

# Vossenonderzoek in de duinstreek van 1979 tot 2000

J.L. Mulder



Rapport van de Zoogdierverseniging VZZ

en de drie duinwaterbedrijven:

Waterleidingbedrijf Amsterdam (WLB)

Duinwaterbedrijf Zuid-Holland (DZH)

PWN Waterleidingbedrijf Noord-Holland (PWN)



# Vossenonderzoek in de duinstreek van 1979 tot 2000

ISBN: 90-73162-78-5  
ISSN: 0924-5111  
Rapport nr.: 2005.72  
Datum uitgave: 1 december 2005  
Auteurs: J.L. Mulder  
Illustratie kft: J.L. Mulder  
Overige illustraties: J.L. Mulder, tenzij anders vermeld  
Productie: Stichting VZZ  
Oude Kraan 8, 6811 LJ Arnhem, Nederland  
Tel. 026-3705318, E-mail: [zoogdier@vzz.nl](mailto:zoogdier@vzz.nl)  
Naam en adres opdrachtgevers: Waterleidingbedrijf Amsterdam  
Duinwaterbedrijf Zuid-Holland  
PWN Waterleidingbedrijf Noord-Holland

**Dit rapport kan geciteerd worden als:**

Mulder, J.L., 2005. Vossenonderzoek in de duinstreek van 1979 tot 2000. VZZ rapport 2005.72  
Zoogdiervereniging VZZ, Arnhem.

De Stichting VZZ, onderdeel van de Zoogdiervereniging VZZ is niet aansprakelijk voor gevolgschade, alsmede voor schade welke voortvloeit uit toepassingen van de resultaten van werkzaamheden of andere gegevens verkregen van de VZZ; opdrachtgever vrijwaart de VZZ voor aanspraken van derden in verband met deze toepassing.

© 2005 Zoogdiervereniging VZZ / J.L.Mulder / Duinwaterbedrijven

Dit rapport is vervaardigd op verzoek van opdrachtgever hierboven aangegeven en is zijn eigendom. Niets uit dit rapport mag worden veelevoudigd en/of openbaar gemaakt worden d.m.v. druk, fotokopie, microfilm of op welke andere wijze dan ook, zonder voorafgaande schriftelijke toestemming van de opdrachtgever hierboven aangegeven en de Zoogdiervereniging VZZ) noch mag het zonder een dergelijke toestemming worden gebruikt voor enig ander werk dan waarvoor het is vervaardigd.

## INHOUD

SAMENVATTING EN CONCLUSIES	
1	INLEIDING . . . . . 7
2	GESCHIEDENIS VAN DE VOS IN DE DUINEN . . . . . 8
2.1	Uitgestorven in de 15de eeuw . . . . . 8
2.2	Incidentele waarnemingen van vóór 1968 . . . . . 8
2.3	Hernieuwde vestiging en ontwikkeling . . . . . 9
3	BESCHRIJVING VAN DE ONDERZOEKSPROJECTEN . . . . . 11
4	VOEDSEL EN PREDATIE . . . . . 13
4.1	Keutelanalyse . . . . . 13
4.2	Prooiresen . . . . . 17
4.3	Predatie . . . . . 19
4.3.1	PWN-1: fazant . . . . . 19
4.3.2	PWN-1: wulp . . . . . 20
4.3.3	PWN-2: weidevogels . . . . . 23
4.3.4	PWN-2: tapuit . . . . . 23
4.3.5	Broedvogel-inventarisaties . . . . . 24
4.3.6	Conclusies . . . . . 24
5	RUIMTEGEBRUIK . . . . . 25
5.1	Methoden . . . . . 25
5.2	Territoria . . . . . 26
5.3	Configuratie van territoria . . . . . 27
5.4	Omvang van territoria . . . . . 31
6	DISPERSIE EN ZWERVERS . . . . . 35
6.1	Dispersie . . . . . 35
6.2	Zwerwers . . . . . 40
6.3	Achterland . . . . . 50
6.3.1	Territoriale vossen buiten het duin . . . . . 51
6.3.2	Zwerwers . . . . . 52
6.3.2	Zwerftochten van territoriale duinvossen . . . . . 53
6.3.4	Conclusies . . . . . 55
7	SAMENSTELLING VAN DE POPULATIES . . . . . 57
7.1	Verhouding territoriaal - zwerver . . . . . 57
7.2	Groepssamenstelling . . . . . 58
7.3	Leeftijdsverdeling . . . . . 60
8	POPULATIEDICHTHEID . . . . . 65
8.1	Populatiedichtheid tijdens het onderzoek . . . . . 65
8.2	Populatiedichtheid door de jaren heen . . . . . 66
9	REPRODUCTIE EN GESLACHTSVERHOUDING . . . . . 67
9.1	Reproductie en geslachtsverhouding . . . . . 67
9.2	Aandeel reproducerende vrouwtjes . . . . . 68
9.3	Aantal worpen per territorium . . . . . 69
9.4	Geslachtsverhouding . . . . . 69
9.5	Sterfte . . . . . 71
10	TOEKOMST . . . . . 73
LITERATUUR . . . . . 74	
BIJLAGEN	

Voor veldwerk in de duinen is een goede terreinauto onontbeerlijk ...



## SAMENVATTING EN CONCLUSIES

Tussen 1979 en 2000 vond in de duinen van West-Nederland driemaal een groot onderzoek plaats naar de ecologie van de vos, elk over een periode van drie tot vijf jaar. Ook waren er nog enkele kleinere onderzoeksprojecten. Al dit onderzoek werd geïnitieerd door drie duinwaterbedrijven: PWN Waterleidingbedrijf Noord-Holland, Duinwaterbedrijf Zuid-Holland en Waterleidingbedrijf Amsterdam. Over elk van de projecten zijn meer of minder complete rapportages en publicaties verschenen. In dit rapport worden de belangrijkste resultaten van alle onderzoeksprojecten op een rij gezet en samengevat, zo nodig opnieuw uitgewerkt, onderling vergeleken en zoveel mogelijk in trends weergegeven. De grotere onderzoeksprojecten vonden plaats zo'n 15, 20 en 30 jaar na de (terug-)komst van de eerste vossen.

De vos stierf in de duinstreek uit in de 15de eeuw. Tussen 1924 en 1968 is in allerlei berichten in totaal acht keer melding gemaakt van de incidentele aanwezigheid van een vos in of bij de duinen. Vanaf 1968 is de vos weer permanent aanwezig in de duinen, vermoedelijk als gevolg van opzettelijke herintroductie. Sindsdien heeft hij zich in tien tot vijftien jaar uitgebreid over het gehele duingebied tussen Hoek van Holland en Den Helder. In de meeste duingebieden werd hij vanaf het begin, of vanaf kort na zijn verschijnen niet bejaagd; zo ontwikkelde zich in de duinen een vossenpopulatie die door natuurlijke factoren wordt gereguleerd. Dat dat werkelijk het geval is, maken de hoge sterfte en de aard van de doodsoorzaken duidelijk: de meeste vossen sterven als gevolg van onderlinge concurrentie, hetzij door honger en daaraan gekoppelde ziekten, hetzij aan de gevolgen van onderlinge vechtpartijen.

Het voedsel van de vos is meestal erg gevarieerd, maar in de duinen wordt het gedomineerd door het konijn, zelfs nu dat in de laatste decennia sterk tot zeer sterk in aantal is afgenomen door ziekten. Bij lage konijnendichtheden bestaat het voedsel van de vos nog steeds voor 75% uit konijn. Hoe algemener het konijn, hoe groter zijn aandeel in het voedsel van de vos. Ook uit de prooïresten bij burchten met jonge vossen in het voorjaar blijkt het kleinere aandeel konijn tegenwoordig: vroeger bestond 59% van de prooïresten uit konijn, recent nog maar 26%. Bij een lagere konijnconsumptie worden vooral meer muizen en vogels gegeten.

De invloed van de komst van de vos op de aantallen in het duin broedende grote grondbroeders is onmiskenbaar geweest in de afgelopen decennia, hoewel die invloed niet altijd even duidelijk is te onderscheiden van de overige veranderingen die in deze periode zijn opgetreden, zoals in de vochthuishouding en vegetatie (bijvoorbeeld kievit), in het jachtbeheer (fazant), in het infiltratiewater-beheer (voedsel voor eenden en fuut-achtigen) en in de recreatie (wulp en andere steltlopers). Een klein aantal soorten is verdwenen (meeuwen) of sterk in aantal achteruit gegaan (bergeend, steltlopers), de fazant en de eendensoorten handhaven zich echter, meestal op een lager niveau en met een lager broedsucces dan voorheen. Op de kleinere grondbroeders, de zangvogels, heeft de vos geen invloed gehad, mogelijk met uitzondering van de tapuit. Bij de tapuit zijn echter vooral andere oorzaken verantwoordelijk voor de sterke achteruitgang, die overal in Nederland plaatsvindt.

Net als elders leven ook de vossen in de duinen in stabiele territoria, die onderling maar weinig overlap vertonen; vijftien jaar na de komst van de vos waren de territoria ongeveer 130 hectare groot, weer vijftien jaar later nog slechts 60 hectare, ondanks de intussen verminderde stand van het konijn. Elk territorium wordt bewoond door een paartje vossen (mannelijke en vrouwelijke), met daarnaast meestal nog één of meer andere vossen; vaak gaat het om inmiddels volwassen jongen van een vorig jaar. In totaal leefden er vroeger waarschijnlijk gemiddeld tussen de 2.5 en 3 vossen per territorium en in recente tijd tussen de 3 en 4 vossen.

Naast territoriale vossen leeft er in een vossenpopulatie ook altijd een aantal zwervende vossen, die meestal vanaf hun eerste herfst op zoek zijn naar een eigen territorium om zich voort te kunnen planten. In de beginperiode vonden vrijwel alle zwervende jonge vossen binnen enkele maanden een eigen territorium en verlieten ze het duin vrijwel nooit. Tegenwoordig bestaat een deel van de populatie, grofweg 20%, uit zwervende vossen die (soms

jarenlang) proberen tussen de territoriale vossen en buiten het duin een eigen plek te vinden. Vroeger gingen vrijwel alleen de jonge mannetjes zwerven, maar tegenwoordig zijn zelfs 11-28% van de vrouwtjes nog na hun eerste winter aan het zwerven. De gemiddelde afstand die zwerfende vossen afleggen tussen hun geboorteplek en hun voortplantingsplek (of in elk geval hun terugmeld-plek als volwassen vos) is in de loop van de tijd afgenomen, van ruim 7 km en 1.5 km voor respectievelijk de mannetjes en de vrouwtjes zo'n twintig jaar geleden, tot 3.5 km en 1(-1.5) km in recente tijd. Dit is in overeenstemming met de gegevens in de literatuur, die uitwijzen dat zwerfende vossen in populaties met een lage dichtheid verder weg gaan dan in populaties met een hoge dichtheid.

Tijdens de drie onderzoeksprojecten bedroeg de populatiedichtheid respectievelijk (bij opklimmende populatieleeftijd) ongeveer 2.4, ongeveer 8.9 en ongeveer 6.6 vossen per 100 ha. Deze laatste dichtheden zijn relatief hoog, hogere dichtheden zijn alleen gemeld van stedelijke gebieden (tot ongeveer 20 vossen per 100 ha). Er zijn echter diverse aanwijzingen dat de populaties op hun retour waren tijdens de laatste twee onderzoeksprojecten, en ook daarna, wellicht door de teruglopende konijnenstand.

In deze natuurlijk gereguleerde duinpopulaties kunnen vossen in principe erg oud worden. De oudste aangetroffen vos werd 12 jaar oud, een record voor Nederland. Toch zijn er maar weinig individuen die echt oud worden, een vos van vijf jaar oud is al een zeldzaamheid. De gemiddelde leeftijd van levend gevangen vossen was in de onderzoeksprojecten 2 tot 3 jaar, waarbij de gemiddelde leeftijd enigszins toenam met de leeftijd van de populatie. Dit strookt met het feit dat de worpen kleiner werden bij opklimmende populatie-leeftijd, en met de dientengevolge lagere recrutering van eerstejaarsdieren in de populatie. Bij verkeersslachtoffers en geschoten vossen was de gemiddelde leeftijd lager dan bij levend gevangen vossen; mogelijk zijn de jongere vossen gevoeliger voor deze risico's dan de oudere.

De sterfte van vossen in deze populaties is hoog en grotendeels natuurlijk. Reeds in het nest sterven veel jongen, vooral de wat kleinere vrouwelijke jongen, zodat er een overwicht van mannetjes is onder de later bij de burcht spelende jonge vossen. Deze neststerfte, althans de daaruit resulterende scheve geslachtsverhouding, is groter naarmate de populatiedichtheid hoger is. In het eerste levensjaar sterft waarschijnlijk in totaal minstens 60% van de jonge vossen, in de recent bestudeerde populaties met hoge populatiedichtheid. Tijdens de eerste jaren van voortplanting, op een leeftijd van 1 tot 3 jaar, is de sterfte rond de 20%, waarna hij langzaam oploopt tot 50-60% op zes- en zevenjarige leeftijd. Van de volwassen vossen sterft gemiddeld jaarlijks 1 op de 3 tot 1 op de 4 individuen. Zwerfende vossen hebben een wat hoger sterftecijfer dan territoriale vossen: 45-55% versus 23-34% per jaar. Er zijn geen duidelijke verschillen tussen de drie onderzochte populaties.

Zo'n 40-50% van de aanwezige vrouwtjes neemt niet (effectief) deel aan de voortplanting, zelfs in populaties met relatief lage dichtheid. Niet-territoriale vrouwtjes brengen geen jongen groot, en ook 'tweede' en 'derde' vrouwtjes in een territorium doen dat zelden: slechts in 8 tot 12 % van de territoria is een tweede worp aanwezig. De worpgrootte (=aantal bij de burchten waargenomen jongen) is duidelijk afgenomen in de tijd, van gemiddeld 4.5 jongen per worp in het eerste onderzoek tot 2.9 in het laatste. Ook in de Amsterdamse Waterleidingduinen nam de worpgrootte met de jaren af, van 4-5 in de begintijd tot 2-3 in recente jaren.

Inmiddels is ook buiten de duinen een vaste vossenpopulatie aanwezig, met territoria die in de regel beduidend groter zijn dan die in het duin. Enkele territoriale vossen die leven langs de binnenduinrand, maar lang niet alle, bezoeken ook regelmatig het achterland. Dit is bij vossen die meer centraal in het duin en langs de zee leven een zeldzaam verschijnsel.

Vooraf op basis van de ontwikkeling van de konijnenpopulatie, en mede gezien het geringer aantal waarnemingen van vossen in de laatste jaren, is de (voorzichtige) verwachting dat de vossenpopulatie de komende jaren een lagere dichtheid zal hebben dan in het recente verleden, mogelijk een dichtheid (vóór de voortplanting) van 3 tot 4 volwassen vossen per 100 hectare.



## 1 INLEIDING

Toen de vos opdook in de duinstreek, vroegen de duinbeheerders zich af wat dat zou gaan betekenen voor het duinecosysteem. De belangrijkste beheerders in de duinen zijn drie waterleidingbedrijven. Zij produceren drinkwater voor grote delen van Noord- en Zuid-Holland en voor de stad Amsterdam, en voeren met zijn drieën het beheer over ruim 13.000 hectare duingebied. Een klein deel van die gebieden, de zogenaamde infiltratiegebieden, staan sterk onder invloed van de waterwinningsactiviteiten, al worden die de laatste decennia steeds natuurvriendelijker aangepakt. Het overige deel is natuurterrein. Voor het natuurbeheer beschikken de bedrijven over een staf van ecologen en andere specialisten, die zelf onderzoek uitvoeren en ook onderzoek door anderen faciliteren. Het lag dus voor de hand dat ook de hier vroeger onbekende vos onderwerp werd van nadere studie. In 1979 begon het Provinciaal Waterleidingbedrijf van Noord-Holland daarmee, eerst met een onderzoekje naar het voedsel van de vos in het Noordhollands Duinreservaat (verder meestal aangeduid met NHD), later uitgebreid tot een diepgaande studie naar de leefwijze van de vossen zelf en hun invloed op fazanten en wulpen. Dit onderzoek resulteerde in een vijfdelig RIN-rapport, verschenen in 1988 (Mulder, 1988a-d).

Bij de afsluiting van dit eerste onderzoek werd reeds de intentie uitgesproken om het na verloop van een aantal jaren te herhalen, om na te gaan of er sindsdien nog ontwikkelingen zijn geweest. In 1995 werd met het tweede vossenonderzoek in Noord-Holland begonnen, in hetzelfde duinterrein bij Heemskerk en Castricum, maar ter vergelijking ook nog op enkele andere plekken. In het kader van dit onderzoek werd ook de predatie door vossen op weidevogels in het achterliggende polderland bestudeerd. Mede naar aanleiding van dit hernieuwde vossenproject, besloot ook het Duinwaterbedrijf Zuid-Holland een intensief onderzoek naar de vossenpopulatie van Meijendel, bij Wassenaar, te verrichten. De rapportage over beide projecten verscheen in het jaar 2000. Intussen was er ook in de Amsterdamse Waterleidingduinen (verder meestal aangeduid met AWD) tussen Zandvoort en Noordwijkerhout, beheerd door het Waterleidingbedrijf Amsterdam, enig onderzoek aan de vos verricht, met name enkele voedselstudies en een jaarlijks terugkerende inventarisatie van worpen.

Al dit onderzoek, in vergelijkbare terreinen en met relatief lange perioden ertussen, bood een prima gelegenheid om door onderlinge vergelijking meer te weten te komen over de vos. Daarbij kunnen trends ontdekt worden en relaties gelegd, die in elk onderzoek op zich niet duidelijk worden. De drie duinwaterbedrijven besloten daarom in 2003 om in een gezamenlijk project al het vossenonderzoek in de duinen op een rijtje te laten zetten en waar nodig de basisgegevens opnieuw, op een onderling vergelijkbare manier te laten uitwerken. Dit onderzoek werd uitbesteed aan de Zoogdiervereniging VZZ, en het daaruit resulterende rapport ligt nu voor u.

### Statistiek

Statistische toetsen zijn (met dank aan Leo van Breukelen) uitgevoerd door ANOVA, waarbij data soms zijn getransformeerd (ln) om aan de voorwaarden te kunnen voldoen. Voor Post-hoc testen is gebruik gemaakt van de Tukey's test of Tamhane's test als niet kon worden uitgegaan van een gelijke variantie. De leeftijdsverdelingen zijn getoetst met een Chi-kwadraat toets. Daarbij werden de leeftijdsklassen gegroepeerd in 0-jarigen, 1+2 jarigen en meer dan 2-jaar oude vossen.

## 2 GESCHIEDENIS VAN DE VOS IN DE DUINEN

### 2.1 Uitgestorven in de 15de eeuw

Vossen kwamen lang geleden ook in het westen van Nederland voor. Archeologisch onderzoek van menselijke nederzettingen heeft vondsten van vossen opgeleverd in onder andere: Zwaagdijk, 1400 v.Chr; Vlaardingen, 300 v.Chr; Valkenburg, 200 na Chr (Clason, 1967); Langeveld (Noordwijkerhout), 2000 v.Chr (Louwe Kooijmans, 1985). De vos kwam met zekerheid nog tot in de vijftiende eeuw in de duinstreek voor en is vermoedelijk door intensieve bestrijding, ten behoeve van de 'kweek' van het konijn, toentertijd van grote economische waarde vanwege zijn vlees en bont, uitgeroeid (van Marrewijk, 1994). In het oudste handschrift over de jacht in Holland, dat dateert uit ongeveer 1635, is het volgende over vossen te lezen:

*"...zijn daer eertijds veel geweest, doch in lange jaren geene, ende principalijcken (= vooral) 't sedert men de Bosschen heeft uijtgeroeijt ende tot weij en saeijlanden gemaect, de morassige landen gehooght ende tot weij en hoijlanden geappropriert. In voegen, dat als'er al in de Winter bij groote vorst over 't ijs nu en dan een enckel over de Rivieren compt, werden datelijck bij de duijnmeijers, die se terstondt vernemen (om dat se licht om speuren zijn) gevangen, Sij brengen dan bijeen alle haere honden, en gaen op den voet aen, best op den wint op datse een niet en verwajen, want anders haer licht souden ontstelen (= ontsnappen). (...) Doen wonder groote schade onder 't conijn" (Swaen, 1948).*

De vos kwam dus heel vroeger ook in het westen van Holland voor, en is in de middeleeuwen verdwenen door inkrimping van het voor hem geschikte leefgebied en door bestrijding.

### 2.2 Incidentele waarnemingen van vóór 1968

In 1924 en 1925 liep er een vos rond in Meijndel, die in 1926 werd geschoten op het aangrenzende landgoed Voorlinden (Schierbeek, 1927). In 1934 waren er zelfs twee uit gevangenschap ontsnapte vossen in Meijndel aanwezig. Eén daarvan bezocht ook de meeuwenkolonie, zeer tot ergernis van Niko Tinbergen die daar zijn beroemd geworden studie naar het gedrag van de zilvermeeuw deed. Ook deze vossen werden, de laatste in 1936, geschoten (van der Meijden, 1986).

In de Amsterdamse Waterleidingduinen werd rond 1930 een vos gesignaleerd: "Een van de laatste 'zwerfvossen' die in het duin omstreeks 1930 werd neergelegd veroorzaakte het ontstaan van de namen 'Vossenvlak' en 'Vossenbergh' op de Waterleidingplattegrond." (De Noordwijker, 14 september 1982).

Volgens een bericht in de NRC werd begin december 1938 een vos geschoten in de duinstreek, en wel in de Haarlemmerhout, een parkbos ten zuiden van Haarlem, niet ver van de AWD (NRC, 8 dec 1938).

In januari 1952 werd opnieuw een vos gespeurd in de AWD; volgens een krantenbericht werd onder Noordwijk een hol ontdekt "dat de afmetingen van een konijnenhol verre te boven ging; ook de daarin aanwezige sporen vertoonden een abnormaal beeld, zodat de jachtopziener (...) tot uitgraving overging. Zij vonden een prachtig exemplaar van een vos, die met een geweerschot werd afgemaakt." (Leidsch Dagblad, 22 januari 1952). In het jaarverslag 1952 van de afdeling Productie van GWA werd over ongetwijfeld dezelfde vos (hoewel de datum niet kan kloppen, het moet een paar dagen eerder zijn geweest) geschreven: "Als bijzonderheid zij vermeld, dat op 23 januari bij het konijnendelven in het Marleveld een vos werd gevangen." Het geslacht van deze vos werd niet vermeld.



Een bewoner in Bloemendaal zou omstreeks 1953 een aantal jaren een vossenburcht in de tuin gehad hebben (mondelijke mededeling aan G. Baeyens).

In 1954 werd een vos geschoten die een schuur was binnengelopen aan de Terburgstraat in Santpoort Station (Haarlems Dagblad, 16/2/1954). Dit was een mannetje. Hier waren dus minimaal twee vossen in de duinstreek aanwezig geweest met slechts twee jaar tussenruimte, en hemelsbreed op maximaal slechts 15 km afstand van elkaar; wellicht had het toen al tot voortplanting en dus definitieve vestiging van de vos in de duinstreek kunnen komen.

### 2.3 Hernieuwde vestiging en ontwikkeling

Vanaf 1968 werden jaarlijks vossen gezien in de duinstreek en was er blijkbaar ook sprake van voortplanting, want er ontwikkelde zich langzaam een echte populatie die uiteindelijk de gehele strook vastelandduinen ging bewonen. Ten zuiden van het Noordzeekanaal (dat vooral in de begintijd van de vossenpopulatie als een echte barrière voor vossen moet hebben gefungeerd) werden de eerste vossen in 1968 gezien. Het betrof een vrouwtje met jongen (waarvan er enkele werden geschoten) in het Spinnenkoppenvlak in de Kennemerduinen (mond.meded. jachtopziener J.Verdel, dd 23 januari 1980), zodat hier mogelijk al in 1967 vossen aanwezig waren. Ten noorden van het Noordzeekanaal werden eveneens in 1968 de eerste sporen van vossen gevonden in terrein Heemskerk-Wijk aan Zee (van der Zee, 1971). Pogingen om deze vos te vangen mislukten; pas in maart 1970 kon een eerste vos worden vastgespeurd en uitgegraven uit een hol in de Bloemberg. Daarna bleek uit sporen dat er nog één of twee vossen in het gebied aanwezig waren (van der Zee, 1971).

Het is niet met zekerheid bekend wat de herkomst van die eerste vossen in de duinen was. Jonge vossen kunnen zich tijdens de dispersie fase over grote afstanden verplaatsen, maar dat betreft vrijwel uitsluitend de mannetjes (Niewold, 1976). Gezien het jaar van vestiging en zeldzaamheid van waarnemingen van vossen in het westen in die tijd, is het niet zo waarschijnlijk dat de vossenpopulatie in de duinen een natuurlijke oorsprong heeft. De steeds verder gaande uitbreiding van de oostelijke vossenpopulaties sinds ongeveer 1970, en de planologische ontwikkelingen van de laatste decennia in het westen van Nederland, waarbij op veel plaatsen voor de vos gunstige leefgebieden gecreëerd werden, zoals recreatiegebieden en opgespoten industrieterreinen, maakt het echter waarschijnlijk dat de vos na verloop van tijd de duinen ook wel op eigen kracht bereikt zou hebben.

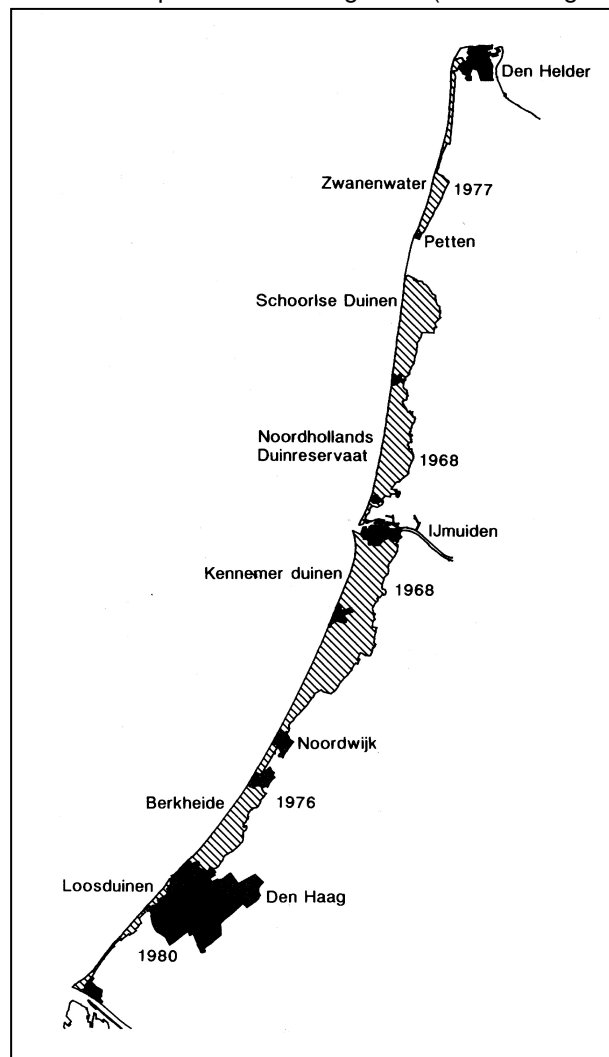
Het is mogelijk dat de eerste vossen in de duinen als huisdieren gehouden waren, en ontsnapten of losgelaten werden. Zo werd (in de zestiger jaren?) 'enkele malen een bezoeker gezien [bij Johanna's Hof langs de Zeeweg bij Castricum] met een jong vosje aan de lijn' (van der Zee, 1971). Rond 1970 zou ook in de Kennemerduinen een vos met een halsbandje zijn bemachtigd (mond.meded. E.C.M. Roderkerk). Ook na de komst van de eerste vossen werden zo nu en dan tamme vossen in het duin gezien; zo was de eerste waarneming van een vos in Meijendel er één met een (leren) halsband, op 9 april 1978 in de meeuwenkolonie. Er was toentertijd een vos ontsnapt bij de Haagse Educatieve Dienst, in het Zuiderpark van Den Haag (meded. Rob Kramer). Ook is het mogelijk dat de vos moedwillig in de duinen is uitgezet. Iemand vertelde mij in vertrouwen, na afloop van een lezing in Egmond voor de juist opgerichte wildbeheereenheid 'Alkmaar, Bergen en omstreken' op 25 april 1983, dat hij wist dat er bij Wijk aan Zee in 1968 vier jonge vosjes uit één nest waren uitgezet. Hoe het ook zij, in ieder geval moeten ongeveer gelijktijdig zowel ten zuiden als ten noorden van het Noordzeekanaal vossen in het duin terechtgekomen zijn; dat maakt de mogelijkheid van opzettelijke introductie het meest waarschijnlijk. In elk geval ten noorden van het Noordzeekanaal moeten de vossen afstammen van slechts heel weinig individuen, wellicht slechts van één paar, gezien de hoge frequentie waarmee daar, als gevolg van inteelt, een zeldzame afwijking van de schedel voorkomt in de populatie (Mulder, 1990b).

Uitgaande van 1968 als jaar van vestiging van de huidige vossenpopulatie, heeft de vos zich in tien tot vijftien jaar over de gehele strook vastelandduinen tussen Hoek van Holland en Den Helder uitgebreid (figuur 1; Mulder, 1992). Toch is dat niet snel. De voortplantingscapaciteit van de vos is hoog, vooral in een nieuw gebied; worpen kunnen dan gemakkelijk uit 6 tot 8 jongen bestaan. De eerste vier worpen die na herintroductie van enkele vossen op het eiland Anglesey (NW-punt van Wales) werden vastgesteld hadden 7, 7, 8 en 9 jongen, gemiddeld 7.75 (Lloyd, 1980). Een eenvoudige rekensom, met een conservatief aantal van 4 opgroeiende jongen per vossenpaar en een territoriumgrootte van 200 ha per paar, levert al na vier jaar voldoende vossen op voor alle vastelandduinen (naar schatting plm 16000 ha); dat zou dus betekenen dat reeds in 1972 overal in de duinen vossen zouden hebben kunnen voorkomen. Dat het niet zo snel is gegaan, is voor een deel te danken aan het afschot in verschillende duinterreinen, dat vooral in het begin de populatiegroei geremd moet hebben. Toch kan dat nauwelijks de gehele verklaring zijn; mogelijk speelt de barrièrewerking van de kustdorpen een rol, maar belangrijker zijn wellicht intrinsieke sociale factoren, die al snel in de eerst gevestigde populatiekernen de voortplantings- en dispersie-capaciteit deden dalen, zodat verdere uitbreiding vooral moest komen van de twee 'fronten' van de populatie in deze smalle strook geschikt habitat.

Gemeten aan het aantal worpen zou de (onbejaagde) vossenpopulatie in de Amsterdamse Waterleidingduinen rond 1983 een zeker toppunt hebben bereikt (Baeyens et al, 2000) en in Berkheide rond 1993 (Mulder, 2000). In dit laatste terrein werd nog tot 1994 op vossen gejaagd. In de AWD zou de echte toename, volgens zeggen van vele bezoekers, omwonenden en duinwerkers, pas in de periode 1978-1984 plaats hebben gehad (mededeling G. Baeyens).

Figuur 1.

Kaart van de kust van Zuid- en Noord-Holland, met de jaren van eerste vossenwaarneming. Uit Mulder, 1992.



### 3 BESCHRIJVING VAN DE ONDERZOEKSPROJECTEN

Sinds de terugkeer van de vos naar het duin werden in twee duingebieden in totaal drie grote onderzoeksprojecten gewijd aan de vos (tabel 1). Daarbuiten werd ook nog enig onderzoek verricht, vaak door studenten, waarvan een klein deel interessant is voor dit rapport.

Het eerste grote vossenonderzoek in de duinen werd ondernomen door het Provinciaal Waterleidingbedrijf Noord-Holland (PWN), in het Noord-Hollands Duinreservaat tussen Wijk aan Zee en Egmond. Het begon als een kort onderzoek naar het voedsel van de vos, maar groeide uit tot een meerjarig onderzoeksproject waarbij niet alleen de vossenpopulatie en het vossenvoedsel werd onderzocht, maar ook de mate van predatie op de fazanten- en wulpenpopulatie. In het project draaiden veel studenten mee, en leverde ook het eigen terreinpersoneel een belangrijke bijdrage aan het eindresultaat.

De belangrijkste gegevens over de vossenpopulatie in dit project stammen uit 1983-84, dus zo'n vijftien jaar na de komst van de vos. Het onderzoek stond onder leiding van drs J.L.Mulder en werd gepubliceerd als een serie van vijf RIN-rapporten (nrs 88/41 t/m 88/45, Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Arnhem, intussen opgegaan in Alterra). Een deel van de gegevens, met name de ruimtelijke activiteit van de vossen, werd voor dit rapport opnieuw uitgewerkt met moderne methoden, waardoor de resultaten nu goed vergelijkbaar zijn met die van de andere projecten. Het project wordt hier verder aangeduid als "**PWN-1**".

Ook het tweede grote onderzoeksproject werd uitgevoerd door het PWN, ditmaal onder leiding van drs A.H.Swaan, van eind 1995 tot 1998. Ook hier leverden veel studenten een bijdrage aan het onderzoek, maar de deelname van het eigen terreinpersoneel was veel groter dan in het eerste project. Het onderzoeksgebied was deze keer uitgebreider; zo werden ook in het deelterrein Bergen vossen van zenders voorzien. Bovendien vond een deel van het onderzoek plaats buiten het duin, in het polderland aangrenzend aan het duin. Onderzocht werden onder andere het ruimtegebruik van vossen, het aantal vossen en hun reproductie, de voedselkeuze en de interactie met verschillende prooidiersoorten, met name tapuiten en konijnen (in het duin) en weidevogels (buiten het duin).

De meeste gegevens over de vossenpopulatie in dit project stammen uit 1997-98, dus zo'n dertig jaar na de komst van de vos. De resultaten van het onderzoek werden gepubliceerd als Alterra-rapport 197 (Anoniem, 2000). Een deel van de voor ons doel interessante resultaten bleef daarbij echter onuitgewerkt. In het onderhavige project werden de betreffende basisgegevens dus alsnog uitgewerkt. Dit tweede onderzoeksproject wordt hier verder aangeduid als "**PWN-2**".

Het derde onderzoeksproject vond plaats in Meijndel en Berkheide, de duinstreek tussen Katwijk en Scheveningen, van 1997 tot 1999, door DZH, het Duinwaterbedrijf Zuid-Holland (DZH). Het stond onder leiding van drs J.L.Mulder en werd vooral met eigen personeel van DZH uitgevoerd, bijgestaan door enkele studenten. Onderzocht werden het voedsel van de vos, allerlei populatie-aspecten en het ruimtegebruik. De invloed van de vos op diverse prooissoorten werd uitsluitend correlatief onderzocht met behulp van inventarisatiegegevens.

De belangrijkste gegevens over de vossenpopulatie in dit project dateren uit 1997-99, dus zo'n twintig jaar na de komst van de eerste vos. De resultaten werden gepubliceerd als rapport van het Duinwaterbedrijf Zuid-Holland (Mulder, 2000). Het project wordt hier verder aangeduid als "**DZH**".

Naast deze drie grote onderzoeksprojecten werden door anderen nog enkele kleinere bijdragen geleverd aan de kennis van de vos in het duin. In tabel 2 worden ze opgesomd. Als er in dit rapport gegevens gebruikt worden uit de Amsterdamse Waterleidingduinen (tussen Zandvoort en Noordwijkerhout), dan worden die aangeduid met "**AWD-1**" of "**AWD-2**".

