most likely cases of clutch overlap through the simultaneous use of two close boxes, an effect which is ignored by the method applied and thus leads to lower breeding success per box. However, the primary effect of the relatively large supply of boxes is probably that there was room for both experienced and inexperienced breeders. Later, the competition for nest boxes became intense (Appendix 1). The significant increase of the average breeding success seems to be caused largely by the emergence of a population with many robust and experienced breeders that were able to produce more clutch overlaps and obtain a higher productivity.

Some of the assumptions and uncertainties of the study are treated in Appendix 1, which includes several figures and tables.

Referencer

- Blums, P., J.D. Nichols, J.E. Hines, M.S. Lindberg & A. Mednis 2005: Individual quality, survival variation and patterns of phenotypic selection on body condition and timing of nesting in birds. – *Oecologia* 143: 365-376.
- Bom, R.A. 2016: A case of multiple brooding in Stock Doves *Columba oenas*. – *Limosa* 89: 185-188 [på hollandsk med engelsk resumé].
- Burley, N. 1980: Clutch overlap and clutch size: alternative and complementary reproductive tactics. – *Am. Natural.* 115: 223-246.
- Christensen, H. 1993: A study of the breeding biology of the Stock Dove *Columba oenas* in the border region of Denmark and Germany, 1984-1989. Pp. 67-69 i J. Madsen (red.): Proceedings of the Seventh Nordic Congress of Ornithology, 1990. – Ministry of the Environment, National Environmental Research Institute.
- Christensen, J.S., T.H. Hansen, P.A.F. Rasmussen, T. Nyegaard ... & T. Bregnballe 2022: Systematisk oversigt over Danmarks fugle 1800-2019. – Dansk Ornitologisk Forening.
- Cramp, S. (red.) 1985: Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa. Vol. 4. – Oxford University Press.
- Flensted-Jensen, E. 2023: Redekasser giver Hulduer stor yngle-succes og bestandstæthed i Vendsyssel. – *Nordjyllands Fugle* 2022: 34-35.
- Goodwin, D.H. 1967: Pigeons and doves of the world. – British Museum, London.
- Jin, C.L., Y.A. He, S.G. Jiang, X.Q. Wang ... & C.Q. Gao 2023: Chemical composition of pigeon crop milk and factors affecting its production: a review. – *Poultry Sci.* 102, Issue 6.
- Lühl, R. 2022: Investigations on Stock Dove (*Columba oenas*), Black Woodpecker (*Dryocopus martius*) and Tawny Owl (*Strix aluco*) at Schönberg and Hohfirst near Freiburg. – *Naturschutz am südlichen Oberrhein* 10: 161-170 [på tysk med engelsk resumé].
- Möckel, R. 1988: Die Hohltaube *Columba oenas*. – Die neue Brehm Bücherei 590. Wittenberg Lutherstadt.
- Møller, A.P., E. Flensted-Jensen & J.T. Nielsen 2016: Indirect effects of the generalist avian predator, the Goshawk, on life history of an uncommon prey species, the Stock Dove. – *Oecologia* 182: 1045-1052.
- Newton, I. (red.) 1989: Lifetime Reproduction in Birds. – Academic Press, London.
- Potters, H. 2009: Breeding biology of a small population of Stock Dove *Columba oenas* in North-Brabant. – *Limosa* 82: 1-12 [på hollandsk med engelsk resumé].
- Surmacki, A. & P. Podkowa 2022: An extreme type of brood overlapping in wild-living birds. – *Eur. Zool. J.* 89: 527-534.
- Westmoreland, D. & L.B. Best 1987: What limits Mourning Doves to a clutch of two eggs? – *Condor* 89: 486-493.
- Westmoreland, D., L.B. Best & D.E. Blockstein 1986: Multiple brooding as a reproductive strategy: time-conserving adaptations in Mourning Doves. – *Auk* 103: 196-203.
- Winkler, D.W., S.M. Billerman & I.J. Lovette 2020: Pigeons and Doves (Columbidae), version 1.0. In S.M. Billerman, B.K. Keeney, P.G. Rodewald & T.S. Schulenberg: Birds of the World. – Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, USA.

Appendiks 1: <https://pub.dof.dk/link/2025/2.1.appendiks1>

Appendiks 2: <https://pub.dof.dk/link/2025/2.1.appendiks2>

Forfatterens adresse:

Einar Flensted-Jensen (efj@nordfiber.dk), Cypresvej 1,
Øster Brønderslev, 9700 Brønderslev
Esben Sloth Andersen, Ottrupgård 9, 9520 Skørping