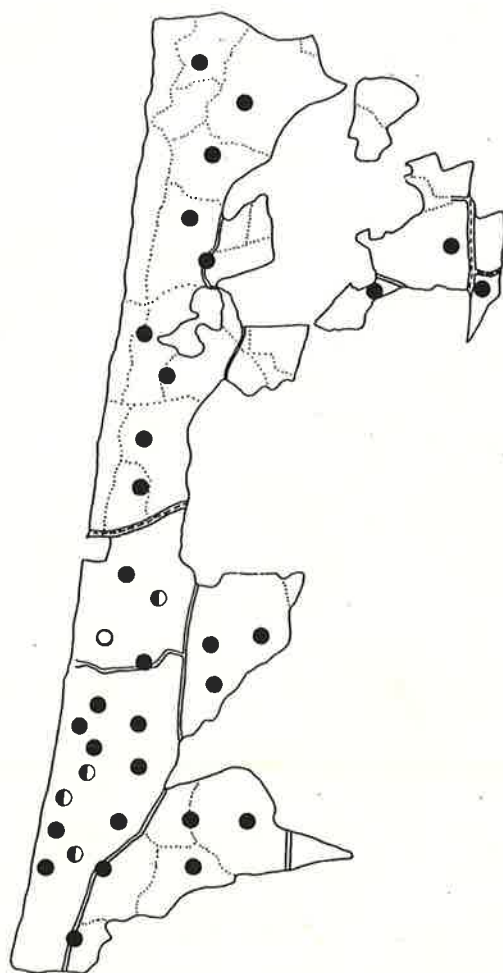
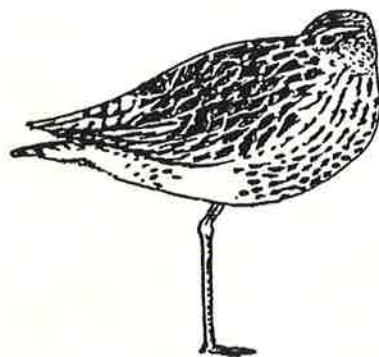


De vos in het Noordhollands Duinreservaat Deel 5: De wulpenpopulatie

J.L. Mulder
A.H. Swaan



pwn
provinciaal
waterleidingbedrijf van
noord-holland



RIJKSINSTITUUT VOOR NATUURBEHEER

Arnhem, Leersum en Texel

Verslag van een vijfjarig onderzoek, 1979-1984, uitgevoerd in opdracht van het Provinciaal Waterleidingbedrijf van Noord-Holland en in samenwerking met het Rijksinstituut voor Natuurbeheer te Arnhem. Financiële bijdragen werden verder verkregen van de Directie Natuur, Milieu en Faunabeheer (Ministerie van Landbouw en Visserij), van de Vereniging tot Behoud van Natuurmonumenten in Nederland en van de Koninklijke Nederlandse Jagersvereniging. Het verslag bestaat uit vijf delen: RIN-rapport 88/41-45.

Bestellingen richten aan het PWN, postbus 5, 2060 BA Bloemendaal.

© PWN & J.L.Mulder, 1988

De vos in het Noordhollands Duinreservaat

Deel 5: De wulpenpopulatie

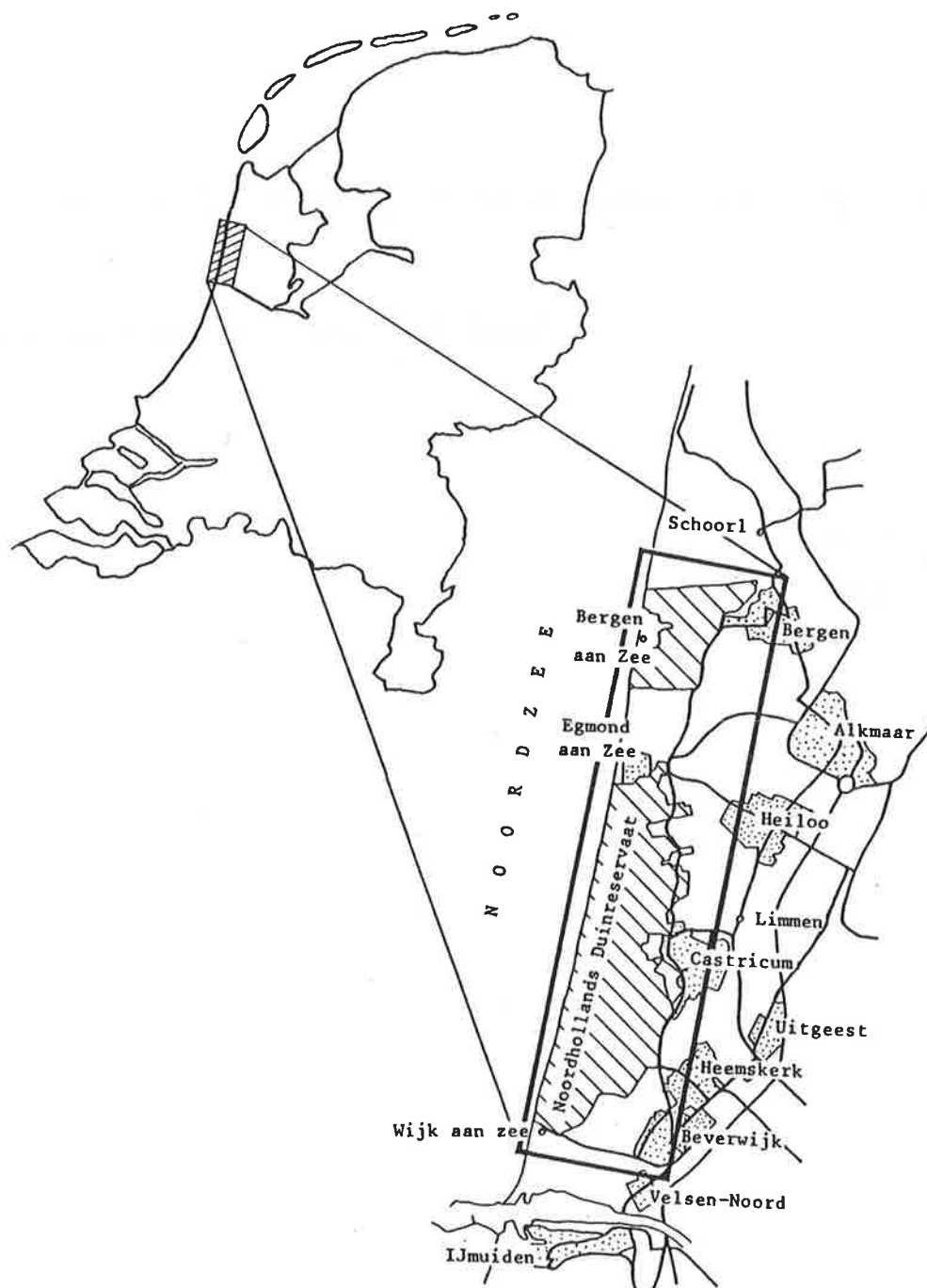
J.L.Mulder

A.H.Swaan

RIN-rapport 88/45

Uitgave: Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Arnhem, en
Provinciaal Waterleidingbedrijf van Noord-Holland, Bloemendaal

Ligging van het Noordhollands Duinreservaat in Nederland



INHOUDSOPGAVE.

	blz
Voorwoord	1
Samenvatting	3
1. Inleiding	5
2. Verspreiding van de wulp, en voorkomen in Nederland	7
3. De populatie-omvang in het Noordhollands Duinreservaat	11
3.1. Gegevens uit de periode 1938-1972	11
3.2. Inventarisatie-resultaten 1982-1984	13
3.3. Vergelijking met vroeger	17
3.4. Surplus?	19
4. Tijdsverloop in het gedrag van de wulpen, en broedbiologie	23
4.1. Aanlooperperiode tot de broedtijd	23
4.2. Plaatstrouw	23
4.3. Slaapplaatsen	25
4.4. Broedtijd en legsels	25
4.5. Jonge wulpen	27
4.6. Verblijfplaatsen buiten de broedtijd	27
5. Broedsukses	31
5.1. Broedsukses in het Noordhollands Duinreservaat	31
5.2. Overleving van legsels	33
5.3. Overleving van pullen	35
5.4. Sterfte-oorzaken bij pullen	36
5.5. Overleving na het uitvliegen	39
5.6. Vergelijking van het broedsukses met andere broedterreinen	41
5.7. Broedsukses en levensduur	41
6. Factoren die het broedsukses kunnen beïnvloeden	43
6.1. Gedrag van wulpen ten opzichte van mogelijke storingsbronnen	43
6.1.1. Inleiding	43
6.1.2. Predatoren	44
a. Voorkomen	44
b. Vogel-predatoren	45
c. Zoogdier-predatoren	47
6.1.3. Mensen	50
6.1.4. Overzicht	52
6.2. Kwantitatieve gegevens ten aanzien van storingen	53
6.2.1. Observaties	53
a. Observaties overdag	53
b. Nachtelijke observaties	55
c. Observaties met het oog op recreatie	55
6.2.2. Registratie van nest-attentie	59
6.2.3. Oorzaken van geregistreerde storingen	63
6.2.4. Oorzaken van legselverlies	65

7. Diskussie	67
7.1. Invloed van de vos	67
7.2. Invloed van overige predatoren	68
7.3. Invloed van rekreatie	69
7.3.1. Inleiding	69
7.3.2. Rekreatie op de paden	69
7.3.3. Rekreatie buiten de paden	70
7.4. Invloed van ander factoren	71
7.5. Toekomst van de wulpenpopulatie	73
8. Geciteerde literatuur	74
Lijst van tabellen	76
Lijst van figuren	76

Voorwoord

Na een afwezigheid van enkele eeuwen verscheen de vos ongeveer twintig jaar geleden weer in het Nederlandse Duingebied. In het Noordhollands Duinreservaat vestigde de vos zich definitief in het begin van de zeventiger jaren.

Verwacht mocht worden dat de komst van deze predator bepaalde invloeden zou uitoefenen op het oecosysteem van het duin. Teneinde het beheersbeleid t.a.v. de vos goed te onderbouwen werd op instigatie van ir.H.Veenendaal, destijds Adjunct-Directeur Terreinbeheer van het Provinciaal Waterleidingbedrijf van Noord-Holland (PWN), besloten een uitgebreid onderzoek in te stellen naar de leefwijze van de vos en naar de invloed van de vos op enkele prooidiersoorten. Het onderzoek vond gedurende vijf jaren, van 1979 tot 1985, plaats in het bij het PWN in beheer zijnde Noordhollands Duinreservaat.

De eerste fase van het onderzoek vond plaats onder auspiciën van de aan de afdeling Terreinbeheer van het PWN verbonden Natuurwetenschappelijke Adviescommissie en met personele en materiële medewerking van het Rijksinstituut voor Natuurbeheer. Gezien het ruime belang van het onderzoek werden in de tweede fase nog andere instanties bij het onderzoek betrokken: Ministerie van Landbouw en Visserij, Natuurmonumenten, de Koninklijke Nederlandse Jagersvereniging, de Nederlandse Vereniging van Jachtopzich- ters en de dieroecologische vakgroepen van de Vrije Universiteit en de Rijksuniversiteiten van Utrecht en Leiden.

De definitieve verslaglegging van het uitgebreide onderzoek heeft helaas geruime tijd op zich laten wachten. De reden hiervoor is van personele aard, waardoor uitwerking en verwerking van de vele verzamelde gegevens voornamelijk in vrije tijd moest plaatsvinden.

Wij spreken grote waardering uit voor alle bij het onderzoek betrokken studenten en vrijwilligers. Een bijzonder woord van dank verdienen de medewerkers van het PWN voor hun jarenlange inzet. Tot slot willen wij drs.J.L.Mulder complimenteren met het door hem en onder zijn leiding uitgevoerde degelijke en inventieve onderzoek en de door hem verzorgde verslaglegging.

juli 1988

namens het Provinciaal Waterleidingbedrijf van Noord-Holland:

C.Sprey
Directeur

namens het Rijksinstituut voor Natuurbeheer:

Dr.W.J.Wolff
Directeur Onderzoek

Samenvatting.

Van 1981 tot 1984 is de wulpenpopulatie in een deel van het NHD geïnventariseerd op aantal bezette territoria en op broedsukses. Het aantal territoria is door de jaren heen min of meer konstant, en bedraagt 2.8-3.3 territoria per 100 ha (1 km²). Een enkel territorium wordt bezet door een solitair mannetje, de overige door broedparen. Daarnaast komen in de populatie enkele "losse" wulpen voor. Vergeleken met de vijftiger en zestiger jaren broeden er nu minder wulpen in het NHD. Dit wordt voornamelijk geweten aan vermindering van de voor wulpen geschikte oppervlakte, door de voortgeschreden bebossing en het dichtgroeien van valleien met struweel (hfdstk 3).

Wulpen arriveren begin maart in het duin; ze besteden in de beginperiode veel tijd buiten het duin, fouragerend in de weilanden ten oosten ervan. Allengs wordt meer tijd in het duin doorgebracht, en eind maart kunnen de vroegste eieren verschijnen. Het mannetje broedt 60 tot 70 % van de tijd, inclusief de nacht, en het vrouwtje dus 30 tot 40 %. Het vrouwtje verblijft 's nachts niet in het duin, maar slaapt op een gezamenlijke slaapplek op het strand. Daar konden 22 wulpen worden gevangen, en worden voorzien van individuele kleurring-kombinaties. Het inzicht in de inventarisatie-resultaten werd daardoor sterk vergroot. Vanaf eind mei vertrekken de wulpen die geen broedsukses hadden, en vanaf midden juli zijn er meestal geen wulpen meer in het duin te vinden. Volwassen wulpen brengen het winterseizoen meestal door langs de kusten van Engeland of Frankrijk, jonge wulpen gaan ook naar het Iberisch schiereiland (hfdstk 4).

Het broedsukses van de wulpen in het NHD is laag. Ongeveer 25 tot 40 % van de paren broedt hun eerste of bij mislukken daarvan hun vervolglegsel suksesvol uit, maar in de meeste jaren overleeft slechts een klein deel van de jongen. Gedurende het totaal van de vier onderzoeksjaren vlogen er 10 tot 14 jonge wulpen uit, van in totaal ongeveer honderd paren. De meeste jongen vlogen uit in 1983, een jaar met een zeer nat voorjaar en diensgevolge een uitbundige vegetatiegroei, die zorgde voor meer dekking voor de eieren maar vooral voor meer voedsel in de vorm van insecten.

Hoewel de wulp door zijn hoge gemiddelde levensduur in het algemeen aan een laag broedsukses voldoende heeft, blijkt het broedsukses in andere broedterreinen buiten de vastelandduinen (zoals in het Fochteloërveen, op Vlieland en in enkele Duitse broedgebieden) in de regel wel hoger te zijn dan in het NHD. Het voortbestaan van de populatie in het NHD is afhankelijk van immigratie van jonge vogels van elders. Een geruststellende gedachte daarbij is, dat uit onderzoek in Duitsland blijkt dat veel jongen zich buiten hun geboortepopulatie vestigen (hfdstk 5).