**Tabel 1.** Overzicht van de drie onderzoeksprojecten aan de vos in de duinen

Project:	PWN-1	DZH	PWN-2
periode	1979 t/m 1984	1997 t/m 1999	1995 t/m 1998
aantal jaar na komst vos	15	20	30
gebied	Omgeving Castricum	Omgeving Wassenaar	Omgeving Castricum, ook Bergen en Egmond
onderzoeker	J.L. Mulder	J.L. Mulder	A.H. Swaan
rapport	Mulder, 1988	Mulder, 2000	Anoniem, 2000

**Tabel 2.** Lijst van enkele kleinere bijdragen aan de kennis van de vos in het duin

onderzoeker(s)	gebied, jaar	onderwerp	in dit rapport verwerkt	korte beschrijving	publicaties
B. van der Grijp & G.J. Verkade	AWD, 1984 <b>(AWD-1)</b>	voedsel	ja	Studentenonderzoek naar de inhoud van vossenkeutels en het verloop van het aantal kuifeend	Grijp & Verkade, 1985
G. Baeyens, L. van Breukelen & M. Bajramowic	AWD, 1980-2002 (worden nog steeds bijgehouden)	burchtellingen	ja	Tellingen van burchten en aantal jonge vossen, van 1980 tot 2002; wordt nog steeds voortgezet	Baeyens et al, 2000
F. van der Vliet & G. Baeijens	AWD, 1993 <b>(AWD-2)</b>	voedsel	ja	Analyse van vossenkeutels verzameld van februari tot augustus	Vliet & Baeijens, 1995
J. Euldering, E. de Jong; A. Wijdieks; T.J. Verstrael, G.J. de Bruijn, W.J. ter Keurs	Noordwijkerhout; duinen van Camperduin tot Den Haag, 1984-85	predatie op huisdieren	nee	Enquête-onderzoek naar predatie op kleine huisdieren door de vos, en het nut van het nemen van beschermende maatregelen	Eulderink et al, 1984; Verstrael et al, 1990
R. van der Valk	AWD, 1980-1995	invloed van vos op broedbiologie kuifeend	nee		Van der Valk, 1996
H. Lucas & R. Wanders	Meijendel, 1985	invloed vos op meeuwenkolonie	nee		Lucas & Wanders, 1986
G.J. de Bruijn	Meijendel, 1986-1993	observaties gedrag vossen	nee	Observaties van vossengedrag, families met jongen, konijnenpredatie, etc.	de Bruijn, 1987; id., 1990; id., 1991; id., 1995; id., 1996

## 4 VOEDSEL EN PREDATIE

Het voedsel van de vos werd in de drie projecten op drie manieren onderzocht: door vossenkeutels te analyseren, door in het voorjaar prooiresten bij burchten te inventariseren en door van beschikbaar gekomen dode vossen de maaginhoud te onderzoeken. Daarnaast is ook in de AWD tweemaal onderzoek naar de inhoud van keutels gedaan, en is eenmaal een inventarisatie van prooiresten verricht (Van der Grijp & Verkade, 1985; Van der Vliet & Baeyens, 1995). In de reeds verschenen rapporten is aan het voedsel ruime aandacht geschonken; in dit rapport wordt het voedsel van de vos daarom slechts kort en in hoofdlijnen behandeld.

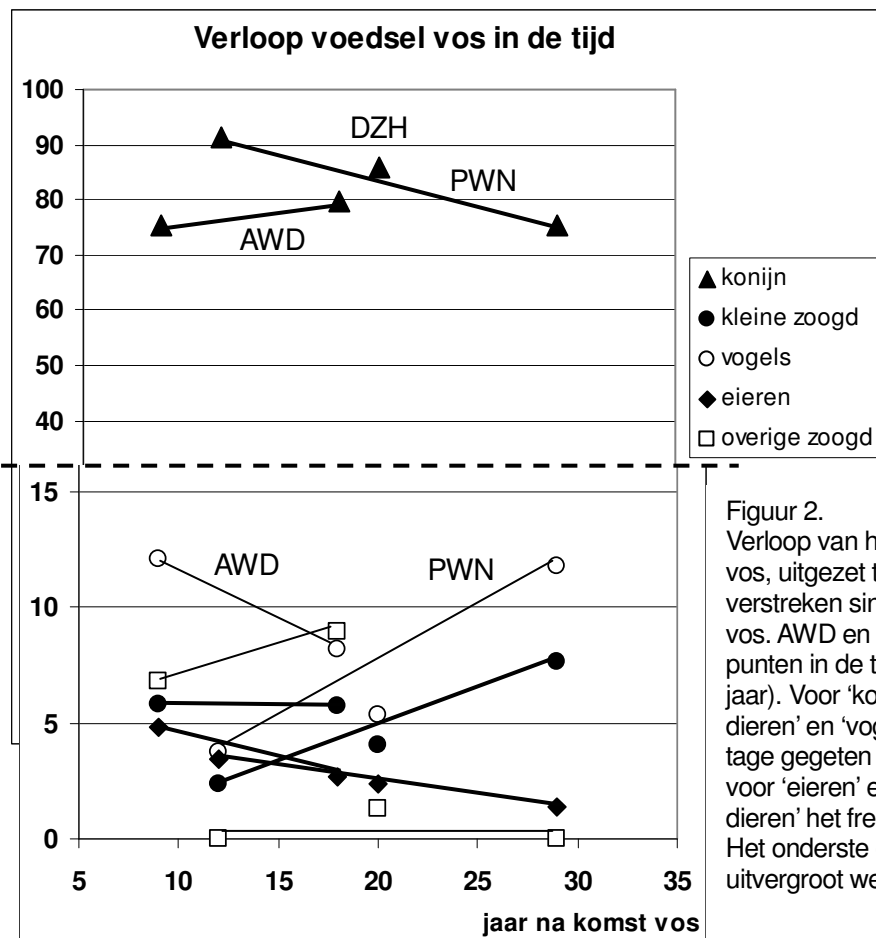
### 4.1 Keutelanalyse

In de Hollandse vastelandduinen werden tussen 1979 en 1998 bijna 6000 vossenkeutels onderzocht op hun inhoud. Daarbij kwam steevast naar voren dat konijnen verreweg de belangrijkste prooi vormen van de vos. Of dat nu (in 2005) nog steeds het geval is, is maar de vraag, nu het konijn door het viraal haemorrhagisch syndroom in grote delen van het duin tot een zeer laag aantal is teruggebracht. Van de relatie tussen vos en konijn is hier en elders het beeld ontstaan dat de vos geen echte invloed heeft op het aantal konijnen, totdat de konijnenpopulatie (bijvoorbeeld door andere oorzaken) onder een bepaalde drempel is gedaald. Dan kan de predatie door vossen verhinderen dat de konijnenpopulatie weer naar een hoger niveau toe groeit.

In ieder van de drie verschillende duingebieden werden verse keutels verzameld in twee of meer deelgebieden, om een zekere representativiteit per duingebied te bereiken. Voor beschrijvingen van de deelgebieden wordt verwezen naar de oorspronkelijke rapporten. Er werd naar gestreefd om per plek en periode 50 keutels te verzamelen en analyseren, omdat uit onderzoek gebleken is dat voor een betrouwbaar resultaat minimaal 35 tot 40 keutels nodig zijn (Mulder, 1988; Van der Grijp & Verkade, 1985). In dit rapport worden alleen resultaten gebruikt die afkomstig zijn van het analyseren van minimaal 35 keutels per periode en deelgebied. De onderzoeksmethoden waren in de verschillende projecten opvallend overeenkomstig; het grootste deel van de analyses werd dan ook door één persoon, Floor van der Vliet, uitgevoerd (AWD-2, PWN-2, DZH). Er waren alleen geringe verschillen in de toedeling van enkele minder belangrijke voedselsoorten aan bepaalde categorieën, die achteraf niet meer altijd uit te splitsen zijn. Deze categorieën zijn nu nog verder samengevoegd in de categorie 'rest'. Tabel 3 geeft de analyse-resultaten weer, in de vorm van een jaargemiddelde; alleen voor AWD geldt dat de cijfers een beeld geven van het gemiddelde voedsel in uitsluitend voorjaar en zomer.

Een vergelijking tussen de diverse projecten is weergegeven in figuur 2, in relatie tot de tijd verstreken na de komst van de vos. Voor 'konijn', 'kleine zoogdieren' en 'vogels' is het percentage gegeten gewicht gebruikt, voor de minder vaak gegeten voedselsoorten 'eieren' en 'overige zoogdieren' het frequentiepercentage. Voor 'konijn' zien we bij PWN een afname in de consumptie, van 90% in 1980 naar 75% in 1997; de resultaten van DZH liggen precies op die lijn. In de Amsterdamse Waterleidingduinen zien we daarentegen een lichte stijging in de konijnenconsumptie in de loop van de tijd, van 75% naar 80%; in het betreffende rapport (Van der Vliet & Baeyens, 1995) wordt daarvoor geen verklaring aangevoerd; maar zie verderop. De hoeveelheid gegeten vogels nam in de AWD sterk af van 1984 tot 1993; de belangrijkste verklaring daarvoor was, dat de eendenstand (in 1984 de belangrijkste gegeten vogelsoortengroep) in de loop van de tijd met meer dan de helft afgenomen was (Van der Vliet & Baeyens, 1995). Resten van reeën (in categorie overige zoogdieren) werden in de AWD wat vaker in de keutels aangetroffen in 1993 dan in 1984. De verminderde konijnenconsumptie in het PWN-terrein werd gecompenseerd door het eten van meer kleine zoogdieren en vogels (voor beide een verdrievoudiging) in 1997. Voor het overige zijn er nauwelijks verschillen in de tijd te constateren.

Met name voor de consumptie van konijnen is het waarschijnlijk beter om een vergelijking te maken met het aantal in de diverse duinterreinen getelde konijnen (figuur 3) dan met het aantal jaar na de komst van de vos. De relatie tussen de konijntellingen en de werkelijke konijndichtheid is vooralsnog onbekend, maar de tellingen leveren wel een goed beeld op van de aantalsfluctuaties door de jaren heen. Dan blijkt, dat in de AWD een toename in aantal konijnen heeft plaatsgevonden tussen de beide jaren van onderzoek naar het vossenvoedsel, wat de toegenomen konijnenconsumptie door de vos kan verklaren. [Overigens bleek deze toename van het aantal getelde konijnen niet gepaard te gaan met een toename van het aantal vossen in dezelfde periode, althans voorzover uit het aantal burchten en de worpgrootte af te leiden viel (Baeyens et al, 2000).] Indien het resultaat van de tellingen wordt uitgedrukt als aantal getelde konijnen per kilometer telroute, is een zekere vergelijking van 'konijndichtheden' tussen de drie duinterreinen mogelijk, hoewel er uiteraard verschillen zijn in de begroeiing langs de telroutes, en daarmee in de zichtbaarheid van de konijnen. In figuur 4 wordt het verband weergegeven tussen de consumptie van konijnen (alleen gegevens van voorjaar en zomer gebruikt) en het aantal per kilometer getelde konijnen. Hoewel de relatie een behoorlijke onbetrouwbaarheid heeft ( $R^2=0.60$ ,  $p=0.12$ ), is het verband positief: hoe meer konijnen er zijn, hoe meer er gegeten worden.



Figuur 2. Verloop van het voedsel van de vos, uitgezet tegen het aantal jaren verstreken sinds de komst van de vos. AWD en PWN hebben twee punten in de tijd, DZH één (op 20 jaar). Voor 'konijn', 'kleine zoogdieren' en 'vogels' is het percentage gegeten gewicht uitgezet, voor 'eieren' en 'overige zoogdieren' het frequentie-percentages. Het onderste deel van de grafiek is uitvergroot weergegeven.



**Tabel 3.** Voedsel van de vos bepaald door keutelanalyse, zowel uitgedrukt in het percentage keutels waar elke voedselsoort in voorkwam (frequentiepercentage) als in het percentage gegeten gewicht na omrekening met behulp van correctiefactoren (zie Mulder, 2000). Per project is een soort 'terreingemiddelde' bepaald, door de resultaten van twee tot vier deelgebieden te middelen, en indien nodig zodanige correcties aan te brengen dat een representatief beeld van het gemiddelde jaarvoedsel ontstond. Voor de AWD geven deze resultaten echter slechts een beeld van het voorjaars- en zomervoedsel, omdat slechts keutels verzameld werden tussen eind februari en half augustus. Deelgebieden die samengenomen werden (zie originele rapporten): PWN-1: Kieftenvlak en Kruisberg; PWN-2: Bergen, Kieftenvlak, Kruisberg, Open duin (overige deelgebieden niet voldoende over een heel jaar onderzocht); AWD: infiltratiegebied en droog duin; DZH: Klip, Kleine Pan en Helmslag.

periode	Frequentie-percentage					Percentage gegeten gewicht				
	jaar	jaar	vj-zomer	vj-zomer	jaar	jaar	jaar	vj-zomer	vj-zomer	jaar
jaar nominaal	<b>1980</b>	<b>1997</b>	<b>1984</b>	<b>1993</b>	<b>1998</b>	<b>1980</b>	<b>1997</b>	<b>1984</b>	<b>1993</b>	<b>1998</b>
jaar sinds komst vos	<b>12</b>	<b>29</b>	<b>9</b>	<b>18</b>	<b>20</b>	<b>12</b>	<b>29</b>	<b>9</b>	<b>18</b>	<b>20</b>
<b>voedselsoort</b>	<b>PWN-1</b>	<b>PWN-2</b>	<b>AWD-1</b>	<b>AWD-2</b>	<b>DZH</b>	<b>PWN-1</b>	<b>PWN-2</b>	<b>AWD-1</b>	<b>AWD-2</b>	<b>DZH</b>
konijn	97.8	81.2	79.7	96.8 <sup>3)</sup>	87.1	91.2	75.4	75.4	79.6	85.7
kleine zoogdieren	16.4	43.1	37.2	44.2	31.9	2.4	7.6	5.8	5.7	4.1
overige zoogdieren <sup>1)</sup>	0.0	0.0	6.8	8.9	1.3	0.0	0.0	6.9	4.0	0.6
vogels	28.4	25.6	33.3	22.4	20.1	3.8	11.8	12.1	8.1	5.3
eieren	3.5	1.4	4.8	2.7	2.3	1.2	0.0	0.0	0.1	1.0
insecten	21.2	20.7	48.3	50.2	23.7	0.3	0.8	0.0	1.2	1.0
vruchten <sup>2)</sup>	24.0	18.9	4.3	0.0	16.1	1.0	3.7	0.0	0.7	1.4
planten <sup>2)</sup>	7.6	13.3	90.0	26.0	22.4	0.3	0.2	0.0	0.0	0.2
rest	2.9	13.5	1.3	24.6	9.8	0.0	0.6	0.0	0.5	0.7

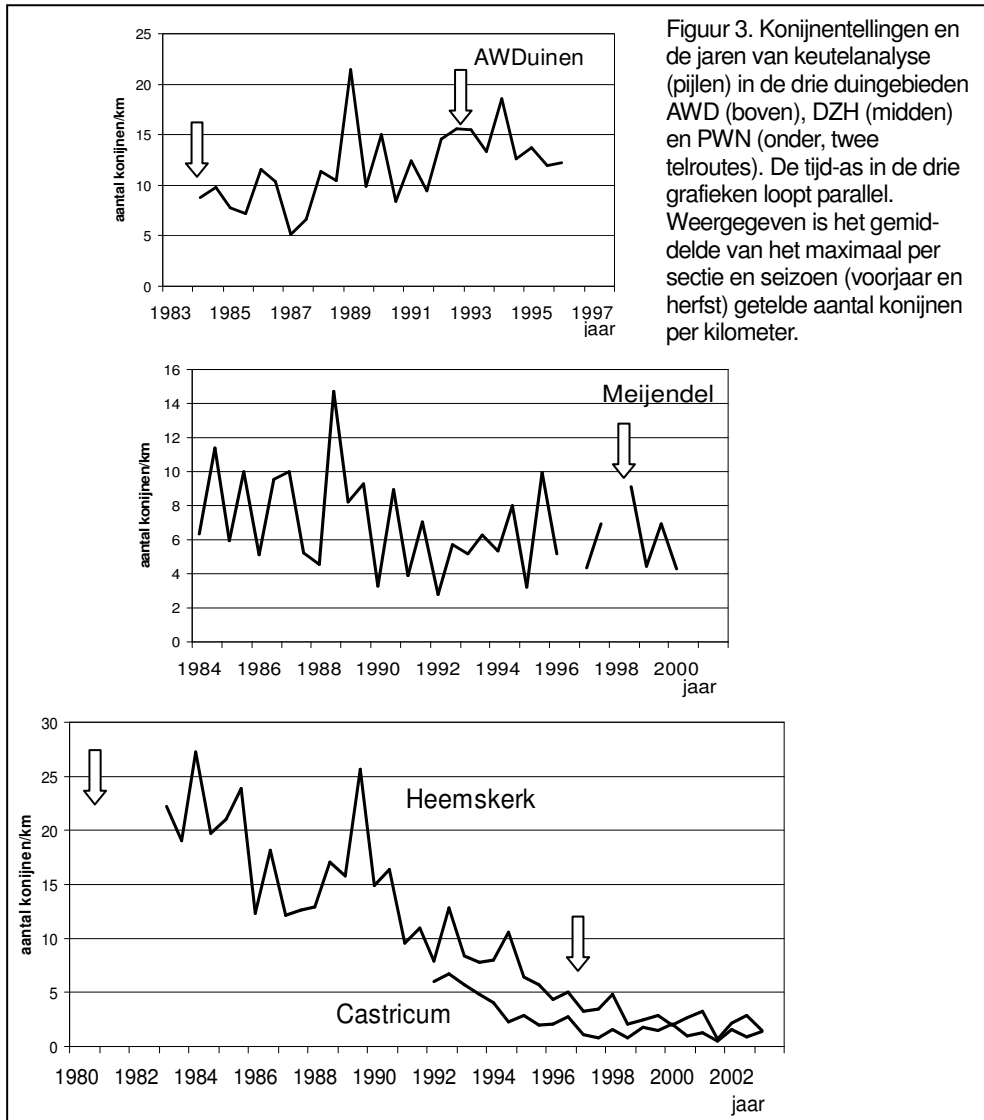
<sup>1)</sup> Alleen in de AWD vormt ree (dood of levend) een belangrijke voedselcomponent; het maakt hier 85 tot 95 % uit van de categorie overige zoogdieren.

<sup>2)</sup> In AWD-1 werd elk plantaardig snippertje in de keutels genoteerd als 'plant', ook als het bijvoorbeeld de maaginhoud van een konijn betrof, zodat de frequentie hoog opliep (90%); in AWD-2 werden resten van vruchten ingedeeld bij de planten.

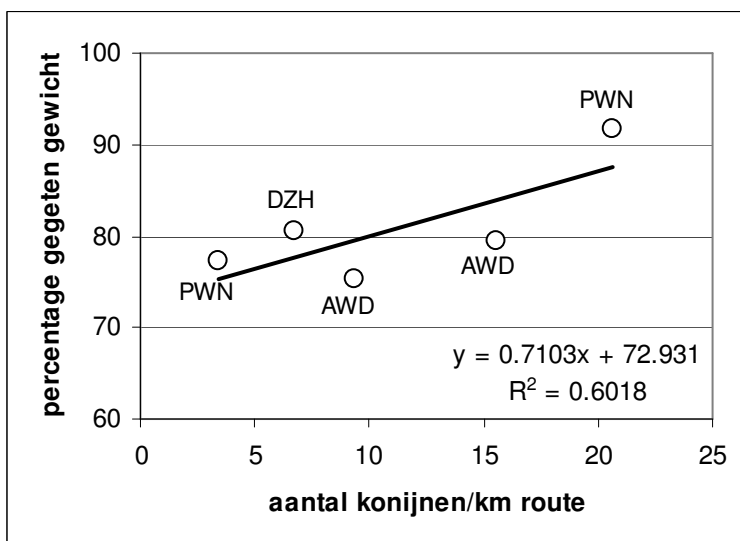
<sup>3)</sup> In AWD-2 werd waarschijnlijk veel nauwkeuriger gezocht naar konijnenharen in de keutels dan in de andere projecten, ook als het er maar enkele waren, zodat de frequentie van konijn erg hoog was (Van der Vliet & Baeyens, 1995).

Het konijn is en blijft het favoriete prooidier van de vos in de duinen. Een volwassen konijn biedt twee of drie dagen eten voor een vos. Hier een door ons opgegraven, deels al opgegeten konijn, door de vos verstopt in afwachting van hernieuwde honger.





Figuur 3. Konijntellingen en de jaren van keutelanalyse (pijlen) in de drie duingebieden AWD (boven), DZH (midden) en PWN (onder, twee telroutes). De tijd-as in de drie grafieken loopt parallel. Weergegeven is het gemiddelde van het maximaal per sectie en seizoen (voorjaar en herfst) getelde aantal konijnen per kilometer.

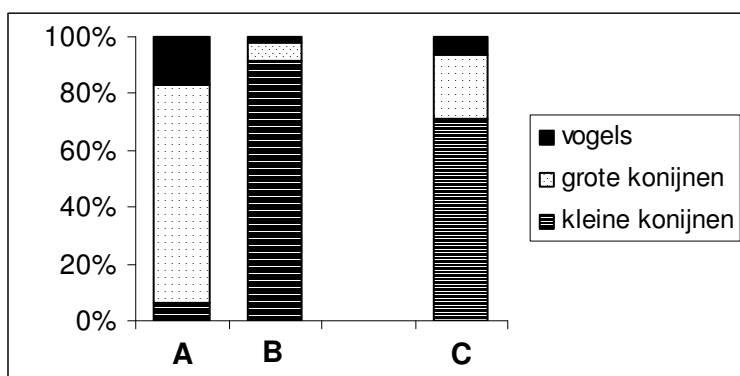


Figuur 4. Verband tussen het aandeel konijn in het voedsel van de vos in voorjaar en zomer (percentage gegeten gewicht) en het aantal getelde konijnen per kilometer telroute (maximale aantal per route-onderdeel (meestal vijf tot acht tellingen), apart gesommeerd voor voorjaar en herfst; daarvan het gemiddelde). Voor PWN-1 (rechts-boven in de grafiek) vond de konijntelling drie jaar later plaats dan de keutelanalyse (zie figuur 3).

## 4.2 Prooiresten

Om iets over het voedsel van de vos te weten te komen, kijkt men vaak naar de resten van prooien die in het voorjaar in en bij de vossenburchten te vinden zijn. Men kan daar inderdaad vaak een indruk krijgen van de soorten prooien die vossen buit kunnen maken en naar hun jongen brengen, maar de onderlinge verhouding van de diverse prooiresten geeft beslist geen betrouwbaar beeld van het in werkelijkheid gevangen voedsel. Vossen brengen allereerst vooral de grotere prooien naar hun jongen, terwijl ze zelf de kleinere prooien zoals muizen opeten. Bovendien, en waarschijnlijk de hoofdoorzaak van de vertekening, blijven van grote prooien meer en vaker resten over, de kleinere worden in hun geheel opgegeten. Tenslotte blijven de niet zo lekkere prooi-soorten (mollen, en roofdieren als kat, wezel en bunzing) relatief lang liggen, die worden alleen gegeten als de vosjes werkelijk veel honger hebben. Zie voorbeeld in het kader.

Een goede illustratie van de sterke vertekening die prooiresten bij burchten opleveren, is een onderzoekje in project PWN-1. Daarbij werd een vergelijking gemaakt tussen de gevonden prooiresten en de inhoud van de keutels van de vosjes uit de holen waar de prooiresten werden verzameld, dus tussen wat van hun voedsel overbleef en wat werd opgegeten. Bovendien werd de inhoud van de keutels van de volwassen vossen in die buurt en die periode geanalyseerd (figuur 5).



Figuur 5. Vergelijking tijdens project PWN-1 tussen de drie belangrijkste componenten uit het voedsel van vossen, zoals bleek uit prooiresten bij burchten (A), uit de inhoud van de keutels van jonge vossen (B) en uit de keutels van volwassen vossen (C), alle in dezelfde periode en hetzelfde gebied. Weergegeven is het berekende gegeten (of vers) gewicht.

Uit de figuur blijkt, dat waarschijnlijk vooral de jonge, kleine konijntjes door de jonge vosjes met huid en haar werden opgegeten, en geen sporen achterlieten buiten de burcht. Het werkelijke voedsel dat naar de jongen werd gebracht, zal ergens tussen A en B in liggen en mogelijk beter vergelijkbaar zijn met C, al blijft in C waarschijnlijk de consumptie van jonge konijnen overheersen.

Tabel 4 bevat een overzicht van de bij burchten gevonden prooiresten. De gegevens van PWN-2 waren nog niet gepubliceerd, de overige wel. Hoewel de samenstelling van elk monster op zich dus niet zo interessant is vanwege de bovengenoemde vertekening, zijn de verschillen tussen de monsters wel van belang. Uit tabel 4 blijkt, dat er met name tussen PWN-1 en PWN-2 nogal grote verschillen zijn. Het percentage gevonden volwassen konijnen is in de loop van de vijftien jaren die verstreken zijn, afgenomen van 59 naar 26 %, de eenden toegenomen van 8 naar 22 % en de huisdieren van 5 naar 17 %. Deze verschuiving van konijn naar vogels en huisdieren is mogelijk vooral het gevolg van de afgenomen konijnenstand. De prooi-samenstelling in project DZH lijkt vooral op die in PWN-2. Opvallend is het hogere aandeel duiven, kraaiachtigen en rallen (waterhoen-meerkoet). Ook pluimvee is beter vertegenwoordigd, maar huisdieren als geheel minder.



Vossenhol met prooirest en platgelopen gras

**Tabel 4.** Aantal en percentage prooiresten gevonden bij burchten met jonge vossen

Project:	aantal prooien				percentage prooien			
	PWN-1	PWN-2	DZH	samen	PWN-1	PWN-2	DZH	samen
<b>zoogdieren</b>								
konijn - volwassen	132	14	33	<b>179</b>	59.2	25.9	28.2	<b>45.4</b>
konijn - jong	20	4	7	<b>31</b>	9.0	7.4	6.0	<b>7.9</b>
haas - volwassen	1	2	1	<b>4</b>	0.4	3.7	0.9	<b>1.0</b>
zoogdieren overig	5	1	1	<b>7</b>	2.2	1.9	0.9	<b>1.8</b>
<b>vogels</b>								
eenden - wild	18	12	18	<b>48</b>	8.1	22.2	15.4	<b>12.2</b>
fazant	18	5	5	<b>28</b>	8.1	9.3	4.3	<b>7.1</b>
duiven	5	1	13	<b>19</b>	2.2	1.9	11.1	<b>4.8</b>
meeuwen	2	1	3	<b>6</b>	0.9	1.9	2.6	<b>1.5</b>
kraaiachtigen	1	1	7	<b>9</b>	0.4	1.9	6.0	<b>2.3</b>
waterhoen-meerkoet	2	1	7	<b>10</b>	0.9	1.9	6.0	<b>2.5</b>
zangvogels	3	0	2	<b>5</b>	1.3	0.0	1.7	<b>1.3</b>
houtsnip-scholekster	1	1	0	<b>2</b>	0.4	1.9	0.0	<b>0.5</b>
vogels overig	3	1	2	<b>6</b>	1.3	1.9	1.7	<b>1.5</b>
<b>huisdieren</b>								
konijn - tam	0	0	1	<b>1</b>	0.0	0.0	0.9	<b>0.3</b>
lam	0	0	1	<b>1</b>	0.0	0.0	0.9	<b>0.3</b>
pluimvee	9	5	13	<b>27</b>	4.0	9.3	11.1	<b>6.9</b>
eenden - tam	2	4	0	<b>6</b>	0.9	7.4	0.0	<b>1.5</b>
<b>rest</b>								
vis - amfibie	1	1	3	<b>5</b>	0.4	1.9	2.6	<b>1.3</b>
<b>TOTAAL</b>	<b>223</b>	<b>54</b>	<b>117</b>	<b>394</b>	<b>100</b>	<b>100</b>	<b>100</b>	<b>100</b>

Een gedetailleerde lijst met afzonderlijke soorten is opgenomen in Bijlage 1. In de categorie overige zoogdieren werden de volgende soorten samengevat: kat (tweemaal), eekhoorn, rosse woelmuis, mol, egel en wezel (alle eenmaal). Bij de op de grond broedende vogels overheersten in het algemeen de vrouwtjes. In de categorie overige vogels zaten een blauwe reiger, een groene specht, een kerkuil, een buizerd en twee onbekende vogels.

### 4.3 Predatie

In alle drie de projecten is aandacht besteed aan de invloed die de vos heeft op zijn prooidieren. In dit rapport worden (vrijwel) geen nieuwe gegevens gepresenteerd, en worden de verzamelde gegevens niet opnieuw geanalyseerd, maar worden de belangrijkste conclusies herhaald en samengevat naast een korte beschrijving van het uitgevoerde onderzoek. Voor de details wordt verwezen naar de oorspronkelijke rapporten.

#### 4.3.1 PWN-1: fazant

In PWN-1 werd uitgebreid onderzoek gedaan naar het reilen en zeilen van de fazantenpopulatie (Mulder, 1988d) en de wulpenpopulatie (Mulder 1988e) in relatie tot predatie door de vos, in het duingebied tussen Wijk aan Zee en Egmond. Het fazantenonderzoek vond plaats in een ongeveer 1000 ha groot onderzoeksgebied bij Castricum. Ruim tien jaar vóór het onderzoek (in 1971) was het beheer van de fazanten veranderd, van een vooral op hanen gerichte bejaging (door derden) in het gehele terrein, met incidentele uitzetting van fazanten van elders ('bloedverversing'), naar bejaging (door de eigen jachtopzieners) in slechts ongeveer een derde deel van het terrein (binnenduinrand). Daarbij werd een geslachtsverhouding van 1 op 1 nagestreefd. Het voeren van fazanten werd verminderd en later helemaal gestopt. Vanaf 1983 werden helemaal geen fazanten meer geschoten.

In 1983 en 1984 werden de aantallen aanwezige fazanten bepaald, op verschillende tijdstippen en met verschillende methoden. Aan het einde van de winters 1982/83 en 1983/84 werden respectievelijk 15 en 21 hennen op de voerbanen gevangen en gezenderd. Daarnaast werden op de voerbanen in het vroege voorjaar van 1984 28 hennen en 35 hanen gevangen en gemerkt. Het broedsucces van de fazanten is in de eerste plaats bepaald door het volgen van gezenderde hennen. Daarnaast is het aantal tomen (broedsels) en het aantal jongen in de loop van de zomer geïventariseerd. In 1983 was er sprake van een goed, in 1984 daarentegen van een slecht voortplantingsseizoen. In augustus 1983 bedroeg het totaal aantal hennen (inclusief de jonge hennen) naar schatting 177-223; de schatting van augustus 1984 kwam uit op 119-162.

In totaal werden 36 hennen van een zender voorzien waarmee ze in principe gevolgd konden worden tijdens het broedseizoen. In september waren de meeste zenders uitgevallen. Vier hennen bleven buiten beschouwing; hiervan was òf de zender onmiddellijk uitgevallen, òf ze waren binnen enkele dagen dood, vermoedelijk als gevolg van het vangen. Tijdens het broedseizoen stierven 15 van de 32 hennen. De doodsoorzaken waren: 13 zeker en 1 vermoedelijk gepredeerd door vossen, 1 door coccidiose.

De sterfte door de vos vond in beide jaren gedurende een beperkte periode van ongeveer 6 weken plaats: van half april tot eind mei. Later in het seizoen, wanneer nog een aanzienlijk deel van de (overgebleven) hennen zit te broeden, worden er nauwelijks fazanten door vossen gepredeerd. De sterfte door predatie tijdens het broedseizoen bedroeg in 1983 5 van de 12 (42 %) en in 1984 9 van de 20 (45 %). Op basis van de overige inventarisaties werd duidelijk dat de niet-gezenderde hennen minder sterfte door predatie ondervonden moeten hebben tijdens de broedtijd: ongeveer 32 % van de hennen.

In totaal werden van de 32 zenderhennen 35-40 legfels vastgesteld. Daarvan werden er 24-29 verstoord: 20-34 % door vossen, 7-8 % door kraaiachtigen (alleen in de legperiode), 3 % door honden en/of mensen, 29-33 % door onbekende oorzaak. De 12 zenderhennen in 1983 produceerden gezamenlijk 10 jongen, de 20 zenderhennen in 1984 minimaal 2, terwijl een broedsel met 9 pullen niet verder gevolgd kon worden door het uitvallen van de zender.



Ondanks dat jaarlijks een derde deel van de broedende hennen door de vos werd gepredeerd, had de fazantenstand zich op een nieuw niveau gestabiliseerd in de eerste helft van de jaren tachtig, van ongeveer 20 hanen en 17 hennen per 100 ha kort voor de broedtijd (diverse aantalsbepalingen). Ten tijde van de jacht, vóór 1970, lag dat niveau waarschijnlijk op ongeveer 25 hanen en 120 hennen per 100 ha (voerbaantellingen, gecorrigeerd voor niet op het voer verschijnende fazanten). De afwisseling van jaar tot jaar in het totaal aantal hennen dat in het voorjaar aan de voortplanting deelneemt, hangt voornamelijk af van het aandeel jonge hennen, dus van het broedsucces in het voorafgaande jaar; dit hangt weer vooral af van de weersomstandigheden en daarmee de voedselsituatie voor de jongen, en niet zozeer van de mate van predatie. Die heeft waarschijnlijk meer invloed op het gemiddelde niveau waarop de populatie zich kan handhaven.



Wulpenest met een schakelaar, waarmee de nest-attentie werd geregistreerd. Bij afwezigheid van de wulp nam een bandrecorder de geluiden bij het nest op, om meer te weten over de storingen door predatoren en mensen.

#### 4.3.2 PWN-1: wulp

In 1982, 1983 en 1984 werd het aantal broedparen van de wulp geïnventariseerd in een gebied van ruim 1000 ha broedbiotoop (open duin), ongeveer van Heemskerk tot Egmond-binnen. Ter vergelijking werd in 1982 ook naar de wulpen van Vlieland gekeken en naar wulpen in het Kraansvlak bij Bloemendaal. Uit de verzamelde gegevens blijkt dat het aantal wulpenterritoria in het Noordhollands duinreservaat in deze jaren min of meer constant is. De gemiddelde dichtheid bedraagt 2.8 tot 3.3 paar per 100 ha.

Wulpen zijn in het Noordhollands Duinreservaat alleen in de broedtijd aanwezig, van begin maart tot half juli. In de loop van het onderzoek werden in totaal 32 volwassen wulpen gevangen en van kleurringen voorzien. Het grootste deel daarvan (22) werd in juni 1983 gerind op een slaapplek op het strand. Hierdoor werd het mogelijk de uitgebreide observaties met betrekking tot de leefwijze van de wulp in het Noordhollands Duinreservaat, beter dan voordien te interpreteren. De territoriumgrenzen blijken pas in de loop van maart bepaald te worden. In deze eerste periode zijn de wulpen vaak slechts een deel van de dag aanwezig in het duin, meestal 's ochtends. Het foerageren vindt vooral 's middags plaats, in de weilanden ten oosten van het duingebied. Dit zou er op kunnen wijzen dat in het vroege voorjaar het duin gebied niet genoeg voedsel levert. 's Avonds verblijven de wulpen kort in het duin alvorens naar de slaapplek op het strand te vertrekken. Een aantal wulpen, met name uit het oostelijk deel van het terrein, heeft landinwaarts gelegen slaapplekken.



Later in de broedtijd zijn de wulpen (overdag) nog maar weinig afwezig en wordt het voedsel vrijwel altijd alléén uit het duingebied gehaald. De jonge vogels worden niet gevoerd en zijn voor hun voedsel dus geheel op het voorkomen van insecten en spinnen in het duin aangewezen.

Tot aan het moment van broeden, d.w.z. als het legsel volledig is (vier eieren), slapen de wulpen niet in het duin maar op een van de gemeenschappelijke slaappleatsen. Het broeden gebeurt vooral door het mannetje: 's nachts en gedurende een groot deel van de dag. Het vrouwtje is 's nachts niet in het duin, maar op een slaappleats erbuiten. Ook de jongen worden 's nachts door het mannetje bewaakt en warm gehouden, althans de eerste periode. Indien het eerste legsel verloren gaat, wordt meestal een vervollegselsel geproduceerd. Dit gebeurt echter vrijwel nooit wanneer de eieren wel uitgekomen zijn, maar de jongen in een vroeg stadium verdwenen zijn. Tussen een eerste en een tweede legsel ligt meestal een periode van 1-2 weken. Na eind mei beginnen nog maar weinig wulpen aan een nieuw legsel. Begin juni zijn de eerste wulpen alweer vertrokken. De laatste jongen worden tot in augustus waargenomen in het duin.

**Tabel 5.** Overzicht van de wulpenstand en het broedsucces in verschillende terreinen en jaren.

Kolommen: A = omvang onderzoeksgebied (ha); B = jaar van onderzoek; C = aantal territoria, omgerekend naar 1000 ha; D = aantal broedparen met jongen, omgerekend naar 1000 ha; E = aantal uitgevlogen jongen, omgerekend naar 1000 ha.					
	A	B	C	D	E
Noordhollands Duinreservaat	260	1981	35	4	4
	1055	1982	31-32	7	1
	1055	1983	26-28	10	7-10
	1055	1984	29-33	7	1
Kraansvlak, Bloemendaal	310	1982	32-39	13	0
Vlieland	690	1982	42-58	?	33
Fochtelooërveen (gegevens RIN)	950	1981	34-47	24	22

Het broedsucces is van jaar tot jaar wisselend en in het algemeen laag (tabel 5); wulpen leven lang. In de onderzochte terreinen op Vlieland en in het Fochtelooërveen blijkt het broedsucces het hoogst te zijn. De verschillende terreinen kunnen beheersmatig als volgt worden gekarakteriseerd:

- Noordhollands Duinreservaat: droog duingebied; opengesteld voor het publiek; kraaiachtigen en grondpredatoren aanwezig; geen bejaging van roofdieren (m.u.v. verwilderde kat); afschot van kraaiachtigen.
- Kraansvlak: droog duingebied; gesloten voor het publiek; kraaiachtigen en grondpredatoren aanwezig; bejaging van de vos; afschot van kraaiachtigen.
- Vlieland: vochtige duinvalleien en het wad als foerageergebied; opengesteld voor het publiek (gering); geen grondpredatoren (m.u.v. verwilderde kat) en slechts weinig kraaiachtigen aanwezig; afschot predatoren n.v.t. (m.u.v. verwilderde kat?).
- Fochtelooërveen: vochtig hoogveengebied; grotendeels gesloten voor het publiek; kraaiachtigen en grondpredatoren aanwezig; afschot grondpredatoren en kraaiachtigen.

Deze gegevens, gevoegd bij die van het broedsucces geven geen eenduidige aanwijzing over de oorzaak (predatie, voedselaanbod, en/of andere) van de verschillen in broedsucces. Klimatologische verschillen tussen jaren leiden tot grote verschillen in dekking voor de eieren en in voedselaanbod van jaar tot jaar. Dit zou de jaarlijkse schommelingen in het broedsucces, met name de overleving van de pullen, kunnen verklaren.

Van het verdwijnen van legsel kon in de meeste gevallen de oorzaak niet met zekerheid worden achterhaald; enkele malen vond predatie van een deel van het legsel plaats door

vogels, en enkele malen predatie door vossen van gehele legsels. Het feit dat de meeste legsels verdwenen zonder sporen (eiresten) achter te laten, duidt erop dat voor het verdwijnen van die legsels ook de vos verantwoordelijk zou kunnen zijn. Deze gang van zaken trad namelijk steeds op bij de legsels waar registratie-apparatuur stond en waarvan zeker was dat ze door vossen werden gepreedeerd. Bovendien bleek uit de observaties dat andere mogelijke oorzaken van legselverlies, zoals door kraaiachtigen, meeuwen, bunzingen, maar ook door recreatie, niet erg belangrijk kunnen zijn.

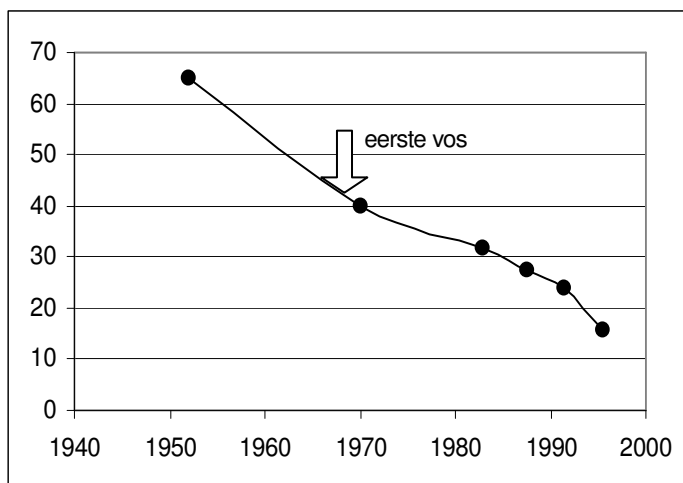
De oorzaken van sterfte van jonge wulpen (die vooral plaatsvindt in de eerste twee weken) zijn moeilijk vast te stellen. Waarschijnlijk speelt de vos ook hierbij een rol, maar met name de voedselsituatie en mogelijk de storing door recreatie zouden van grote betekenis kunnen zijn voor de overleving van de jongen. Door zijn lange levensduur heeft de wulp aan een gering broedsucces voldoende om de stand op peil te houden; door predatie op de eieren en onvoldoende voedsel als gevolg van een slecht ontwikkelde vegetatie in het open duin, zou het aantal uitvliegende jongen nu mogelijk te laag kunnen zijn voor de instandhouding van de populatie.

Het lage broedsucces van de wulp in de onderzoeksperiode heeft in 1984 (nog) niet geleid tot een vermindering van de stand. De vos heeft (nog) geen invloed op het aantal zich vestigende wulpen. Wel is duidelijk dat de recreatie daarop invloed heeft (en niet of nauwelijks op het broedsucces), omdat de doorsnijding van bepaalde terreindelen met paden een optimale spreiding van territoria verhindert. De hoogste dichtheid aan broedparen (ca. 5 per 100 ha) werd vastgesteld in het grootste niet met paden doorsneden terreindeel. Deze dichtheid komt overeen met die op Vlieland en in het Fochtelooërveen.

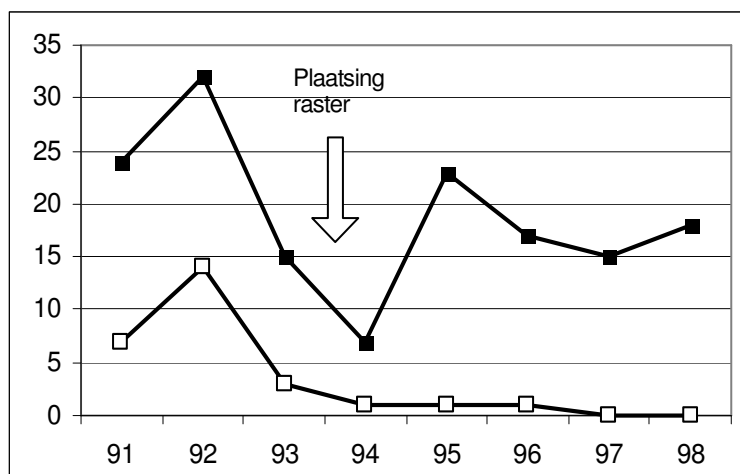
Eind jaren negentig is de wulp, met 10-15 broedparen, een schaarse broedvogel geworden in het Noordhollands Duinreservaat (PWN-2: Anoniem, 2000). Ooit, in 1952, broedden er zo'n 90 paar. In figuur 6 is de geleidelijke afname van de wulp in een deel van het Noordhollands duinreservaat geïllustreerd. Een groot deel van de afname moet op het conto geschreven worden van de veranderingen in de vegetatie. In de laatste decennia was dat vooral de 'verstruiking', daarvóór vooral de beplanting van het 'kale' duin met bomen. Illustratief daarvoor is een passage uit het PWN-jaarverslag van 1942:

"De wulpen waren ook dit jaar in het Egmonderduin rijk vertegenwoordigd, hetgeen waarschijnlijk te danken is aan de prachtige broedgelegenheid die de complexen 4-, 5- en 6-jarige dennen in het terrein 'Vogelwater' bieden."

Deze bossen zijn nu dus bijna zeventig jaar oud, en sinds lang broeden er geen wulpen meer. Overigens wijzen de SOVON-gegevens uit, dat de afname van de wulp in het duin parallel loopt aan die in de overige natuurterreinen in Nederland; daarentegen nemen de aantallen wulpen die op agrarisch grasland broeden nog steeds toe.



Figuur 6. Verloop van het aantal broedparen van de wulp in een groot deel van het Noordhollands Duinreservaat sinds 1952, en waarneming van de eerste vos. De gegevens van 1952 berusten op een inventarisatie van de heer Kortenoever; die van 1970 op inventarisaties van de diverse terreinbeheerders; die van 1983 op het intensieve wulpen-onderzoek van PWN-1; de overige op de inventarisaties van de Vogelwerkgroep Castricum, Arie Swaan en PWN (Anoniem, 2000).



Figuur 7.

Verloop van het aantal broedparen weidevogels in het Vennewater, een stuk binnenduingrasland bij Egmond.

Zwarte vierkantjes: terreindeel (plm 3 ha) waar in 1994 de vos werd uitgerasterd.

Open vierkantjes: terreindeel (plm 7 ha) buiten het raster.

#### 4.3.3 PWN-2: weidevogels

In project PWN-2 is uitgebreid onderzoek gedaan naar predatie op weidevogellegfels in poldergebieden achter het duin, verder en minder ver van het duin afliggend. Dit onderzoek is in extenso behandeld in het betreffende rapport (Anoniem, 2000) en zal hier niet verder ter sprake komen, omdat het niet zo direct met de duinvossen te maken heeft. Wel is voor ons doel een onderzoek van belang, dat vooraf ging aan PWN-2, namelijk een onderzoek naar het wel en wee van de weidevogels in de binnenduinrand bij Egmond. Een stuk binnenduingrasland aldaar, het Vennewater, in beheer bij het PWN, was altijd bekend om zijn weidevogels. In de loop van de tijd nam het aantal legfels en vooral het broedsucces af. In 1994 werd een deel van het terrein (plm 3 ha) omgeven met een elektrisch raster om grotere zoogdieren zoals de vos buiten te sluiten. Een ander deel van het terrein (plm 7 ha) bleef buiten het raster. Figuur 7 geeft het verloop van het aantal broedparen weidevogels (kievit, grutto, scholekster) weer. In 1994 was het aantal legfels binnen het nieuwe raster nog laag, maar het broedsucces was hoog. Het jaar erna nam het aantal broedparen zeer sterk toe, en gedurende vier jaar bleef het op een hoog niveau, met goed broedsucces, terwijl er buiten het raster langzamerhand geen enkele weidevogel meer ging broeden.

#### 4.3.4 PWN-2: tapuit

In de jaren 1995-1997 werden delen van het Noordhollands duinreservaat geïventariseerd op territoria en nesten van de tapuit. De tapuit nestelt in het duin meestal in konijnenholen in terreinen met uitgestrekte 'kale' vegetatie van mossen en lage grassen. De nesten kunnen door vossen worden uitgegraven. In het hele duingebied van Nederland, en overigens ook in de rest van Nederland, is de tapuit sterk achteruitgegaan, ook in gebieden zonder vossen (Texel: van 200 naar 50 in tien jaar tijd; Dijkse, 2002). Vermoedelijk zijn er momenteel (2004) nog slechts rond de 400 broedparen in Nederland (gegevens SOVON). Er zijn (buiten de mogelijkheid van predatie) diverse factoren te noemen die verantwoordelijk kunnen zijn voor deze achteruitgang: vegetatieverandering (dichtgroei van valleien met hoog gras), vermindering van het aantal konijnen en hun holen, recreatiedruk en factoren die spelen in de overwinteringsgebieden (Dijkse, 2002).

Er was in PWN-2 geen relatie tussen de (waarnemings)dichtheid van de vos en het aantal territoria van de tapuit in de diverse deelgebieden; de vegetatie en het aanbod aan konijnenholen was meer bepalend voor het voorkomen van de tapuit. In totaal werden 77 legfels (eerste en vervolglegfels samen) gevolgd. Daarvan werden er 23 (30%) door de vos gepredeerd, waarbij minder verliezen optraden bij vervolglegfels dan bij eerste legfels. Verder gingen 17 legfels (22%) verloren door andere oorzaken. In Spanje is predatie de belangrijkste verliesoorzaak bij de verwante blonde tapuit (Suarez & Manrique, 1992). In de

broedfase was het aandeel predatie aldaar 69% en dit liep op tot 81% in de periode dat er jongen in het nest zaten. Ondanks het lage uitvliegsucces weet de blonde tapuit zich daar te handhaven.

#### 4.3.5 Broedvogel-inventarisaties

Op basis van de jaarlijkse broedvogelinventarisaties door de Vogelwerkgroep Castricum bestaat er een goed beeld van de veranderingen in aantallen grondbroeders in het Noordhollands Duinreservaat. De bodembroeders worden in twee groepen verdeeld, kleine (boomleeuwerik, veldleeuwerik, graspieper, boompieper, tapuit en sprinkhaanzanger) en grote (bergeend, wilde eend, patrijs, fazant, scholekster en wulp). De groep kleine bodembroeders vertoont van 1980 tot 1997 geen duidelijke trend van voor- of achteruitgang, de groep grote grondbroeders wel: er is een duidelijke dalende trend met ongeveer 60% achteruitgang in deze periode (Anoniem, 2000).

Ook voor Meijndel zijn goede gegevens beschikbaar van inventarisaties door de Vogelwerkgroep (Mulder, 2000). Hier was het geheel verdwijnen van de meeuwenkolonies na de komst van de vos het meest spectaculair. Inmiddels broeden veel meeuwen in het westen van Nederland op daken van industriële gebouwen of zelfs woonhuizen. Hetzelfde heeft zich voorgedaan bij de meeuwen die in de AWD broedden (Van der Vliet & Baeyens, 1995). De (overige) grotere grondbroeders, zoals bergeend, fazant, houtsnip, scholekster, wulp en Kievit zijn ook in Meijndel sterk achteruitgegaan of zelfs verdwenen als broedvogel in de periode 1975-1999. Opmerkelijk genoeg is er geen invloed van de vos te bespeuren op de aantallen eenden (vijf soorten) die elk jaar in Meijndel komen broeden, hoewel hun broedsucces tegenwoordig een stuk lager ligt dan vóór de komst van de vos. Net als in het Noordhollands duinreservaat, is er ook in Meijndel geen achteruitgang te bespeuren van de groep kleine grondbroeders.

Het verloop van de aantallen grondbroeders in de loop van de tijd in de AWD wordt behandeld door Van der Vliet & Baeyens (1995). Bij de achteruitgang van veel grotere soorten lijkt ook daar de vos een rol gespeeld te hebben. Een verschil met Meijndel is, dat ook de eendensoorten achteruit zijn gegaan en zich sinds ongeveer 1985 op een lager niveau hebben gestabiliseerd. Misschien komt dit door het verschil in de structuur van de waterpartijen, in Meijndel wat meer natuurlijk ingepast met veel dekking op de oevers, in de AWD veelal rechtlijniger en met minder dekking. In de AWD lijken de fazanten zich juist op een hoger niveau te handhaven dan in Meijndel.

#### 4.3.6 Conclusies

De invloed van de vos op de aantallen in het duin broedende grote grondbroeders is onmiskenbaar geweest in de afgelopen decennia, hoewel die invloed niet altijd even duidelijk is te onderscheiden van de overige veranderingen die in deze periode zijn opgetreden, zoals in de vochtthuishouding en vegetatie (belangrijk voor bijvoorbeeld Kievit), in het jachtbeheer (fazant), in het infiltratiewater-beheer (voedsel voor eenden en fuut-achtigen) en in de recreatie (wulp en andere steltlopers). Een klein aantal soorten is verdwenen (meeuwen) of sterk in aantal achteruit gegaan (bergeend, steltlopers), de fazant en de eendensoorten handhaven zich echter, meestal op een lager niveau en met een lager broedsucces dan voorheen. Op de kleinere grondbroeders, de zangvogels, heeft de vos geen invloed gehad, mogelijk met uitzondering van de tapuit. Bij de tapuit zijn echter vooral andere oorzaken verantwoordelijk voor de sterke achteruitgang overal in Nederland.

## 5 RUIMTEGEBRUIK

### 5.1 Methoden

De ruimtelijke activiteiten van de vos werden in alledrie de projecten onderzocht met behulp van radio-telemetrie, het uitrusten van vossen met een zender waarna vervolgens hun bewegingen in kaart worden gebracht. Daartoe werden in de projecten PWN-1, PWN-2 en DZH in totaal 169 volwassen vossen (plus een aantal jonge dieren) voor korte of langere tijd van een zender voorzien. In PWN-1 en DZH werd gebruik gemaakt van de 30 Mhz-band en een zelfde werkwijze bij het verzamelen van de gegevens. In het project PWN-2 werkten de zenders echter op de 153 Mhz-band en werden de vossen op een wat andere manier gevolgd, meestal met twee peil-auto's tegelijk, terwijl in beide andere projecten slechts met één auto gepeild werd. Details van de gebruikte methoden zijn in de oorspronkelijke rapporten te vinden (Mulder, 1988; Anoniem, 2000; Mulder, 2000). Dit verschil in techniek en werkwijze heeft gevolgen voor de onderlinge vergelijkbaarheid van de resultaten. Aan de ene kant kunnen de verkregen plaatsbepalingen (in het vervolg 'fixen' genoemd) met de laatstgenoemde methode nauwkeuriger zijn, omdat dan simultaan vanaf twee plaatsen de richting van het signaal bepaald wordt, terwijl er bij gebruik van één auto tijd verstrijkt tussen de twee peilingen die nodig zijn voor een fix. In die tussentijd kan de vos zich verplaatst hebben. Aan de andere kant is de plaats van een zender die werkt op 30 Mhz nauwkeuriger te bepalen dan die van een zender op 153 Mhz, omdat het zendersignaal nauwelijks wordt geabsorbeerd door tussenliggende obstakels (duinen, bossen) en zeer veel minder wordt gereflecteerd door duinhellingen, bosranden en dergelijke. Zulke reflecties kunnen bij gebruik van 153 Mhz soms leiden tot sterke vertekening van de richting waaruit het signaal komt. Als voorbeeld van de onnauwkeurigheid die kan optreden: de laatste drie verkregen fixen van vos 'Heem' (project PWN-2) waren hoogstwaarschijnlijk van haar afschotplek, maar lagen wel 270 meter uit elkaar! In gelijksoortige situaties werd bij gebruik van 30 Mhz (andere twee projecten) hooguit 100 meter spreiding in de fixen geconstateerd, maar meestal minder.

Vossen die enige tijd telemetrisch gevolgd worden, kunnen beoordeeld worden op de aard van hun ruimtelijk gedrag. Het belangrijkste onderscheid is het verschil tussen territoriaal en niet-territoriaal gedrag. Territoriaal gedrag wordt gekenmerkt door een zeer grote plaatstrouw aan een niet te groot (namelijk nog te verdedigen tegen andere vossen) gebied, dat tamelijk exclusief gebruikt wordt door de betreffende vos en de andere leden van de familiegroep, die elk min of meer dezelfde gebiedsgrenzen in acht nemen. Het bezitten van een territorium is voor vossen een voorwaarde voor voortplanting. Omdat verschuivingen in de ligging van een territorium kunnen optreden, vooral tussen voortplantingsperiodes in, worden ligging en grootte ervan over een beperkte periode bepaald, meestal één voortplantingsperiode (januari-juli) of een deel daarvan, tot maximaal een jaar als geen verschuivingen geconstateerd worden. Er kan dus per individuele vos, als die langer dan één seizoen gevolgd is, meer dan één territoriale periode bekend zijn, waarbij zich tussentijdse veranderingen in de ligging en omvang voorgedaan kunnen hebben. De gegevens over territoria komen aan de orde in de paragraaf 'Territoria'. Details over de methoden om de territoria betrouwbaar te beschrijven en zo goed mogelijk vergelijkbaar te maken tussen de drie projecten, zijn te vinden in bijlage 2.

Territoriale vossen brengen vrijwel al hun tijd door binnen de grenzen van hun territorium. Een deel van die vossen verlaat echter af en toe toch hun eigen gebied en maakt een kortdurend uitstapje. Veel vossen brengen een deel van hun leven al zwerfend door, meestal voorafgaand aan hun territoriale periode, maar ook wel erna; dit zwerfgedrag is het onderwerp van de paragraaf 'Zwerfers'. Tenslotte zijn er nog gegevens verzameld over het ruimtelijk gedrag van vossen in of naar het gebied achter de duinen; die komen aan de orde in de paragraaf 'Achterland'.

## 5.2 Territoria

Een overzicht van de aantallen vossen en betrouwbaar bepaalde territoria in de drie onderzoeksprojecten staat in tabel 6. Onder volwassen vossen wordt hier verstaan vossen van tenminste 8 maanden oud. Aangezien vossen meestal worden geboren in maart, zijn vossen 'volwassen' in oktober/november van hun eerste jaar. Ze kunnen in hun eerste winter paren en in maart, op een leeftijd van één jaar, jongen krijgen. Uit tabel 6 blijkt dat in alle projecten meer mannetjes dan vrouwtjes gevangen werden, al is dat in PWN-2 wel in extreme mate het geval. Hier zou een verband kunnen zijn met dichtheid en leeftijd van de populatie. Onder de jonge vossen is al enkele weken na de geboorte sprake van een overwicht aan mannetjes, ongetwijfeld omdat de vrouwtjes kleiner zijn en bij concurrentie om de moedermelk vaker het loodje leggen dan de mannetjes (zie paragraaf 9.4).

Territoriale vossen werden soms in meer dan één jaar gevolgd, zodat er van dezelfde vos soms meer dan één territoriale periode beschikbaar is; vergelijk in de tabel bijvoorbeeld in de 2e kolom met getallen de 2e met de 3e regel: 15 territoriale vrouwtjes hebben in totaal 22 territoriale perioden opgeleverd.

**Tabel 6.** Overzicht beschikbare gegevens van gezenderde vossen

project	PWN-1		PWN-2		DZH		totaal	
	M	V	M	V	M	V	M	V
Totaal aantal volwassen vossen gezenderd	19	15	47	29	30	29	96	73
Aantal daarvan (tijdelijk) territoriaal	11	15	34	24	17	12	62	51
Aantal individuele territoriale perioden	11	22	41	29	25	17	77	68
Daarvan met voldoende beschikbare fixen	11	21	19	17	21	15	51	53

De territoria van duinvossen overlappen aan de randen meestal maar weinig. Ze sluiten op elkaar aan en 'bedekken' als puzzelstukjes de gehele oppervlakte van het natuurgebied. Een territorium wordt bewoond door een 'familiegroep', die in de basis bestaat uit een vossenpaar, een mannetje en een vrouwtje. In de regel wordt er elk jaar een worp met jongen geboren in elk territorium, zodat het aantal territoria in principe ook vast te stellen is door de worpen te tellen. In bepaalde omstandigheden (bijvoorbeeld bij een ruim voedsel-aanbod en verzadiging van een gebied met territoria) kunnen één of twee jonge vossen nog jaren in het ouderlijk territorium blijven en zich niet elders gaan vestigen, hoewel ze al volwassen zijn; dat worden ze op een leeftijd van acht maanden. Meestal gaat het om vrouwtjes, maar in de duinen (en elders) werden ook enkele gevallen vastgesteld van twee of zelfs meer volwassen mannetjes in één territorium. De leden van één familiegroep zijn dus meestal familie van elkaar (moeder en dochter(s), zussen, vader en zoon, enz) maar met name vrouwtjes kunnen zich ook wel bij niet-verwante buur-families aansluiten, vaak na een gewenningsperiode met veel heen en weer lopen. Mannetjes die een territorium overnemen van een oud of gestorven mannetje, nemen daarbij ook de vrouwelijke groepsleden over. De diverse groepsleden nemen meestal ongeveer dezelfde grenzen in acht voor hun dagelijkse activiteiten, maar soms zijn er duidelijke verschillen. Waarschijnlijk vindt dat in de meeste gevallen zijn oorzaak in de voorgeschiedenis: er heeft bijvoorbeeld een verschuiving of verdeling van territoria plaatsgevonden waar een ouder groepslid zich niet aan houdt. Vaak wordt de oorzaak echter niet duidelijk omdat de onderzoeksduur te kort is.



Dit territoriale systeem brengt in de vossen'maatschappij' zowel rigiditeit als flexibiliteit met zich mee. Als een gebied eenmaal is opgedeeld in territoria kan de territoriumomvang niet gemakkelijk meer groter worden, omdat er aan alle kanten territoriale burens zijn die hun terrein verdedigen. Dit is de rigide kant van het territoriale systeem. Aanvankelijk, in een nog jonge populatie, kunnen grote territoria bij het wegvallen van het mannetje wel nog gemakkelijk kleiner worden, bijvoorbeeld worden opgesplitst tussen twee 'nieuwe' mannetjes. Vermoedelijk houden vossen hun territorium-omvang boven een zeker minimum niveau dat door het directe voedsel-aanbod wordt gedictieerd; er kunnen zich immers toekomstige fluctuaties in voedsel-aanbod voordoen. Dat werd vooral duidelijk uit onderzoek in Zweden, waar een drie- of vierjarige cyclus in het aantal woelmuizen voorkomt. De territorium-omvang bleek door de jaren heen constant te zijn en gerelateerd aan het voedselaanbod in de magere jaren; meestal kon dan nog een (kleine) worp worden grootgebracht. In die jaren bestond de familie slechts uit het basis-paar. In rijke jaren werden meer jongen grootgebracht en bestond de familiegroep uit drie of vier volwassen vossen (Lindström, 1989). Deze respons op een wisselend voedselaanbod is de flexibele kant van het territoriale systeem. In de korte tijdspanne van de drie hier beschreven vossenonderzoeken konden zulke veranderingen in territoria en groeps grootte niet worden vastgesteld.

### 5.3 Configuratie van territoria

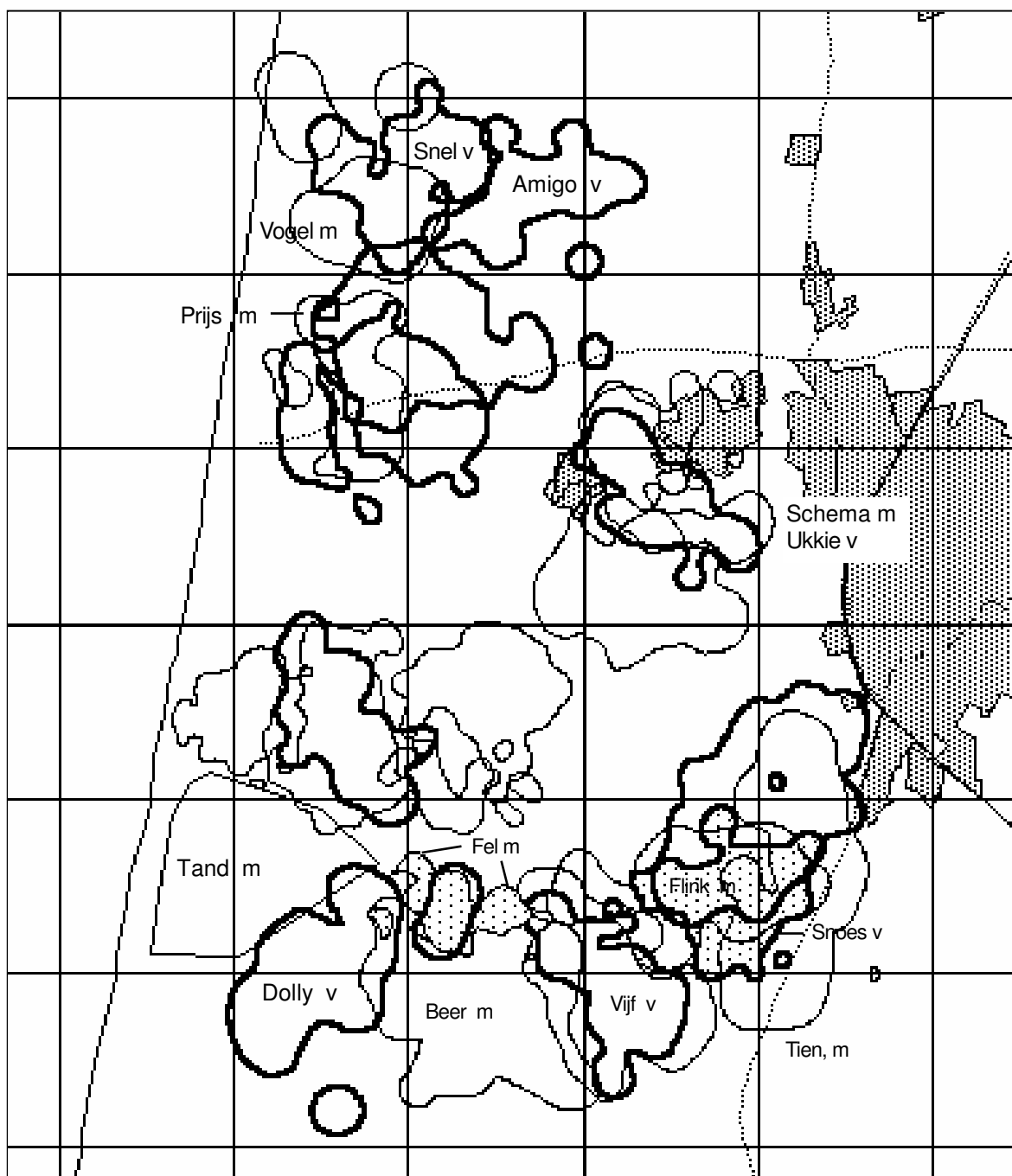
In de projecten PWN-1 en DZH wees de onderlinge configuratie van vossen-activiteitsgebieden, met weinig of geen onderlinge overlap, op een duidelijk territoriaal systeem (Mulder 1988; Mulder 2000). Als er al sprake was van sterke overlap van twee of meer individuele activiteitsgebieden, dan was er meestal wel een verklaring uit het verleden voor te vinden: een moeder-dochter relatie bijvoorbeeld (zie fig. 9 en 10 in Mulder 1988). Voor de configuratie en ligging van de territoria wordt verwezen naar de oorspronkelijke rapporten (Mulder 1988; Mulder 2000). In het rapport over project PWN-2 lijkt er echter veel meer overlap tussen naastliggende activiteitsgebieden voor te komen dan in de andere twee projecten (zie bijvoorbeeld fig. 5 en 6 in Anoniem 2000), wat het mooie territoriale plaatje als het ware vertroebelt. Een oorzaak daarvoor zou kunnen liggen in verschillen in onderzoeks-aanpak (verzamelen van fixen, grotere onnauwkeurigheid) en uitwerking van de gegevens tussen de drie projecten. Zo werden in PWN-2 relatief veel dagrustpeilingen gebruikt voor bepaling van de activiteitsgebieden (vossen slapen nog wel eens buiten hun eigenlijke territorium of op slechts enkele favoriete plekken erbinnen) en was het aantal beschikbare fixen per vos vaak erg laag. Voor dit rapport werden daarom de basisgegevens van PWN-1 en PWN-2 opnieuw uitgewerkt, zoveel mogelijk volgens de manier van uitwerken van project DZH, zodat de territoria in de drie projecten onderling beter vergelijkbaar werden.

Bij het in kaart brengen van de territoria en de bepaling van hun omvang werd gekozen voor het afbeelden van de 90% Kernel-contour, dat is een omgrenzende lijn waarbinnen 90% van de fixen valt. Dit werd alleen gedaan voor vossen waarvan minstens 50 fixen beschikbaar waren; en daarvan moesten minstens 40 nacht-actieve fixen overblijven, als de dagrustpeilingen buiten beschouwing werden gelaten.

Om de mate van overlap tussen territoria in PWN-2 nader te onderzoeken en te kunnen vergelijken met de andere projecten, werd de situatie van 1998 (fig. 6 in Anoniem 2000) in kaart gebracht en geanalyseerd.



Figuur 8A. Kaart van het Noordhollands Duinreservaat (met kilometergrid) bij Castricum (midden-rechts) met de ligging van de vossenterritoria in het voorjaar van 1998. Afgebeeld is de 90%KC, bij vrouwtjes met een dikke en bij mannetjes met een dunne lijn. Weergegeven zijn alleen die territoria waarvoor in totaal minstens 50 fixen (waarvan minstens 40 nacht-actieve fixen) beschikbaar waren. Verder zijn de namen en soms de leeftijden van vossen weergegeven. Bebouwing is grijs gestippeld weergegeven.



Figuur 8B. Idem, maar nu zijn ook de territoria (met namen) toegevoegd van vossen waarvan onvoldoende gegevens (minder dan 50/40 fixen) beschikbaar waren. Voor de duidelijkheid zijn sommige territoria uit figuur 8A hier weggelaten (van Lep en Staart). Ook is hier het territorium van de één jaar oude vos Tien weergegeven waarvan wel voldoende gegevens zijn, maar die voor een deel actief is buiten het duin.

Van linksboven naar rechtsonder zien we op beide kaarten gecombineerd de volgende territoriale vossen:

Mannetje Vogel en vrouwtje Snel

Vrouwtje Amigo

Mannetjes Lep (4-5 jr) en Staart (1 jr) en vrouwtje Saris (3 jr)

Bovengenoemde drie 'groepen' grenzen netjes aan elkaar

Mannetje Prijs en vrouwtje Omie

Deze twee vossen overlappen voor een flink deel met de vorige groep van drie

Mannetjes Vast (6 jr) en Schema (3 jr), vrouwtje Ukkie ( $\geq 1$  jr);

Vast overlapt met de andere twee ongeveer voor de helft

Mannetje Video

Grenst netjes aan Schema en Ukkie

Mannetje Stil

Mannetje Knoert en vrouwtje Mist

Mannetje Rick

Mannetje Zwaar

Deze vier groepen grenzen netjes aan elkaar

Vrouwtje Tand

Vrouwtje Dolly

Mannetje Fel

Mannetje Beer

Mannetje Vlak en vrouwtje Vijf

Deze vijf groepen grenzen netjes aan elkaar en aan de eerstvolgende:

Mannetje Flink en vrouwtje Snoes

Mannetje Tien (1 jr) en vrouwtje Scotty

Deze twee dieren overlappen voor een flink deel met elkaar (Tien gebruikt ook wat terrein buiten het duin), maar ook met de groep Flink en Snoes; Snoes en Scotty blijken (nu 3 jaar oude) zusjes van elkaar te zijn!