Door uitgebreide observaties, zowel overdag als 's nachts, en door registraties van nest-attentie werd inzicht verkregen in het optreden van storingen bij het bebroeden van de legsels. De storingen overdag zijn meestal kort, en worden meestal door mensen veroorzaakt. De onderbrekingen van het broeden 's nachts worden waarschijnlijk steeds door vossen veroorzaakt. Ze kunnen tamelijk lang duren, omdat de van het nest afgejaagde wulp in de regel pas weer terugkeert bij dageraad.

Zulke lange onderbrekingen van het broeden blijken niet persé fataal te zijn voor de ontwikkeling van de eieren. Hoogstwaarschijnlijk vallen volwassen wulpen slechts uiterst zelden ten prooi aan een vos, omdat ze op tijd het nest verlaten. Vermoedelijk is de vos wel verantwoordelijk voor het verdwijnen van de meeste legsels (hfdstk 6).

De konklusies van het wulpenonderzoek houden in, dat de drie belangrijkste factoren, die momenteel invloed hebben op de wulpenpopulatie, de vos, de recreatie en de vegetatie zijn. De vos heeft een negatieve invloed op het broedsukses, maar niet op het aantal zich vestigende wulpen. Mogelijk is dat laatste wel het geval in andere broedterreinen, met name ten zuiden van het Noordzeekanaal, waar de vos een veel hogere aktiviteit gedurende de daglicht-uren vertoont.

De bezoekers van het NHD moeten zich aan de paden houden. Er is daardoor geen sprake van een negatieve invloed van de recreatie op het broedsukses. Wel is het zo, dat het paden-netwerk vermoedelijk een vrij grote invloed uitoefent op de vestiging van wulpen in het terrein, en een optimale spreiding van de territoria tegengaat. De hoogste dichtheid van wulpen werd vastgesteld in het grootste niet met paden doorsneden terreindeel. Mogelijk spelen met name de trimmers, die ook reeds in het vroege voorjaar actief zijn, hierbij een rol; op trimmers blijken wulpen veel heftiger te reageren dan op gewone wandelaars.

Drie aspecten van de vegetatie-ontwikkeling spelen een rol. Door het dichtgroeien van delen van het terrein met struweel vermindert het voor wulpen geschikte gebied. Grote oppervlakten in het broedgebied van de wulp vertonen een door konijnen zeer kort afgegraaide, "vermoste" begroeiing. Tenslotte is er nauwelijks meer verschil tussen de vegetatie op de duintoppen en in de valleien. De indruk bestaat dat er in normale jaren door gebrek aan voldoende vegetatie-struktuur een gebrek aan voldoende insekten is, waardoor de overleving van de jonge wulpen, die hun voedsel zelf moeten bemachtigen, slecht is (hfdstk 7).

1. Inleiding.

De rapportage over het onderzoeksproject is verdeeld over vijf rapporten, onder de titel "De vos in het Noordhollands Duinreservaat". In Deel 1, "Organisatie en Samenvatting", is het advies opgenomen, dat de Natuurwetenschappelijke Adviescommissie na afsluiting van het onderzoek heeft uitgebracht aan Provinciale Staten van Noord-Holland, ten behoeve van het beheer van de vossenpopulatie. Dit advies bevat een samenvatting van de belangrijkste resultaten.

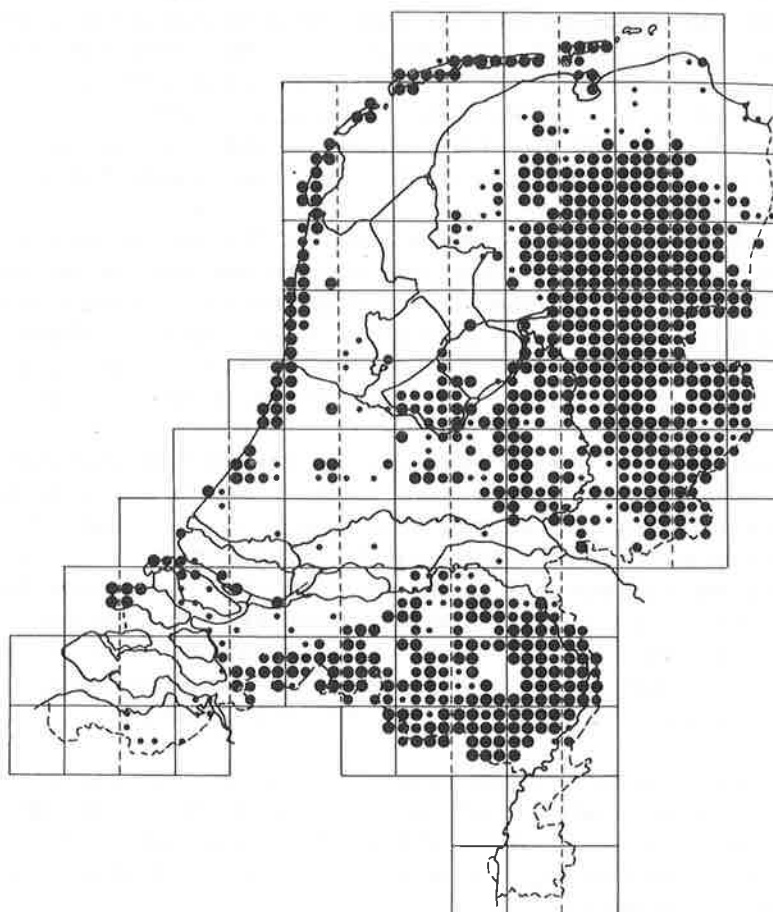
Verder wordt in Deel 1 de organisatie van het onderzoeksproject uiteengezet en wordt alle bij het onderzoek ondervonden hulp verantwoord. Een uitermate belangrijk aandeel in het onderzoek is geleverd door de vele studenten; hun bijdragen staan vermeld in Deel 1.

De delen 2 t/m 5 doen verslag van de resultaten van het onderzoek zelf. Deel 2, "Het voedsel van de vos", bevat een verslag van het onderzoek naar de inhoud van vossekeutels en naar de prooi-resten bij de burchten. Deel 3, "De vossenpopulatie", behandelt het onderzoek dat voornamelijk met behulp van zenders werd verricht aan de vossenpopulatie: aantallen, populatie-structuur, voortplanting, dispersie en dergelijke. Van het onderzoek naar de fazanten en de invloed van de vossen op deze soort wordt verslag gedaan in Deel 4, "De fazantenpopulatie".

Tenslotte bevat het voor U liggende Deel 5, "De wulpenpopulatie", de resultaten van het onderzoek naar het wel en wee van de wulpen die in het NHD broeden. Voor het onderzoek aan potentiële prooidieren van de vos werden twee opvallende en karakteristieke soorten uitgekozen, met een uiteenlopende levenswijze, die door het feit dat ze op de grond broeden een bepaalde kwetsbaarheid voor predatie door de vos bezitten.

Voor het onderzoek naar de invloed van de vos op bodembroeders werden twee soorten gekozen, de fazant (zie Deel 4) en de wulp. De wulp is een opvallende en karakteristieke broedvogel van het open duin, die vooral gewaardeerd wordt vanwege zijn baltsvluchten, zijn mooie geluiden en zijn forse alarmeren als men te dicht bij de jongen komt. Zonder de wulp leeft het duin niet, in de ogen van veel duinbezoekers van oudsher. Meer kennis over het doen en laten van de wulp in het duin van nu, kan leiden tot begrip van de oorzaken van veranderingen in het voorkomen van de wulp in het verleden en in de toekomst.

Het doel van deze rapportage is vooral het geven van een grondig verslag van het onderzoek in het NHD. Er is daarbij niet gestreefd naar het geven van een compleet overzicht van datgene wat elders in soortgelijk onderzoek is gevonden; het gebruik van de literatuur is dus tamelijk beperkt geweest.



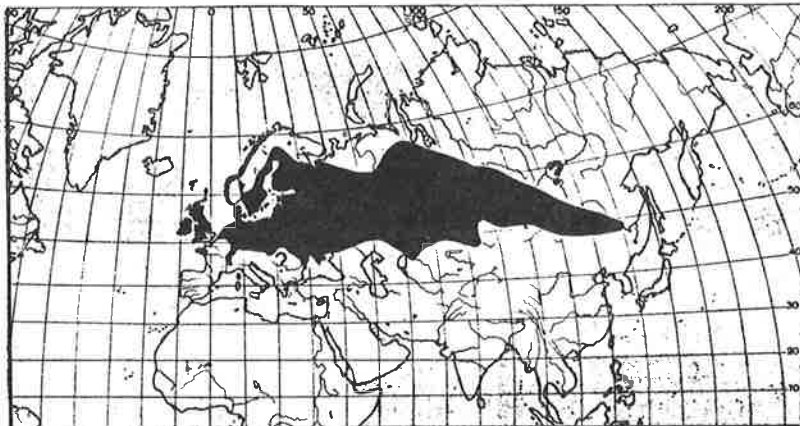
Figuur 2.

De verspreiding van de wulp als broedvogel in Nederland, volgens gegevens uit 1975-1979 (Teixeira, 1979).

● zeker broedend; • waarschijnlijk broedend; • mogelijk broedend

2. Verspreiding van de wulp, en voorkomen in Nederland.

De wulp komt voor in een tamelijk groot gebied dat zich uitstrekt als een band door Europa en Azië (figuur 1). Nederland ligt in het zuidwestelijke puntje daarvan, en er zijn ten zuiden van ons land weinig broedgebieden van betekenis te vinden.



Figuur 1.

Verspreiding van de wulp als broedvogel in de wereld (naar Voous, 1960)

Braaksma (1960) was de eerste die een overzicht gaf van het voorkomen van de wulp in Nederland. Hij schatte dat er in de vijftiger jaren tussen de 2000 en 2500 paar wulpen in Nederland broedden. Zijn schattingen zijn vermoedelijk te laag geweest (Teixeira, 1979). Het is wel aardig dat Braaksma vermeldt dat rond de eeuwwisseling slechts weinig wulpen broedden op de waddeneilanden Texel, Vlieland en Terschelling, terwijl Ameland en Schiermonnikoog pas tussen 1920 en 1930 door wulpen werden bevolkt.

Een meer recente schatting voor Nederland (1975-1979) komt uit op een totaal van 3000 paar (Teixeira, 1979). Van Dijk (1983) schatte het aantal wulpen op grond van de laatste gegevens rond 1982 op 5000 tot 5400 broedparen. In de laatste jaren blijkt dat de wulp zich aan het aanpassen is aan de veranderingen in ons landschap, en in toenemende mate gaat broeden in gewoon grasland (Van den Bergh, 1986). De toename van het aantal broedparen in Nederland berust met name op de snelle groei van deze nieuwe "grasland-populaties".

Ook op opgespoten terreinen broeden hier en daar wulpen. Wijzelf namen in 1984 een paar met grote pullen waar in het westelijk havengebied van Amsterdam. Er zouden in dat jaar 10 territoria geweest zijn aldaar (Walters, 1984).

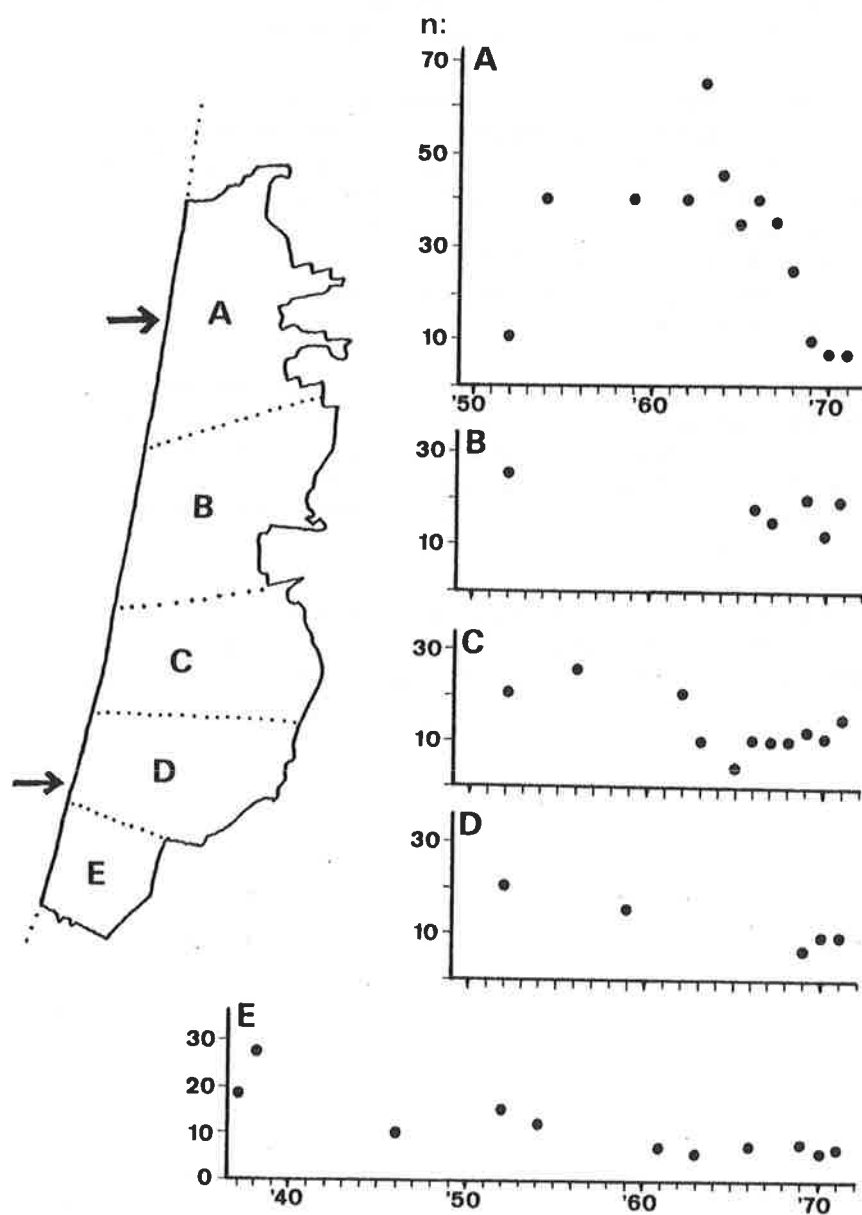
De verspreiding van de wulp als broedvogel in Nederland tussen 1975 en 1979 wordt weergegeven in figuur 2.

Internationaal gezien is Nederland als broedgebied niet zo belangrijk voor de wulp. Van Dijk (1983) verzamelde de volgende gegevens over het aantal broedparen in een aantal Europese landen: Groot Brittannië plus Ierland 40.000-70.000, België 500-550, Denemarken 250-350, Noorwegen 5100, Zweden 20.000, Finland 12.000-50.000. Glutz et al. (1977) noemen nog: Frankrijk > 500, en West Duitsland 3000-3500.