Alles bij elkaar passen twaalf groepen geheel in het algemene territoriale beeld van de vos in de duinen: duidelijk gescheiden groepsterritoria. Vijf groepen wijken daarvan enigszins af; meestal dekken de territoria van de diverse groepsleden elkaar wel goed (Prijs en Omie; Lep, Staart en Saris; Flink en Snoes; Schema en Ukkie) maar overlappen de groepen voor een flink deel, althans, met één andere groep. Alleen bij Vast en Schema+Ukkie, en bij Scotty en Tien, zien we ook een behoorlijk verschil tussen wat verder toch wel groepsleden lijken te zijn. Een mogelijke verklaring voor de overlappende situatie van Snoes en Scotty is, dat het zusjes zijn. Men zou dan echter verwachten dat de mannetjes (Flink en Tien) hun territoria wel goed gescheiden zouden hebben (aannemende dat die geen familie van elkaar zijn!); hoewel daarvoor wellicht wel een tendens te zien is, is zo'n scheiding toch niet overtuigend. Tien zou echter wel eens niet de partner van Scotty kunnen zijn, maar een nog niet weggetrokken zoon: hij is nog maar één jaar oud.

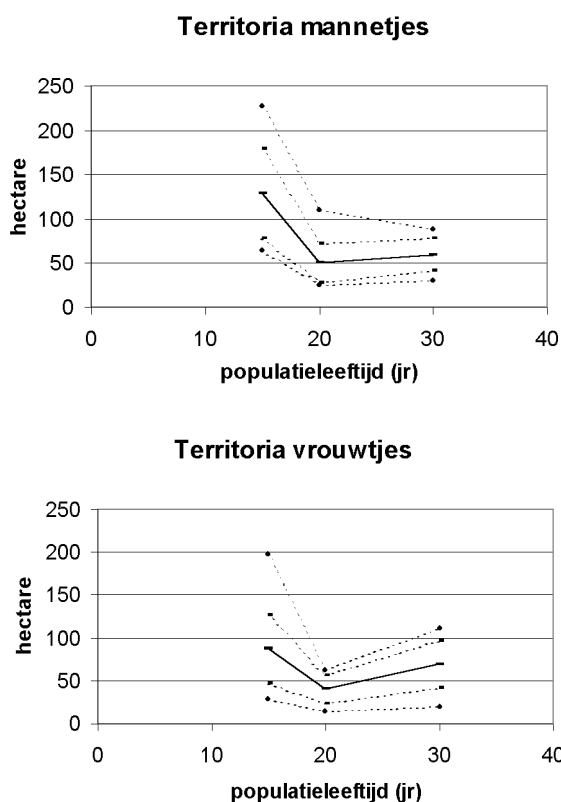
De conclusie is, dat ook in PWN-2 wel degelijk sprake is van een duidelijk territoriaal systeem met familiegroepen die het duin onderling verdelen.

## 5.4 Omvang van territoria

Hoe staat het nu met de omvang van de vossenterritoria in het duin, en is die in de loop van de ontwikkeling van de populatie veranderd? Als we ervan uitgaan dat het Noord-Hollands Duinreservaat (PWN-1 en PWN-2) en Meijendel/Berkheide (DZH) onderling goed vergelijkbaar zijn, kunnen we de projecten rangschikken op 'populatieleeftijd': 15, 20 en 30 jaar voor respectievelijk PWN-1, DZH en PWN-2. Figuur 9 geeft een beeld van de territoriumomvang in de loop van de tijd, voor mannetjes en vrouwtjes apart.

De omvang van de territoria van de mannetjes (en daarmee dus die van de familiegroepen) is in de loop van de tijd flink veranderd (na log-transformatie,  $p < 0.001$ ), van gemiddeld zo'n 130 hectare in het eerste PWN-onderzoek (populatieleeftijd 15 jaar) tot gemiddeld zo'n 60 hectare in het tweede PWN-onderzoek (populatieleeftijd 30 jaar). De gemiddelde territoriumomvang bij de mannetjes in het DZH onderzoek (na 20 jaar) verschilt niet significant van die in het PWN2-onderzoek (na 30 jaar). Vreemd genoeg is dat wel het geval bij de vrouwtjes, met ongeveer 45 ha is de gemiddelde grootte van de territoria in DZH significant kleiner dan die van de vrouwtjes tijdens zowel PWN-1 (plm 90 ha) als PWN-2 (plm 70 ha) (resp.  $p < 0.001$  en  $p = 0.018$ ), die onderling niet verschillen ( $p = 0.387$ ).

Voor de kleinere territorium-omvang (met name bij de vrouwtjes) na 20 jaar, ten opzichte van die na 30 jaar, zijn twee verklaringen mogelijk: 1. Het betreft hier wel degelijk een ontwikkeling in de tijd, met na twintig jaar een 'doorgeschoten', te kleine territoriumomvang, die later, na dertig jaar, als het ware gecorrigeerd is. 2. Aangezien het ook gaat om een vergelijking waarbij verschillende gebieden betrokken zijn, kan het zijn dat de twee duingebieden ecologisch teveel verschillen vanuit vossen-oogpunt om ze onderling te kunnen vergelijken.

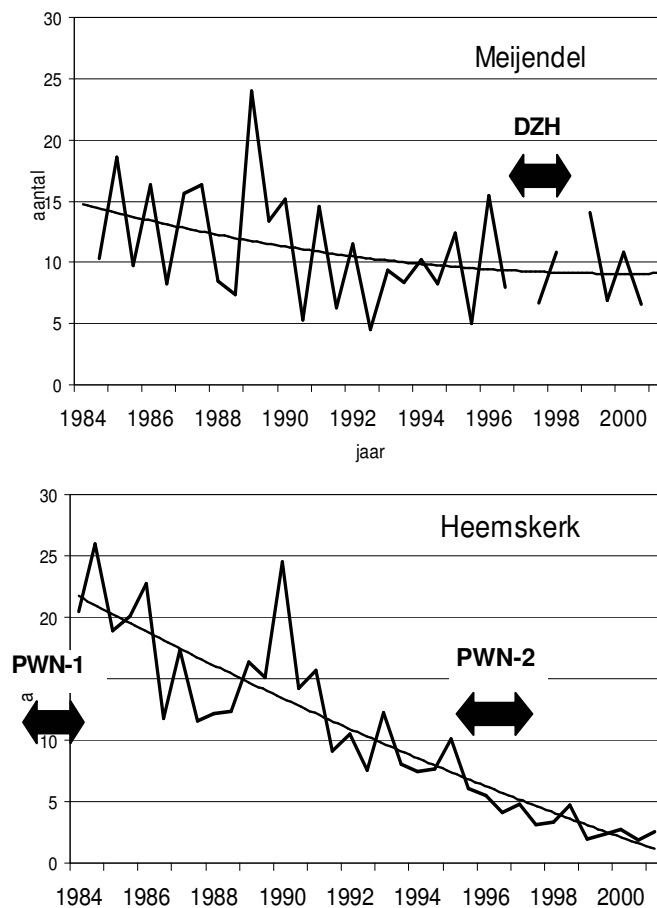


Figuur 9.

Relatie tussen territoriumomvang en de populatie-leeftijd. Weergegeven zijn maximale en minimale territoriumomvang, gemiddelde (doorgetrokken lijn) en gemiddelde plus en min standaarddeviatie, voor van links naar rechts PWN-1, DZH en PWN-2. Het aantal territoria waarop deze gegevens berusten, staat vermeld in tabel 6, onderste regel.

Een eventueel relevant ecologisch verschil zou kunnen liggen in de voedselsituatie. In Meijndel en Berkheide komen bijvoorbeeld reeën voor, in het Noord-Hollands duinreservaat niet. De reeënpopulatie in Zuid-Holland is echter nog maar van recente datum. In de geanalyseerde 900 vossenkeutels, die uit 1998 stammen, werden slechts driemaal resten van een ree(kalfje) aangetroffen, zodat een invloed van deze factor op de territoriumgrootte in deze jaren onwaarschijnlijk is.

Een ander verschil zou kunnen liggen in het aantal konijnen, die ondanks de recente achteruitgang door VHS (Viraal Haemoragisch Syndroom) nog steeds het belangrijkste voedsel vormen voor de vossen in het duin. Als we naar de systematische voor- en najaars-tellingen kijken in beide terreinen (figuur 10; ongepubliceerde gegevens van PWN, DZH en SBB), valt op dat de voedselsituatie vooral tussen PWN-1 en PWN-2 zo sterk verschilt, dat deze twee onderzoeken eigenlijk niet met elkaar vergeleken kunnen worden: van het aantal aanwezige konijnen tijdens PWN-1 was nog maar een kwart over tijdens PWN-2. Hier zou dus heel goed een verklaring kunnen liggen voor de toename in de territoriumgrootte (en de kleine worpen, zie paragraaf 9.1) bij een hogere populatie-leeftijd: het voedselaanbod was onvoldoende geworden voor de kleine territoria die na 20 jaar ontstaan waren (die van de DZH-maat dus). De konijnen-aantallen in Meijndel lijken in de afgelopen tien jaar gestabiliseerd te zijn, maar wat de toekomst hier zal brengen is ongewis. Uit deze konijntellingen kunnen geen conclusies worden getrokken over het verschil in absoluut aantal konijnen tussen de twee terreinen, ze geven alleen een beeld van de verandering in de tijd binnen elk terrein afzonderlijk.



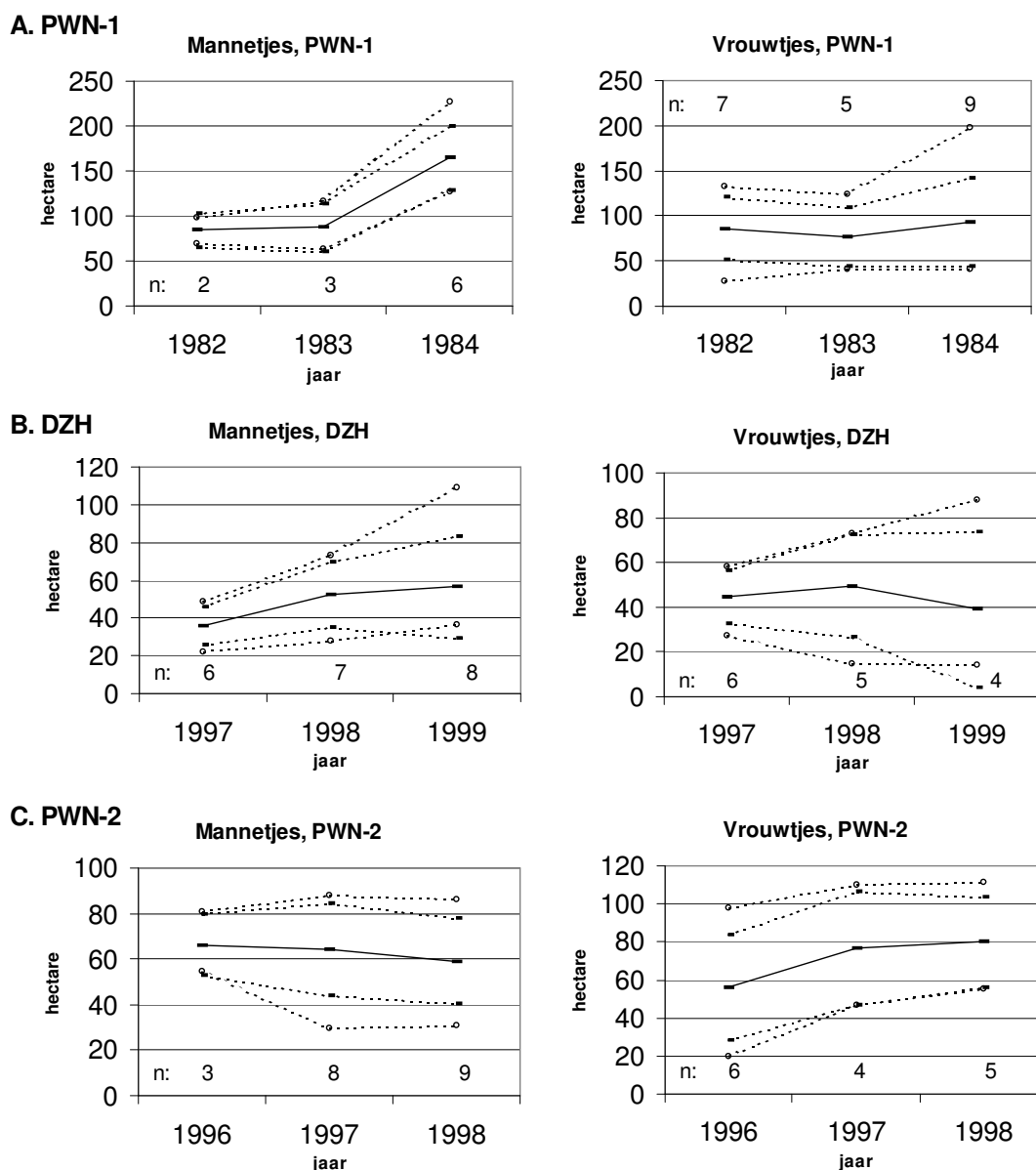
Figuur 10. Tellingen van konijn in voorjaar en herfst langs vaste nachtelijke trajecten. De perioden waarin de onderzoeksprojecten aan de vos werden verricht staan met zwarte dubbele pijlen aangegeven. Weergegeven is steeds het maximaal waargenomen aantal konijnen per sectie, gemiddeld over alle secties van de telroute

Er zou ook een erfelijke factor bij de vossen zelf kunnen zijn die de populaties ten noorden van het Noordzeekanaal (PWN) en ten zuiden van het Noordzeekanaal (DZH) onvergelijkbaar maakt. Die factor zou dan ook invloed moeten hebben op de territorium-omvang, die bijvoorbeeld gerelateerd zou kunnen zijn aan een erfelijke karaktertrek als de mate van agressie. Eerder al werd aangetoond dat de noordelijke vossen sterk van de zuidelijke verschillen door het frequent voorkomen van een schedelafwijking, namelijk een te korte onderkaak (Bouwmeester et al., 1989) en door een ander microsatelliet-patroon in het DNA (Bakker et al, in voorbereiding). Verder is aannemelijk dat de opvallend hoge mate van dagactiviteit van de zuidelijke vossen een erfelijke component heeft, omdat nergens anders in Nederland vossen zo vaak overdag te zien zijn. Er zijn dus sterke aanwijzingen voor het



bestaan van genetische verschillen tussen de vossenpopulaties aan beide zijden van het Noordzeekanaal. Op zich zou de hoge mate van dag-activiteit van de vossen in de zuidelijke populatie wellicht ook al rechtstreeks invloed kunnen hebben op de territorium-omvang, bijvoorbeeld door een andere (lagere?) ontmoetingskans tussen dieren onderling.

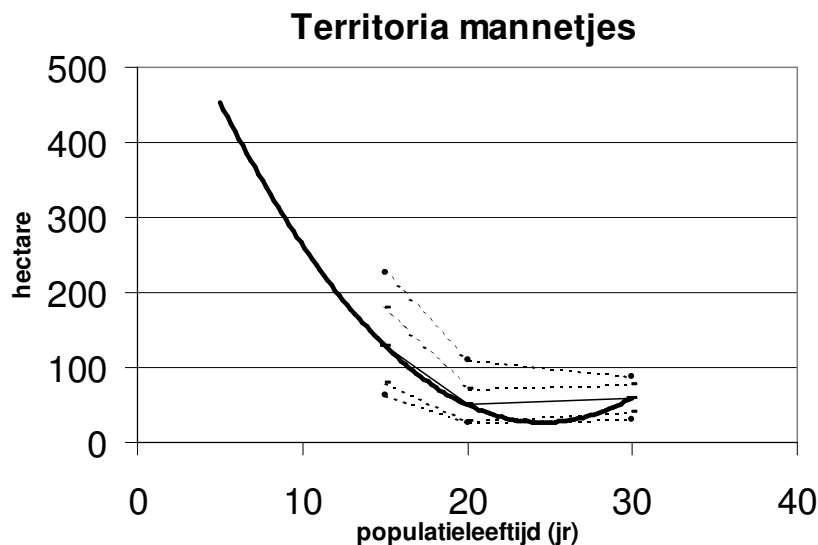
Als we desalniettemin uitgaan van een werkelijke verandering van de territorium-omvang in de loop van de ontwikkeling van de duinpopulatie, dan is het opvallend hoe snel de halvering van de territorium-omvang plaatsvond, in slechts vijf jaar, tussen de projecten PWN-1 en DZH. Als dat zo snel ging, dan zou er binnen de elk minstens drie jaar durende projecten ook een trend zichtbaar moeten zijn (figuur 11).



Figuur 11. Verloop van de territorium-omvang tijdens de drie onderzoeksprojecten. Voor legenda zie figuur 9.

In de projecten DZH en PWN-2 zijn echter geen duidelijke trends waar te nemen gedurende de drie onderzoeksjaren. Dat is wel zo in project PWN-1 (figuur 11 A), waar sprake is van een significante verandering in de territoriumomvang in de loop van het onderzoek ( $p = 0.011$ ), althans bij de mannetjes. In detail kon alleen een verschil worden aangetoond tussen 1984 en beide voorgaande jaren ( $p < 0.022$  t.o.v. 1982;  $p < 0.036$  t.o.v. 1983). Het aantal territoria (zie onderin of bovenin elke grafiek) waarop deze gegevens berusten is echter klein! Deze trend is tegen de verwachting in, want bij een nog groeiende populatie vossen zouden de territoria juist steeds kleiner moeten worden. Een mogelijke verklaring hiervoor is de hoge onnatuurlijke sterfte onder de vossen, juist in de jaren van onderzoek, als gevolg van de activiteit van stropers die kwistig met vergiftigd aas strooiden (Mulder 1988b). Zulke sterfte is na afloop van het onderzoek nauwelijks meer gerapporteerd. Deze onnatuurlijke sterfte zou ook invloed gehad kunnen hebben op de gemiddelde territorium-omvang in project PWN-1: zonder die stroperij zouden ze misschien wat kleiner geweest zijn, 15 jaar na de komst van de eerste vossen.

Het is wellicht illustratief de verandering in territorium-omvang in de tijd te extrapoleren naar de beginperiode van de populatie. Aanvankelijk hebben de vossen natuurlijk alle ruimte in een nieuw gekoloniseerd gebied, maar al snel krijgen ze burens (hun eigen, volwassen geworden nakomelingen) en daarmee beperkingen in hun ruimtelijke activiteit. Als we zo'n extrapolatie doen met behulp van een polynome trendlijn (willekeurige keuze) door de drie punten, bijvoorbeeld terug naar het tijdstip 'vijf jaar na aankomst', krijgen we figuur 12.



Figuur 12. Inschatting van de territorium-omvang vijf jaar na de komst van de eerste vossen.

Het resultaat is een territorium-omvang van zo'n 450 hectare, zeker geen onrealistisch getal voor een lage vossenstand in een voedselrijke omgeving.

Nog prettiger zou zijn als we de ontwikkelingen in de toekomst zouden kunnen voorspellen aan de hand van deze gegevens. Hierop wordt in het hoofdstuk 'Toekomst' ingegaan.

## 6 DISPERSIE EN ZWERVERS

Naast territoriale vossen is er in een vossenpopulatie altijd ook een aantal zwervende vossen aanwezig, minstens in een deel van het jaar. Het grootste deel van de zwervende vossen is in feite bezig met dispersie, dat is het proces waarbij jonge dieren hun geboortefamilie verlaten en een plek gaan zoeken waar ze zich kunnen gaan voortplanten. Daarvoor moeten ze zich in een nieuw territorium vestigen of zich aansluiten bij een familiegroep in een reeds bestaand territorium. De overige zwervende vossen zijn dieren die al enige jaren aan de voortplanting hebben deelgenomen en die uit hun territorium verdreven zijn. Mogelijk zijn er nog andere oorzaken dan ouderdom (of ziekte), die vossen aan het zwerven kunnen brengen op andere tijdstippen dan het begin en het einde van hun leven, bijvoorbeeld een drastische daling van het voedselaanbod, maar daarvoor waren in het duingebied geen aanwijzingen.

Het dispersie-proces verloopt in het algemeen ongeveer als volgt. Vanaf half augustus of september zijn de jonge vossen geheel zelfstandig en kunnen ze, voor zover ze weg willen of moeten, beginnen met het maken van verkenningstochtjes buiten hun geboorte-territorium. Aanvankelijk keren de dieren dezelfde nacht nog daarin terug, maar al vrij snel kunnen dit soort tripjes enkele dagen gaan duren en vele kilometers ver gaan. Deze 'juvenile' zwerfperiode kan zeer uiteenlopend zijn van karakter en duur, afhankelijk van de mogelijkheden om (zich in) een territorium te vestigen. Sommige vossen slagen erin om al snel een plek te vinden en kunnen zich daar dan van de ene op de andere dag in vestigen. Anderen vinden blijkbaar een veelbelovende plek, maar lopen nog een paar weken heen en weer tussen hun geboorteplek en hun nieuwe gebied, voor ze zich daar definitief vestigen, of ze gaan naar nog weer een andere plek op zoek. Weer anderen zwerven lange tijd over grote afstanden rond, blijkbaar zonder succes. De indruk is dat de meeste vossen zulk grootschalig zwerfgedrag slechts enkele maanden volhouden en zich dan anders gaan gedragen. Een deel kiest ervoor om zich dan in een heel klein gebiedje (hooguit enkele tientallen hectaren) te vestigen, vaak min of meer tussen bestaande territoria in, en daar een onopvallend bestaan te leiden in afwachting van een kans op vestiging in één van de aangrenzende territoria. Een ander deel blijft zwerven maar beperkt zijn zwerftochten tot een veel kleiner gebied, meestal de oppervlakte van drie tot acht territoria. Zulke vossen slagen er na enige tijd soms alsnog in om een vaste plek in een territorium te vinden (Mulder, 1985; Mulder, 2000).

Het zwerven van vossen wordt in dit rapport op twee manieren behandeld. Allereerst komt onder het hoofdje 'Dispersie' het resultaat van dispersie aan bod, dat wil zeggen het begin- en eindpunt van de verplaatsingen. Daarna wordt het zwerfgedrag zelf behandeld, onder het kopje 'Zwerfers'.

### 6.1 Dispersie

Dispersie van vossen kan op twee manieren worden onderzocht, met enigszins verschillend eindresultaat. Meest toegepast is het vangen en merken van jonge vossen, waarna de waarnemingen, vondsten en vangsten van deze gemerkte, volwassen geworden vossen worden ingezameld. Daarmee verkrijgt men een duidelijk beginpunt en een min of meer onzeker eindpunt van dispersie; onzeker omdat men immers niet weet of de betreffende vos zich op de vindplaats definitief gevestigd heeft.

Gegevens over definitieve vestiging en over het zwerven zelf kunnen uitsluitend verkregen worden door middel van radio-telemetry, de tweede methode. Individuele dieren kunnen vanaf hun jeugd gevolgd worden met zenders, speciaal gebouwd voor jonge vossen, of volgroeide jongen kunnen in de nazomer of herfst gevangen worden en met een normale zender uitgerust. In de drie onderzoeksprojecten zijn verschillende methoden toegepast. In PWN-1 werden jonge vossen met kooitjes in de burchten gevangen, waarna een deel van hen (n=33) een halsbandzender kreeg. Aangezien de halsband niet meegroeit, moesten de dieren op tijd worden teruggevangen om de zender te kunnen vervangen door een

zender geschikt voor een volwassen nekomvang. De methode werd dan ook niet toegepast voordat er voldoende ervaring was opgedaan met het terugvangen van gezenderde vossen met behulp van staande (hazen-)netten in combinatie met drijfjachten. Met de kleine halsbandzenders zijn geen ongelukken gebeurd. Wel kregen enkele jonge vossen hun 'volwassen' zender op een te vroeg tijdstip, zodat ze bij pogingen om hem af te krijgen een voorpoot in de nog te ruim zittende halsband konden wurmen. Bij één dier werd dit te laat ontdekt, wat leidde tot een ongeneeslijke ingroei-wond in de oksel; hij moest worden afgeemaakt. Twee anderen konden op tijd worden teruggevangen en geholpen.

In PWN-2 kreeg een klein aantal jonge vossen een zendertje op de vacht geplakt; deze zendertjes vielen te vroeg af om ze te kunnen vervangen door volwassen halsbandzenders. In project DZH kregen 18 jonge vossen een zendertje in de buikholte geïmplant. Hoewel het een relatief grote ingreep in het leven van een klein vosje betekent, heeft het niet geleid tot problemen als verstoting door de moeder of vroege sterfte, voor zover we konden nagaan. Deze methode omzeilt het probleem van gedwongen terugvangst, omdat de zender rustig in de buik kan blijven zitten als het jong opgroeit.

In alledrie de projecten werden in de nazomer en herfst ook min of meer volgroeide jonge vossen gevangen en van een halsbandzender voorzien. Vaak was de voorgeschiedenis van deze dieren onbekend, soms waren ze als jong gevangen en geormerkt (PWN-1 en DZH) of van een chip onder de huid voorzien (PWN-2).

De manier waarop de jonge vossen al zwerfend hun nieuwe leefgebied vinden, kan worden onderscheiden in vijf patronen (Mulder, 1988, pp 95-97), de meeste beginnend met korte uitstapjes uit het moederterritorium:

- A. Een plotselinge vestiging in een opengevallen territorium elders, zonder veel voorafgaand zwervgedrag; meestal vanuit een nachtelijk uitstapje uit het moederterritorium;
- B. Vestiging elders na een periode van pendelen tussen het geboorte-territorium en de nieuwe plek;
- C. Vestiging elders na een periode met tijdelijke vestiging in één of meer achtereenvolgende, al of niet duidelijk begrensde activiteitsgebieden, van waaruit weer nieuwe verkenningstochten worden ondernomen;
- D. Beperking van ruimtelijk activiteit tot een heel klein gebiedje in het grensgebied van andere territoria, blijkbaar in afwachting van het beschikbaar komen van een open plek direct in de buurt; zie kader in paragraaf 6.2;
- E. Wijfjes schuiven soms één territorium op, vestigen zich dan blijkbaar in de naburige familiegroep.

De dispersie-resultaten (c.q. begin- en eindpunt van dispersie) van de gemerkte en gezenderde jonge vossen staan in de figuren 13 t/m 15, apart voor mannetjes en vrouwtjes; als eindpunt van de gezenderde vossen is het centrum van hun activiteitsgebied genomen. Tabel 7 en 8 geven overzichten van de afgelegde afstanden. Het verschil tussen de tabellen is, dat in de ene de dispersie-afstanden zijn opgenomen zonder 'nul-waarden' (niet vertrokken dieren), in de ander met. Beide gegevens worden hier vermeld om een goede vergelijking met de literatuur mogelijk te maken; sommige auteurs tellen de niet-vertrokken dieren wel mee, en andere niet.

Deze gegevens over dispersie in de Nederlandse duingebieden laten dezelfde twee patronen zien als in onderzoek elders zijn vastgesteld (Trehwella et al., 1988): gemiddeld leggen vrouwtjes op dispersie kortere afstanden af dan mannetjes (gegevens van tabel 8, ANOVA na log-transformatie,  $p=0.289$ ), en gemiddeld is de dispersie-afstand kleiner bij hogere populatiedichtheid (het verschil tussen PWN-1 en DZH is bij mannetjes (tabel 8) statistisch significant,  $p=0.034$ ). Minder ver weg trekken bij hogere populatiedichtheid is tegengesteld aan wat je zou verwachten: bij een hoge populatiedichtheid denk je dat de vossen verder weg moeten om een plekje te vinden. Een mogelijke verklaring is, dat de

afstand die tijdens dispersie wordt afgelegd meer beïnvloed wordt door het aantal verschillende dieren of territoria dat de zwerver tegenkomt, dan door de absolute afstand zelf. Alsof een zwerfend individu stopt of terugkeert als hij 'genoeg' territoria heeft doorkruist en nog steeds geen plek gevonden heeft, en dan besluit dat het niet beter zal worden en het dan maar daar gaat proberen.

**Tabel 7.** Dispersie-afstanden (in meters) in de drie projecten, apart voor mannetjes en vrouwtjes. In deze tabel zijn *geen 'nulwaarden'* in beschouwing genomen, dus alleen afstanden die in principe tot buiten het eigen geboorteterritorium geleid hebben; voor PWN-1 zijn daartoe alleen afstanden groter dan 1000 meter meegenomen, bij de twee andere projecten (vanwege de kleinere territoria) alleen afstanden groter dan 700 meter.

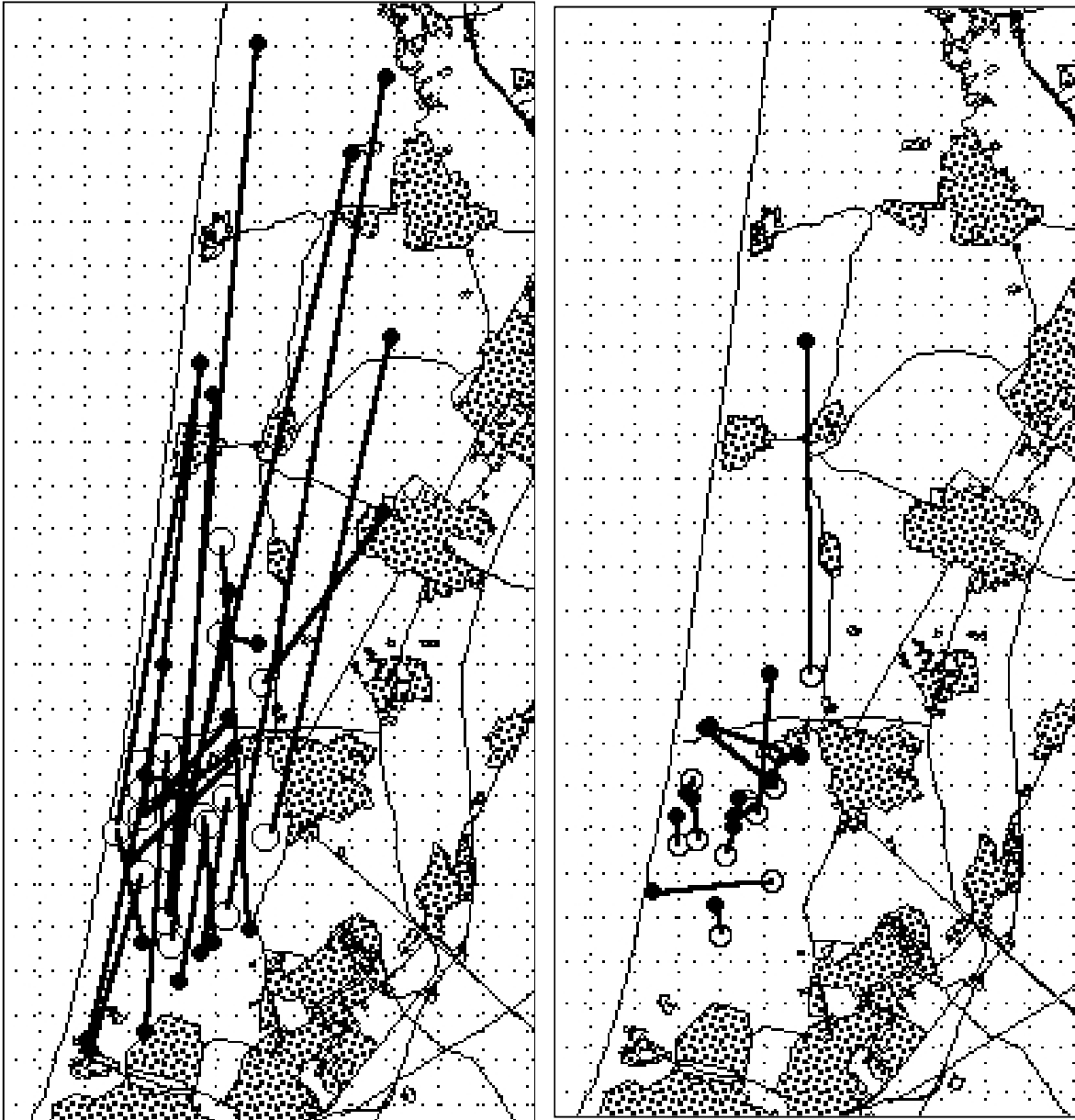
	Mannetjes			Vrouwtjes		
	PWN-1	PWN-2	DZH	PWN-1	PWN-2	DZH
aantal	22	7	21	5	3	6
gemiddeld	7486	4058	4433	3439	1193	2326
minimum	1136	1136	969	1698	972	968
maximum	19956	7172	18416	7551	1489	5211
st.deviatie	5565	2346	4079	2368	266	1800

**Tabel 8.** Dispersie-afstanden (in meters) in de drie projecten, apart voor mannetjes en vrouwtjes. In deze tabel zijn *alle afgelegde afstanden* meegenomen, dus inclusief die van vossen die als volwassen dier nog in hun geboorteterritorium leefden ('nulwaarden'), met dispersie-afstanden kleiner dan 1000 m (PWN-1) of 700 m (DZH en PWN-2).

	Mannetjes			Vrouwtjes		
	PWN-1	PWN-2	DZH	PWN-1	PWN-2	DZH
aantal	23	8	23	15	4	11
gemiddeld	7197	3594	4089	1492	1037	1435
minimum	838	351	320	168	567	133
maximum	19956	7172	18416	7551	1489	5211
st.deviatie	5611	2537	4053	1914	381	1638

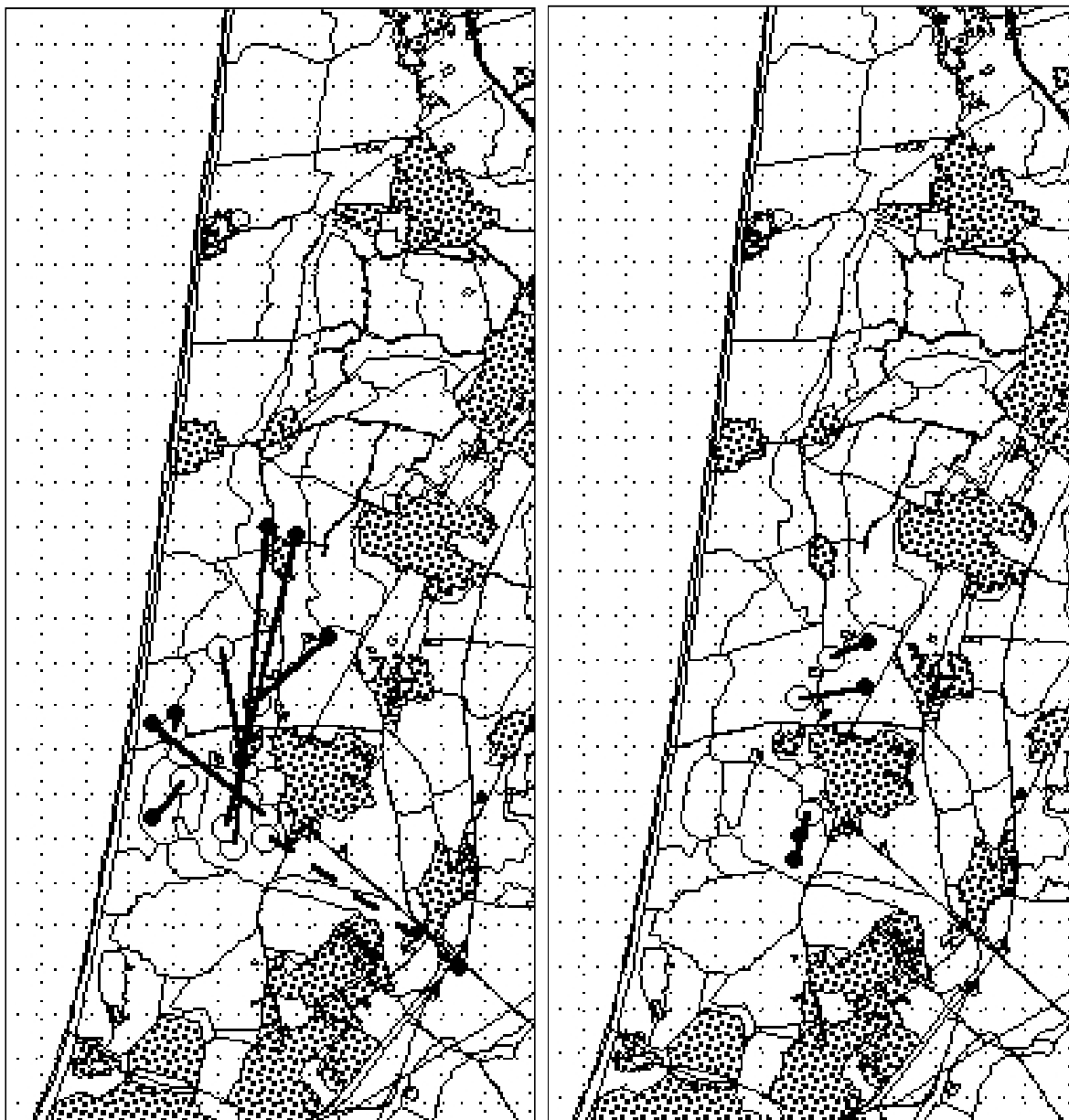
In recente tijd (PWN-2 en DZH) trekken jonge vossen dus minder ver weg dan vroeger (PWN-1) om een eigen territorium te vinden. Uit de figuren is ook op te maken dat tegenwoordig wellicht relatief meer vossen bij dispersie het duin verlaten dan vroeger; vergelijk vooral figuur 13 met figuur 14.