Veel belangrijker is Nederland als voedselgebied in de trektijd, en als overwinteringsgebied. Zo waren er in het waddengebied in januari 1974 52.000 wulpen aanwezig. In de nazomer kunnen er zelfs 90.000-100.000 in het waddengebied zijn. In het Deltagebied liggen de jaarmaxima rond 20.000 wulpen (Meininger et al., 1984); dit kunnen echter gedeeltelijk dezelfde wulpen zijn als op een ander moment in het waddengebied geteld worden.

Niet alleen in de getijdegebieden, maar ook in de weidegebieden van Nederland kunnen zich in herfst en winter zeer veel wulpen ophouden. Zo werden er op de tien slaappleatsen die bekend waren in Noord Holland in november 1982 2300 wulpen geteld, en na inval van vorst in november 1978 zelfs 9000 exemplaren (Rozemeijer, 1983).

De totale omvang van de winterpopulatie in West-Europa wordt door Cramp & Simmons (1982) geschat op 280.000 wulpen. Nederland heeft daarvan, tenminste voor een deel van de tijd, dus ongeveer 45 % binnen zijn grenzen.



Figuur 3.

Aantallen broedparen van de wulp in vijf deelgebieden van het NHD, tussen 1937 en 1972; gegevens uit oude PWN-verslagen.
A - Egmond; **B** - Bakkum; **C** - Castricum; **D** - Heemskerk;
E - Wijk aan Zee.

3. De populatie-omvang in het Noordhollands Duinreservaat.

3.1. Gegevens uit de periode 1938-1972.

Vanaf 1938 werden door de beheerders van de verschillende deel-terreinen in het Noordhollands Duinreservaat jaarverslagen gemaakt, waarin onder andere gegevens over de stand van verschillende vogelsoorten werden vermeld, vaak vergezeld van allerlei bijzonderheden. Uit deze (in totaal meer dan 200) verslagen uit het archief van het P.W.N. werden alle gegevens met betrekking tot wulpen verzameld, en uitgewerkt.

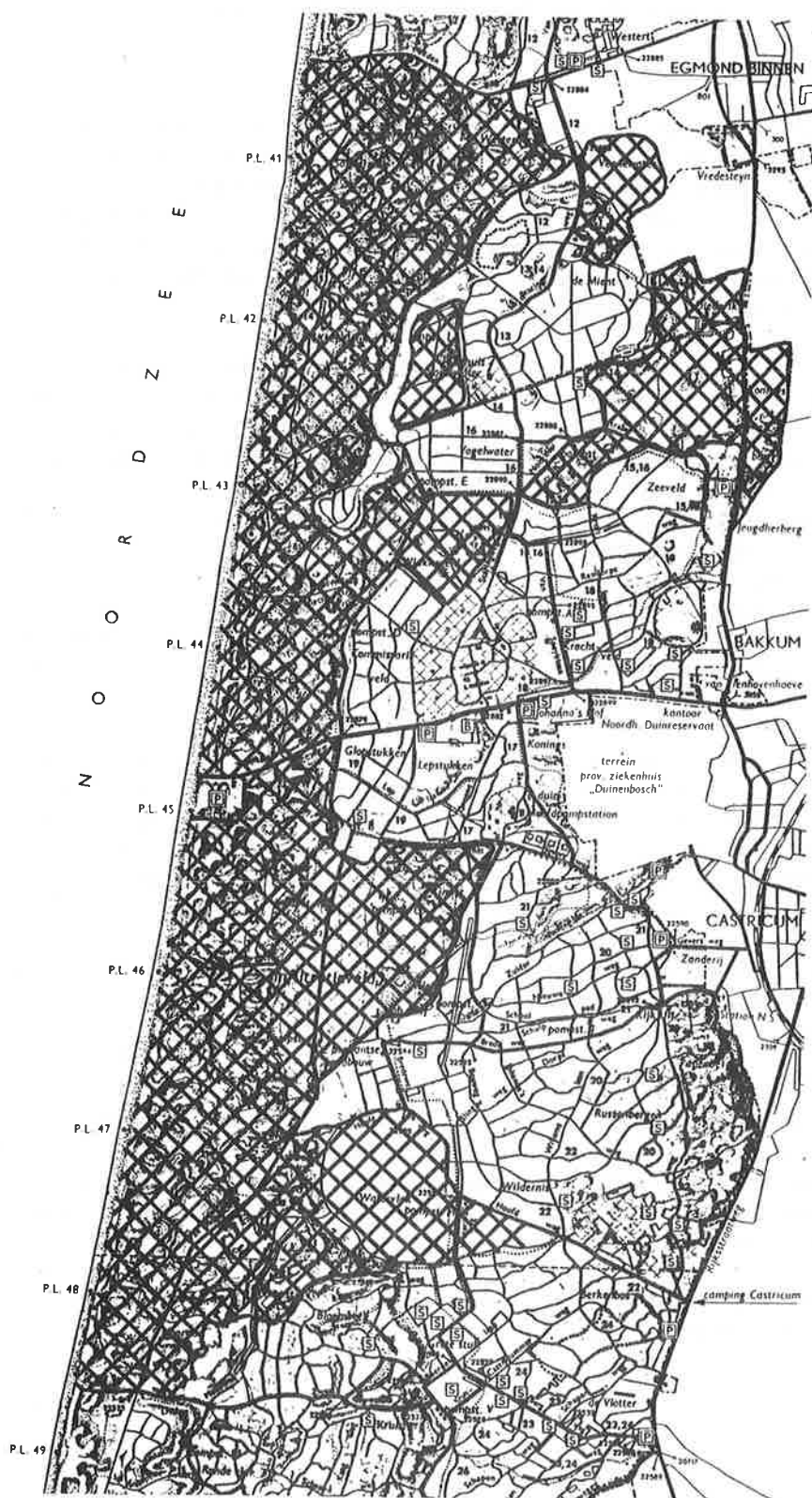
Omdat aan de wulp natuurlijk slechts een klein deel van de aandacht van de beheerders besteed werd, en de meeste beheerders niet zo'n grondige kennis van het gedrag van deze soort hadden, dienen de gegevens met een zekere reserve beschouwd te worden. De meer betrouwbare en meest volledige gegevens zijn afkomstig uit de verslagen van de heer E.Kortenoever, die het bezoekerscentrum "De Hoep" lange tijd beheerde.

Soms veroorzaakte de komst van een nieuwe jachtopziener opeens een sprong in de jaarlijkse aantallen wulpen in een deel-terrein. Dat was met name het geval in terrein Egmond (zie figuur 3). Soms is uit de verslagen ook niet op te maken of er sprake is van aantal individuen of van aantal paren.

Figuur 3 toont de (vroegere) deel-terreinen in het zuidelijk deel van het Noordhollands Duinreservaat, en de aantallen wulpenparen zoals die in de oude verslagen gevonden werden, apart weergegeven voor elk deel-terrein. Er zitten nogal wat lacunes in de gegevens, maar uit 1952 is er een komplette schatting, op basis van een gedeeltelijke inventarisatie door de heer Kortenoever. In het gehele zuidelijke terrein, zoals weergegeven in figuur 3, zouden toen 90 paar wulpen voorkomen. In het gedeelte dat door ons in de laatste jaren werd geïnventariseerd (tussen de pijlen in figuur 3, zie ook figuur 4 en 5) zouden toen ongeveer 65 paar gebroed hebben.

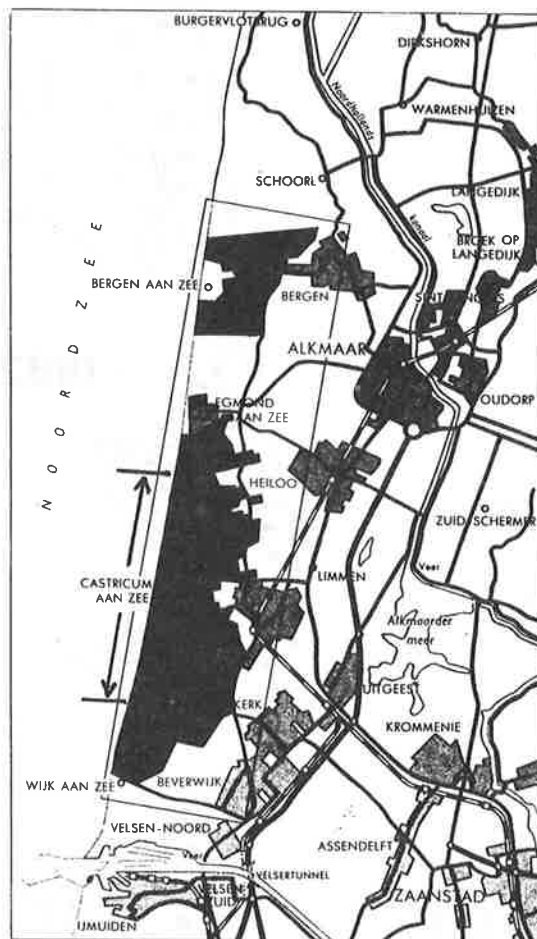
Wanneer we vervolgens de laatste drie jaren waarvan verslag-gegevens beschikbaar zijn (1969-1971) middelen, dan zouden er rond 1970 ongeveer 46 paar wulpen in het gehele zuidelijke terrein gebroed hebben, overeenkomend met 40 paar in het later door ons geïnventariseerde gedeelte.

In paragraaf 3.3 wordt verder ingegaan op deze oude gegevens, in relatie tot de recente gegevens.



Figuur 4.

Het geïnventariseerde deel van het NHD (gearceerd): het in principe voor wulpen geschikte terrein tussen Egmond Binnen en Heemskerk.



Figuur 5.

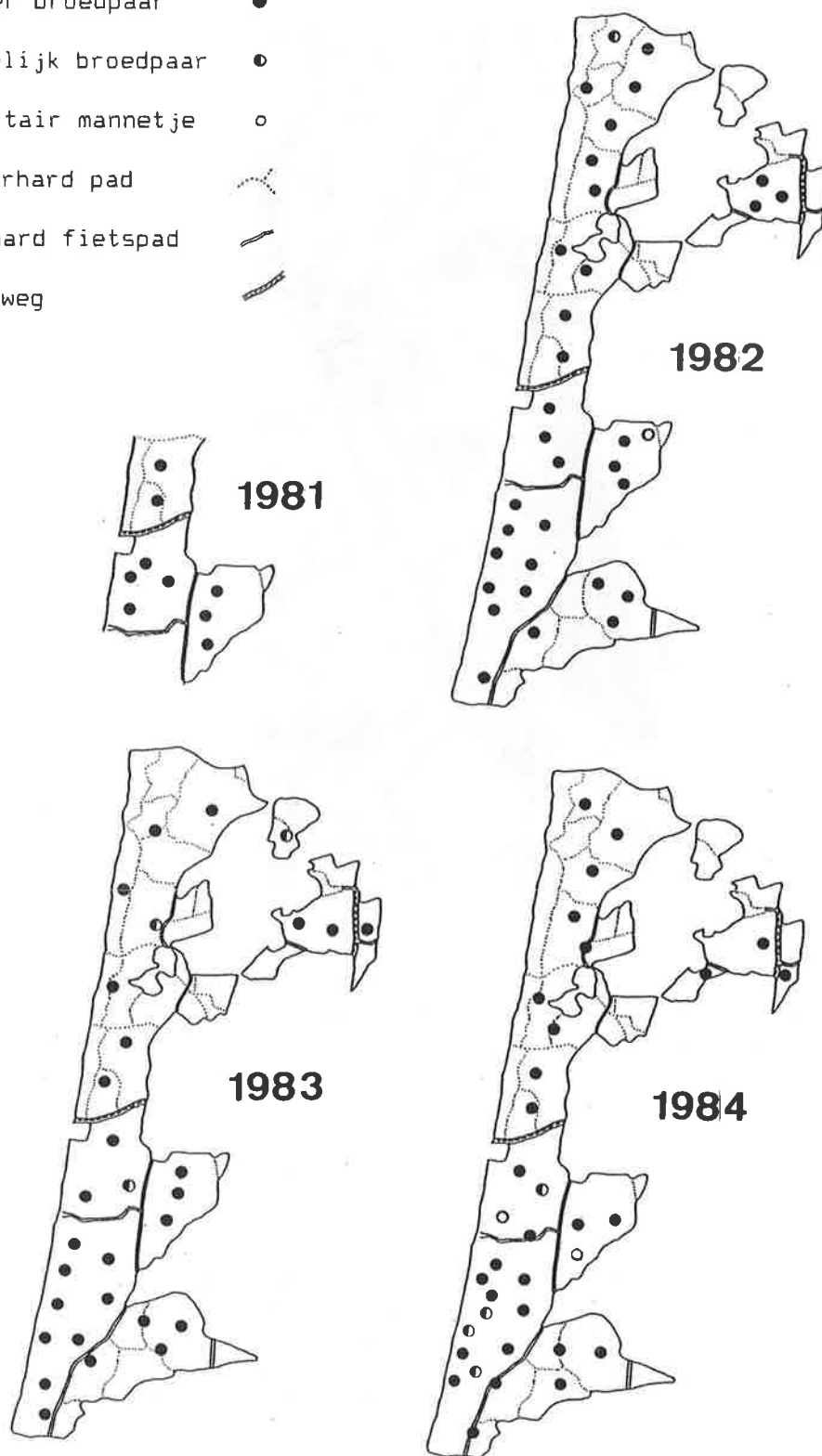
Ligging van het Noordhollands Duinreservaat in Noord Holland. Met pijlen is aangegeven welk deel werd geïnventariseerd.

3.2. Inventarisatie-resultaten 1982-1984.

Van 1981 tot en met 1984 werd een deel van het Noordhollands Duinreservaat op wulpen geïnventariseerd (figuur 5). In 1981 betrof dat nog slechts 260 ha, vanaf 1982 steeds 1055 ha, namelijk al het open duinterrein gelegen tussen de Middenweg ter hoogte van Egmond Binnen en de Zwarteweg ter hoogte van Heemskerk (figuur 4).

In de loop der jaren werden veel wulpen gevangen en voorzien van een individuele combinatie van kleurringen. De meeste werden gevangen op een slaappleats op het strand (zie hoofdstuk 4), een aantal met een slagnet en een opgezette wulp, en een aantal op het nest. De aanwezigheid van een flink aantal herkenbare wulpen vergrootte het inzicht tijdens de inventarisaties aanzienlijk.

- zeker broedpaar ●
- mogelijk broedpaar ◐
- solitair mannetje ○
- onverhard pad - - -
- verhard fietspad —
- autoweg =



Figuur 6.

Overzicht van de inventarisatie-resultaten in de vier onderzoeksjaren. De stippen geven zoveel mogelijk de centra van de territoria aan. Legenda linksboven.