Tabel 7 bevat de dispersie-afstanden van uitsluitend de jonge vossen die met zekerheid buiten het leefgebied van hun moeder zijn teruggevonden. Uit een onderlinge vergelijking van de aantallen in tabel 7 en 8 is af te leiden welk deel van de jonge vrouwtjes en mannetjes kennelijk zijn 'thuisgebleven' in de drie projecten. Dan blijkt dat bijna alle jonge mannetjes wegtrekken, slechts 4 tot 12 % blijft thuis. In de drie projecten gezamenlijk trekken mannetjes significant vaker weg dan vrouwtjes ( $p=0.039$ ). Bij vrouwtjes zijn de verschillen groot, vroeger (PWN-1) bleef 67% van de vrouwtjes thuis (10 van 15), nu slechts 25% (1 van 4 in PWN-2) of 45% (5 van 11 in DZH), maar een significante trend kon niet worden aangetoond.

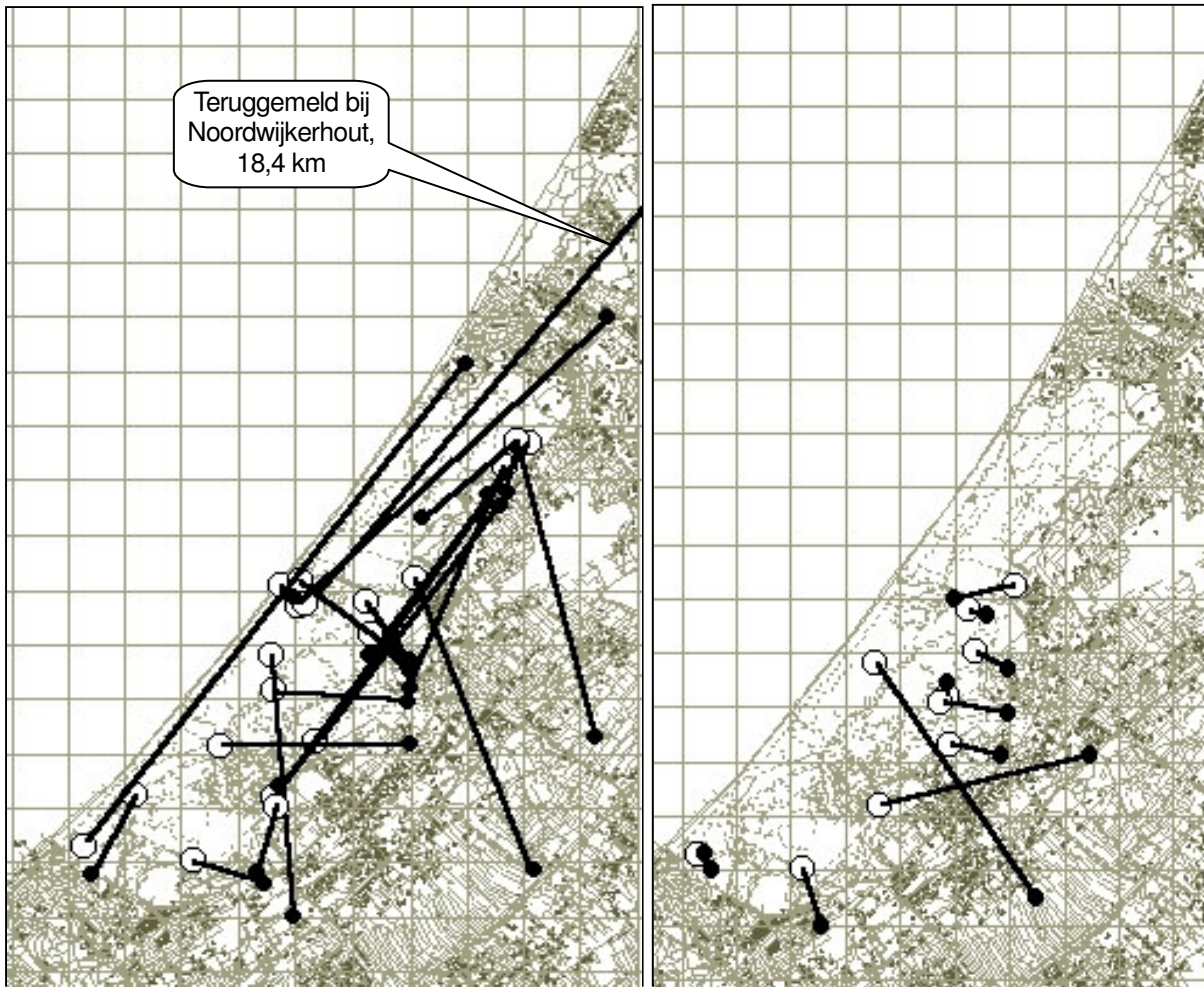


Figuur 13. Dispersie van jonge mannetjes (links) en jonge vrouwtjes (rechts) in onderzoeksproject PWN-1. Bebouwde omgeving is grijs weergegeven. Onderin de kaartjes is Wijk aan Zee zichtbaar, bovenin Schoorl. Cirkel = merkplaats; zwarte stip = terugvondst of centrum van activiteitsgebied (territorium).





Figuur 14. Dispersie van jonge mannetjes (links) en jonge vrouwtjes (rechts) tijdens PWN-2. Bebouwde omgeving is grijs weergegeven. Onderin de kaartjes is Wijk aan Zee zichtbaar, bovenin Schoorl. Cirkel = merkplaats; zwarte stip = terugvondst of centrum van activiteitsgebied (territorium). Het met streepjes aangeduide mannetje werd pas in november van zijn eerste jaar gevangen; zijn geboorteplek is daarmee wat onzeker.



Figuur 15. Dispersie van jonge mannetjes (links) en jonge vrouwtjes (rechts) tijdens het DZH-onderzoek. Links onder in de kaartjes is Scheveningen zichtbaar, rechtsboven een stukje van Noordwijk. Cirkel = merkplaats; zwarte stip = terugvondst of centrum van activiteitsgebied (territorium)

## 6.2 Zwervers

Een territoriale vos loopt altijd rond op een beperkte oppervlakte, afgezien van eventuele, kortdurende uitstapjes. Als het ruimtelijke activiteitspatroon van een vos afwijkt van dat patroon, gaat het om een niet-territoriale vos en noemen we hem een zwerver. Dat wil niet zeggen dat hij dan altijd over grote oppervlakten rondloopt; soms beperkt een vos zijn activiteiten juist tot een heel klein gebiedje tussen de territoria van andere vossen in.

In het rapport over het DZH-onderzoek (Mulder (2000), paragraaf 4.3.2) werd het ruimtelijk gedrag van vossen (hun verplaatsingen) onderscheiden in de volgende zes typen, waarvan vier categorieën een vorm van zwerven zijn:

1. Juveniel; de zendervos verblijft nog geheel binnen de grenzen van het moederterritorium, dat met zijn of haar bewegingen dan ook min of meer accuraat beschreven kan worden (in de legenda van figuren: JUV);

2. Uitstapjes makend; de zendervos verlaat het moederterritorium maar komt daar elke nacht weer naar terug (UITST);
3. Zwerven op grote schaal, dat wil zeggen heen en weer lopend over afstanden van minstens enkele kilometers, bijna nooit meer terugkerend naar het moederterritorium (ZW 1);
4. Zwerven op kleine schaal, dat wil zeggen heen en weer lopen in een gebied zo groot als ongeveer drie tot zes territoria; in deze categorie vat ik ook vossen die zich voor het merendeel van hun verplaatsingen beperken tot een nog veel kleiner terrein, meestal tussen de andere territoria in (zie kader) (ZW 2);
5. Territoriaal, (vrijwel) alle bewegingen spelen zich af binnen een oppervlak van (in het duingebied) meestal minder dan 100 ha (TERR);
6. Zwerven op oudere (na het vierde levensjaar) leeftijd, (vermoedelijk) na een leven als territoriumhouder (ZW 3).

Individuele vossen kunnen niet altijd eenduidig in één van deze categorieën worden ingedeeld, vooral niet als ze slechts kort of niet erg intensief werden gevolgd. De hierboven gehanteerde oppervlakte-criteria zijn variabel en afhankelijk van de gemiddelde territoriumgrootte in het betreffende project.

### Voorbeelden van zwerfgedrag

In het rapport van project PWN-1 (Mulder, 1988) is het ruimtelijk gedrag van bijna alle zwervende vossen beschreven of in een kaart weergegeven. In project DZH zijn van elk soort zwerven een of twee voorbeelden gegeven in het rapport (Mulder, 2000). Ook in het rapport over PWN-2 (Anoniem, 2000) wordt een aantal voorbeelden van zwerfgedrag afgebeeld, maar wordt in de tekst aan het zwerven slechts weinig aandacht besteed. Hier worden nog enkele voorbeelden gegeven uit DZH en PWN-2, meer in de context van dispersie-patronen (paragraaf 6.1) en het hierboven besproken typen van zwerfgedrag.

1. Vos Hekje, een vermoedelijk 1 jaar oud mannetje uit project PWN-2. Figuur 16. Maakte in de periode dat hij werd gevolgd (januari-maart) vanuit zijn thuisbasis (zijn vermoedelijke geboorteterritorium) diverse verkenningsstochtjes, en sliep ook regelmatig een nachtje buiten zijn geboorteterritorium. Voorbeeld van een uitstapjes makende jonge vos (UITST).
2. Mannetjesvos Helm, vermoedelijk geboren in 1996. Figuur 17. Maakte van januari tot oktober 1996 uitstapjes tot 6 km ver, vanuit zijn vermoedelijke geboorteterritorium. In oktober (van verm. zijn tweede jaar) plotseling gevestigd als territoriaal dier op 12 km afstand. Voorbeeld van uitstapjes makende jonge vos die er plotseling in slaagt een lege plek te vinden (UITST en patroon A uit paragraaf 6.1).
3. Vos Alex, mannetje uit project DZH. Hij werd (gezien de staat van zijn gebit) gevangen als eerstejaarsvos, op 14 december 1998. De eerste anderhalve maand zwierf hij over het hele duingebied tussen de vallei Meijendel en Katwijk (figuur 18 A en B), een gebied van bijna acht kilometer lang. Daarna beliep hij maandenlang een relatief beperkt gebied ten zuiden van Katwijk (figuur 18 C, zwarte stippen). In november van zijn tweede jaar werd hij voor het laatst gevolgd, en toen leek hij zich net gevestigd te hebben in een territorium in het oosten van het dorp Katwijk aan Zee (figuur 18 C, witte stippen). Voorbeeld van een jong mannetje die op grote schaal zwerft (ZW-1), dan zijn activiteiten inkrimpt (ZW-2) en uiteindelijk (bijna twee jaar oud) zich daar in een territorium lijkt te hebben gevestigd (patroon C).
4. Vos Ellen, één jaar oud vrouwtje uit project PWN-2. Figuur 19. Zwerfend over grote oppervlakte gedurende het voorjaar van haar tweede levensjaar, voor een flink deel buiten het duin. Aan het eind van de periode dat ze werd gevolgd, bezocht ze nog slechts twee plekken, op ongeveer 6 kilometer afstand van elkaar. Voorbeeld van een jong vrouwtje dat op grote schaal zwerft (ZW-1).

5. Vos Laura, vrouwtje uit project DZH. Zwervend vrouwtje van drie-en-een-half jaar oud (volgens de microscopische tandsectie) en een behoorlijk hoog gewicht: 6670 gram. Haar voorgeschiedenis was onbekend. Ze bleek na haar vangst te zwerven tussen Duinrell en Scheveningen, een gebied van circa drie bij zeven kilometer (figuur 20). Voorbeeld van al ouder vrouwtje dat op een grote schaal zwerft, zonder dat duidelijk is of ze voorheen territoriaal was (ZW-1 of ZW-3).

6. Vos Sien, vrouwtje uit project DZH. Was vier jaar oud, territoriaal en had vier jongen toen ze in mei gevangen werd. Vanaf september van dat jaar werd ze steeds minder actief en beliep ze nog maar een deel van haar territorium. Eind februari van het jaar daarop verliet ze haar territorium en verhuisde naar de omgeving van boerderij Meijndel, anderhalve kilometer verderop, waar ze al snel stierf, ziek en zwak (figuur 21). Voorbeeld van een vrouwtje dat nog een korte tijd gaat zwerven na een territoriaal leven (ZW-3).

#### **Zeer kleine activiteitsgebieden.**

Het beperken van activiteiten tot een heel klein gebied werd weinig waargenomen. In project PWN-1 werd het vastgesteld bij drie vossen:

- een mannetje (Norman) die zijn activiteiten eerst beperkte (oktober-november eerste jaar) tot een randje van zijn ouderlijk territorium; na door ons te zijn gevangen vertrok hij naar een plek op een kilometer afstand, waar hij vijftien maanden lang weer een klein gebiedje beliep. Toen nam hij het aangrenzende territorium over.

- een mannetje (Arie) die zijn activiteiten eveneens beperkte tot een klein stuk van zijn ouderlijk territorium en daar bleef tot en met mei van zijn tweede levensjaar; daarna verbleef hij twee maanden in een klein activiteitsgebiedje drie kilometer zuidelijk, maar keerde daarna terug naar zijn eerste gebiedje. Hij stierf (door stroperij) in december van zijn tweede jaar in zijn tweede activiteitsgebiedje, waar hij kennelijk opnieuw naar toe was gegaan.

- een vrouwtje (Greetje) beperkte eveneens haar activiteiten (voorjaar tweede levensjaar) tot de rand van haar ouderlijk territorium. Van daar uit maakte ze soms kleine verkenningsstochtjes (1 km) naar het westen, waar ze zich die zomer permanent in een territorium vestigde.

In project PWN-2 werden twee vossen met een heel klein activiteitsgebied gevolgd:

- een mannetje (Twijfel) beliep in december van vermoedelijk zijn eerste levensjaar, en in de aansluitende januarimaand, een gebied van ca twee bij vier kilometer. Zijn zender viel uit, maar een jaar later werd hij weer gevangen, en toen bleek dat hij in een smal strookje langs de zee leefde. Dat hield hij minstens zeven maanden vol.

- een ander mannetje (Spaar) leefde in het voorjaar van zijn tweede levensjaar in één duinvallei (12 ha), op 3 kilometer afstand van zijn geboorteplek.

In project DZH werden geen vossen gevolgd die (tijdelijk) zulke kleine gebiedjes bewoonden.

Figuur 16.

Hekje, (vermoedelijk) één jaar oud mannetje, met verkenningstochtjes vanuit zijn vermoedelijke geboorteterritorium.

Gevolgd van 20/1/1998 - 27/3/1998.

Witte punten: 'thuisbasis'

Zwarte punten: tochtje op 27-28/1

Sterren: dagrustplaatsen buiten thuisbasis

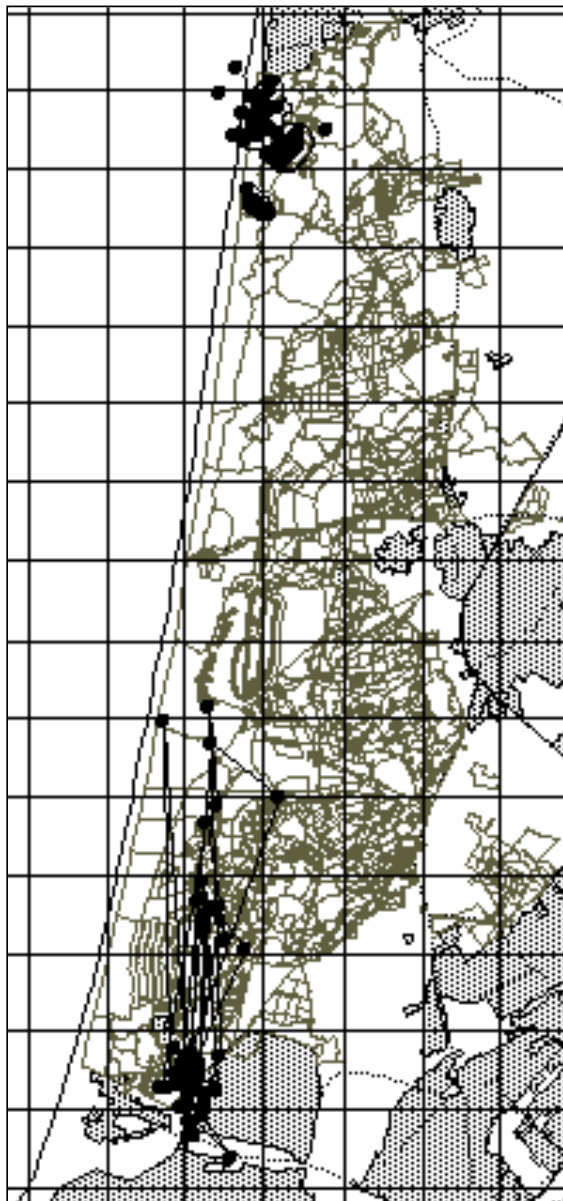


Figuur 17.

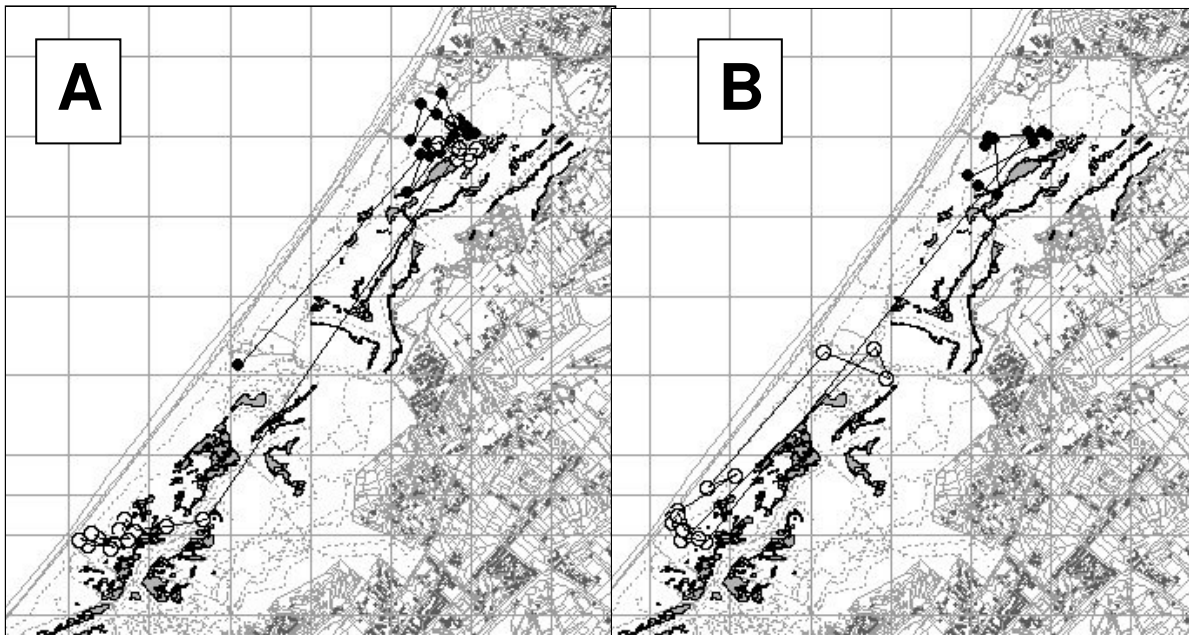
Mannetjesvos Helm, vermoedelijk geboren in 1996.

Periode 28/1/1997 - 8/10/1997: vanuit activiteitsgebied bij Wijk aan Zee in het zuiden uitstapjes makend naar het noorden.

Periode 13/10/1997 - 15/5/1998: in oktober plotseling gevestigd bij Egmond, op 12 km afstand.





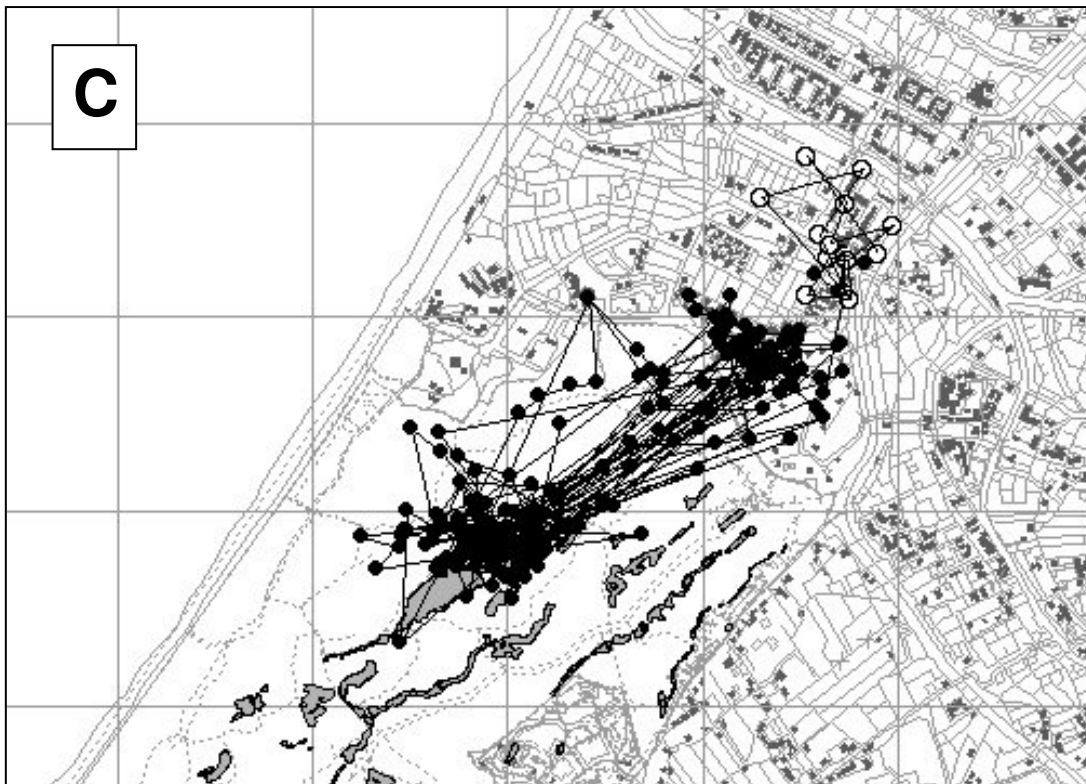


Figuur 18. Mannetjesvos Alex, gevolgd van december van zijn eerste jaar tot en met november van zijn tweede jaar: eerst zwervend over relatief grote afstanden (8 km, A en B), daarna in een klein gebied bij Katwijk. Lijkt vanaf 11 november 1999 territoriaal gevestigd in Katwijk zelf

A: 14/12/98 tot 10/1/99 (zwarte stippen), 10/1 - 14/1/99 (cirkels)

B: 17-18/1/99 (zwarte stippen), 18/1 - 25/1/99 (cirkels)

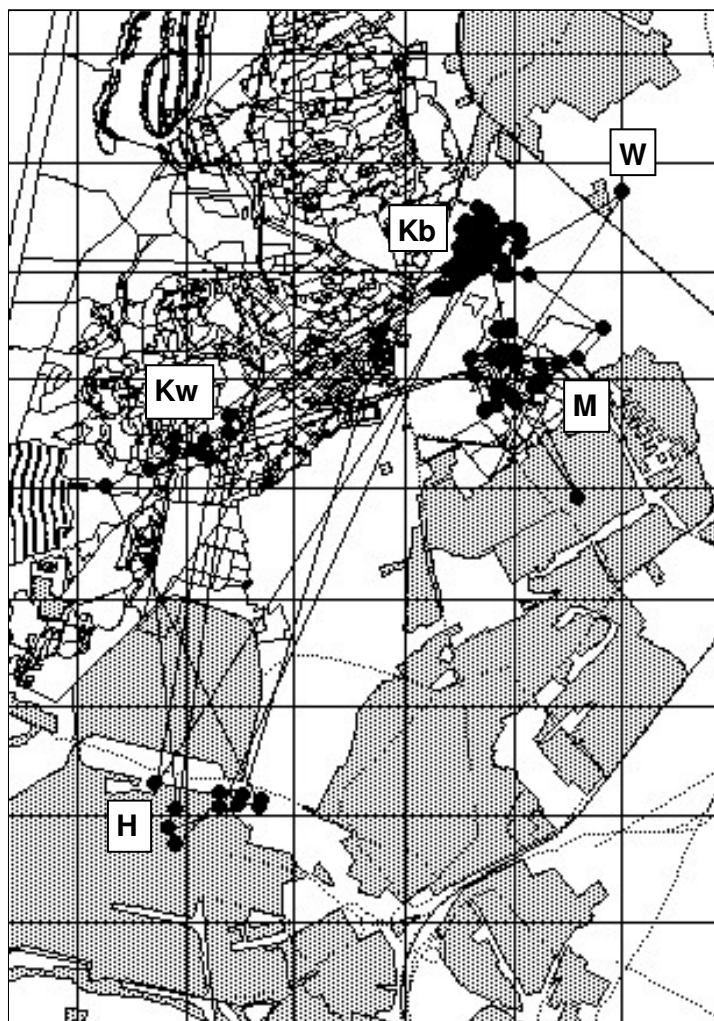
C: 27/1 - 11/11/99 (zwarte stippen); 11-26/11/99 (cirkels).





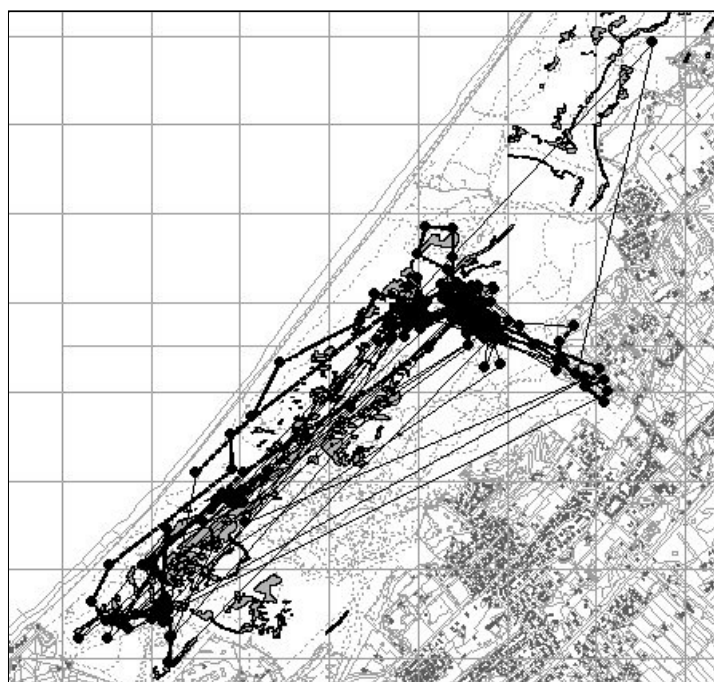
Figuur 19.

Vos Ellen. Zwerfend over grote oppervlakte. In maart gevangen op Marquette (M), was daar ook nog de volgende nacht (11/3). Op 16/3 in en bij het Krengbos (Kb) en de waterzuivering (W) van Casticum; nacht van 26-27 maart zowel bij Krengbos als op Marquette. Van 31 maart tot eind april vooral heen en weer lopend tussen Krengbos en Kaagweg (Kw) en Hoogovens (H); nog eenmaal op Marquette. In mei alleen nog bij Krengbos en Hoogovens.



Figuur 20.

Zwerfgedrag van vos Laura, bij vangst drie-en-een-half jaar oud. Peilingen en looproutes van 18 november 1998 tot 9 maart 1999.



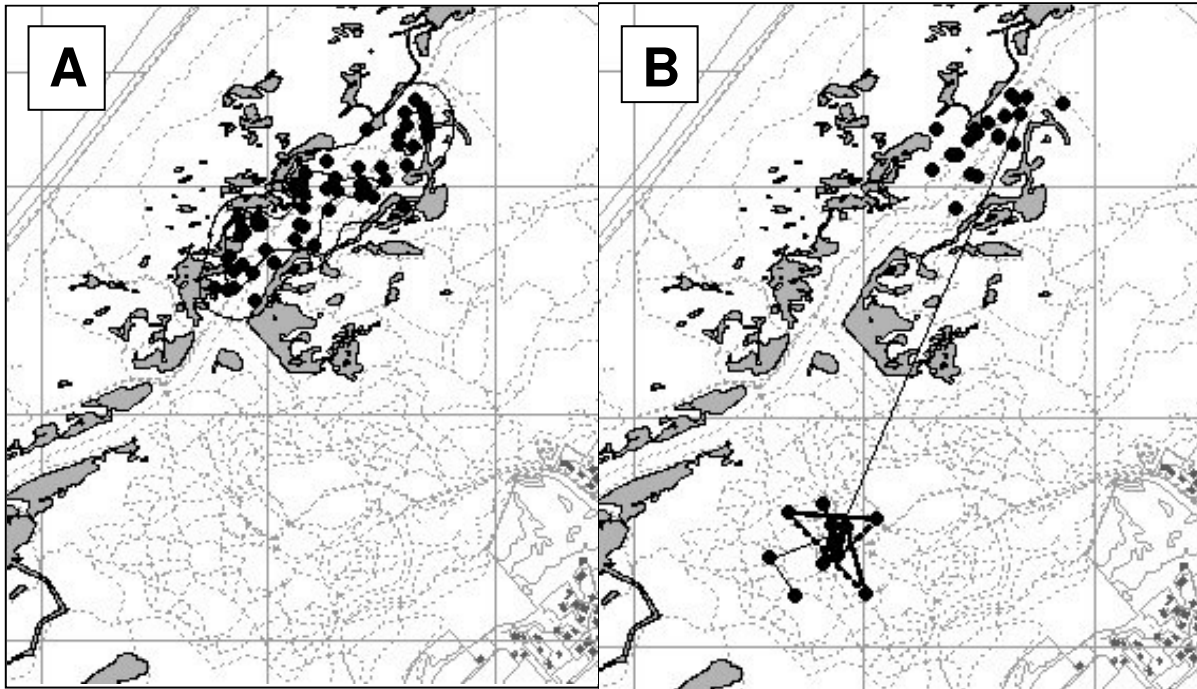
Figuur 21.

Gedrag van vos Sien, vier jaar oud, tegen het eind van haar leven haar territorium verlatend.

Aanvankelijk territoriaal, vanaf september steeds minder actief, alleen nog in het noordelijk deel. Eind februari verhuisd naar de Boerderij Meijndel en daar al snel gestorven, ziek en zwak.

**A.** Fixen en 90% en 50%KC, 14/5 - 18/9/1997.

**B.** Fixen en looproutes, 25/9/1997 - 18/3/1998.



Voor het zoeken van ver weggezworven zender-vossen werd soms een vliegtuigje benut.

Zendervos 'Kleintje' uit project PWN-1. Deze vos werd drie en een half jaar gevolgd, en werd uiteindelijk ruim 12 jaar oud, een wereldrecord voor een gemerkte vos (Mulder, 2004).



In project DZH kon het ruimtelijk gedrag in de vossenpopulatie goed beschreven worden in relatie tot de leeftijd van de vos, omdat van de meeste gezenderde vossen de leeftijd nauwkeurig bekend was. Ook voor de andere projecten is die relatie nu bepaald (figuren 22 en 23). In PWN-2 ligt het aantal vossen dat voor deze analyse bruikbaar was helaas erg laag, omdat het aantal vossen met bekende leeftijd erg klein was.

Bij de mannetjes (figuur 22) zijn de verschillen tussen de projecten vooral:

- het zwerven op grote schaal (ZW-1) komt in PWN-1 slechts in een zeer korte periode voor, er waren toen blijkbaar voldoende plekken in de populatie beschikbaar voor een snelle vestiging. De populatie groeide nog, en bovendien werden flinke aantallen vossen vergiftigd.
- het zwerven op kleine schaal (ZW-2) komt in de grafiek van PWN-2 helemaal niet voor (van alle 16 zwerfende mannetjes in dit project waren er echter 3 (met onbekende leeftijd, dus in de grafiek niet meetellend) die over een beperkte oppervlakte zwierven) en in PWN-1 eigenlijk ook nauwelijks; de twee in de grafiek meetellende vossen waren vossen die elk een aantal maanden in een heel klein activiteitsgebiedje woonden (zie kader). Het typische zwerven op kleine schaal, waarbij een oppervlakte van drie tot zes territoria wordt belopen, kwam toen helemaal niet voor.