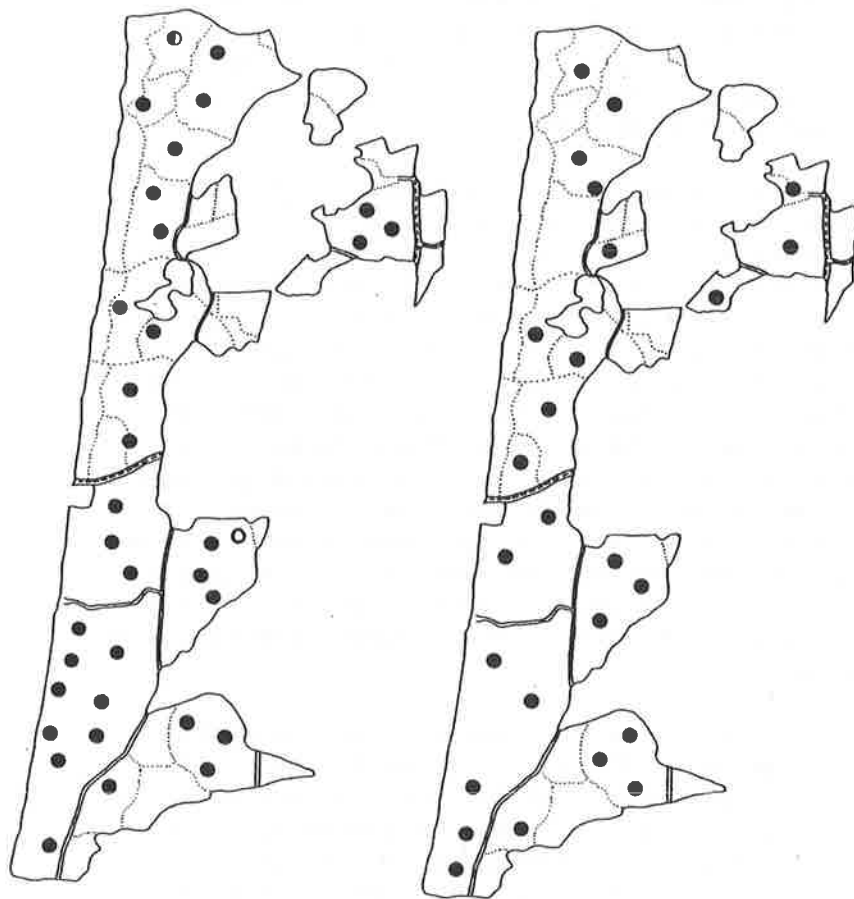
De resultaten van de inventarisaties zijn weergegeven in figuur 6.

Er zijn weinig verschillen tussen de jaren. Deze verschillen zijn waarschijnlijk voor een groot deel veroorzaakt door verschillen in inventarisatie-intensiteit tussen de jaren. Zo is er in 1983 een hiaat geweest in de inventarisatie van het noordelijk deel en is in 1984 het zuidelijk deel veel intensiever bekeken dan in 1982 en 1983.

Hoewel het gedrag van de wulp vaak nogal opvallend is, is het uitvoeren van een nauwkeurige inventarisatie toch niet gemakkelijk, en kost het veel tijd, en veel inzicht in het gedrag. Vroeg in het seizoen zijn de "baltsvluchten", in feite territorium-markeer-vluchten, een goede indicatie van de ligging van een territorium; er vinden in die periode echter ook nogal wat verschuivingen plaats van dag tot dag. Ongepaarde mannetjes vertonen die baltsvluchten zeer frequent, om een vrouwtje aan te trekken. Zodra de eerste eieren verschijnen gaan veel wulpen zich zeer onopvallend gedragen, waardoor ze aan de aandacht van de onderzoeker kunnen ontsnappen. Sommige mannetjes vestigen zich pas in het terrein als andere al zitten te broeden. Het verlies van legsels kan er toe leiden dat paren (tijdelijk) vertrekken, of juist weer opvallend aanwezig zijn. Al deze verschijnselen bemoeilijken het inventariseren.

In totaal werden in de vier onderzoeksjaren dus respectievelijk 9, 33-34, 27-30 en 31-35 territoria vastgesteld. Dit komt overeen met een dichtheid van 2.8 tot 3.3 territoria per 100 ha (1 km²). Figuur 6 laat zien dat er tussen de verschillende terreindelen verschillen bestaan in populatie-dichtheid. De hoogste dichtheid, van ongeveer 5 territoria per 100 ha, wordt bereikt in het grootste niet met paden doorsneden terreindeel.

In 1982 was één van de vastgestelde territoria slechts bewoond door een solitair mannetje, in 1984 was dat het geval in twee territoria.



Figuur 7.

Vergelijking van twee inventarisaties van wulpenterritoria in hetzelfde jaar (1982), in hetzelfde gebied, met verschillende methoden. Zie tekst. Legenda als in figuur 6.

Een goede illustratie van het effect van verschillen tussen inventarisatiemethoden op het eindresultaat is te zien in figuur 7. De linkerkaart geeft het resultaat van ons tamelijk intensieve onderzoek in 1982. De rechterkaart geeft het aantal wulpenparen aan dat in hetzelfde jaar werd vastgesteld door Reijnders e.a., die in opdracht van het P.W.N. een inventarisatie maakten van een aantal minder algemene vogelsoorten. Tijdens deze inventarisatie gingen de waarnemers niet of nauwelijks van de paden af. Vergelijking van beide kaarten laat zien, dat met name in de grotere terreingedeelten, die niet door paden worden doorsneden, een aantal paren werden gemist, vermoedelijk als gevolg van hun onopvallende gedrag.

3.3. Vergelijking met vroeger.

Wanneer we de populatie-omvang van vroeger, zoals die uit de oude verslagen naar voren komt (zie 3.1), vergelijken met de huidige, dan zien we een gestage achteruitgang: in het door ons geïnventariseerde terreindeel zouden in 1952 65 paar, in 1970 40 paar en in 1984 33 paar gebroed hebben. Afgezien van de onvermijdelijke en niet achterhaalbare verschillen in nauwkeurigheid tussen deze drie inventarisaties, lijkt er toch duidelijk sprake van een reële achteruitgang. Eén van de belangrijkste oorzaken hiervan moet gelegen zijn in een afname van de voor wulpen geschikte oppervlakte. Illustratief is wat dit betreft de volgende passage, uit het P.W.N.-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 'Vogelwater' bieden."

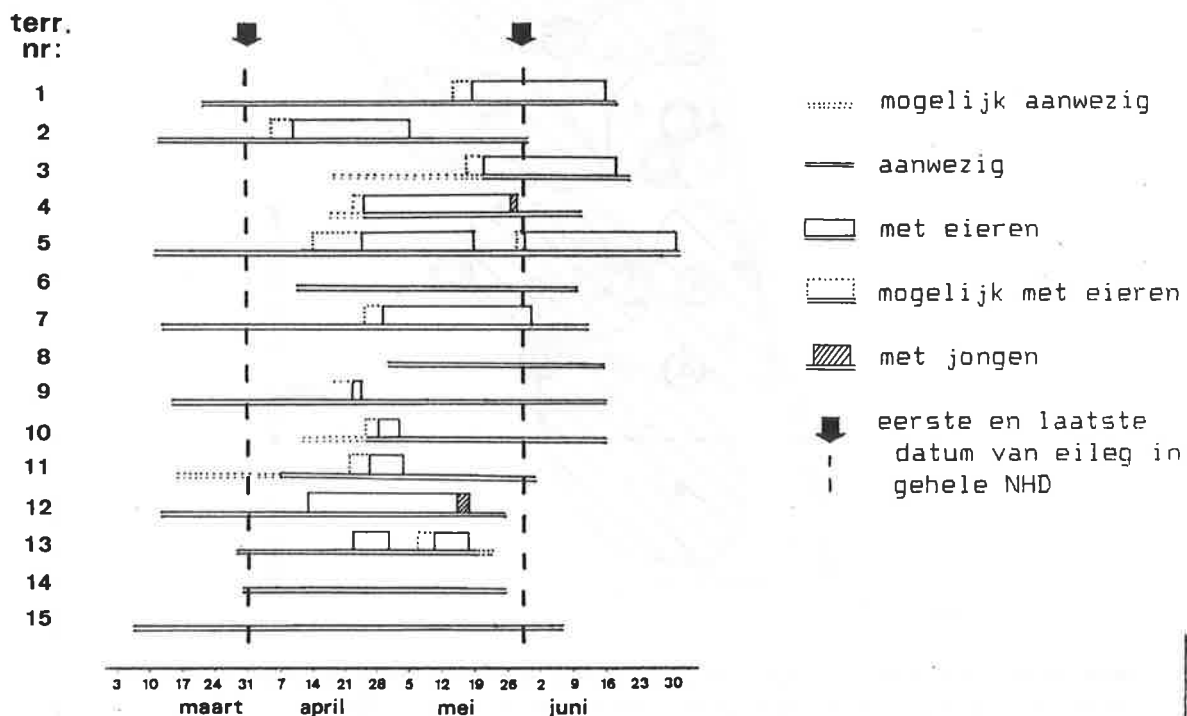
Deze bossen zijn nu ongeveer 50 jaar oud, en sinds lang broeden er geen wulpen meer... Helaas was het niet mogelijk een analyse te maken van de veranderingen in de voor wulpen geschikte oppervlakte binnen het N.H.D., maar sinds men het beplanten van het duin met naaldbout heeft stopgezet, rond 1960, is door natuurlijke dichtgroei van valleien met loofhout nog veel terrein verloren gegaan voor de wulpen. Ook nu broeden er hier en daar paren, bijvoorbeeld op het "Watervlak" en deels in het "Reservaat", onder Heemskerk, temidden van uitgestrekte struwelen van duindoorn. Waarschijnlijk zullen zulke territoria niet meer bezet worden door nieuwe wulpen, als de oude eenmaal gestorven zijn, omdat het terrein niet open genoeg meer is om aantrekkelijk te zijn.

3.4. Surplus?

Om na te gaan of er naast de broedende wulpen mogelijk nog een deel niet-broeders aanwezig is in het terrein, werd in 1984 het zuid-westelijke gedeelte van het geïnterviewde gebied uitgebreider bekeken. Het merendeel van de wulpen bezet een vast territorium gedurende de gehele broedperiode, van begin april tot begin juni (figuur 8). Daarnaast zijn er enkele paren die zich pas later definitief vestigen en een duidelijk territorium innemen.

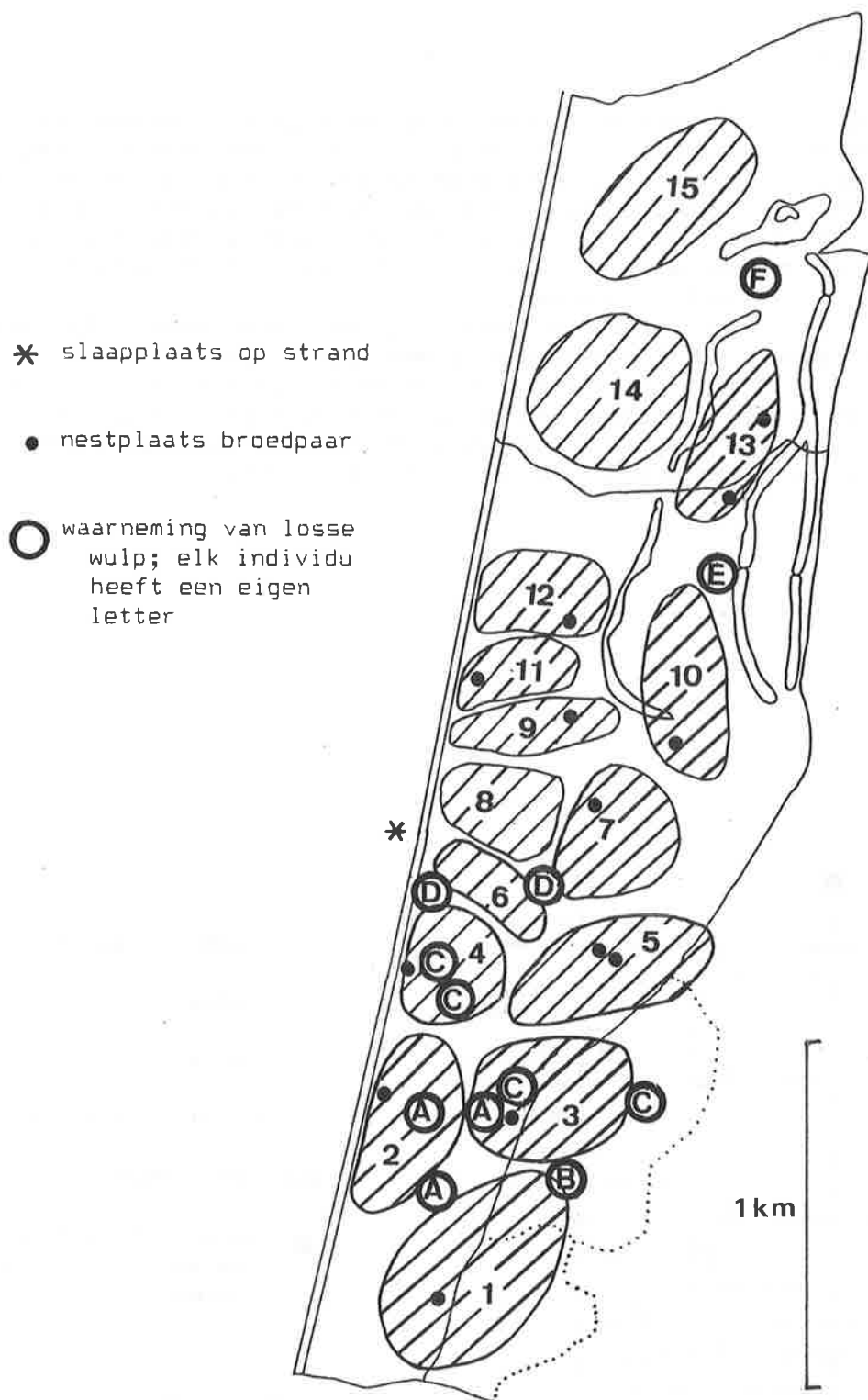
Er zouden verschillende redenen kunnen zijn voor deze late vestiging:

- de dieren hebben eerst ergens anders een legsel gehad
- de afname in de territorialiteit van de eerder gevestigde paren (toen die gingen broeden) maakte vestiging van nieuwe paren mogelijk
- de plek is tweede keus en wordt pas bezet als de broedtijd dringt
- de plek is verlaten door de oorspronkelijke bezitters.



Figuur 8.

Bezetting van de wulpenterritoria in het zuidelijk deel van het inventarisatiegebied in 1984. Nummering als in figuur 9.



Figuur 9.

Waarnemingen van "losse" wulpen (met een letter) tussen de territoria van de broedparen (gearceerd), in 1984.

Nummering als in figuur 8.

Waarnemingsdata van elk individu:

A : 26/3, 13/4, 7/6; **B** : 10/4; **C** : 26/3, 26/4, 10/4, 9/5;

D : 22/5, 14/6; **E** : 27/3; **F** : 30/3, 16/4.

In dit zuid-westelijke gebied zijn vier territoria waar nooit een legsel is gevonden (figuur 8). Territorium 14 werd bezet door alléén een mannetje dat gedurende een korte periode, begin april, een vrouwtje heeft gehad. Het is niet duidelijk of territorium 6 werkelijk een vast territorium van een paar is geweest over de aangegeven periode, of een tijdelijke verblijfplaats voor verschillende niet-gekleurringde paren. Wel is er een ei-restant gevonden in dit gebied. De overige twee territoria (15 en 8) werden wel bezet door een paar. Deze paren hebben waarschijnlijk wel legsels gehad maar die zijn nooit gevonden.