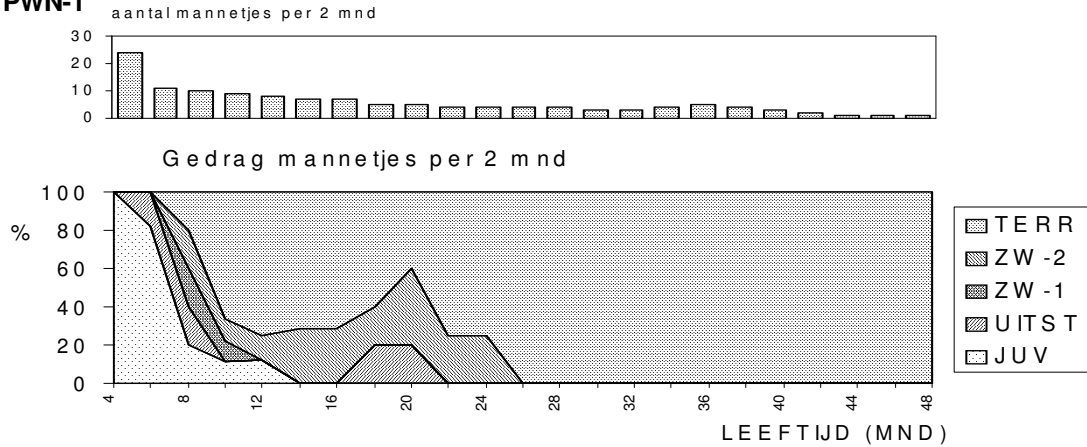
Bij de vrouwtjes (figuur 23) waren de opvallendste verschillen:

- het zwerven op grote schaal kwam in project PWN-1 helemaal niet voor; de meeste vrouwtjes verlieten hun geboorteterritorium helemaal niet, en de vrouwtjes die dat wel deden verhuisden meestal naar de burens. Voor project PWN-2 is de grafiek niet betrouwbaar omdat het aantal gevolgde vrouwtjes met bekende leeftijd erg laag is. Minimaal twee van de vier gevolgde zwerfende vrouwtjes (met onbekende leeftijd) zwierven op grote schaal.
- het zwerven op kleine schaal was in DZH een typisch verschijnsel voor vrouwtjes (vergelijk fig 22 B met figuur 23 B, ZW-2), maar kwam in PWN-1 nog nauwelijks voor (alleen bij vos Greetje, zie kader hierboven).

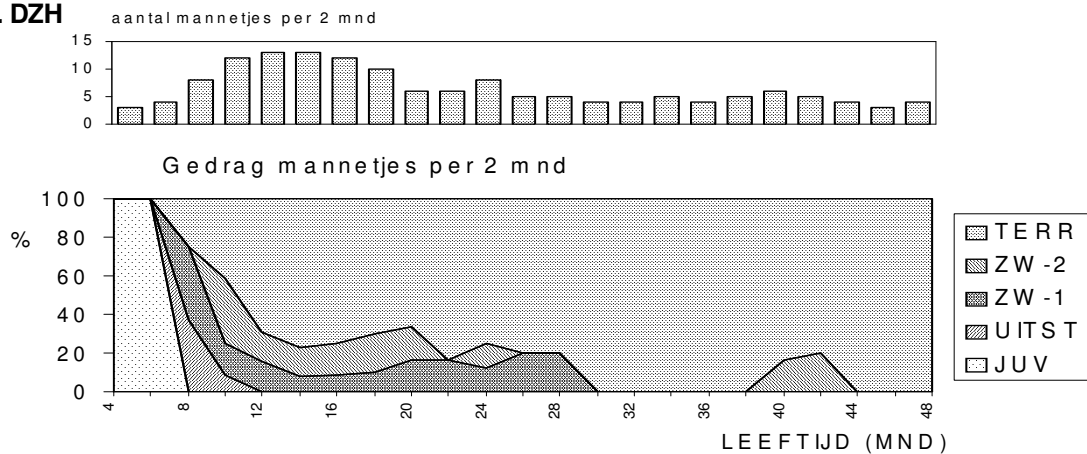
Voor zover de bovenstaande betrouwbaar genoeg zijn, is de conclusie dat de projecten DZH en PWN-2 grofweg vergelijkbaar zijn voor wat betreft het zwerfgedrag in de populatie, met relatief veel zwerfende vossen (ook vrouwtjes) en een relatief lange zwerfperiode vóór vestiging in een eigen territorium. Ten tijde van project PWN-1 was de situatie geheel anders: er waren eigenlijk nog geen zwerfende vrouwtjes, en de mannetjes slaagden er bijna altijd in om reeds na een zeer korte periode van zwerven een eigen territorium te vestigen.

Figuur 22. Het zwerfgedrag van **mannetjes** in relatie tot hun leeftijd, weergegeven per periode van twee maanden, vanaf de leeftijd van vier maanden. In de bovenste grafiek staat steeds het aantal vossen aangegeven waarvan het gedrag bekend was, in de onderste het percentage van de gevolgde vossen dat elk gedrag vertoonde.

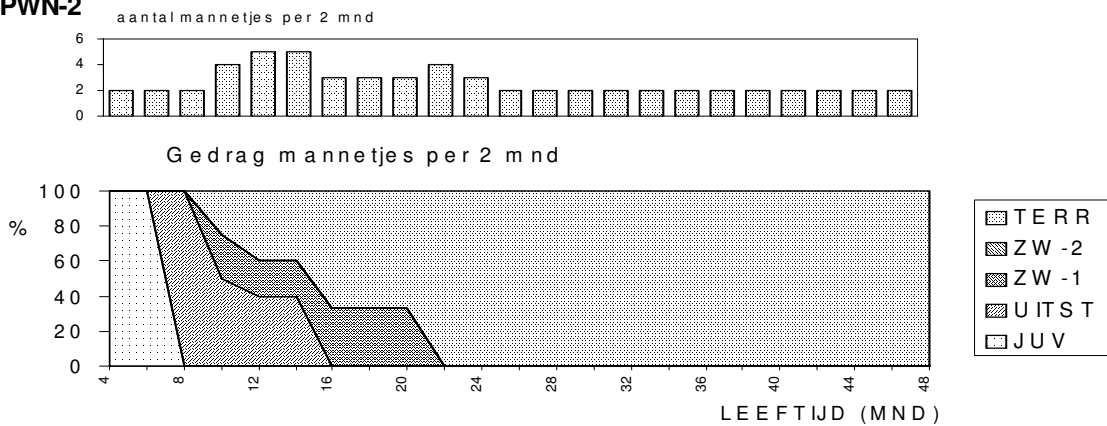
**A. PWN-1**



**B. DZH**



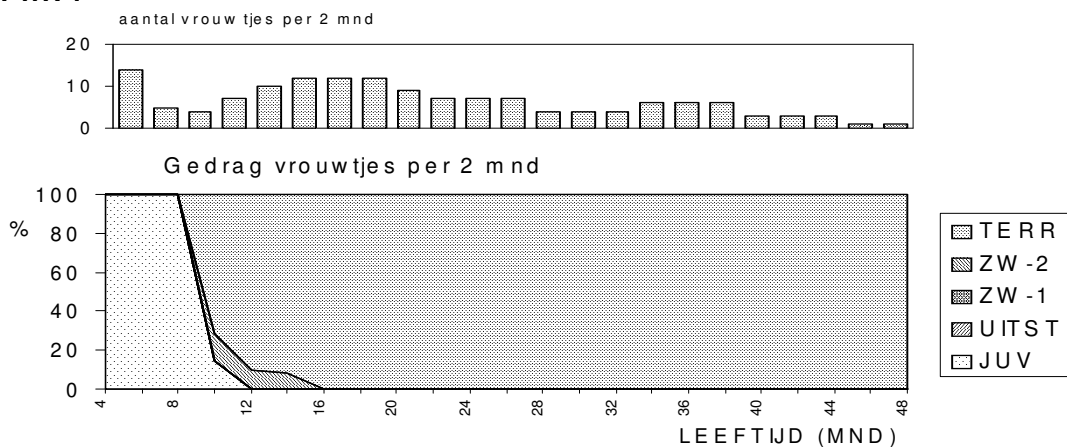
**C. PWN-2**



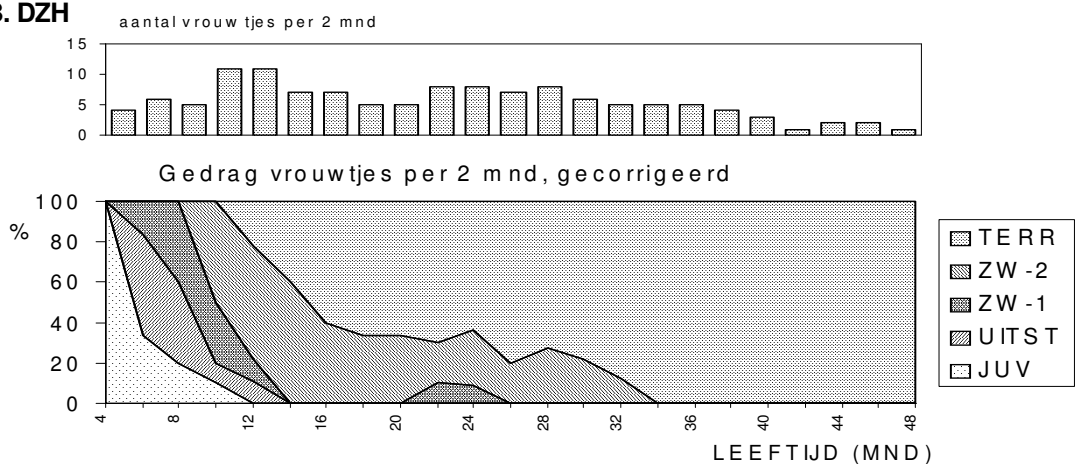


Figuur 23. Het zwerfgedrag van **vrouwtjes** in relatie tot hun leeftijd, weergegeven per periode van twee maanden, vanaf de leeftijd van vier maanden. In de bovenste grafiek staat steeds het aantal vossen aangegeven waarvan het gedrag bekend was, in de onderste het percentage van de gevolgde vossen dat elk gedrag vertoonde.

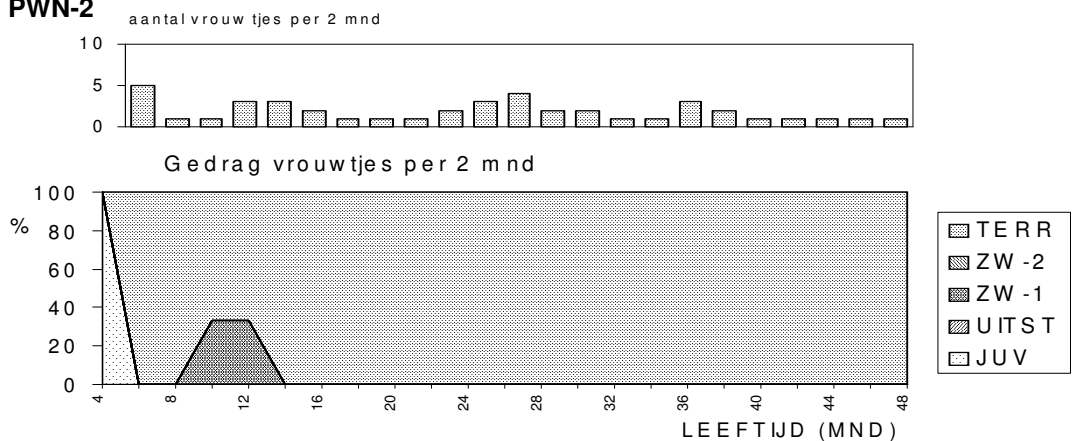
**A. PWN-1**



**B. DZH**



**C. PWN-2**





Vossen komen tegenwoordig ook voor in weide-gebieden, waarvan we vroeger dachten dat ze ongeschikt waren voor de vos.

Maker foto onbekend.

### 6.3 Achterland

Toen de vos in de duinen verscheen, liet hij het achterland aanvankelijk geheel links liggen. Hij breidde zich uit naar noord en zuid, maar niet naar het oosten. Zelfs ten tijde van project PWN-1 werden nog nauwelijks vossen waargenomen, geschoten of overreden buiten het duin. Zendervossen bleken de binnenduintrand, althans daar waar de grens met het cultuurland scherp was, ook te beschouwen als de rand van hun leefgebied. Van de 24 territoriale vossen maakte er slechts één eenmaal een tochtje buiten het duin; dat duurde drie kwartier en bracht hem 300 m het land in. Zelfs jonge vossen op dispersie overschreden de duingrens nauwelijks (zie ook paragraaf 6.1, figuur 13). De vossen leefden op een 'ecologisch eiland'. In de loop van de tijd kwam daar verandering in, wat mede de reden was om nogmaals onderzoek te gaan doen in het Noordhollands Duinreservaat (PWN-2).

Als het om vossen gaat, dan maakt het voor de relaties tussen duin en achterland nogal wat uit hoe het landschap er achter de duinen uitziet. In grote delen van Noord- en Zuid-Holland gaat het duin plotseling over in relatief kaal cultuurland, bijvoorbeeld bollenvelden of weilanden. Vaak ligt er dan ook nog een drukke weg op de scheiding. Deze situatie overheerst bij het Noordhollands Duinreservaat. De duinen van Meijendel grenzen echter voor het grootste deel aan de beboste oude strandwallen waar Wassenaar op gebouwd is. Het duin loopt hier voor vossen ongemerkt over in het achterland.

In het rapport over project DZH zijn de relaties tussen duin en achterland uitgebreid behandeld; aan de orde kwamen daarbij het achterland als bron van het voedsel, de territoriumgrootte langs de duintrand, de invloed van het achterland op de reproductie in het duin, de vossenpopulatie en de reproductie buiten het duin en uitstapjes van duinvossen naar het achterland (Mulder, 2000). Ook in het rapport over PWN-2 zijn diverse gegevens opgenomen over de vossen buiten het duin, zoals plaatsen waar reproductie plaatsvond, enkele territoria en looproutes van enkele vossen buiten het duin, en maaginhouden (Anoniem, 2000). Alleen in het rapport over PWN-1 kwam het achterland nauwelijks aan de orde, omdat vossen toen nog nauwelijks het duin verlieten.

In dit rapport wordt alleen nog aandacht besteed aan telemetrie-gegevens, de activiteiten van gezenderde vossen buiten het duin. Daarbij wordt onderscheid gemaakt tussen territoriale vossen buiten het duin, zwervers, en zwerftochten van territoriale vossen uit het duin.



### 6.3.1 Territoriale vossen buiten het duin

In PWN-2 werden drie vossen gevolgd die geheel in het achterland leefden, hoewel aangrenzend aan het duin. Eén daarvan (Giertje) had in 1996 haar 127 ha grote territorium (90%KC) in het polder- en tuinbouwgebied tussen Castricum en Heemskerk (figuur 24). Een mannetje (Marq) had in 1998 zijn 244 ha grote territorium tussen het duin en het dorp Heemskerk, met als basis het landgoed Marquette. Daar liep ook nog een (zogend) vrouwtje rond (Kreng), maar die kon slechts twee nachten gevolgd worden (figuur 25). De territoria van de twee eerstgenoemde dieren waren beduidend groter dan het gemiddelde territorium van echte duinvossen (90%KC, gem. 65 ha).



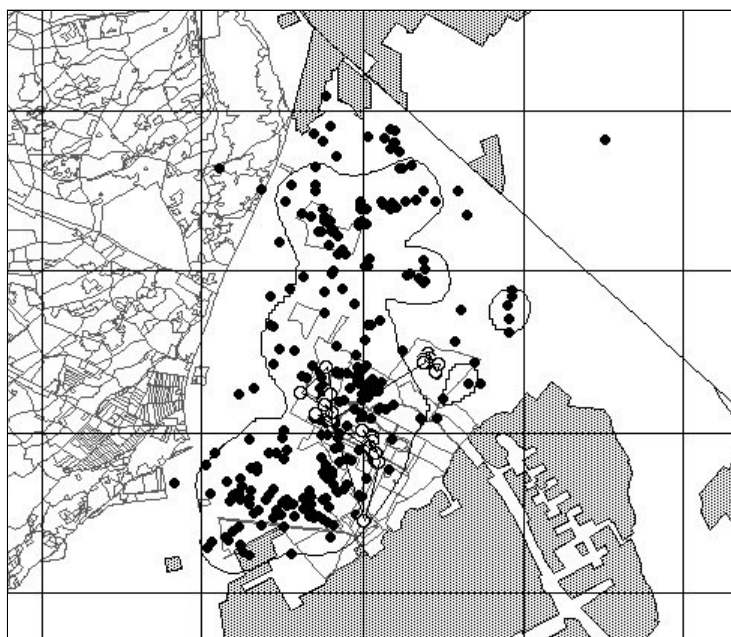
Figuur 24.

Leefgebied van vrouwtjesvos Giertje in het voorjaar van 1996 (2 jaar oud) tussen Castricum (grijs, boven in beeld) en Heemskerk (onder in beeld). Peilingen (stippen) en 90% KC (lijn).

In het najaar van 1996 werd ze aldaar geschoten.

Figuur 25. Leefgebied van mannetje Marq bij Heemskerk in voorjaar 1998 (leeftijd onbekend), zwarte stippen en 90%KC (lijn). In maart 1999 werd hij daar geschoten.

De witte cirkeltjes en bijbehorende lijntjes geven de weinige peilingen weer van het zogende vrouwtje Kreng in hetzelfde voorjaar.



Ook in project DZH werden enkele territoriale vossen gevolgd die buiten de duinen leefden, en wel op de landgoederen van Wassenaar (figuur 26). Het mannetje Ruben kon vanwege een haperende zender maar weinig gevolgd worden, maar hij had in elk geval een groot territorium, van rond de 250 ha. Net als in PWN-2 was dit dus veel groter dan die van de aangrenzende duinvossen. Zijn vermoedelijke partner Nicky had een activiteitsgebied dat in omvang (61 ha) wel overeenkwam met de territoria van de duinvossen.

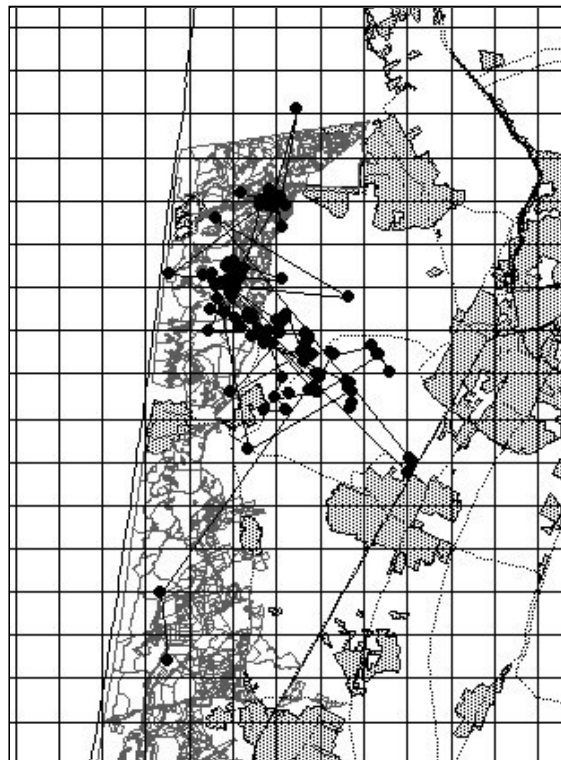


Figuur 26.

Het leefgebied van vos Ruben in Wassenaar, februari 1998 - november 1999 (ronde stippen, 90% KC als dunne lijn) en het leefgebied van vrouwtjesvos Nicky, februari - juli 1998 (driehoekjes, 90% KC als dikke lijn). Het duin van Meijendel (wit) ligt linksboven, bos buiten het duin is grijs weergegeven, de Rijksweg loopt van midden-onder naar rechtsboven.

### 6.3.2 Zwervers

Jonge vossen die op zoek gaan naar een eigen leefgebied en al enige tijd zwerven, zijn waarschijnlijk relatief vaker dan territoriale vossen geneigd het duin te verlaten en het achterland op te zoeken. In project PWN-1 was dat echter nog helemaal niet het geval, wellicht ook omdat door de stroperij steeds voldoende lege plekken in de populatie beschikbaar kwamen. Van de negen gevolgde zwerfende jonge mannetjes kwam er geen een ooit buiten het duin. Bijna vijftien jaar later lag dat anders. Van de elf gevolgde zwerfende vossen in PWN-2 bleven er zes altijd binnen het duin (zie voorbeeld in figuur 16, paragraaf 6.2), maar bezochten de andere vijf in meer of mindere mate ook het achterland. In paragraaf 6.2 zijn de activiteiten van vos Ellen al weergegeven (figuur 19). Een ander duidelijk voorbeeld is het mannetje Porto, vermoedelijk eerstejaars, die gevolgd werd in de winter van 96/97 terwijl hij zwierf over een gebied van ongeveer 5 bij 6 km (figuur 27). Daarbij beliep hij regelmatig grote delen van het poldergebied ten noordoosten van Egmond,



Figuur 27. Alle peilingen van mannetje Porto, vermoedelijk nog geen jaar oud, tussen 21 november 1996 en 1 april 1997.



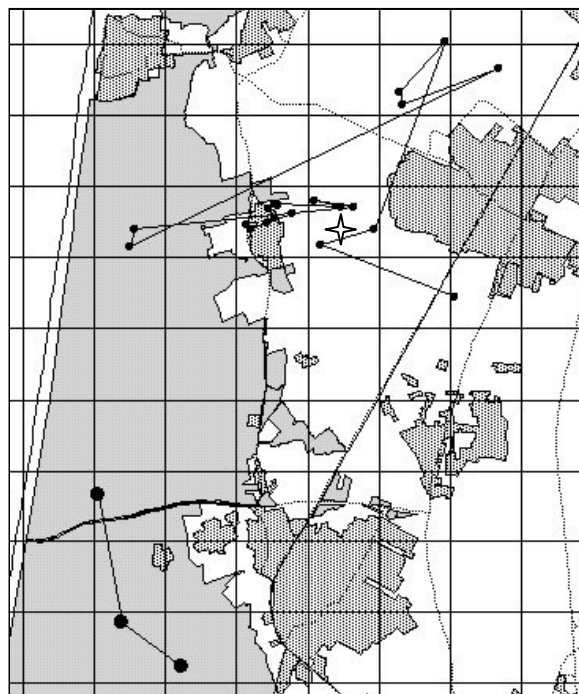
tot aan de spoorlijn bij Heiloo. In april 1997 werd hij doodgevonden bij de Zeeweg in Bergen, mogelijk slachtoffer van stroperij.

Ook Sun was een vos in project PWN-2 die veel het achterland, ten noorden van Castricum, opzocht (figuur 28). Dit mannetje was twee jaar oud en had wel een duidelijke thuisbasis op het terrein van Duin & Bosch, maar leek niet territoriaal. In sommige perioden (nov-dec en mei-juni) verbleef hij vrijwel steeds op zijn thuisbasis, maar in andere perioden maakte hij tochten die drie tot vier kilometer het achterland in voerden; hij bracht daar ook af en toe de dag door.

Het vierde voorbeeld tenslotte is dat van het jonge mannetje Bijt (figuur 29). In zijn eerste winter zwierf hij vooral tussen Egmond en Heiloo, maar hij was geboren bij Castricum. De vijfde zwerfvos die ook wel buiten het duin kwam, was het wijfje Hyper, die in de korte tijd dat ze gevolgd kon worden vijftien keer binnen en eenmaal buiten het duin werd aangetroffen, en uiteindelijk ook drie kilometer buiten het duin werd geschoten.



Figuur 28. Alle peilingen van mannetje Sun, geboren in 1996, tussen 14 november 1997 en 3 juni 1998.



Figuur 29. Mannetje Bijt. In het zuiden, van zuid naar noord, achtereenvolgende vangsten, de eerste twee als pup, de derde op 18/10/1997 ruim anderhalf jaar oud. In het noorden: zwerfend van 22/10 tot 15/12/1997. Op 15/12/1997 doodgevonden (ster).

In project DZH kwamen acht 8 van de 22 gevolgde zwerfende vossen tenminste eenmaal buiten het duin terecht. De meeste zwerfers hadden sterk de neiging binnen het duin te blijven.

### 6.3.2 Zwerftochten van territoriale duinvossen

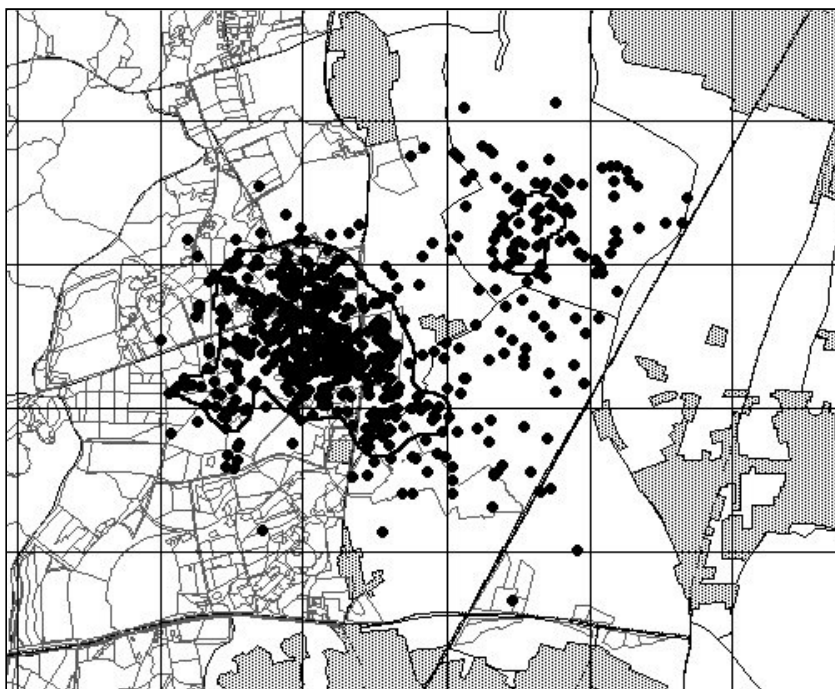
De gezenderde vossen die een territorium hadden dat geheel binnen het duin was gelegen, hadden zelden de neiging om uitstapjes naar het achterland te maken. In PWN-1 kon dat zelfs nooit geconstateerd worden, en in PWN-2 kon slechts één van 57 territoriale duinvossen betrappt worden op het maken van tochtjes naar het achterland (figuur 30). Dit

twee jaar oude mannetje kon vijfmaal gevolgd worden op een uitstapje naar het oosten, tot zes kilometer ver, daarbij om het dorp Castricum heenlopend.

Vier vossen hadden hun territorium tijdens PWN-2 echt aan weerszijden van de overgang van binnenduin en achterland; drie daarvan maakten regelmatig tochtjes in dat achterland (voorbeelden in figuur 31 en 32); de vierde gebruikte alleen een smalle zone langs de binnenduinrand.

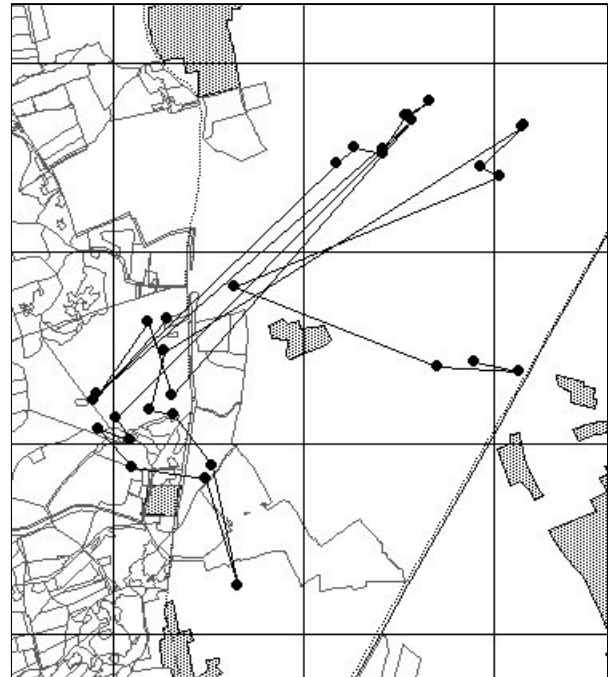


Figuur 30. Activiteiten van het territoriale mannetje Schema in zijn derde levensjaar. Vangsten (grote open stippen), noordelijkste is vangst als pup in 1995. Stippen en lijnen zijn de peilingen tussen 2/2 en 19/12/1997 en de zwerftochten tot 14/11/1997.



Figuur 31. Peilingen en de 90%KC van het enkele jaren oude vrouwtje Queen in het voorjaar van 1998. Haar hoofdactiviteit vindt plaats langs de binnenduinrand tussen Castricum en Egmond, maar ze bezoekt regelmatig een heel groot deel van het achterliggende land.

Figuur 32. Het enkele jaren oude mannetje King was actief in hetzelfde gebied als het vrouwtje Queen (zie fig. 31), in mei en juni van het voorafgaande jaar (1997). Ook hij maakte vanuit een thuisbasis langs de binnenduintrand tochtjes het achterland in.



In project DZH kon bij vijf van 16 territoriale vossen geconstateerd worden dat ze wel eens op een uitstapje het duin verlieten; drie daarvan leefden pal langs de binnenduintrand, twee meer binnenwaarts. Zoals eerder vermeld, is de overgang tussen duin en achterland bij Meijndel vaak niet zo duidelijk. Toch was er ook één vos die regelmatig de duingrens overstak waar die juist het meest geprononceerd is, namelijk naar Scheveningen (Ricardo, zie figuur 8.5 in Mulder, 2000).

#### 6.3.4 Conclusies

In tegenstelling tot in de jaren tachtig leven er tegenwoordig in Noord- en Zuid-Holland ook vossen buiten de duinen. De weinige gegevens die daarover verzameld zijn, wijzen er op dat de territoria daar een stuk groter zijn dan in de duinen zelf. Opvallend is, dat de vossen die een territorium binnen de duinen zelf hebben, nooit of slechts zelden tijdens een uitstapje het achterland bezoeken. Het zijn voornamelijk de territoriale 'randvossen' (maar lang niet allemaal) en de zwervende vossen die regelmatig actief zijn in het achterland, naast uiteraard de vossen die daar een territorium hebben.





Vossen werden vaak met staande hazennetten gevangen, door hen met veel mensen er in te drijven.

Foto's P. Munsterman

Het gebit wordt geïnspecteerd op beschadigingen en slijtage, de leeftijd wordt geschat en soms later nauwkeurig bepaald aan de hand van een (onder verdoving) getrokken kiesje.



Het moment van weer vrijlaten, na een paar uur gevangenschap.



## 7 SAMENSTELLING VAN DE POPULATIES

### 7.1 Verhouding territoriaal - zwerver

De verhouding tussen territoriale en zwervende (dwz niet-territoriale) vossen werd op twee manieren bepaald: uit de 'toevallige' vangsten en uit het gedrag van de 'populatie' gezenderde vossen in het voorjaar. Toevallige vangsten zijn vossen die gevangen werden bij vangacties die niet gericht waren op speciale individuen, bijvoorbeeld bepaalde al gezenderde dieren of een moertje bij haar jongen. De meeste vossen werden min of meer 'ad random' gevangen door grote aantallen geborgde strikken te plaatsen in wisselende deelgebieden. Soms werden stukken dicht struikgewas op de 'bonnefooi' uitgedreven in een poging om onbekende vossen met netten te vangen. Het vangen van vossen kon echter niet werkelijk 'ad random' gebeuren, tijd en plaats werden altijd om subjectieve redenen gekozen. In alle projecten werd het merendeel van de vossen in herfst en winter gevangen.

Bij deze 'toevallig' gevangen vossen werd gekeken naar hun ruimtelijk gedrag in de eerste dagen na het vangen. Omdat het hier dus ging om de kans om een territoriale of een niet-territoriale vos te vangen, werden terugvangsten van dezelfde individuen gewoon als aparte vangsten meegenomen. Aantallen en percentages territoriale en niet-territoriale vossen zijn opgenomen in tabel 9.

**Tabel 9.** Aantal territoriale en niet-territoriale volwassen vossen in de drie projecten, zowel bepaald direct na het vangen (bovenste deel-tabel) als bij de in het voorjaar aanwezige gezenderde populatie.

#### 9A. Mannetjes

##### Gedrag na het vangen

mannetjes	N territoriaal	N niet-territoriaal	N totaal	% niet-terr
PWN-1	6	6	12	50
DZH	21	11	32	34
PWN-2	41	17	58	29

Onderlinge verschillen statistisch niet significant: Chi-kwadraat,  $p=0.379$ .

##### Gedrag in het voorjaar

mannetjes	N territoriaal	N niet-territoriaal	N totaal	% niet-terr
PWN-1	9	3	11	27
DZH	27	6	33	18
PWN-2	52	16	68	23

Onderlinge verschillen statistisch niet significant: Chi-kwadraat,  $p=0.773$ .

#### 9B. Vrouwtjes

##### Gedrag na het vangen

vrouwtjes	N territoriaal	N niet-territoriaal	N totaal	% niet-terr
PWN-1	17	0	17	0
DZH	15	9	24	37
PWN-2	27	3	30	10

Onderlinge verschillen statistisch significant: Chi-kwadraat,  $p=0.003$ .

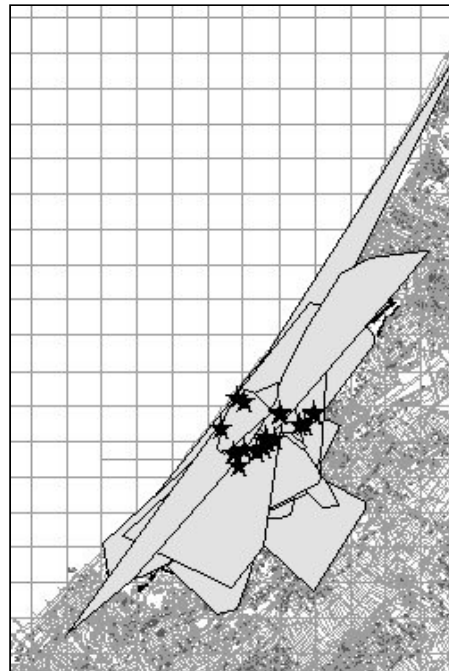
##### Gedrag in het voorjaar

vrouwtjes	N territoriaal	N niet-territoriaal	N totaal	% niet-terr
PWN-1	27	1	28	4
DZH	21	8	29	28
PWN-2	32	4	36	11

Onderlinge verschillen statistisch significant: Chi-kwadraat,  $p=0.027$ .

Bij de mannetjes leverde het 'random' vangen een groter aandeel niet-territoriale vossen op dan de beoordeling van het gedrag van de gezenderde vossen in het voorjaar (projecten gecombineerd, Chi-kwadraat,  $p=0.066$ ). Dit wordt veroorzaakt doordat de meeste vangacties in najaar en winter plaatsvonden, en een flink deel van de dan gevangen zwervende mannetjes vóór de daaropvolgende lente een plek in een territorium had bemachtigd. Ook was een deel dan reeds dood, de sterfttekans van zwervende vossen is namelijk hoger dan die van territoriale vossen (paragraaf 9.5).

Het percentage niet-territoriale vossen in het voorjaar, ook bij de vrouwtjes, moet echter altijd beschouwd worden als een overschatting, of tenminste als een uiterste maximum, in werkelijkheid is het vermoedelijk wat lager. Immers, het overgrote deel van de vossen werd gevangen met geborgde strikken, een vangmethode die selecteert op 'lopen'; de meeste niet-territoriale vossen lopen veel meer en in elk geval over veel grotere oppervlakten, zodat hun vangkans waarschijnlijk hoger is dan die van territoriale vossen. Een mooie illustratie daarvan is figuur 33, die de activiteitsgebieden aangeeft van 21 zwervende vossen in project DZH, in de periode direct na hun vangst. De sterren geven de vangplaatsen aan, in een gebied dat ongeveer 500 ha beslaat. Het gecombineerde activiteitsgebied van deze zwervende vossen (die daar overigens niet allemaal in dezelfde tijd rondliepen) loopt van Katwijk (met een uitschieter naar voorbij Noordwijk) tot in Scheveningen en tot in Wassenaar, en beslaat ongeveer 4300 ha, dus bijna 10-maal de oppervlakte van het gebied waar deze vossen gevangen werden. Dat betekent dus dat je in een klein gebied de zwervende vossen afkomstig uit een groot gebied eromheen kunt vangen; zou je ook daar gaan vangen, dan is het onwaarschijnlijk dat je daar evenveel 'nieuwe' vossen vangt, een deel heb je dan al in het kleine gebied gevangen. De territoriale vossen die daar in dezelfde tijd werden gevangen, beperkten zich met zijn allen tot slechts ongeveer 800 hectare.