Buiten deze territoriumbezitters is er een aantal exemplaren waarvan de status minder duidelijk is. Ze komen niet tot broeden en zijn misschien te beschouwen als een "surplus". In figuur 9 zijn hun waarnemingen weergegeven. De met een letter aangeduide exemplaren zijn gekleurringde wulpen, gevangen op de slaappleats op het strand, aan het eind van het broedseizoen in 1983, het jaar vóór het hier beschouwde.

Exemplaar C werd al vroeg gesignaleerd met een vrouwtje. Rond de eerste waarnemingsplaats is hij gedurende het broedseizoen een aantal malen gesignaleerd. Mogelijk is dit paar door paar nummer 3 van deze plek verdreven, na al of niet een snel verdwenen legsel gehad te hebben. De exemplaren A, B, en D zijn niet duidelijk met een wijfje waargenomen. Exemplaar E is een mannetje dat zich op deze plek territoriaal gedroeg maar na gevangen te zijn nooit meer is teruggekomen. Exemplaar F is een mannetje dat zich samen met een vrouwtje gedurende enkele dagen op deze plek heeft opgehouden en eveneens nooit meer is teruggezien.

De los waargenomen wulpen zouden kunnen duiden op het bestaan van een surplus. Daartegen pleit het waarnemen van twee mannetjes (1982 en 1984) die gedurende het gehele broedseizoen een territorium bezetten zonder een vaste partner te krijgen. Een derde mannetje kreeg pas half april een partner (territorium 7). Hieruit zou kunnen blijken dat het aantal vrouwtjes dat beschikbaar is, beperkt is. Van één van de drie (aanvankelijk) solitaire mannetjes zou het territorium bestempeld kunnen worden als marginaal. Het territorium van de andere twee mannetjes lijkt niet te verschillen van territoria van succesvolle paren.

Uit gegevens van Kipp (1982) blijkt dat vooral de jonge vrouwtjes zich ver van hun geboortegebied vestigen als broedvogel. Opvolging van een uit een territorium weggevalen vrouwtje zou dan relatief snel kunnen plaatsvinden vanuit andere broedgebieden.

Tenslotte moet hier nog worden vermeld dat er herhaaldelijk waarnemingen werden gedaan van wulpen die tijdens de broedtijd in noordelijke of in zuidelijke richting over de duinen vlogen, hetgeen zou kunnen duiden op een zekere interactie tussen de verschillende broedgebieden langs de kust.

4. Tijdsverloop in het gedrag van de wulpen.

(De ringgegevens in dit en het volgende hoofdstuk werden verstrekt door de heer E.Kortenoever, en door de Euring Data Bank, Heteren.)

4.1. Aanlooperperiode tot de broedtijd.

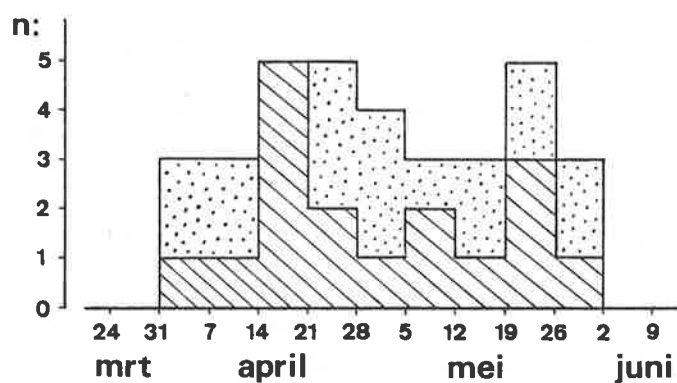
Wulpen zijn, buiten enkele groepjes doortrekkers in de vroege herfst, eigenlijk alleen in de broedtijd in het duin aanwezig. De vroegste wulpen worden meestal half februari gezien. Uit 26 van de jaren tussen 1938 en 1977 is de datum van eerste aankomst in de P.W.N.-verslagen te vinden: de vroegste was 27 januari, de laatste 30 maart. De gemiddelde aankomstdatum was 22 februari (standaardafwijking 11 dagen). De uiteindelijke territoriumgrenzen worden pas bepaald na de eerste week van maart. In de eerste periode zijn de wulpen vaak slechts een deel van de dag aanwezig in het terrein, meestal 's ochtends. Er wordt daarbij weinig tijd besteed aan fourageren. 's Middags vliegen ze weg naar het oosten, om te fourageren in de weilanden. Eén van onze gekleurringde wulpen werd daar in gezelschap van vier andere waargenomen. Reeds Jan P.Strijbos was het opgevallen dat "in het begin van het voorjaar de kieviten en wulpen, grutto's en tureluurs elke dag uit de duinen naar de laaggelegen en voedselrijke weilanden en polders trekken, waar ze dan gaan "azen", zoals de koddebeier het noemt" (Strijbos, jaar onbekend). (Later onderzoek aan de wulpen van het NHD toonde het belang van de weilanden als fourageergebied voor de in het duin broedende wulpen duidelijk aan.)

De in het duin doorgebrachte tijd wordt allengs langer, en begin april, soms eind maart al verschijnen de eerste eieren. De in de oude verslagen vermelde gegevens over de vroegste eieren geven het volgende beeld. Van 19 jaren tussen 1937 en 1969 zijn gegevens gevonden; de gemiddelde datum van het vroegste ei was 26 maart, de standaardafwijking ruim 8 dagen. We moeten hierbij echter wel bedenken, dat er hoogstwaarschijnlijk een duidelijke vertekening optreedt in dit soort gegevens, omdat het met name in de jaren met vroege legsels aantrekkelijk was de eerste eivondsten te noteren. In normale jaren en vooral in jaren met een trage start van het voortplantingsseizoen zal men het veel minder de moeite waard gevonden hebben iets te noteren. Ditzelfde geldt ook voor de gegevens over aankomstdatum.

Tot aan het moment van broeden, dat wil zeggen totdat er vier eieren zijn, slapen de wulpen niet in het duin, maar op de gemeenschappelijke slaapplekken erbuiten. Een onvolledig legsel laten ze dus onbewaakt achter. Ook van zilvermeeuw en grutto is bekend dat ze in de legfase 's nachts niet op de eieren zitten (Drent, 1973).

4.2. Plaatstrouw.

Uit de literatuur is vooral door het werk van Kipp (1982) bekend dat wulpen zowel plaatstrouw als paartrouw zijn. Onze nog beperkte gegevens tonen dat ook aan. Vijf van de zes in het territorium geringde wulpen keerden het jaar daarna terug op zelfde plaats; twee ervan vormden in beide jaren een paar. De zesde werd nooit terug gezien.



Figuur 10.

Verdeling van de data van het leggen van het eerste ei, in 1983 (gearceerd) en in 1984 (gestippeld); n=34.

Tabel 1. Broedverdeling tussen mannetje en vrouwtje, tijdens vier observatiedagen in 1984. 's Nachts broedde steeds het mannetje. Onder de daglichtperiode wordt verstaan de tijd tussen zonsop- en zonsondergang. Territorium nummers als in figuur 9.

nr.	terr. datum	observatie-periode			id. als broedduur vrouwtje	id. als percentage van 24 uur	id. als percentage v.daglicht
		van:	tot:	duur			
1	13/6	4:35	22:00	17 ^h 25'	6 ^h 50'	28.5	41.0
5	26/6	3:25	21:24	17 ^h 59'	10 ^h 47'	44.9	64.5
5	28/6	4:40	21:30	16 ^h 50'	7 ^h 42'	32.1	46.1
7	29/5	4:40	23:00	18 ^h 28'	9 ^h 10'	38.2	56.3
totaal of gemiddelde				80 ^h 22'	8 ^h 37'	35.9	52.0

4.3. Slaapplaatsen.

In 1983 ontdekten we een grote slaapplaats op het strand van Heemskerk, waar tegen het eind van de broedtijd maximaal 36 wulpen werden geteld. Daarvan konden er 22 gevangen worden met een kanon-net.

Verder werd een kleine slaapplaats op het strand tussen Castricum en Egmond gevonden, en vertrekken soms wulpen uit de meer oostelijke broedplaatsen in het duin naar onbekende slaapplaatsen ergens ten oosten en noordoosten van de duinen. Waarschijnlijk gaan ze niet erg ver weg.

Vanaf enkele dagen vóórdat het eerste ei gelegd wordt, zijn de wulpen nog slechts zelden afwezig, en halen ze hun voedsel wel grotendeels uit het duin. Slechts bij één paar werd (tweemaal) waargenomen dat het mannetje na de broedaflossing het duin uitvloog naar het oosten.

4.4. Broedtijd en legfels.

Figuur 10 toont de spreiding in de data van het leggen van het eerste ei van 34 legfels, 17 uit 1983 en 17 uit 1984. Alle legfels waarvan de datum van het leggen van het eerste ei bekend was of berekend kon worden zijn hier opgenomen, dus ook de vervolglegfels. Het is namelijk lang niet altijd mogelijk om vast te stellen of een laat legfel een vervolglegfel is, of een laat eerste legfel. Wulpen kunnen na verlies van het eerste legfel één vervolglegfel produceren, vaak binnen 8 tot 15 dagen na verlies van het eerste, maar doen dit niet altijd. Waarschijnlijk spelen hierbij vooral een rol de mate waarin het broeden reeds gevorderd is (wulpen die hun legfel verliezen op het moment dat de kuikens uitkomen beginnen slechts uiterst zelden aan een vervolglegfel) en de mate waarin het broedseizoen reeds gevorderd is op het moment van legfelverlies. Na eind mei beginnen nog maar weinig wulpen aan een nieuw legfel. Eind mei vertrekken de eerste, niet succesvolle wulpen dan ook alweer uit het duin.

Vrijwel steeds bestaat een wulpenlegfel uit 4 eieren, een enkele keer drie. Vooral in het begin van het seizoen duidt de aanwezigheid van minder dan vier eieren op predatie door vogel-predatoren, meestal in de legtijd.

Het broeden wordt zowel door het mannetje als door het vrouwtje gedaan. Tot voor kort werd gedacht dat het vrouwtje het leeuwendeel van het broeden voor haar rekening nam. Kennelijk was nog niet opgemerkt dat het mannetje in de regel 's nachts broedt.

Tabel 1 bevat de gegevens van vier complete observatiedagen, in 1984 besteed aan drie verschillende paren. Onder natuurlijke omstandigheden wordt een wulpennest vrijwel honderd procent van de tijd bebroed. Uit tabel 1 blijkt het vrouwtje daarvan ongeveer 36 procent voor haar rekening nam; bekijken we welk deel van de daglichtperiode ze broedde, dan zien we een meer gelijke verdeling tussen de sexen. Hierbij moeten we echter bedenken dat deze gegevens stammen uit het einde van de broedtijd; eenzelfde absolute broedduur van het vrouwtje in midden april zou betekenen dat ze 62 procent van de daglichtperiode zou broeden.

Het deel van de daglichtperiode dat besteed wordt aan broeden is vooral belangrijk met het oog op het fourageren. Omdat de wulpen in de broedtijd niet 's nachts fourageren, moet al het voedselzoeken gebeuren in de tijd dat ze tijdens daglicht "vrij" zijn.

De tijdsduur die het vrouwtje op het nest doorbrengt is meestal verdeeld in twee of drie afzonderlijke perioden. Rond zonsopgang lost ze het mannetje af, broedt een aantal uren, dan het mannetje een aantal uren, en vervolgens weer het vrouwtje. Eventueel lost het mannetje haar dan nog eens voor een korte periode af, voordat hij tegen de avond de "nacht-dienst" weer ingaat.

Het is overigens wel duidelijk dat storingen een sterke invloed hebben op de afwisseling van mannetjes en vrouwtjes bij het broeden. Als het vrouwtje, gedwongen bijvoorbeeld door naderende mensen, van het nest af gaat wordt ze vaak door het mannetje afgelost zodra de rust is weergekeerd. Het mannetje toont meestal een veel sterkere binding aan het nest dan het vrouwtje. Doordat na enige tijd het vrouwtje het broeden dan weer overneemt, kan het hele broedpatroon over de dag nogal versnipperd raken. Het zou kunnen zijn dat door herhaaldelijke storing het aandeel van het mannetje in het broeden vergroot wordt.

4.5. Jonge wulpen.

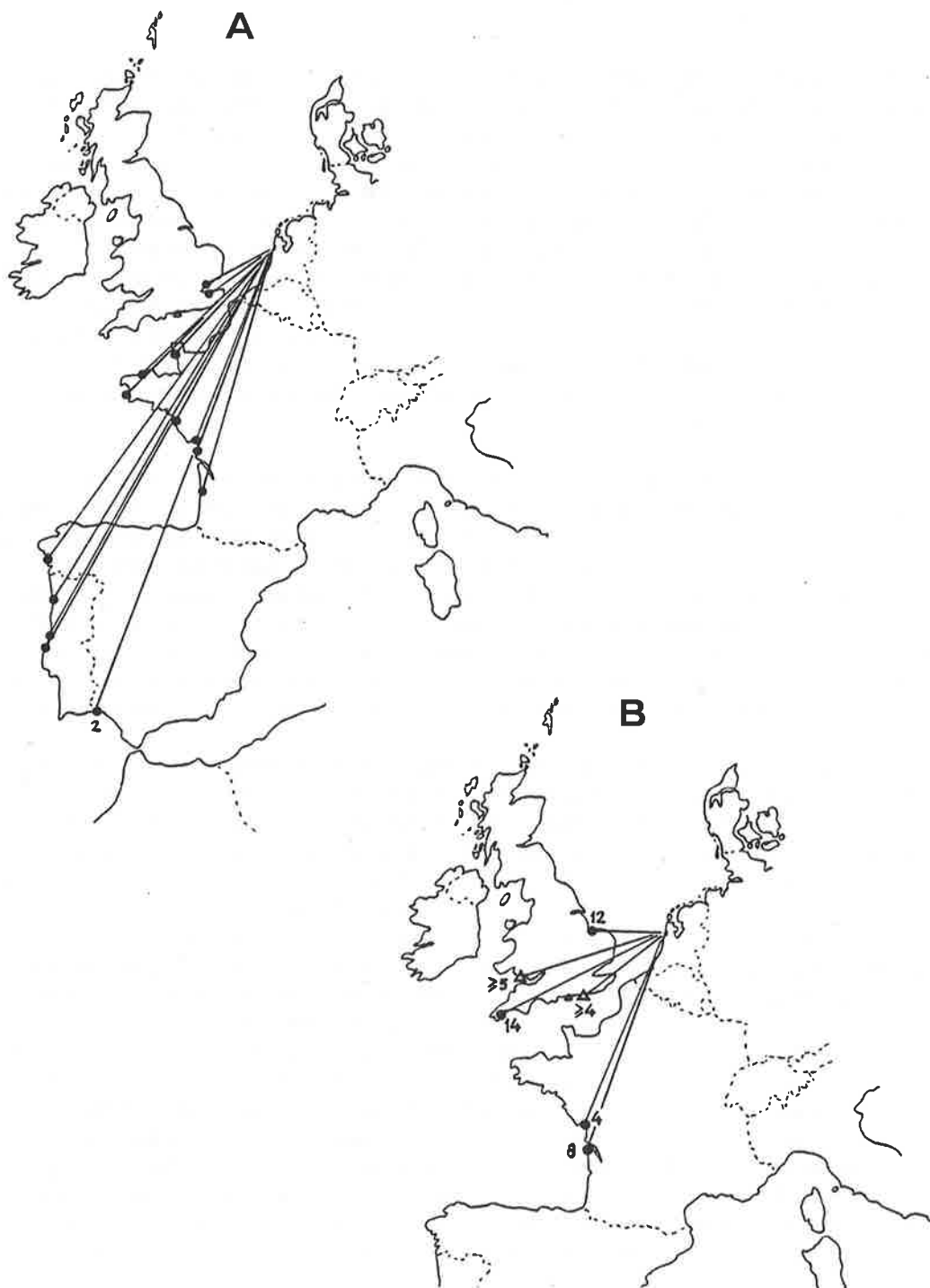
Het uitbroeden van de eieren duurt 28-30 dagen. Vanaf de 26ste dag ongeveer beginnen de eieren barstjes te vertonen. Meestal komen de vier jongen ("pullen") uit binnen een etmaal, soms duurt het wat langer voor het laatste jong zover is. De pullen blijven niet lang in het nest, meestal verlaten ze het binnen enkele uren na het uitkomen van het laatste jong. Ze wandelen dan door het territorium rond, waarbij mannetje en vrouwtje elkaar afwisselen bij de direkte bewaking, zoals in de periode van broeden. 's Nachts kruipen de jongen onder de veren van het mannetje, op de plek waar ze zich tegen de avond toevallig bevinden. Het vrouwtje slaapt dan op het strand, tenminste, zolang ze nog aan de jongen gebonden is: meestal is ze vertrokken voordat de jongen vliegvlug zijn. Het mannetje bewaakt de jongen dan tot ze vliegvlug zijn, na een week of vijf.

Jonge wulpen worden niet door de ouders gevoerd. Al hun voedsel zoeken ze zelf. Hoewel ze met fantastisch grote poten uit het ei komen, neigen ze ertoe de eerste dagen op tamelijk open plekken door te brengen, waar ze insecten van de grondoppervlakte en van de verspreide vegetatie pikken. Later kunnen ze zich ook goed voortbewegen tussen wat hogere vegetatie, waar de insectenrijkdom wellicht groter is. In de grond boren met hun snavels, zoals de volwassen wulpen doen, is nog nooit waargenomen. Een goed ontwikkelde, insectenrijke vegetatie is dus een belangrijke voorwaarde voor het goed opgroeien van de jonge wulpen.

In de situatie van het NHD kunnen de wulpen niet met hun jongen het terrein uitlopen naar omringend agrarisch gebied, door de brede strook bos ten oosten van het broedgebied van de duinen. Het is niet bekend of de wulpen dat vroeger wél deden, toen de bebossing nog niet zover voortgeschreden was als nu. Uit de oude P.W.N.-verslagen valt wel een enkele opmerking in die richting te halen: "De wulpen handhaven zich nog vrij goed, doch hun leefwijze, wanneer zij eenmaal hun nakomeling-schap te verzorgen hebben, verschilt in zooverre van voorgaande jaren dat zij spoedig met hun kroost de polder trachten te bereiken, wat hun meestal niet gelukt. Zij nemen in dit opzicht eendenallures aan." (verslag 1938, C.Schoen). Jan P.Strijbos laat echter de wulp weg uit het rijtje vogels dat hij noemt ("grutto's, tureluurs en kieviten"), als hij verhaalt over het wegtrekken uit het duin met de jongen, terwijl hij even daarvoor dezelfde drie vogelsoorten in één adem met de wulp genoemd heeft (Strijbos, jaar onbekend). Dat maakt het onwaarschijnlijk dat de wulp dit verschijnsel vroeger algemeen vertoonde. Uit de oude verslagen blijkt dat ook in het NHD de grutto's, die hier en daar (Watervlak!) broedden, destijds met hun jongen naar de polders trokken.

4.6. Verblijfplaatsen buiten de broedtijd.

Zodra de wulpen geen binding meer hebben met het terrein, dus wanneer ze hun eieren of jongen zijn kwijtgeraakt, verlaten de meesten het terrein vrij snel. Een deel verblijft dan vermoedelijk weer in het poldergebied ten oosten van de duinen. In ieder geval komen er nog tot in juli tegen de avond wulpen uit het oosten aanvliegen om op het strand te gaan slapen.



Figuur 11.

Terugmeldingen van wulpen, in het NHD geringd als jong (stippen) of als broedvogel (driehoekjes). **A** - teruggemeld in eerste of tweede winter, d.i. nog niet geslachtsrijp; **B** - teruggemeld in derde of latere winter. Getallen geven leeftijd (in winters) aan. Geen getal betekent eerste winter.

Na afloop van het broedseizoen 1983, namelijk op 21 juli, werd één door ons geringde wulp ontdekt tussen 300 andere, op een slaapplaats op ongeveer 15 km afstand, in het Wormer- en Jisperveld. Dit zou zowel een jonge wulp van hetzelfde jaar geweest kunnen zijn als een volwassen wulp die enkele weken eerder op de slaapplaats op het strand gevangen was; individuele identifikatie was niet mogelijk.

Een jonge wulp, door ons op 19 juni 1983 geringd als juist uitgekomen pul, werd nog op 31 augustus van hetzelfde jaar op de vinkenbaan vlak bij zijn geboorteplek gevangen. Een zo lang nog in de buurt rondhangen moet voor het NHD als een grote uitzondering beschouwd worden; één van de jongen die we op Vlieland ringden werd echter ook nog heel laat, namelijk op 22 oktober van zijn geboortetejaar, op het wad vlakbij zijn geboorteplaats aangetroffen.

De terugmeldingen van in het verleden in het NHD als pul geringde wulpen geven een beeld van de plaatsen waar de broedvogels de winter doorbrengen. Hierbij moeten we wel bedenken dat deze jonge wulpen niet noodzakelijkerwijs ook in ditzelfde duingebied (zouden) zijn gaan broeden. Vrijwel alle jonge wulpen die in het NHD zijn geringd werden door E.Kortenoever geringd.

In totaal zijn er 20 terugmeldingen van buiten het broedgebied. De vroegste melding van elders van een vogel die voor het eerst wegtrok was 12 augustus, in Frankrijk; de vroegste melding van een oudere wulp dateert van 15 augustus, in Engeland. Figuur 11 geeft alle bekende terugmeldingen weer, apart voor wulpen die in hun eerste of tweede "winter" (hier gedefinieerd als de periode van 1 juli tot 30 juni) werden teruggemeld, dus in de jaren dat ze in de regel nog niet aan het broedproces deelnemen, en voor wulpen uit latere winters. Bij deze laatsten zijn ook twee terugmeldingen opgenomen van door ons als broedvogel geringde wulpen, waarvan dus alleen een minimumleeftijd bekend is.

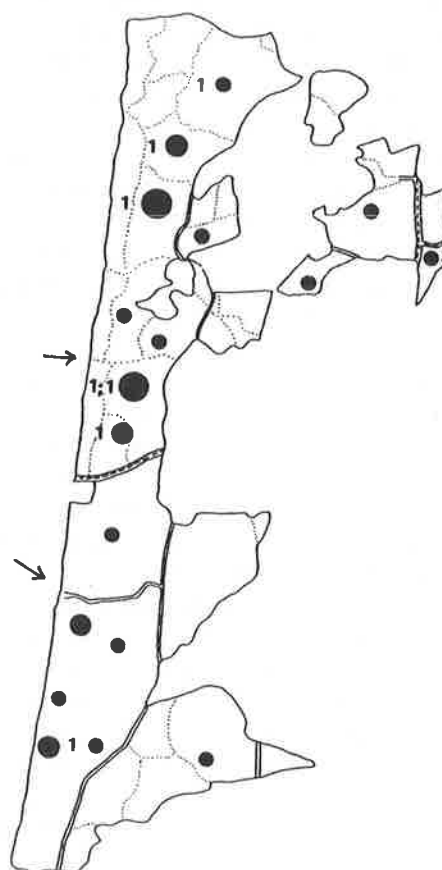
Buiten het broedseizoen is de wulp een vogel van de kusten van west-europa. Uit figuur 11 wordt duidelijk dat in elk geval een deel van de jonge wulpen veel verder wegtrekt dan de oudere wulpen doen. Er zijn van wulpen uit het NHD geen terugmeldingen van oudere wulpen uit het gebied ten zuiden van Bordeaux, terwijl 5 van de 14 jonge wulpen uit Spanje en Portugal werden teruggemeld. Er is hier echter één "maar" op zijn plaats: Verreweg de meeste terugmeldingen betreffen geschoten wulpen. Het zou kunnen zijn dat oudere wulpen in dezelfde mate naar Spanje en Portugal gaan als de jonge, maar zich als gevolg van hun eerder opgedane ervaring niet laten schieten. Het feit echter dat er (onder alle Nederlandse terugmeldingen) van de 58 terugmeldingen van wulpen ouder dan twee jaar er slechts één van het Iberisch Schiereiland werd teruggemeld ondersteunt de eerste veronderstelling (zie ook paragraaf 5.5). De overige 57 waren als volgt verdeeld: Frankrijk 22, Engeland 9, Ierland 3, en vooral in de broedtijd: Nederland 19, West Duitsland 4.

Het is overigens een gebruikelijk verschijnsel bij korte- en midden-afstandstrekking, dat de jonge vogels verder wegtrekken dan de oude.

Tabel 2. Broedsukses in het geïnventariseerde deel van het Noord-hollands Duinreservaat in de jaren 1981-1984.

jaar	aantal terri- toria	vastgesteld aant. <u>paren met pulli</u>		paren met uitge- <u>vlogen pulli</u>		aantal uitgevlogen pulli
		aantal	percent.	aantal	percentage	
1981	9	1	11	1	11.1	1
1982	33-34	7	21	1	2.9-3.0	1
1983	27-30	11	37-41	5-7	16.7-26.0	7-11
1984	31-35	7	20-23	1	2.9-3.2	1
alle	100-108	26	24-26	8-10	7.4-10.0	10-14

- - in 1 jaar een legsel uitgekomen
- - in 2 jaar een legsel uitgekomen
- 1;1 ● - in 3 jaar een legsel uitgekomen, met in 2 jaar elk 1 uitgevlogen jong.



Figuur 12.

Spreiding van het broedsukses over het geïnventariseerde terrein, samengevat over drie jaar, voor het gedeelte tussen de pijlen echter over vier jaar. De cijfers geven het aantal uitgevlogen jongen aan.

5. Broedsukses.

5.1. Broedsukses in het Noordhollands Duinreservaat.

Het broedsukses, zoals dat werd vastgesteld in het geïnventariseerde deel van het Noordhollands Duinreservaat, staat vermeld in tabel 2.

Het aantal paar dat jaarlijks een legsel suksesvol uitbroedt en pullen krijgt, varieert niet zo sterk door de jaren heen, en is gemiddeld ongeveer een kwart van het aantal territoria. Het jaar 1983 is wat dat betreft iets beter, maar in dat jaar was vooral het aantal paren dat één of meer vliegvlugge jongen afleverde duidelijk hoger. Dit suggereert dat vooral de overleving van de pullen in dat jaar beter was. Het jaar begon met een zeer nat voorjaar, met 100, 94 en 124 mm regen in resp. maart, april en mei; pullen van vroegelegsels zullen daar in mei veel van te lijden hebben gehad. Eind mei echter begon plotseling een mooie, droge zomer. In juni en juli samen viel slechts 55 mm regen. Deze situatie had een flink uitgegroeide vegetatie tot gevolg, en een overvloedig insecten-aanbod met bijvoorbeeld opvallend veel vlinders. (De neerslaggegevens zijn afkomstig van Pompstation Castrium, P.W.N.)

In figuur 12 is het broedresultaat weergegeven in de kaart van het door wulpen bewoonde gebied. Hieruit is af te lezen waar de legsels uitkwamen en waar de jongen uitvlogen. Er is sprake van een niet gelijkmatige spreiding van het broedsukses in het terrein, vergeleken met de spreiding van de territoria (figuur 8). In het noordelijk deel van het geïnventariseerde gebied komen relatief meer legsels uit en meer jongen groot dan in het zuidelijk deel. Dit suggereert een verschil in "kwaliteit" tussen beide gebieden.

Tabel 3. Berekening van de dagelijkse sterfte van legsels.

jaar	aantal gevonden legsels	totaal aantal dagen onder kontrole (a)	aantal verdwenen (b)	dagelijkse sterfte (b/a)
1981	4	37.5	3	0.081
1982	8	79.5	6	0.075
1983	11	86.5	6	0.069
1984	13	143.5	9	0.063
alle	36	347.0	24	0.0692
De overlevingskans per dag bedraagt $1 - 0.0692 = 0.9308 (=A)$ en plus of min tweemaal de standaardfout: 0.9580 tot 0.8904. Gerekend over de hele levensduur van een legsel, 32 dagen, bedraagt de overlevingskans $A^{32} = 0.1008$, ofwel met 95 % be- trouwbaarheids-interval: 0.254 tot 0.0243.				

5.2. Overleving van legsels.

Van de door ons gevonden legsels werd de "dagelijkse sterfte" berekend, dat wil zeggen het percentage legsels dat per dag verdwijnt. Vanwege de lage aantallen moest daarbij worden aangenomen dat dit percentage over de gehele levensduur van de legsels konstant is. Voor de berekening werd de Mayfield/Johnson methode gebruikt (Johnson, 1979). Tabel 3 bevat de resultaten.

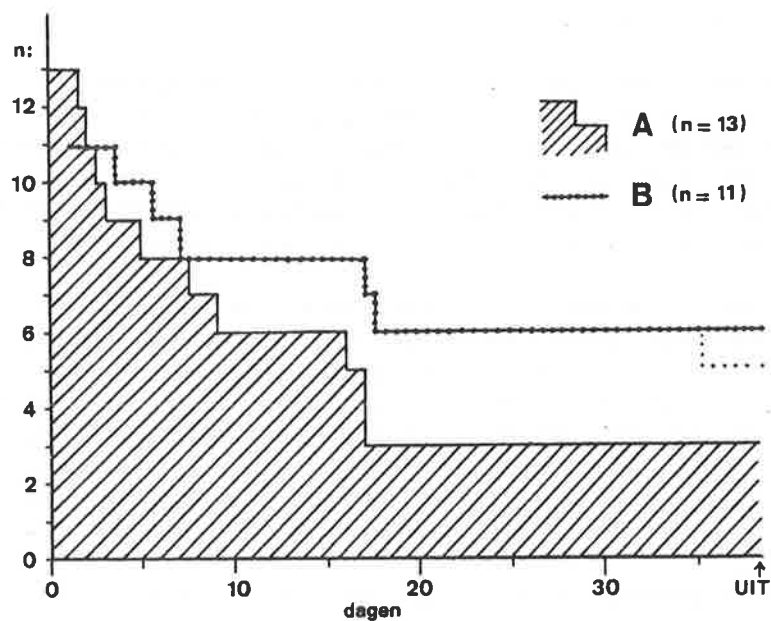
Met behulp van het verkregen resultaat kunnen we nu een theoretisch aantal paren dat jongen heeft gekregen berekenen, en dit vergelijken met het werkelijk vastgestelde aantal paren met jongen. Deze vergelijking kan een indruk geven van de invloed die ons bezoek aan de legsels gehad zou kunnen hebben. Immers, de berekende sterfte betrof alleen die legsels die door ons gevonden werden, terwijl bij het aantal paren dat jongen kreeg een deel was waarvan de legsels niet door ons gevonden werden.