Figuur 33. Activiteitsgebieden (hoekige vlakken) van 21 zwervende vossen en de plaats waar ze gevangen werden (sterren), tussen Den Haag en Noordwijk.

Het opvallendste resultaat in tabel 9 is het hogere aandeel niet-territoriale vrouwtjes in het voorjaar in project DZH vergeleken met de beide PWN-projecten samen (Chi-kwadraat,  $p=0.011$ ). Dit zou kunnen duiden op een afnemende vossenpopulatie in de DZH-populatie. In een teruglopende populatie is namelijk minder plek in de familiegroepen voor 'extra' vossen (meestal zijn dat vrouwtjes) dan in stabiele of groeiende populaties; bij verslechterend voedselaanbod bijvoorbeeld worden deze 'extra' vossen eruit gegooid. Daartegenover staat de situatie in project PWN-1, waar heel weinig niet-territoriale vrouwtjes waren (4%, tegenover 27% niet-territoriale mannetjes) en waar (ook achteraf) duidelijk sprake was van een groeiende vossenpopulatie. Dit vermoeden correspondeert met de bevindingen bij de ontwikkeling van de territoriumgrootte (paragraaf 5.4).

## 7.2 Groepssamenstelling

Een vossenterritorium wordt in principe bewoond door een paartje vossen, een mannetje en een vrouwtje. Dikwijls blijken er nog extra vossen aanwezig te zijn die zich ook (grotendeels) houden aan de grenzen van het territorium; het territorium wordt dan bewoond door een zogenaamde familiegroep. Als observeren door de terreinomstandigheden moeilijk is, zoals meestal in de duinen het geval is, en niet alle aanwezige vossen gevangen en gezenderd

kunnen worden, is het moeilijk een beeld te krijgen van de omvang en samenstelling van deze familiegroepen. Er zijn in de drie duin-onderzoeken dan ook geen statistisch betrouwbare cijfers verzameld over de samenstelling van de familiegroepen. Wel kon in een aantal individuele gevallen die samenstelling (in het voorjaar) met zekerheid of met grote

**Tabel 10.** Het aantal keer dat in het voorjaar een bepaalde groepssamenstelling werd vastgesteld bij vossen in de duinen. Het gaat hier om anekdotische gegevens die niets zeggen over de werkelijke verhouding tussen de verschillende groepssamenstellingen, maar alleen een beeld geven van de verschillende mogelijkheden. Er is aangenomen dat er in iedere familiegroep minstens een basispaar (mannelijke en vrouwelijke) aanwezig was, ook al was een van beiden niet gezenderd.

waarschijnlijkheid worden vastgesteld (tabel 10).

Groepssamenstelling gezenderde vossen (minimaal)	type	Aantal keren vastgesteld		
		PWN-1	DZH	PWN-2
Man + vrouw (vrijwel zeker niet meer)	A	1	1	1
Man + vrouw + vrouw (1jr of onbekend)	B	4	3	
Man + vrouw + vrouw (2jr)	C	2		1
Man + vrouw + vrouw (1jr) + vrouw (1jr)	D	1		1
Man + vrouw + vrouw (2jr) + vrouw (2jr)	E			1 (zelfde groep als D, jaar later)
Man + vrouw + man (1jr)	F			1
Man + vrouw + man (1jr) + man (1jr)	G		1	
Man + vrouw + man (2jr)	H		1	
Man + vrouw + man (2jr) + man (2jr)	I			1
Man + vrouw + man (>2jr)	J			1
Man + vrouw + man (1jr) + vrouw (2jr) (in feite 2 samengevoegde familiegroepen)	K		1	

Hoewel het dus maar zelden mogelijk was om het aantal in één territorium samenlevende vossen met zekerheid vast te stellen, zijn er tijdens het werk wel algemene indrukken opgedaan over de groepsgrootte, bijvoorbeeld op basis van hoe moeilijk of makkelijk het was nog 'nieuwe' vossen bij te vangen in een terreingedeelte waar al gezenderde vossen rondliepen. Hoe moeilijker, des te kleiner de kans dat er nog andere vossen aanwezig waren. Vooral in project PWN-1 kwam het waarschijnlijk nog regelmatig voor dat een territorium slechts door het basis-vossenpaar (type A in tabel 10) bewoond werd; toch kon dat slechts eenmaal met zekerheid worden vastgesteld, net als overigens in beide andere projecten. Het is nu eenmaal moeilijker om de afwezigheid van een vos vast te stellen dan de aanwezigheid. Met name in die twee andere projecten, met een veel hogere vossendichtheid, was een familiegroep bestaande uit alleen het basispaar waarschijnlijk slechts een kortdurende situatie, omdat bijna altijd wel minstens één dochter minimaal een jaar in het geboorteterritorium bleef 'hangen'. De opbouw van familiegroepen hangt waarschijnlijk niet alleen samen met de voedselrijkdom in het leefgebied, maar ook met de mogelijkheden voor een succesvolle dispersie; zijn die klein omdat het gebied verzadigd is met vossen, dan kiezen mogelijk meer jonge vossen ervoor om dan maar thuis te blijven afwachten op een mogelijkheid tot voortplanting, ook als dat lang duurt. We zien in de twee meest recente projecten dan ook familiegroepen met bijvoorbeeld vier vossen, die alle minstens twee jaar oud zijn (types E en I), of met twee of zelfs drie mannetjes die minstens twee jaar oud zijn (types H, I en J). In project PWN-2 liepen er bijvoorbeeld in het territorium van een vrouwtje ('Gravin') behalve een ongemerkte vos die waarschijnlijk haar mannetje was, ook nog twee gezenderde mannetjes rond die beide twee jaar oud waren (type I). De een was een magere vos ('Spaar') die slechts een heel klein stukje terrein beliep binnen haar territorium (zie kader

in paragraaf 6.2), de ander ('Stil') vertrok later dat jaar en ging een territorium bezetten twee kilometer verderop.

Hoewel dus een verantwoorde schatting van de gemiddelde groepsgrootte in geen van de drie projecten mogelijk is, is de indruk dat die in project PWN-1 tussen de 2.5 en 3 vossen moet hebben gelegen en in de beide andere projecten tussen de 3 en 4 vossen per territorium.

### 7.3 Leeftijdsverdeling

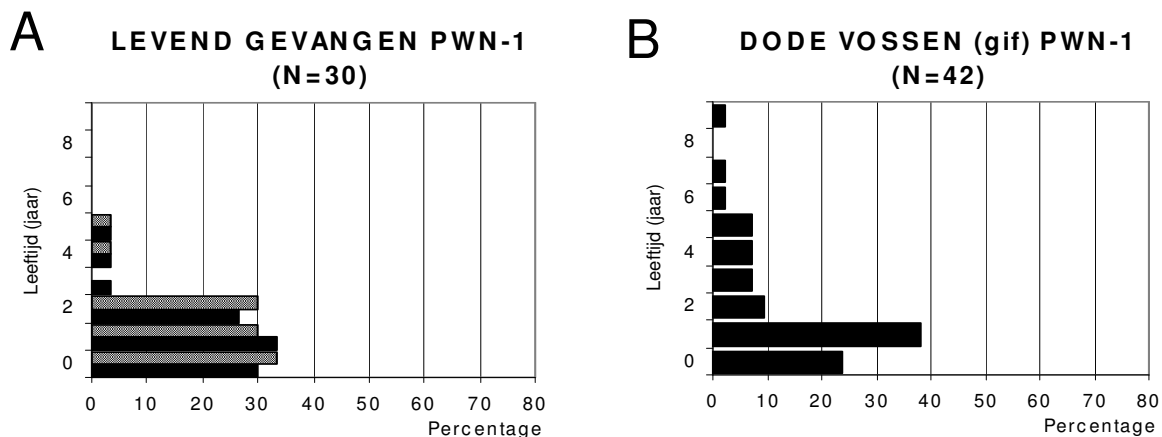
Een belangrijk aspect van de samenstelling van een vossenpopulatie is de leeftijdsopbouw, de leeftijds piramide. Daaruit is een beeld te vormen van de 'turn-over' in de populatie, de snelheid waarmee volwassen dieren elkaar opvolgen, en van de hoogte van de sterfte. De leeftijd van vossen werd zoveel mogelijk bepaald door een dwarsdoorsnede van een tandwortel onder de microscoop te bekijken en het aantal laagjes tandcement te tellen, die vergelijkbaar zijn met jaarringen (Mulder, 2000). Van levend gevangen vossen werd in project DZH een kiesje getrokken voor dat doel, maar in beide andere projecten werd de leeftijd geschat aan de hand van de slijtage van de tanden, met een marge van één, twee of drie jaar. Het schatten van de leeftijd aan de hand van tandslijtage is echter, zelfs voor ervaren onderzoekers, een hachelijke zaak (Mulder & Giessen, 2005). Veel gezenderde vossen werden echter later dood gevonden, zodat alsnog hun leeftijd nauwkeurig kon worden bepaald. Van de overige vossen werden de marges van de leeftijdsschatting beschouwd respectievelijk als een minimum- en een maximum-waarde van de leeftijd. Als er weinig vossen met onzekere leeftijd in een monster voorkwamen, werd van zulke vossen de 'gemiddelde' leeftijd gebruikt in de leeftijds piramide. Als er echter in een monster veel geschatte leeftijden voorkwamen, werd de leeftijdsverdeling apart gemaakt voor de minimum en voor de maximum leeftijdsschatting, in de leeftijds piramiden weergegeven met twee aparte balkjes per jaarklasse.

Bij het samenstellen van de leeftijdsverdeling van diverse 'monsters' vossen, werden alleen vossen meegenomen die ouder zijn dan vijf maanden (vanaf 1 september van hun eerste jaar), het gaat dus alleen om volgroeide, adulte en sub-adulte dieren. Dit is gedaan om de leeftijds piramiden onderling beter vergelijkbaar te maken; immers, in sommige categorieën kunnen jongere vossen niet of nauwelijks opduiken, bijvoorbeeld bij de verkeersslachtoffers. Als het ging om vangsten, dan werden alleen de 'toevallige' vangsten erbij betrokken (zie paragraaf 7.1).

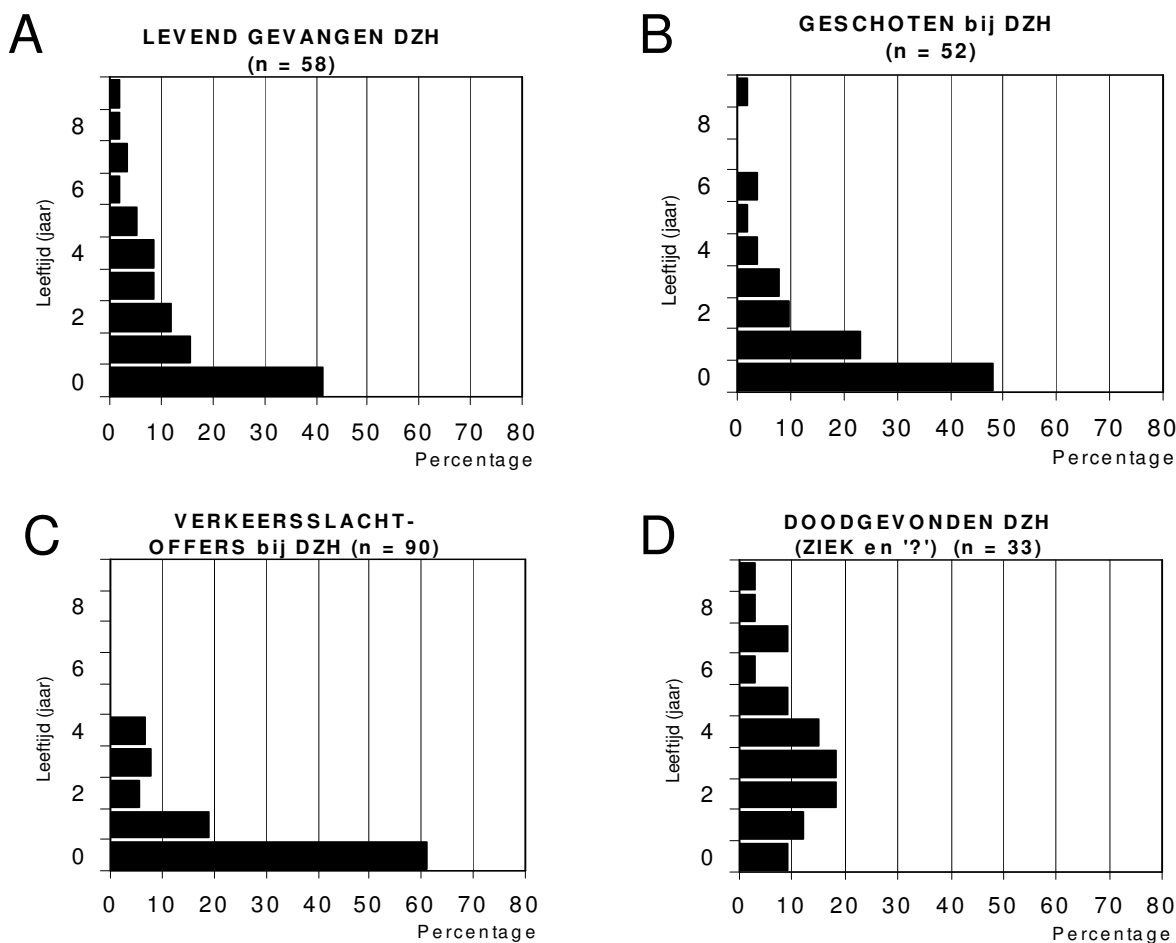
De leeftijdsverdelingen van vossen-monsters waarvoor min of meer voldoende vossen beschikbaar waren, staan weergegeven in de figuren 34, 35 en 36. In leeftijdsklasse 0 zitten alle vossen (van 6) tot en met 11 maanden oud, in leeftijdsklasse 1 de vossen van 12 t/m 23 maanden oud, enzovoort. De 'jaarscheiding' ligt ongeveer bij het gemiddelde geboortetijdstip, 1 april.

De oudst aangetroffen vossen in deze monsters waren 9 jaar oud. Het (ook Nederlandse) record staat echter op 12 jaar, van het vrouwtje 'Kleintje' uit project PWN-1, dat reeds op een leeftijd van vier maanden een zender kreeg en zo'n drie-en-een-half jaar gevolgd kon worden. Ze werd op twaalf-jarige leeftijd in het dorp Castricum door de politie gevangen en gedood, 'vanwege het gevaar voor hondsdelheid' (Mulder, 2004).

Figuur 34. Leeftijdverdelingen in project PWN-1 **A**: Levend gevangen vossen. Grijs en zwarte balken geven minimum- en maximum-leeftijdsschattingen (zie tekst). **B**: Dood gevonden vossen, voor het merendeel slachtoffers van vergiftiging.



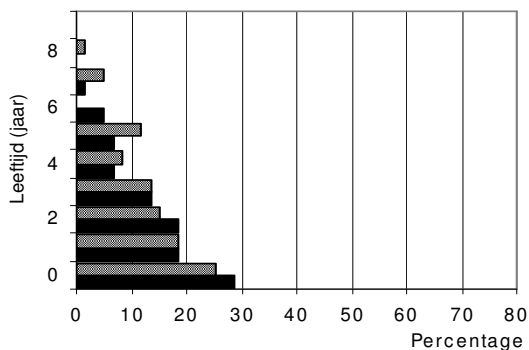
Figuur 35. Leeftijdverdelingen in project DZH. **A**: levend gevangen vossen. **B**: In de buurt van Meijndel geschoten vossen. **C**: Verkeersslachtoffers uit de buurt van Meijndel. **D**: In de duinen dood gevonden vossen, meestal waarschijnlijk met een natuurlijke doodsoorzaak.



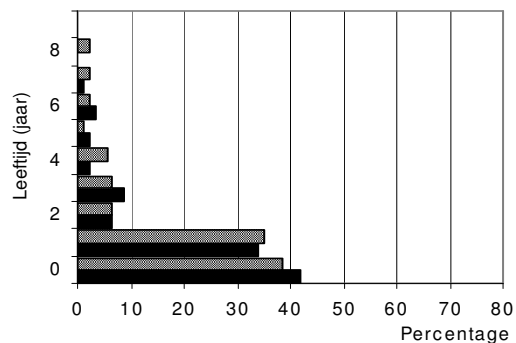
In tabel 11 staan de gemiddelde leeftijden van dezelfde monsters. Deze werden berekend door aan jaarklasse 0 (leeftijden 6 t/m 11 maanden) een gemiddelde leeftijd van 0.8 jaar toe te kennen (de jongste leeftijden ontbreken immers), aan jaarklasse 1 een leeftijd van 1.5, aan 2 een leeftijd van 2.5, enzovoort.

De grafieken aangeduid met een A representeren de vossen die levend werden gevangen in de drie projecten. In feite zijn dit de enige leeftijdsverdelingen die mogelijk iets zeggen over de samenstelling van de aanwezige vossenpopulatie, de overige monsters vertegenwoordigen immers juist de vossen die zijn gestorven, die uit de populatie zijn weggevallen. Mogelijk is alleen het aandeel jonge dieren bij de levend gevangen vossen relatief te hoog. Vanwege hun onervarenheid en hun grotere loopactiviteit (als ze zwerven) is het waarschijnlijk dat hun vangkans (er werd voornamelijk met strikken gevangen) groter is dan die van oudere vossen. In project PWN-1 werden wat weinig ( $n = 30$ ) vossen 'toevallig' gevangen voor een mooie piramide en voor betrouwbare conclusies, maar duidelijk is dat de gemiddelde leeftijd van de gevangen vossen toen laag was (1.8 - 1.9 jaar, zie tabel 11) vergeleken met de beide andere projecten (2.5 - 2.9 jaar). De leeftijdsverdeling in PWN-1 wijkt significant ( $p=0.003$ ) af van beide andere onderzoeken samen. De vossenpopulatie was dan ook nog groeiende. Opvallend is dat er in project PWN-2 zo weinig eerstejaarsvossen (jaarklasse 0) werden gevangen (figuur 36 A). (Dat was ook in PWN-1 het geval, maar dat is een nogal klein monster, en door het toepassen van veel zendertjes bij jonge vossen was het doelgericht vangen van sub-adulte dieren niet zo belangrijk). De worpgrootte was in PWN-2 ook extreem laag (zie paragraaf 9.1), en de recrutering van jonge vossen in de populatie blijkt ook. De gemiddelde leeftijd bij de levend gevangen vossen neemt toe bij opklimmende leeftijd van de populatie (tabel 11), wat zou kunnen kloppen met de afnemende worpgrootte (paragraaf 9.1).

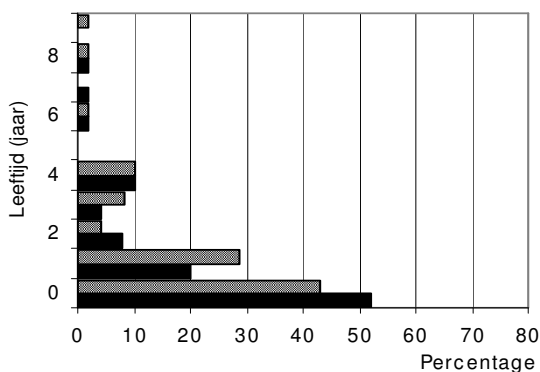
**A LEVEND GEVANGEN PWN-2  
(N=59)**



**B POLDERVOSSEN PWN-2  
(N=91)**



**C VERKEERSLACHTOFFERS  
PWN-2 (N=49)**



Doorsnede door de wortel van een hoektand van een 9 jaar oude vos ('Eefje' uit project DZH); zie de laagjes in het cement rond de oorspronkelijke wortel (donker). Foto Fred Hess.



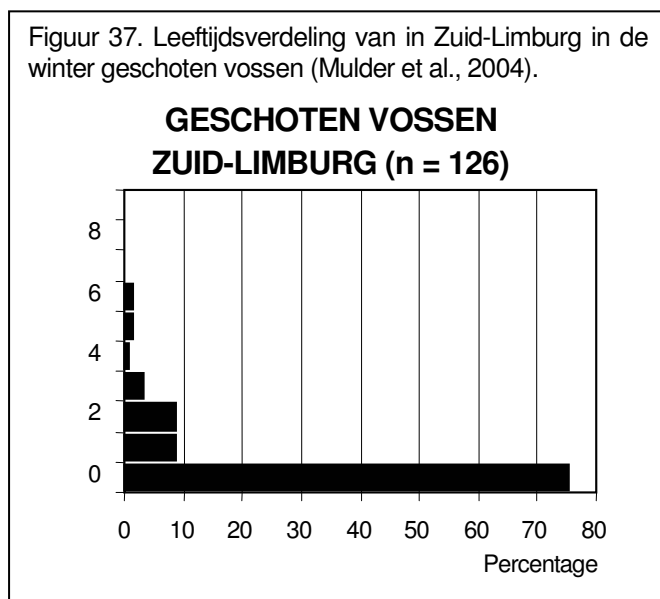
**Tabel 11.** Gemiddelde leeftijd in de diverse vossen-monsters.

monster	figuur	n	gemiddelde leeftijd (jr)	mediane leeftijd (jr)
PWN-1, levend gevangen	34 A	30	1.8 - 1.9	1.5
DZH, levend gevangen	35 A	56	2.5	1.5
PWN-2, levend gevangen	36 A	59	2.6 - 2.9	2.5
PWN-1, dood gevonden (gif)	34 B	42	2.5	1.5
DZH, afschot omgeving duin	35 B	52	2.0	1.5
PWN-2, afschot poldervossen	36 B	91	1.8 - 2.0	1.5
Zuid-Limburg, afschot	37	126	1.6	0.8
DZH, dood gevonden (natuurl.)	35 D	33	4.0	3.5
DZH, verkeer omgeving duin	35 C	90	1.5	0.8
PWN-2, verkeer polder NH	36 C	49	1.9 - 2.1	0.8

Een interessante leeftijdsverdeling is die van de in project DZH in het duin doodgevonden vossen (figuur 35 D). Deze zijn waarschijnlijk voor het overgrote deel gestorven aan natuurlijke oorzaken. Er zitten opvallend veel oudere vossen in (leeftijd hoger dan 4 jaar), en ook vossen in de kracht van hun leven (2-4 jaar oud). De gemiddelde leeftijd is dan ook erg hoog, 4.0 jaar (tabel 11). Dat de jongste vossen nauwelijks vertegenwoordigd zijn, komt waarschijnlijk vooral doordat hun resten (inclusief de nog zwak verbeende schedels) snel verdwijnen en de vindkans daarvan dus klein is. De dode vossen die in PWN-1 in het duin gevonden werden (fig 34 B), bleken achteraf voor het overgrote deel vergiftigd te zijn geweest. De betreffende leeftijdsverdeling lijkt meer op die van levend gevangen of geschoten vossen in de beide andere projecten (bijv. figuren 35 B en 36 B), maar vertoont wel weer de ondervertegenwoordiging van de jongste leeftijdsklasse die ook in figuur 35 D te zien is.

De leeftijdspiramides van geschoten vossen (figuren 35 B en 36 B) verschillen onderling niet ( $p=0.636$ ). Ze bevatten meer jonge dieren (jaarklasse 0 en 1) dan de leeftijdsverdelingen van levend gevangen vossen in beide projecten (figuren 35 A en 36 A;  $p=0.0001$ ), wat erop zou kunnen wijzen dat jonge, onervaren dieren gemakkelijker geschoten worden dan oudere.

Wel is het zo, dat vangst en afschot hier in verschillende, naast elkaar liggende gebieden werden verricht, dus mogelijk in populaties met een verschillende leeftijdsopbouw. Een argument voor het bestaan van een werkelijk verschil in leeftijdsopbouw tussen de vossenpopulatie in het duin en erbuiten is, dat vossenpopulaties die bejaagd worden (in dit geval buiten het duin), een 'plattere' leeftijdspiramide te zien geven dan een onbejaagde populatie, met relatief meer jonge dieren. De voortdurende 'oogst' van vossen uit een populatie vermindert de onderlinge concurrentie, verhoogt de overlevingskans van jonge vossen en stimuleert de reproductie. Een goed voorbeeld is de leeftijdsopbouw bij het vossenafschot in Zuid-Limburg (figuur 37), waar de populatie altijd flink bejaagd is. Hier is het

**Figuur 37.** Leeftijdsverdeling van in Zuid-Limburg in de winter geschoten vossen (Mulder et al., 2004).


aandeel eerstejaarsvossen in het afschot zelfs 75%.

Verkeersslachtoffers werden zowel in DZH als in PWN-2 verzameld in dezelfde gebieden waar ook het afschot plaatsvond. Ook deze leeftijdsverdelingen vertonen een oververtegenwoordiging van jonge dieren. Ze verschillen statistisch niet van die van het afschot, hoewel er bij DZH een neiging is naar een oververtegenwoordiging van vossen uit de jongste leeftijdsklasse bij de verkeersslachtoffers, ten opzichte van het afschot ( $p=0.131$ ).



Dood, en nieuw leven



## 8 POPULATIEDICHTHEID

### 8.1 Populatie-dichtheid tijdens het onderzoek

Nu er schattingen beschikbaar zijn van territoriumgrootte, groepsgrootte en aantal niet-territoriale vossen in alle drie projecten, is het mogelijk om min of meer verantwoorde schattingen te maken van de populatie-dichtheid, dat wil zeggen het aantal volwassen vossen voorafgaand aan de voortplanting (tabel 12). In elk geval zijn de berekende dichtheden goed vergelijkbaar tussen de drie projecten, omdat ze op dezelfde manier berekend zijn.

In tabel 12 zijn sommige uitgangswaarden minder onderbouwd dan andere; de vakjes waarin ze staan, zijn grijsgekleurd. Voor uitgangswaarden waarvoor geen betrouwbaar gemiddelde beschikbaar was, werd een minimale en maximale waarde opgevoerd. Voor de territoriumgrootte werd de grootste gemiddelde waarde genomen (dus of die van de mannetjes of die van de vrouwtjes), met de gedachte dat de grootste maat het groepsterritorium representeert. Samen met de mate van overlap, die voor DZH berekend werd en voor de andere projecten op het oog werd geschat, bepaalt de territorium-omvang het aantal territoria per 100 ha. Voor het gemiddeld aantal mannetjes per groep is er van uitgegaan dat het in project PWN-1 nooit voorkwam dat er twee mannetjes per familie-groep aanwezig waren, dat dat in DZH soms het geval was (in minimaal 10 en maximaal 20% van de territoria) en in PWN-2 betrekkelijk vaak, in 20 tot 40% van de territoria. Het minimum- en maximum-aantal vrouwtjes per territorium is min of meer arbitrair gekozen, op basis van de opgedane indrukken dat het in PWN-1 wat lager was dan in de andere twee projecten (zie ook paragraaf 7.2). De aantallen zwervende vossen, in de tabel uitgedrukt als een percentage van de territoriale vossen, is afkomstig uit tabel 9. Omdat de vangkans van zwervende vossen waarschijnlijk hoger is dan die van territoriale vossen, zijn de waarden uit tabel 9 beschouwd als maximumschattingen, en zijn minimumschattingen opgenomen die steeds de helft bedragen van de maximumschattingen.

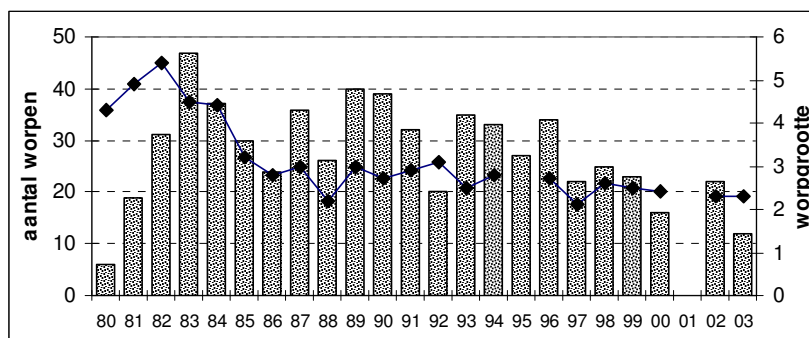
**Tabel 12.** Schattingen van de minimale en maximale populatie-dichtheid (kort voor de voortplanting) in de drie onderzoeksprojecten. De basis voor de schattingen van de waarden in de grijze vakjes is minder onderbouwd dan van de overige uitgangswaarden. Verder zie de tekst. mm = mannetjes; vv = vrouwtjes.

Uitgangswaarden:	PWN-1		DZH		PWN-2	
	min.	max.	min.	max.	min.	max.
terr-grootte (grootste van mm en vv) (ha)	129	129	50	50	70	70
mate van onderlinge overlap (%)	1	2	6	10	15	30
gemiddeld aantal mannetjes per groep (n)	1.0	1.0	1.1	1.2	1.2	1.4
gemiddeld aantal vrouwtjes per groep (n)	1.5	2.0	2.0	2.5	2.0	2.5
niet-territoriale mannetjes (% van terr mann)	16	33	11	22	15	31
niet-territoriale vrouwtjes (% van terr vr)	2	4	19	38	6	12
<b>Berekend:</b>						
aantal territoria per 100 ha (1 km <sup>2</sup> )	0.78	0.78	2.06	2.11	1.54	1.68
aantal territoriale vossen per 100 ha	1.95	2.35	6.39	7.79	4.94	6.55
aantal zwervende vossen per groep	0.19	0.41	0.50	1.21	0.30	0.73
aantal zwervende vossen per 100 ha	0.15	0.32	1.03	2.56	0.46	1.23
<b>totaal aantal vossen per 100 ha</b>	<b>2.1</b>	<b>2.7</b>	<b>7.4</b>	<b>10.3</b>	<b>5.4</b>	<b>7.8</b>

Ten opzichte van de waarden die genoemd werden in de drie oorspronkelijke rapporten, zien we dat de nieuwe schattingen voor PWN-1 een klein beetje lager uitvallen (nu 2.1 - 2.7, was 2.5 - 3.0), voor DZH vergelijkbaar zijn (nu 7.4 - 10.3, was 6.7 - 11.0) en voor PWN-2 duidelijk hoger uitvallen (nu 5.4 - 7.8, was 3.5 - 4.7). In project DZH was nog een andere schatting van de populatiedichtheid beschikbaar, via een Lincoln-index, die uitkwam op 7.2 tot 9.4 vossen per 100 ha, heel goed vergelijkbaar dus met de berekening hier. Het belangrijkste van deze nieuwe dichtheidsschattingen is, dat ze het resultaat zijn van onderling goed vergelijkbare en controleerbare berekeningen.

## 8.2 Populatiedichtheid door de jaren heen

De gegevens over de populatiedichtheid tijdens de drie intensieve vossenonderzoeken (vorige paragraaf) leverden in feite momentopnamen op van de vossenpopulatie. Het monitoren van een vossenpopulatie over een langere periode is nauwelijks mogelijk. Een van de weinige realistische mogelijkheden is een jaarlijkse inventarisatie van de worpen. Daarbij verkrijgt men gegevens over het aantal territoria (aannemende dat er altijd één worp per territorium is) maar niet over de groepsgrootte en het aantal zwervers in de populatie. In de AWD is zo'n inventarisatie al meer dan twintig jaar volgehouden (Baeyens et al., 2000). Hoewel de intensiteit van de inventarisatie, met name in de laatste jaren, nog wel eens wisselend was, geeft het resultaat toch een indruk van het verloop van de vossenpopulatie vanaf kort na de komst van de eerste kolonisten (figuur 38). Na een aanvankelijke snelle groei in aantal worpen, trad in 1984-85 een stabilisatie op rond de dertig worpen (d.i. ongeveer 1 worp per 110 hectare). Sinds 1997 lijkt het aantal worpen nog wat lager te liggen, rond de twintig, maar in hoeverre dit een waarnemerseffect is (geringere zoekinspanning) is onduidelijk. Het gemiddeld aantal jongen per worp was in het begin hoog, meer dan vijf, maar zakte ook al snel naar een laag niveau van tussen de 2 en 3 jongen per worp (sinds 1986). De relatie tussen het aantal worpen en de worpgrootte enerzijds en de populatie-omvang anderzijds, is niet heel direct, maar duidelijk is wel dat er vanaf ongeveer 1985 niet veel meer is veranderd, althans in deze inventarisatie-gegevens, of dat er hooguit sprake is van een heel geleidelijke vermindering van worpgrootte en aantal worpen. Uit het voedsel-onderzoek in de AWD komt echter nog een gegeven dat iets aangeeft over de populatiedichtheid: op dezelfde keutel-raap-trajecten werden in 1993 een kwart minder keutels gevonden dan in 1984.



Figuur 38. Aantal worpen (balken, linker-as) en gemiddeld aantal waargenomen jongen (lijn, rechter-as) in de Amsterdamse waterleidingduinen sinds 1980. Enkele gegevens ontbreken. Bron: Waterleidingbedrijf Amsterdam.

In Meijendel worden sinds 1999 op systematische wijze in voor- en najaar sporen van vossen (en andere zoogdieren) geteld op vaste trajecten, bestaande uit brede ruitpaden die voorafgaand aan de tellingen geveegd worden. Dit is ook methode die perspectieven biedt om de populatiedichtheid te volgen in de tijd. De resultaten zijn echter nog niet voldoende uitgewerkt om ze hier te kunnen presenteren.



## 9 REPRODUCTIE EN GESLACHTSVERHOUDING

### 9.1 Reproductie en geslachtsverhouding

Het aantal jonge vossen dat per keer geboren wordt, de worpgrootte, werd in de drie onderzoeksprojecten op twee manieren bepaald, door vangst of waarneming in het veld ('worpen') en bij secties op dode vossen, namelijk door de baarmoeders ('uteri') te inspecteren, waarin zich embryo's kunnen bevinden of de littekens van placenta's van recent geboren embryo's. In het veld werd de worpgrootte meestal pas bepaald als de jongen 5 tot 10 weken oud waren, en op dat moment kunnen er al jongen gestorven zijn; uit de geslachtsverhouding blijkt dat ook (zie paragraaf 9.4). Het aantal embryo's en littekens is dus in de regel wat hoger dan het aantal waargenomen jongen. In tabel 13 staat de gemiddelde worpgrootte in de verschillende terreinen, apart voor de verschillende methoden. Ter vergelijking met de gegevens uit de duinen zijn ook nog sectieresultaten vermeld van 'poldervossen' (afschot en verkeersslachtoffers) uit project PWN-2 en van geschoten vossen uit Zuid-Limburg (Mulder et al., 2004). De gegevens kunnen enigszins afwijken van die in de oorspronkelijke rapporten, omdat na afsluiting van de onderzoeken soms nog vossen voor sectie beschikbaar kwamen.

De worpgrootte (tabel 13 A) blijkt af te nemen met de toenemende leeftijd van de vossenpopulatie, van gemiddeld 4.5 jongen per worp in PWN-1, via 3.8 in DZH tot 2.9 in PWN-2 (PWN-1 > PWN-2,  $p=0.009$ ; DZH > PWN2,  $p=0.072$ ; PWN-1 niet groter dan DZH,  $p=0.258$ ). Bij deze afname kan geen rechtstreekse relatie met de populatiedichtheid zijn, omdat die in het geval van PWN-2 lager was dan in het geval van DZH. Dit is, net als bij het percentage zwervende vrouwtjes in DZH (paragraaf 7.1), een mogelijke aanwijzing voor een vossenpopulatie (PWN-2) op zijn retour.