Aannamen bij deze berekening zijn: a) Legsels in alle territoria, in dit geval gesteld op 104 (vergelijk tabel 2). b) Vervolglegsels in alle territoria waar de eerste legsels verdwenen zijn. Bovendien werd weer uitgegaan van een uniforme sterftekans, zowel over de jaren als over eerste en vervolglegsels. Beide eerste aannamen maken het eindresultaat van de berekening maximaal, dat wil zeggen hoger dan in werkelijkheid. Er waren namelijk territoria waarin geen legsels zijn geweest, en er zijn zeker ook territoria waarin geen vervolglegsel werd geproduceerd.

Het theoretische aantal paren dat jongen zou hebben gekregen bedraagt dan 20, ofwel met een betrouwbaarheids-interval van 95 % 5 tot 46.

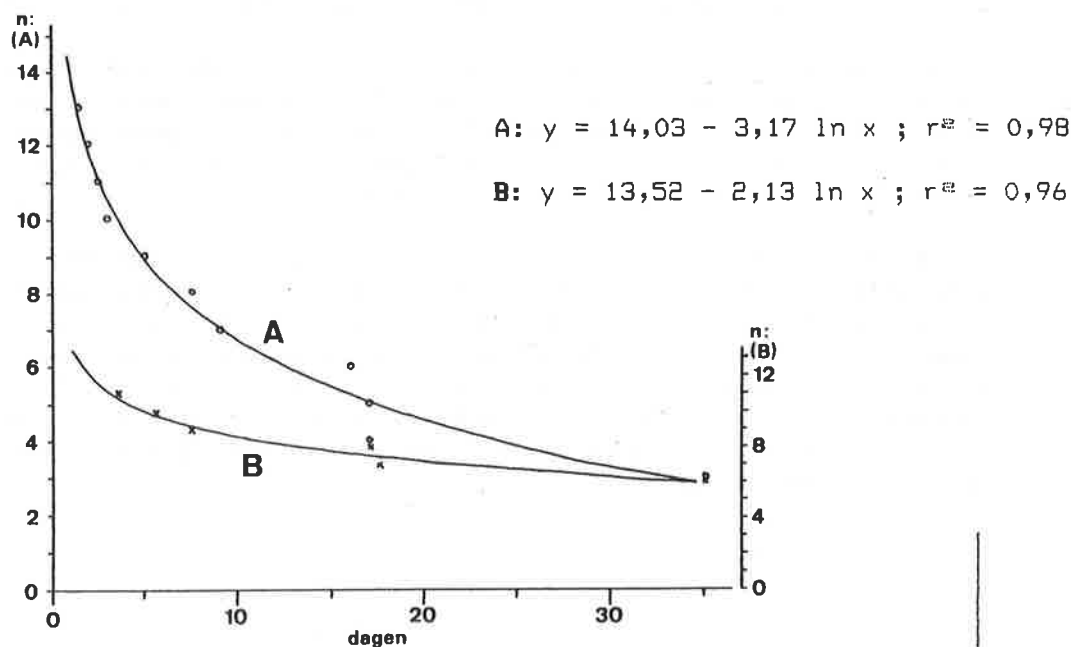
Tijdens de inventarisatie werd van 26 paren vastgesteld dat ze jongen gekregen hadden. Daarbij komen dan nog een onbekend aantal paren (maximaal 17, zie paragraaf 5.3) waarvan de aanwezigheid van jongen wellicht niet kon worden vastgesteld, omdat die jongen reeds in hun eerste levensdagen verdwenen.

De vergelijking tussen dit theoretisch aantal paren met een uitgekomen legsel en het vermoedelijke werkelijke aantal paren met uitgekomen legsel levert zodoende op, dat er mogelijk enige negatieve invloed op het broedsukces is uitgegaan van ons bezoek aan de nesten waarop de berekening van de dagelijkse sterfte is gebaseerd. Er is echter geen enkele harde konklusie hieromtrent te trekken, gezien de ruimte die de grenzen van het 95 % betrouwbaarheids-interval bieden.



Figuur 13.

Afname van het aantal groepjes pullen in de tijd, voor de groep vanaf het ei-stadium gevolgde pullen (A) en de groep later ontdekte jongen (B).



Figuur 14.

Regressie-lijnen voor beide groepen pullen uit figuur 13, met de bijbehorende punten.

5.3. Overleving van pullen.

De overleving van de ons bekende tomen met jongen wordt beschreven in de figuren 13 en 14. Omdat het vaststellen van het exakte aantal levende jongen van een wulpenpaar uiterst moeilijk is in dit duingebied, is alleen te bepalen of er minstens één jong is, of geen jong. De figuren geven dan ook een beeld van de overleving van het laatste jong van elk paar. Voor het moment van verdwijnen van dit laatste pul werd het gemiddelde genomen tussen de laatste waarneming ervan en de eerste konstatering van het verdwijnen. De geringe omvang van het materiaal liet niet toe dat het opgesplitst werd per jaar, om recht te doen aan de variatie in overleving tussen de jaren (zie paragraaf 5.1). Wel werden de gegevens verdeeld in een groep pullen die vanaf het moment van uitkomen gevolgd werden (dus waarvan het nest bekend was, A) en een groep pullen die pas na het uitkomen werden ontdekt (B). In beide groepen vlogen respectievelijk 3 en 6 (misschien slechts 5) "groepjes" jonge wulpen uit, meestal slechts één pul per groepje.

Bij deze overlevings-gegevens is de best passende regressielijn gezocht. Voor beide groepen bleek dit een logaritmische functie te zijn.

Dat maakt duidelijk dat de sterftekans van de pullen in de beginfase hoger ligt dan later. Indien de sterftekans over de gehele opgroei-periode gelijk zou zijn, zou een exponentiële functie gevonden zijn.

De regressie-lijnen zijn in figuur 14 weergegeven, met de bijbehorende punten. Ze zijn weergegeven met een verschillende schaal, op basis van de volgende redenering. Het verschil tussen de groepen A en B is, dat bij groep B een deel van de beginfase van de kuikens is gemist. Beide groepen zijn echter wel vergelijkbaar in de eindfase, omdat de kans dat jongen van die leeftijd niet werden ontdekt uiterst klein is. De regressielijnen zijn daarom weergegeven vanuit een gezamenlijk eindpunt, het aantal uitgevlogen groepjes pullen, resp. dus 3 en 6.

Als we er vervolgens van uit gaan dat groep A (waarvan de pullen vanaf het ei-stadium zijn gevolgd) de overleving van wulpenpullen op een representatieve manier weergeeft, moet een vergelijking van de beginpunten van de regressielijnen een idee geven van het aantal paren dat zijn pullen in een vroeg stadium verloren heeft. De beginpunten (levensdag 1) van beide lijnen liggen 16 tot 17 groepjes pullen uiteen (aflezen op de rechterschaal, van groep B). Zóveel paren zouden dus nog (korte tijd) jongen gehad kunnen hebben boven het vastgesteld aantal van 26 (zie paragraaf 5.1). Zouden we met dit resultaat de cijfers in tabel 2 corrigeren, dan zouden 42 tot 43 paar wulpen pulli gehad hebben, ofwel 39 - 43 % van het aantal territoria.

Enige voorzichtigheid is echter wel geboden bij de beoordeling van deze resultaten. De aantallen waarop de overlevingsgrafieken zijn gebaseerd zijn natuurlijk klein. Bovendien waren soms de perioden tussen opeenvolgende zoek-ronden nogal lang, waardoor sommige overlevings-gegevens niet erg nauwkeurig zijn.

Vergelijking met vroeger.

Tussen 1948 en 1972 heeft de heer Kortenoever in totaal 364 pullen geringd. Daarvan werden er 12 dood teruggevonden vóór het uitvliegen, en 19 (5.2 %) na het uitvliegen teruggemeld. We kunnen dus stellen dat in ieder geval 5.2 % van de pullen succesvol opgegroeid is in die jaren.

Bekijken we in dit opzicht de recente gegevens, dan komen we tot het volgende resultaat. Als we het gemiddelde aantal uitgekomen pullen per paar op 3.5 stellen, dan zouden de wulpen tussen 1981 en 1984 minimaal 91 (van 26 paar) en maximaal 150 (van 43 paar) jongen gehad hebben (par. 5.2). Van die jongen vlogen er 10 tot 14 uit (tabel 2), wat neerkomt op minimaal 6.7 en maximaal 15.4 %. Dit lijkt gunstig af te steken bij de cijfers van vroeger, doch de 5.2 % overleving uit die tijd is een uiterste minimum (namelijk gebaseerd op de terugmeldingen) terwijl de recente percentages uiterste maxima zijn (gebaseerd op het aantal dat uitvloog). Als wij er bijvoorbeeld van uit zouden gaan dat van alle uitgevlogen wulpen die dood gaan 20 % zou worden teruggemeld (wat waarschijnlijk onrealistisch veel is), dan zou vroeger de overleving van uitkomen tot vliegvlug worden niet 5.2 % maar 26.1 % bedragen hebben. Bij een nog lager terugmeldingspercentage zou de overleving nog weer hoger uitgevallen zijn.

Er lijkt dus tegenwoordig sprake te zijn van een lagere overleving van jonge wulpen in de periode tot het vliegvlug worden, dan vroeger.

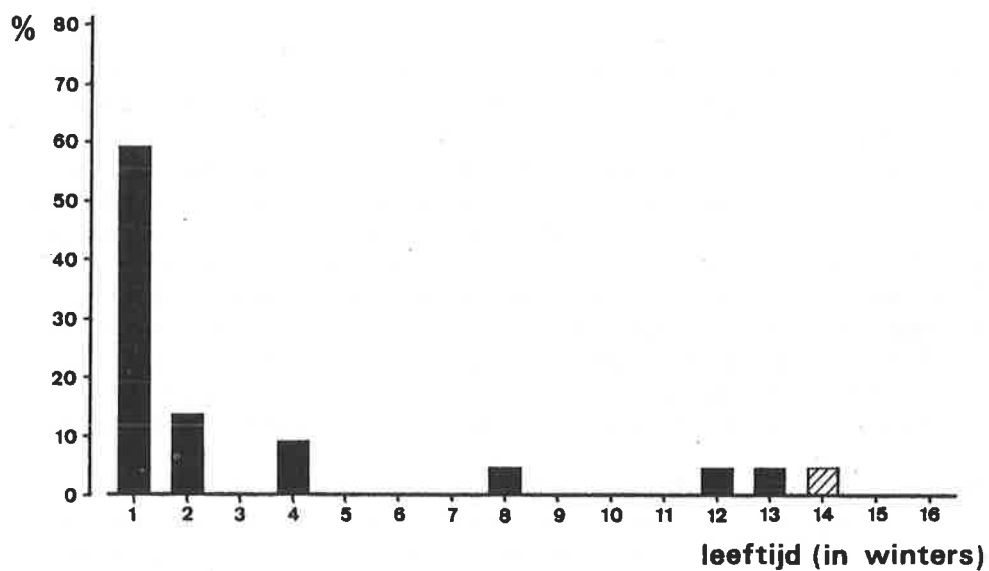
5.4. Sterfte-oorzaken bij pullen.

In het algemeen verdwijnen pullen spoorloos en is het moeilijk de oorzaak van het verdwijnen te achterhalen. Direkte waarneming van predatie komt ook nauwelijks voor. Door ons werd één jong doodgevonden, van ongeveer 24 dagen oud, in gezelschap van één nog levend kuiken. De werkgroep Vogelsterfte van het Centraal Diergeneeskundig Instituut stelde vast dat dit jong een ernstige besmetting met *Acanthocephala*, Stekelsnuitwormen had, die de gezondheid van het kuiken zeker heeft aangetast. Het nog levende jong verdween vóór het vliegvlug worden. Soms zou slecht weer ook een rol kunnen spelen, met name in de aller-eerste levensdagen van de pullen. Zo verdween een koppeltje kuikens, dat juist uitgekomen was, na drie dagen van aanhoudende regen.

In de oude PWN-verslagen zijn veel opmerkingen te vinden over sterfte van jonge wulpen. Een geringd jong werd doodgevonden met een wond aan de hals, wat duidt op predatie door het hermelijn. Een ander werd geplukt gevonden, blijkbaar als prooi van een roofvogel. In het koude voorjaar van 1953 werden enkele halfwas wulpen uitgeteerd doodgevonden, wat geweten werd aan gebrek aan insecten (verslag 1953, T.Kaij). Ook in 1962 waren de weersomstandigheden slecht, met late sneeuw in de periode dat de wulpen al broedden. Ook nu dacht men aan insectengebrek als oorzaak. "In de beginne zag men per broedsel 3 tot 4 jongen, maar later zag men 1 jong en soms niets meer. We kunnen aannemen een enkel daargelaten dat wij dit jaar zogoed als geen voortplanting hebben gehad." (verslag 1962, J.Castricum & K.Postma). Berichten over dode jonge wulpen tengevolge van slecht weer zijn ook te vinden met betrekking tot de voorjaren van 1963 en 1966.

Het inrasteren van terreingedeelten had soms desastreuze gevolgen: "Na controle van enkele gazen werd door mij geconstateerd dat jongen van Wulpen en Scholeksters welken in afgerasterde terreinen uitgebroed waren, vrijwel allen doodgingen. Na enkele weken vond men ze dood langs de afrasteringen. Het aantal dode jonge Wulpen binnen afrasteringen bedroeg in de laatste twee jaar 17 stuks, waarvan 9 met de kop in een maas bekneld zaten, 4 door onbekende oorzaak de dood vonden, en 4 gestikt waren tengevolge van een mestkever die steeds dood in de keel van het dode jong werd aangetroffen." (verslag 1956, A. van Amersfoort). Het betrof vooral afrasteringen rond jonge aanplant van bos, waarin de wulpen broedden (zie paragraaf 3.3). Tegenwoordig zijn dergelijke afrasteringen niet meer aanwezig in de broedgebieden van de wulp.