In de altijd sterk bejaagde vossenpopulatie van Zuid-Limburg ligt de worpgrootte een stuk hoger dan recent in de duinen, op gemiddeld 5.3 jongen per worp ( $p= 0.031$ ), wat duidt op compensatie van de verliezen door afschot.

**Tabel 13.** Worpgrootte in de drie duin-onderzoeken, en ter vergelijking in Zuid-Limburg, apart voor vangsten en waarnemingen van jongen (A, worpen) en voor onderzoek van baarmoeders (B, uteri).

<b>A. Worpen</b>			
project	PWN-1	DZH	PWN-2
n	20	49	12
gem	4.45	3.78	2.92
spreiding	1 - 7	1 - 6	1 - 5
SD	1.61	1.05	1.08

<b>B. Uteri</b>					
project	PWN-1	DZH	PWN-2	PWN-2	Zuid-
			duin	polder	Limburg
n	5	30	5	12	19
gem	5.60	4.00	4.00	4.17	5.32
spreiding	4 - 8	1 - 8	1 - 6	1 - 8	3 - 7
SD	1.52	1.49	1.87	1.90	1.11

Een vergelijking van de 'intra-uterine' worpgrootte (embryo's en placentalittekens) met gegevens van elders (zoals bijeengebracht door Ansorge, 1990) levert het volgende op. In de meeste Noordwest-Europese situaties waar de vos bejaagd wordt, ligt de gemiddelde worpgrootte tussen 4.6 en 6.6; deze laatste, maximale waarde komt uit een zwaar-bejaagde populatie in voormalig Oost-Duitsland. Stadsvos-populaties in Engeland worden weliswaar niet bejaagd, maar de onnatuurlijke sterfte door verkeer en andere ongelukken is er wel relatief hoog; hier bedragen de gemiddelde intra-uterine worpgroottes 4.8 (192 vrouwtjes uit Londen) en 4.7 (252 vrouwtjes uit Bristol; Harris & Smith, 1987).



## 9.2 Aandeel reproducerende vrouwtjes

In een vossenpopulatie nemen bijna nooit alle vrouwtjes aan de voortplanting deel. Zelfs in de sterk bejaagde populatie in Zuid-Limburg bleken 4 van de 16 vrouwtjes van 2 jaar of ouder zich niet voort te planten (Mulder et al., 2004). In dat geval betekende het dat ze niet drachtig waren of waren geweest. Niet-deelnemen aan de voortplanting kan echter ook op andere manieren. Vrouwtjes kunnen drachtig worden maar hun embryo's later toch weer resorberen, dat wil zeggen afbreken en in het lichaam opnemen, of ze kunnen hun jongen werpen maar in een (heel) vroeg stadium weer verliezen, bijvoorbeeld doordat ze hen zelf opeten na de geboorte. Zowel bij de duin- als bij de poldervossen uit PWN-2 waren aanwijzingen dat ongeveer 20% van de embryo's geresorbeerd werd; dit waren embryo's waarnaast ook nog gezonde embryo's zaten. Het resorberen van alle embryo's in een uterus is (aan littekens) nauwelijks vast te stellen, zodat in werkelijkheid het aantal geresorbeerde embryo's nog hoger moet zijn. Overigens zijn geresorbeerde embryo's, voor zover als zodanig herkenbaar, niet meegeteld bij de worpgrootte. We kunnen gevoeglijk aannemen dat het hebben van een territorium een voorwaarde is voor een succesvolle voortplanting. In de vele onderzoeken waar zenders werden toegepast, is nog nooit vastgesteld dat een niet-territoriaal vrouwtje jongen grootbracht. In project DZH bijvoorbeeld bracht geen van de elf niet-territoriale vrouwelijke zendervossen jongen groot. Drie van deze vrouwtjes (resp. 1, 2 en vermoedelijk 3 jaar oud) konden later in het betreffende jaar onderzocht worden, en bleken toch duidelijke littekens in de baarmoeder te hebben; ze hebben hun jongen waarschijnlijk ook geworpen, maar direct na de geboorte verloren.

Uit de ervaringen met zendervossen en uit de resultaten van secties kan een indruk verkregen worden van het percentage vrouwtjes dat aan de voortplanting deelneemt. Van de 25 volwassen 'vrouwjaren' in project PWN-1 (toen vrijwel alle vrouwtjes nog territoriaal waren) brachten 10 vrouwtjes (40%) geen jongen groot. Van deze tien werden er, gezien hun gedrag, tenminste 5 niet drachtig, terwijl er tenminste 2 hun jongen in een vroeg stadium verloren. Van de in het duin dood gevonden vrouwtjes (meestal vergiftigd, en mogelijk niet representatief voor de hele populatie) bleek 50% (6 van de 12) niet drachtig te zijn of te zijn geweest. De reden voor het hoge aantal niet reproducerende vrouwtjes in project PWN-1 moet vooral gezocht worden in het verschijnsel dat er per territorium in de regel slechts één worp grootgebracht werd, terwijl er meestal wel meer dan één vrouwtje in de familiegroepen aanwezig was (zie tabel 10). Zwervende vrouwtjes waren er in dat project namelijk niet.

In project DZH bleek uit de secties dat bijna alle vrouwtjes drachtig werden; slechts 2 van de 31 (7%) volwassen vrouwtjes waren niet drachtig of drachtig geweest. Bij het volgen van gezenderde vossen (gedurende 29 volwassen 'vrouw-jaren') bleek echter dat een flink deel geen jongen grootbracht: alle eerder genoemde 11 niet-territoriale vrouwtjes, plus 3 (van de 18, 17%) territoriale vrouwtjes, in totaal dus 48% van alle gezenderde vrouwtjes.

Voor project PWN-2 zijn de gegevens minder duidelijk. De sectie van 9 volwassen vrouwtjes uit het duin wees uit dat 2 (22%) daarvan niet drachtig waren of waren geweest, en van 16 vrouwtjes uit het achterland 3 (19%). Van een kleine steekproef van 10 gezenderde volwassen vrouwtjes namen er 5 (50%) niet aan de voortplanting deel (Anoniem, 2000).

In het algemeen is dus de indruk, dat het percentage vrouwtjes dat zich niet (succesvol) voortplantte, in alle drie de projecten behoorlijk hoog was (40-50%), zelfs in de situatie met een nog groeiende populatie (PWN-1). Er zijn, ook vanwege de deels gebrekkige gegevens, geen uitspraken mogelijk over eventuele verschillen tussen de projecten.

### 9.3 Aantal worpen per territorium

Omdat er meestal meer dan één vrouwtje in een familiegroep aanwezig is, is het in principe ook mogelijk dat er meer dan één worp wordt geboren en grootgebracht. Dat kan bijvoorbeeld blijken uit extreem grote 'worpen', die eigenlijk uit twee samen opgroeiende worpen bestaan, of uit een duidelijk leeftijdsverschil tussen de jongen van (ogenschijnlijk) één worp. In PWN-1 werd twaalf keer vastgesteld dat er bij gezenderde vossen slechts één worp in een territorium was, tweemaal géén worp en tweemaal (12% van de territoria) twee worpen. Ook in DZH kwam het soms voor, in een onbekend percentage van de territoria, dat er géén jongen in een territorium opgroeiden, en in 7 tot 9% van de territoria dat er twee worpen aanwezig waren; dit laatste bleek vooral het geval te zijn langs de binnenduinrand, wat de suggestie wekte dat zoiets alleen mogelijk was door extra voedselbronnen buiten het duin. Voor project PWN-2 tenslotte waren er geen gegevens die duiden op het voorkomen van twee worpen per territorium.

### 9.4 Geslachtsverhouding

Bij vossen worden evenveel mannetjes als vrouwtjes geboren (Vos & Wenzel, 2001). Toch blijkt dat er bij vangst op een leeftijd van 4 tot 12 weken in verreweg de meeste onderzoeken duidelijk meer mannetjes zijn dan vrouwtjes. De vangmethoden, meestal uitgraven of vangen in fuikkooitjes, sluiten vrijwel uit dat de mannetjes zich makkelijker laten vangen dan de vrouwtjes. Een studie aan 'zilervossen' in gevangenschap maakte duidelijk dat de scheve geslachtsverhouding tot stand komt in de eerste week na de geboorte, dan 'verdwijnen' vooral veel vrouwtjes, die bij de geboorte 5 tot 10% lichter zijn dan mannetjes (Vos & Wenzel, 2001). Ook in de drie duin-onderzoeken aan de vos werden statistisch gezien meer mannetjes dan vrouwtjes gevangen bij de burchten (tabel 14). Er zou bij dit verschijnsel een relatie kunnen zijn met de populatiedichtheid, maar dat is nooit onderzocht; bij deze drie duinonderzoeken loopt het percentage mannetjes geheel parallel met de schatting van de populatiedichtheden (vergelijk tabel 12).

**Tabel 14.** Geslachtsverdeling bij jonge vossen, gevangen op een leeftijd van 4 tot 12 weken. mm = mannetjes; vv = vrouwtjes

Project	aantal	mm : vv	percentage mm	$\chi^2$
PWN-1	132	1.44 : 1	59	$p < 0.05$
DZH	116	2.31 : 1	70	$p < 0.0005$
PWN-2 *)	52	2.06 : 1	67	$p < 0.025$

\*) Er is enige twijfel over de betrouwbaarheid van de gegevens van PWN-2; twee in de vriezer bewaarde jongen stonden te boek als mannetjes, maar bleken vrouwtjes te zijn.

De vroege sterfte van jongen moet in principe terug te vinden zijn in het verschil tussen het gemiddelde aantal placenta-littekens en de in het veld aangetroffen worpgrootte (tabel 15). Dat lijkt voor de beide PWN-projecten inderdaad het geval te zijn, maar helaas berusten de gegevens in die projecten op een veel te klein aantal uteri (5 stuks). Alleen voor DZH zijn voldoende gegevens, maar juist daar werd een veel te klein verschil gevonden tussen uteri en worpen (5.8%) om de scheve geslachtsverhouding te verklaren; daarvoor zou minimaal een verschil van 39.7% nodig zijn. Er zijn drie mogelijke verklaringen: 1. Er worden toch meer mannetjes dan vrouwtjes geboren en de vroege sterfte is niet zo hoog als de geslachtsverhouding bij vangst suggereert; 2. Het aantal geresorbeerde, dus niet geboren jongen was hoger dan uit de staat van de littekens bleek; er zijn dan dus teveel littekens meegeteld als geboren jongen; 3. De gegevens zijn niet representatief genoeg. Voor die laatste verklaring is een aanwijzing, dat in DZH de gegevens van de uteri voornamelijk uit

een ander gebied (randzone van het duin en Wassenaarse landgoederen) afkomstig zijn dan de gegevens van de worpen (duinen zelf, zie fig 5.3 uit Mulder, 2000).

**Tabel 15.** Relatie tussen de scheve geslachtsverhouding en de worpgrootte volgens de embryo's en littekens in de uteri enerzijds en de veldwaarnemingen anderzijds.

project	aantal gevangen mannetjes	aantal gevangen vrouwtjes	minimaal aantal 'gemiste' jongen (als alleen vrouwtjes stierven)	theoretisch minimaal gemist deel van de worp-grootte, als percentage van de omvang van de worpen	werkelijk verschil tussen uteri en worpen als percentage van de omvang van de worpen	aantal uteri	aantal worpen
PWN-1	78	54	24	18.2	25.8	5	20
DZH	81	35	46	39.7	5.8	30	49
PWN-2	35	17	18	34.6	37.0	5	12



Bij het vangen van jonge vossen in de niet-bejaagde duinpopulaties blijkt steeds dat er meer jonge mannetjes zijn dan vrouwtjes.

## 9.5 Sterfte

Over de sterfte van jonge vossen, in de periode vóór zelfstandigheid, zijn eigenlijk alleen in project DZH goede gegevens verzameld. In PWN-1 werden weliswaar veel jonge vosjes gezenderd, maar hun relatief hoge sterfte was vooral te danken aan vergiftiging door stropers (zie onder). In PWN-2 werden enkele vosjes kort gevolgd, maar hun opgeplakte zenders vielen snel af.

De sterfte van jonge vossen kwam bij de behandeling van de geslachtsverhouding hierboven al zijdelings aan de orde. De zeer scheve geslachtsverhouding van jonge vossen in project DZH impliceert een sterfte van minimaal 30 % van de jonge vossen in het nest, als die sterfte alleen vrouwtjes treft; sterven er ook mannetjes, dan moet die sterfte nog hoger zijn geweest. Voor de sterfte in de periode vanaf een leeftijd van ongeveer zes weken vormen de lotgevallen van 18 gezenderde vosjes een indicatie. Deze vosjes kregen een zender in de buikholte geïmplanteerd in de maand mei (n = 7), juni (n = 9), juli (n = 1) of augustus (n = 1). Half oktober waren er reeds zes dood (33 %). Van drie andere was de zender voor die tijd al uitgevallen, maar de vosjes waren begin september (n = 1) of begin oktober (n = 2) nog in leven. Doodsoorzaken waren: afschot bij de 'buren' (n = 1), verkeer op de enige openbare weg door de duinen (n = 1), vermoedelijk ziekte en honger (n = 1) en onbekend (n = 3). In deze laatste drie gevallen werd alleen de zender los gevonden, zonder een spoor van de restanten van de 'eigenaar'. Eén van die zenders bleek verstopt, op de manier waarop vossen een prooi begraven; mogelijk zijn de verdwenen vosjes dus na hun dood door andere vossen opgegeten. De natuurlijke sterfte in dit kleine groepje jonge vossen in deze periode was dus 22 % (vier van de achttien), de totale sterfte 33 % (zes van de achttien).

Het volgen van de lotgevallen van volwassen (vanaf 1 oktober) zendervossen geeft inzicht in hun mortaliteit. Tijdens het peilen van een gezenderde vos kan blijken dat hij zich niet meer verplaatst en dus dood moet zijn; sommige zenders kunnen ook via hun signaal te kennen geven dat het dier zich niet meer beweegt of te koud is geworden. De vos kan vervolgens in het veld worden opgezocht en zijn doodsoorzaak kan dan zo mogelijk worden vastgesteld (tabel 16). In project PWN-1 was sprake van een hoge sterfte door vergiftiging met Aldicarb (merknaam Temik), een sneldodende zogenaamde acetylcholine-esterase-remmer, die gebruikt wordt om aaltjes in de grond te doden (land- en tuinbouw). Dit middel werd blijkbaar in slachtafval over het gehele terrein verspreid, nu eens hier, dan weer daar (Mulder, 1988b). In project DZH was juist sprake van veel natuurlijke sterfte, naast enig afschot in buurterreinen en enkele verkeersslachtoffers. In project PWN-2 tenslotte was afschot buiten het duin en stroperij erbinnen (nog steeds dus) een tamelijk belangrijke sterfte-oorzaak, naast natuurlijke sterfte en onbekende doodsoorzaak. Bij de vergelijking van de mate van sterfte tussen de projecten moet dus wel rekening worden gehouden met de grote verschillen in het spectrum aan doodsoorzaken.

**Tabel 16.** Verdeling van sterfte-oorzaken van zendervossen, in percentage van het aantal tijdens de projecten dood gevonden dieren. n = totaal aantal dood gevonden zendervossen

Oorzaak:	PWN-1 (n=14)	DZH (n=22)	PWN-2 (n=22)
Natuurlijke sterfte	0	45	14
Onbekend	21	23	32
Verkeer	0	18	14
Afschot	0	14	23
Stroperij / gif	79	0	18



De jaarlijkse kans op sterfte kan bepaald worden met de Mayfield-methode, die is ontwikkeld om de overleving van nesten van vogels te berekenen (zie Beintema et al., 1995). Daarbij wordt van alle gezenderde vossen de periode dat ze gevolgd werden bij elkaar opgeteld, en dan gekeken hoeveel dieren er in die totale tijd doodgingen. In tabel 17 staan de resultaten weergegeven, niet als sterftekans maar als sterftepercentage per jaar. Voor alle vossen gezamenlijk ligt de jaarlijkse sterfte tussen de 27 en 35 %. Opgesplitst naar territoriale en zwervende vossen komt er een flink verschil naar voren: zwervende vossen vertonen een sterfte van 45-57%, territoriale slechts 23-34% per jaar. De hoge sterfte van de zwervende vossen komt voor een groot deel door de enkele vossen in deze categorie die aan het zwerven waren aan het eind van hun leven, na een paar jaar van territoriaal bestaan (de zes 'oude' zwervers in project DZH vertoonden een sterfte van 99.5 % per jaar, de 19 'jonge zwervers' een sterfte van slechts 34.2 %; dat is overigens nog altijd duidelijk meer dan de territoriale vossen (23.2 %) in dit project).

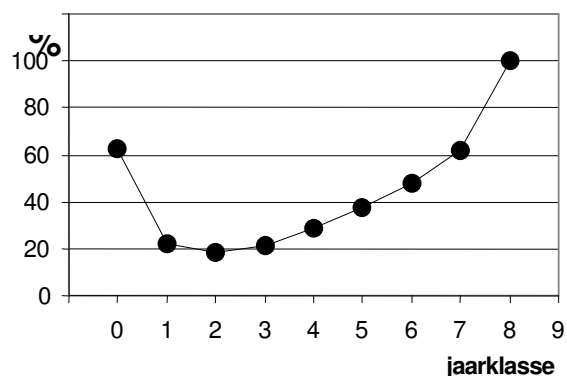
**Tabel 17.** Jaarlijks sterftepercentage van gezenderde vossen en het aantal weken dat de vossen werden gevolgd, per project, als aanduiding van de betrouwbaarheid van het sterftepercentage.

project	Sterftepercentage per jaar			aantal 'vossenweken'		
	PWN-1	DZH	PWN-2	PWN-1	DZH	PWN-2
Alle vossen	31.7	27.1	35.4	1906	2714	2605
Territoriale vossen	27.1	23.2	34.1	1638	1968	2233
Zwervende vossen	44.8	56.8	47.2	436	676	324

In deze, in principe onbejaagde populaties, sterft van de territoriale (gezenderde) vossen dus jaarlijks 1 op de 4 tot 1 op de 3 individuen. In situaties met stroperij (beide PWN-projecten) is die sterfte wat hoger dan zonder stroperij (project DZH).

Ook uit leeftijdspiramiden kan de sterfte berekend worden, voor elke jaarklasse apart. In figuur 39 is dat (als voorbeeld) gedaan voor de leeftijdspiramide van de in DZH levend gevangen vossen (figuur 35 A). Daarbij is aangenomen dat elke jaargroep (het aantal vossen dat elk jaar in jaarklasse 0 in de populatie wordt gerecrueteerd) even groot was en de sterfte door de jaren heen hetzelfde is gebleven. Het verschil tussen de opeenvolgende jaarklassen geeft dan de sterfte per jaarklasse aan. In figuur 39 zien we dat de sterfte in jaarklasse 0 heel hoog is, wat logisch is omdat in die klasse nog een behoorlijk aantal zwervende en onervaren dieren zit. (Overigens is het betreffende sterftepercentage slechts een grove indicatie voor de totale eerstejaarssterfte, omdat in de leeftijdspiramiden de vossen van 0 tot 5 maanden oud ontbreken; bij die jongste vossen kan de sterfte anders zijn, zie hierboven.) Daarna schommelt de jaarlijkse sterfte enkele jaren rond de 20 %, waarna hij langzaam stijgt tot 50-60 % bij 6 tot 7 jaar oude vossen. Deze resultaten komen, qua gemiddelde orde van grootte, dus aardig overeen met de sterfte zoals die uit de lotgevallen van zendervossen bleek.

**Sterfte-percentage per jaarklasse**



Figuur 39. Jaarlijks sterftepercentage in de onbejaagde vossenpopulatie van project DZH, gebaseerd op de leeftijdsverdeling in de populatie. De werkelijk aangetroffen leeftijdsverdeling (zie figuur 35 A) werd voor deze berekening tussen jaarklasse 3 en 9 gladgestreken. Aangenomen werd dat vossen maximaal 9 jaar oud worden, dus dat alle vossen in jaarklasse 8 sterven.



## 10 TOEKOMST

Het voorspellen van de toekomst is een hachelijke zaak, zeker waar het vossen betreft. Wie had in 1970 kunnen voorzien dat de vos dertig jaar later algemeen zou voorkomen in (sommige) weidegebieden in west- en noord-Nederland? Vijftien jaar na de komst van de eerste vos in Noord-Kennemerland had ik zelf na project PWN-1 het gevoel dat de vossenpopulatie stabiel was en niet meer zou groeien. Weer vijftien jaar later (PWN-2) blijkt de vossendichtheid in dit duingebied ruim twee-en-een-half maal zo hoog te zijn geworden (zie tabel 12)! Ook is in dezelfde periode het achterliggende cultuurland bewoond geraakt door vossen. Een voorspelling op dit moment moet dus met een behoorlijke korrel zout worden genomen.

Een ding dat zeker (?) is, is dat het wel en wee van de vossen in de duinen gekoppeld is aan dat van het konijn. Het aandeel konijn in het voedsel van de vos is afhankelijk van het aantal aanwezige konijnen (figuur 4); als er weinig konijnen zijn, worden andere voedselbronnen benut. Als we echter goed kijken naar de relatie in figuur 4, dan zien we dat bij heel lage konijnaantallen de consumptie van konijn (in voorjaar en zomer) door de vos nog steeds heel hoog is: meer dan 70% van zijn voedsel bestaat dan nog steeds uit konijn. De vos is dus behoorlijk afhankelijk van het konijn. Dat is niet zo verwonderlijk, omdat andere permanent aanwezige favoriete prooien, zoals de veldmuis, relatief schaars zijn in de duinen. Uit de systematische konijntellingen blijkt dat het konijn vrijwel overal in de duinen drastisch is achteruitgegaan in de laatste jaren, in sommige duingebieden eigenlijk al sinds de jaren tachtig. Uit de tellingen in Meijendel blijkt, dat het aantal konijnen dat in het voorjaar wordt geteld sinds 1995 ongeveer constant is, maar dat het aantal konijnen in de herfst in dezelfde tijd sterk afgenomen is, tot het niveau van de voorjaartellingen (gegevens DZH). Dit zou er op kunnen wijzen dat de predatie op jonge konijnen de laatste jaren relatief sterk is toegenomen. Een zeer belangrijke factor voor de achteruitgang van het konijn lijkt echter vooral het optreden van ziekten, met name het Viraal Haemorrhagisch Syndroom (VHS). Hoe het ook zij, de achteruitgang van het konijn belooft niet veel goeds voor de toekomst van de vossenpopulatie in de duinen.

Ten tijde van de projecten PWN-2 en DZH waren er al aanwijzingen voor een teruglopende vossenpopulatie. De territoriumomvang leek enigszins toegenomen, althans indien afgezet tegen de 'leeftijd' van de vossenpopulatie (figuur 9); het aandeel zwervende vrouwtjes in de populatie was hoog (par. 7.1); de populatiedichtheid in PWN-2 (30 jaar oude populatie) was lager dan in DZH (20 jaar oude populatie; par. 8.1), en ook het aantal jongen per worp was kleiner (par. 9.1). Over de jaren na afloop van deze onderzoeksprojecten werd van diverse duingebieden gemeld dat het aantal vossen dat door terreinmedewerkers werd waargenomen afnam en duidelijk minder was dan ten tijde van het onderzoek.

Op grond van allerlei onderzoek bestaat het beeld, dat predatoren een florerende konijnenpopulatie niet kunnen reguleren, maar wel blijvend onder een bepaald niveau kunnen houden als die daar eenmaal onder is geraakt, bijvoorbeeld door het optreden van ziekten. Dat zou betekenen dat er, zeker voor de komende jaren maar misschien ook op langere termijn, een evenwicht tussen konijnen- en vossenpopulatie is te verwachten, waarbij de populaties een betrekkelijk lage dichtheid zullen vertonen, voor beide soorten lager dan in het recente verleden. Voor de vos zou dat een voorjaarsdichtheid (vóór de voortplanting) kunnen zijn van tussen de 3 en 4 vossen per 100 hectare.

## LITERATUUR

- Anoniem, 2000. Vossen in het Noord Hollands Duinreservaat en omgeving in de periode 1995-1998. Alterra rapport 197.
- Ansorge, 1990. Daten zur Fortpflanzungsbiologie und Reproduktionsstrategie des Rotfuchses, *Vulpes vulpes*, in der Oberlausitz. Säugetierkundliche Informationen 3(14):185-199.
- Baeyens, G., L. van Breukelen & M. Bajramovic, 2000. Twintig jaar vossenmonitoring in de Amsterdamse Waterleidingduinen. Zoogdier 11(2):2-9.
- Bakker, A.C., C. Fauvelot, J. L. Mulder & K. Vrieling. Genetic consequences of human impact on red fox populations (*Vulpes vulpes*) in The Netherlands and subsequent considerations for wildlife translocations. Submitted.
- Beintema, A., O. Moedt & D. Ellinger, 1995. Ecologische atlas van de Nederlandse weidevogels. Schuyt & Co, Haarlem.
- Bouwmeester, J., J.L.Mulder & P.J.H.van Bree, 1989. High incidence of malocclusion in an isolated population of the red fox (*Vulpes vulpes*) in the Netherlands. Journal of Zoology, London, 219:123-136.
- Bruyn, G.J. de, 1987. Honden met de gratie van katten. Een vossenfamilie in Meijndel. Duin 10(4): 87-89.
- Bruyn, G.J. de, 1990. Reintjes ontbijtshow. Duin 13(3):17-18.
- Bruyn, G.J. de, 1991. Zwartstaarts hongertocht. Duin 14(3):24-25.
- Bruyn, G.J. de, 1995. Vossen in de duinen. De Levende Natuur 96(1):20-24.
- Bruyn, G.J. de, 1996. Ontmoetingen tussen vossen en mensen. Duin 19(2):5-7.
- Clason, A.T., 1967. Animal and man in Holland's past. Wolters, Groningen.
- Dijkzen, L., 2002. Tapuit *Oenanthe oenanthe*. Pp. 356-357 in: SOVON Vogelonderzoek Nederland 2002, Atlas van de Nederlandse broedvogels 1998-2000.
- Euldering, J., E. de Jong & A. Wijdieks, 1984. Het nut van het nemen van beschermende maatregelen tegen schade aan huisdieren door vossen. Studentenrapport Rijksuniversiteit Leiden, Afdeling Milieubiologie.
- Grijp, B.L.S. van der & G.J. Verkade, 1985. Predatie door vossen (*Vulpes vulpes* L.) in de Amsterdamse Waterleidingduinen.
- Harris & Smith, 1987. Demography of two urban fox (*Vulpes vulpes*) populations. Journal of Applied Ecology 24: 75-86.
- Lindström, E., 1989. The role of medium-sized carnivores in the Nordic boreal forest - Finnish Game Research, 46: 53-63.
- Lloyd, H.G., 1980. The red fox. Batsford Ltd, London.
- Louwe Kooijmans, L.P., 1985. Sporen in het land De Nederlandse delta in de prehistorie. Meulenhoff, Amsterdam.
- Lucas, H. & R. Wanders, 1986. De vos als randverschijnsel voor de meeuwen. Duin 9(2):39-41.
- Marrewijk, A. van, 1994. De vos, inheems of niet in onze duinen? Duin 17(1):14-17.
- Meijden, E. van der, 1986. Vijftig jaar geleden: de vos in Meijndel. Meijndel Mededelingen 18:45-47.
- Mulder, J.L., 1985. Spatial organization, movements and dispersal in a Dutch red fox (*Vulpes vulpes*) population: some preliminary results. Revue Ecol. (Terre Vie) 40:133-138.
- Mulder, J.L., 1988a. De vos in het Noordhollands Duinreservaat. Deel 2: Het voedsel. RIN rapport 88/42.

- Mulder, J.L., 1988b. De vos in het Noordhollands Duinreservaat. Deel 3: De vossenpopulatie. RIN rapport 88/43.
- Mulder, J.L., 1988c. De vos in het Noordhollands Duinreservaat. Deel 4: De fazantenpopulatie. RIN rapport 88/44.
- Mulder, J.L., 1988d. De vos in het Noordhollands Duinreservaat. Deel 5: De wulpenpopulatie. RIN rapport 88/45.
- Mulder, J.L., 1990. Erfelijke kaakafwijking bij Noordhollandse vossen. Zoogdier 1(4):19-22.
- Mulder, J.L., 1992. Vos *vulpes vulpes* (L., 1758). In: S.Broekhuizen et al. (eds), Atlas van Nederlandse zoogdieren, p. 126-132. Stichting Uitgeverij KNNV, Utrecht.
- Mulder, J.L., 2000. De vos in Meijendel en Berkheide. Rapport Duinwaterbedrijf Zuid-Holland. 145 pp.
- Mulder, J.L., 2004. Longevity records in the red fox. *Lutra* 47(1): 51-52.
- Mulder, J.L. & J.W.B. van der Giessen, 2005. Hoe oud is deze vos? *Zoogdier*, 16(1):3-7.
- Mulder, J.L., H.A.H. Jansman & J.W.B. van der Giessen, 2004. Ecologisch onderzoek aan geschoten vossen in Zuid-Limburg, 2002-2003. Rapport Bureau Mulder-natuurlijk e.a., 33 pp. + bijlagen.
- Niewold, F.J.J., 1976. De bestudering van de ecologie van de vos (*Vulpes vulpes*) in verband met zijn rol bij de verspreiding van rabies. Intern rapport Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Arnhem.
- Schierbeek, A., 1927. Het Meijendelonderzoek in 1926. *De Levende Natuur* 32:132-140.
- Suarez, F. & J. Manrique, 1992. Low breeding success in Mediterranean shrubsteppe passerines: Thekla Lark *Galerida theklae*, Lesser Short-toed Lark *Calandrella rufescens*, and Black-eared Wheatear *Oenanthe hispanica*. *Ornis Scandinavica* 23: 24-28.
- Swaen, A.E.H., 1948. Jacht bedrijf. Leiden
- Trewhella, W.J., S. Harris & F.E. McCallister, 1988. Dispersal distance, homerange size and population density in the red fox (*Vulpes vulpes*): a quantitative analysis. *Journal of Applied Ecology* 25: 423-434.
- Valk, R. van der, 1996. De mogelijke invloed van Vossen *Vulpes vulpes* op de broedbiologie van de Kuifeend *Aythya fuligula* in de Amsterdamse Waterleidingduinen. *Limosa* 69(3):97-102.
- Verstrael, T.J., G.J. de Bruijn & W.J. ter Keurs, 1990. Schade door vossen en andere roofdieren aan huisdieren. Rapport Milieubiologie Rijksuniversiteit Leiden.
- Vliet, F. van der & G. Baeijens, 1995. Voedsel van vossen in de duinen: variatie in ruimte en tijd. Rapport GWA en VZZ. VZZ-mededeling 29.
- Vos, A. & U. Wenzel, 2001. The sex ratio of the red fox (*Vulpes vulpes*); an adaptive selection? *Lutra* 44: 15-22.
- Zee, van der, 1971. Reinaert de vos (*Vulpes vulpes*) in het Noordhollands Duinreservaat. PWN-wereld, januari 1971: 9-10.

## Bijlagen

**Bijlage 1. Gedetailleerde lijst van prooiresten, gevonden bij burchten met jonge vossen  
(bij paragraaf 4.2.)**

project	PWN-1	PWN-2	DZH	samen
<b>zoogdieren</b>				
konijn volwassen	132	14	33	179
konijn driekwart		2		2
konijn jong	20		7	27
konijn halfwas		2		2
haas	1	2	1	4
eekhoorn	1			1
rosse woelmuis	1			1
mol	1			1
egel			1	1
kat	2			2
wezel (heel)		1		1
<b>vogels</b>				
wilde eend man	1	7	7	15
wilde eend vrouw	10	2	8	20
wilde eend kuiken			1	1
krakeend vrouw	4			4
slobeend man			1	1
kuifeend vrouw			1	1
bergeend vrouw	3	1		4
'eend'		1		1
ei van eend		1		1
fazant man	4	1	1	6
fazant vrouw	14	4	3	21
fazant			1	1
houtduif	3	1	6	10
holenduif	2		6	8
'duif'			1	1
scholekster		1		1
houtsnip	1			1
waterhoen		1	1	2
meerkoet	2		6	8
stormmeeuw		1		1
kokmeeuw	1			1
'meeuw'			3	3
visdief	1			1
blauwe reiger		1		1
groene specht	1			1
ekster		1	2	3
vlaamse gaai	1			1
kauw			3	3
kraai			2	2
kerkuil			1	1
buizerd			1	1
spreeuw			1	1
merel	1		1	2
lijster spec	2			2
onbekende vogel	2			2
<b>huisdieren</b>				
lam			1	1
konijn tam			1	1
kip	8	5	12	25
parelhoen	1			1
kalkoen			1	1
eend tam	2	4		6
<b>overig</b>				
vis		1	3	4
kikker/pad	1			1
<b>TOTAAL</b>	<b>223</b>	<b>54</b>	<b>117</b>	<b>394</b>



## Bijlage 2.

### **Bewerking en onderling vergelijkbaar maken van de peilgegevens in de drie projecten**

In Mulder (2000) is gedetailleerd beschreven (paragraaf 4.1.3) hoe de in project DZH verzamelde peilgegevens werden bewerkt en geselecteerd om daaruit op betrouwbare en reproduceerbare wijze territoria te kunnen beschrijven, door middel van de 90% kernel-contour (90%KC). Voor project PWN-1 werd de zelfde werkwijze gevolgd, omdat de manier van gegevens verzamelen geheel vergelijkbaar was met die van DZH. In project PWN-2 werden echter enigszins andere methoden gevolgd; hieronder wordt beschreven hoe de gegevens uit dit project werden bewerkt om ze zo goed mogelijk vergelijkbaar te maken met die uit beide andere projecten.

Eerst werd uitgezocht wat elke zendervos ongeveer gedaan had, en werd van hem/haar een 'Karakteristiek' beschreven. Bekeken werd of er mogelijk territoriale perioden aanwezig waren; die werden geselecteerd, en volgens onderstaande methode geschoond van dubbele waarnemingen.

In de oorspronkelijke bestanden is niet opgenomen hoe nauwkeurig de peilingen (fixen) geacht worden te zijn; en niet is opgenomen of de dieren actief waren of niet. Deze laatste gegevens staan wel in de oorspronkelijke formulieren, maar door de chronologische opzet van die formulieren (in plaats van per vos) zijn die gegevens niet dan met zeer veel moeite boven water te halen. Daarom is bij de selectie van de peilingen, bruikbaar voor de bepaling van de KC90, uitgegaan van de afgelegde afstanden en verlopen tijd tussen de peilingen. Is de afgelegde afstand minder dan 10 meter, dan werden die peilingen weggegooid, tenzij de verstreken tijd tussen de (losse) peilingen meer was dan enkele uren (bijvoorbeeld bij opeenvolgende dagrustplaatsen op dezelfde plaats). Soms zijn er twee opeenvolgende peilingen met heel kleine tussenpoos en een grote verplaatsing; dit lijkt op een correctie, in het algemeen is de eerste dan weggelaten.

Ook werden duidelijke uitstapjes handmatig uit de selectie verwijderd (wel kort beschreven in de 'Karakteristiek'), op dezelfde manier als bij de andere projecten. De overgebleven peilingen werden verder behandeld zoals beschreven in paragraaf 4.1.3 van Mulder (2000).