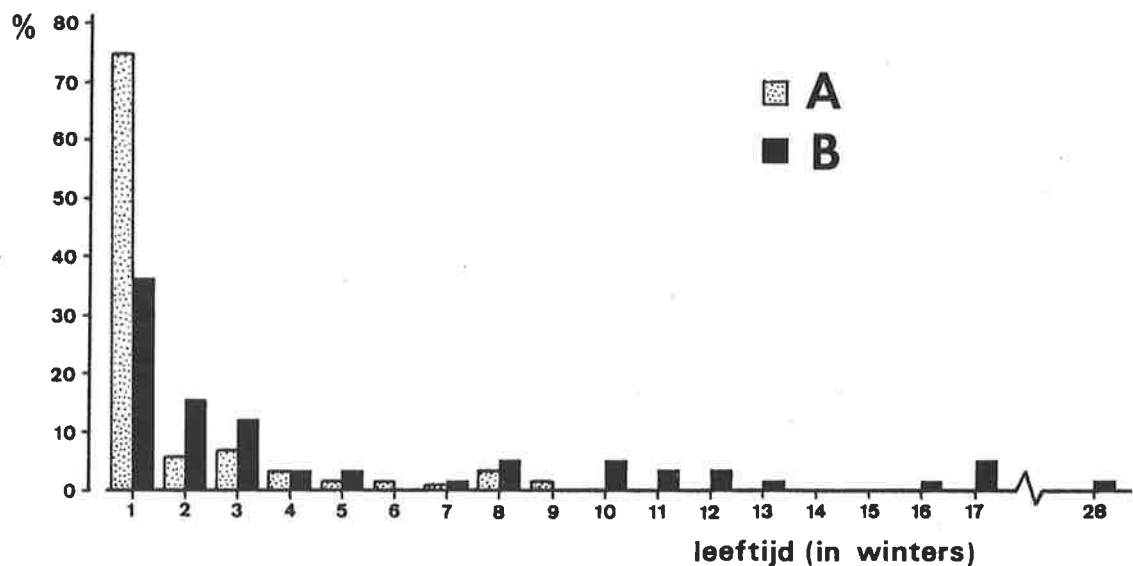
De mestkevers, die in een aantal PWN-verslagen als doodsoorzaak genoemd worden, zijn tegenwoordig misschien niet meer zo algemeen als vroeger; ze zijn in elk geval niet in opvallende aantallen aanwezig. Hoe de mestkever de dood van jonge wulpen, en ook van jonge scholeksters, veroorzaakte, wordt duidelijk uit het volgende fragment uit een oud PWN-verslag: "Deze mestkever, *Geotrupus stercorarius*, heeft sterk ontwikkelde haakvormige poten die, als het insect op de rug ligt, steeds worden uitgespreid, en alles wordt vastgehaakt wat in het bereik is. Tengevolge [hiervan] kan de jonge wulp het insect maar gedeeltelijk inslikken, hetgeen verstikking tot gevolg heeft." (verslag 1959, A. van Amersfoort). Na 1959 wordt deze doodsoorzaak niet meer vermeld.



Figuur 15.

Leeftijdsverdeling onder de teruggemelde, tussen 1948 en 1972 als pul in het NHD geringde wulpen. n=22.

■ dood teruggemeld ▨ levend teruggemeld



Figuur 16.

Vergelijking tussen de leeftijdsverdeling onder de teruggemelde wulpen, in Nederland als pul geringd, die geschoten werden (A, n=118) en die niet geschoten werden of waarvan de doodsoorzaak onbekend was (B, n=58).

5.5. Overleving na het uitvliegen.

Gegevens over de overleving van eenmaal uitgevlogen jonge wulpen uit de onderzoeksjaren ontbreken nog. De meeste wulpen gaan pas in hun derde levensjaar broeden, en hoeven niet persé in hun geboortegebied te gaan broeden (Kipp, 1982). Uit vroeger jaren zijn er echter wel gegevens, namelijk 22 later teruggemelde pullen (de 19 eerder genoemde, geringd door Kortenoever, plus drie door anderen geringde). Figuur 15 geeft het verloop van de sterfte in deze groep weer, in percentages. We zien dat er een sterfte van bijna 60 % is in de eerste winter, en een lage sterfte in de latere jaren. De oudste wulp uit het NHD werd in zijn 14e winter gevangen in Engeland, en weer losgelaten (hij werd overigens wel in figuur 15 opgenomen). Onder de wulpen die wij in 1983 op het strand vingen was er één die als pul geringd was in het Heemskerkerduin in 1972. Deze wulp keerde in 1984 terug als broedvogel in het terrein, maar in 1985 niet meer; daarom werd deze als doodgegaan in haar 13e winter in figuur 15 opgenomen.

De meeste terugmeldingen uit het buitenland betroffen geschoten wulpen (tenminste 12 en waarschijnlijk 16 van de 18). Dit zou eventueel van invloed kunnen zijn op het verloop van de sterfte over de jaren, omdat de oudere wulpen meer ervaring met jagers zouden kunnen hebben dan de eerstejaars. De enige twee terugmeldingen waarvan zeker is dat het geen geschoten vogels betrof waren dan ook oudere wulpen. Daardoor zou de sterfte in de eerste winter relatief te hoog uitgevallen kunnen zijn.

Het effect van de jacht is duidelijk te illustreren aan de hand van het verschil in de leeftijdsverdeling tussen de wulpen die geschoten werden en de wulpen die niet geschoten werden of waarvan de doodsoorzaak onbekend is, uit alle bij de ringcentrale bekende terugmeldingen (figuur 16). Van de geschoten wulpen is de sterfte in het eerste en tweede jaar respectievelijk 74.6 en 5.9, van de andere respectievelijk 36.2 en 15.5. Bovendien zitten er in de eerste groep geen wulpen ouder dan 9 jaar, terwijl in de tweede groep 22.4 % ouder is dan 9 jaar!

Dit verschil in invloed van de jacht op de sterfte van de eerste twee jaargangen en de oudere wulpen hoeft niet persé op ervaring te berusten, maar kan ook gelegen zijn in het verschil in overwinteringsgebied. Doordat de oudere wulpen Spanje en Portugal vermijden (zie figuur 11), onttrekken ze zich aan wellicht de zwaarste jachtdruk. Zie echter ook het eind van paragraaf 4.6.

Tabel 4. Overzicht van het broedsukses in verschillende broed-gebieden.					
plaats	aantal paar per 100 ha	aantal paar	percentage paren met pullen	aantal vlieg- vlugge pullen	idem per paar
Fochteloo	3.4-4.7	32-45	60-78	21	0.5-0.7
Kraansvlak	3.2-3.9	10-12	25-30	0	0
Vlieland	4.2-5.8	29-40	45-83	23	0.6-0.8
NHD 1982	2.8-3.3	33-34	21	1	0.03
NHD 1983		27-30	37-41	7-11	0.2-0.4
NHD 1984		31-35	20-23	1	0.03
Beieren ¹⁾	?	27	?	36	1.3
Westfalen ²⁾	?	1464	?	429	0.3
¹⁾ kultuurlandschap; Glutz et al., 1977 ²⁾ kleine resten veen in kultuurland; Kipp, 1982					

5.6. Vergelijking van het broedsukkses met andere broedterreinen.

In het kader van ons onderzoek werd ter vergelijking ook onderzoek verricht aan de wulpenpopulaties in twee andere duingebieden, het Kraansvlak bij Bloemendaal en het waddeneiland Vlieland, in 1982, respektievelijk door de studenten Wim Denneman en Marian Verdonk. Daarnaast zijn er gegevens over het Fochtelooërveen (Fr.), uit een R.I.N.-onderzoek in 1981 (Wessels, 1982).

Deze terreinen worden hieronder kort gekenschetst voor wat betreft factoren die van belang zouden kunnen zijn voor de wulpen:

Fochtelooërveen - vochtig hoogveengebied; grondpredatoren aanwezig; kraaiachtigen aanwezig; predatoren worden bejaagd; grotendeels gesloten voor het publiek; weilanden (als potentieel fourageergebied) direkt aangrenzend aan broedterrein.

Kraansvlak - droog duingebied; grondpredatoren aanwezig; kraaiachtigen aanwezig; sterke bejaging van predatoren; gesloten voor het publiek; weilanden op flinke afstand.

Vlieland - veel vochtige duinvalleien; geen grondpredatoren (behalve enkele katten) en weinig kraaiachtigen aanwezig; onbekend in hoeverre predatoren worden bejaagd; opengesteld voor het publiek, maar dat is gering in aantal; weilanden en het wad (dit laatste wordt waarschijnlijk niet gebruikt) dichtbij.

Noordhollands Duinreservaat - droog duingebied; grondpredatoren aanwezig; kraaiachtigen aanwezig; geen bejaging van grondpredatoren (behalve van katten); afschot van kraaiachtigen; opengesteld voor het publiek, uitsluitend op de paden; weilanden tamelijk ver weg.

In tabel 4 worden de broedsukkses-gegevens uit deze terreinen onderling vergeleken, en met enkele literatuurgegevens.

We zien dat in de meeste terreinen het broedsukkses laag is. Het is niet goed mogelijk om op basis van deze gegevens de invloed van de verschillende bovengenoemde factoren in te schatten. Wel is duidelijk dat ook in Westfalen het broedsukkses niet zo hoog is, hoewel toch nog net zo hoog als in het NHD in een heel gunstig jaar (1983).

5.7. Broedsukkses en levensduur.

Vergeleken met de meeste vogelsoorten heeft de wulp überhaupt een laag broedsukkses en een hoge gemiddelde levensduur. Toch lijkt het broedsukkses in het NHD niet hoog genoeg te zijn om de populatie in stand te houden, als er geen sprake zou zijn van immigratie (zie verderop). Als er geen sterfte zou zijn tussen het uitvliegen en het eerste jaar van broeden, dan zou de gemiddelde individuele wulp 17.3 jaar moeten broeden, bij dit niveau van broedsukkses (12 jongen per 104 paar, dus 208 vogels; zie tabel 2), om de populatie in stand te houden. Dat zou dus inhouden een gemiddelde levensduur van 19.3 jaar, omdat de eerste twee jaar niet gebroed wordt.

Als echter de sterfte van jonge wulpen tussen uitvliegen en eerste jaar van broeden inderdaad $59.1 + 13.6 = 72.7$ procent bedraagt (gegevens uit figuur 15), dan zou het aantal jonge wulpen dat elk jaar gaat deelnemen aan de reproductie slechts 27.3% van $12 = 3.3$ per 208 volwassen wulpen bedragen. Dit zou betekenen dat de gemiddelde individuele wulp 63 (!) jaar zou moeten broeden, dus 65 jaar zou moeten leven.

Uiteraard haalt zelfs de wulp een dergelijke (gemiddelde!) leeftijd niet. De oudst bekende geringde wulp werd 31.5 jaar (Glutz et al., 1977), maar een belangrijk deel brengt het niet verder dan 10 tot 15 jaar (vgl. figuur 16).

Als we andersom redeneren, en uitgaan van dit sterftecijfer van 72.7 % in de eerste twee jaar, en een gemiddeld aantal broedjaren voor elk overlevend individu aannemen van 8 jaar, dan kunnen we berekenen hoe hoog het broedsukses zou moeten zijn voor het op peil houden van de populatie. Zo'n berekening komt uit op 0.916 uitgevlogen jongen per paar per jaar. Dit lijkt zelfs voor een gezonde populatie een nogal hoog broedsukses, waardoor het aannemelijk wordt dat met name de werkelijke sterfte in de eerste twee jaar anders ligt, en wel flink wat lager dan 72.7 %. Overigens heeft Kipp voor de wulpenpopulatie in Westfalen berekend dat het broedsukses 0.6 uitgevlogen jongen per paar per jaar zou moeten zijn om de populatie in stand te houden, op basis van een sterfte over de eerste twee jaar van 70.4 %, en op basis van de verdwijnsnelheid van zijn vele individueel gemerkte volwassen wulpen (M.Kipp, pers.meded.).

Een gelukkige omstandigheid voor het Noordhollands Duinreservaat is, dat er nogal veel uitwisseling is tussen populaties. De wulpen die eenmaal ergens gebroed hebben, vertonen een hoge plaatstrouw, maar een groot deel van de jonge wulpen vestigt zich in een ander broedgebied dan waar ze geboren zijn (Kipp, 1982). De grootste gekonstateerde afstanden waren in Westfalen 125 km voor de vrouwtjes, en 74.5 km voor de mannetjes (M.Kipp, pers.meded.).

In hoeverre de wulpenpopulatie zich in de toekomst zal kunnen handhaven, hangt dus gedeeltelijk af van de mate van immigratie van wulpen van elders. Helaas is niet bekend in hoeverre dat vroeger ook reeds het geval was.

6. Factoren die het broedsukces kunnen beïnvloeden.

6.1. Gedrag van wulpen ten opzichte van mogelijke storingsbronnen.

6.1.1. Inleiding.

Wulpen gelden reeds lang als vogels die erg storingsgevoelig zijn. Ongetwijfeld komt dat, doordat ze reeds op grote afstand reageren op de aanwezigheid van mensen en geweldig te keer kunnen gaan als er een predator in de buurt is. Voor toezichthouders is dat gemakkelijk: ze hoeven slechts op de wulpen te letten, en ze weten waar er zich mensen in het duin ophouden. Door deze grote storingsgevoeligheid is de wulp verschillende malen (mede) onderwerp geweest van studies, waarbij getracht werd de invloed van recreatie te onderzoeken (Gendebien & Mörzer Bruyns, 1970; Bootsma, 1977; de Roos, 1981; van der Zande, 1984).

Een groot nadeel van deze studies is, dat men zaken heeft gemeten, waarvan onduidelijk is gebleven in hoeverre die een werkelijke afspiegeling waren van effecten van recreatie. Zo maten Gendebien & Mörzer Bruyns de afstand waarop willekeurige wulpen opvlogen voor mensen, en onderzocht de Roos de afstand van wulpennesten, of de centra van hun territoria (onduidelijk hoe bepaald), tot wegen en paden, zonder te kijken naar een mogelijk effect op het aantal territoria per oppervlakte-eenheid. In de gegevens van de Roos is geen verschil in dichtheid bespeurbaar tussen terreindelen die toegankelijk waren voor publiek en delen die niet toegankelijk waren.

Van der Zande werkte nog grover, door de jaarlijkse bezoekersaantallen aan verschillende duingebieden te relateren aan de broedvoegeldichtheden in die gebieden, zonder zelfs maar rekening te houden met verschillen in toegangsbepalingen (toegang alleen op de paden, of ook buiten de paden), laat staan met de verschillen in oekologische omstandigheden. Zelfs hield hij er geen rekening mee dat een aantal van de door hem onderzochte terreinen gewoon te klein van omvang waren om tenminste één wulpenterritorium te kunnen bevatten. Alleen Bootsma deed gedetailleerde waarnemingen naar het directe effect van verschillende storingen op het gedrag van wulpen met een legsel; helaas kon hij echter niet meten in hoeverre het broeden zelf onderbroken was tijdens zijn observaties.

Het ontbreekt dus nog aan kennis over wat er precies gebeurt tijdens datgene wat in het algemeen een "storing" genoemd wordt, om te kunnen begrijpen welk effect storingen kunnen hebben. In zulk onderzoek moeten de storingen waaraan wulpen in de broedtijd blootstaan gekwantificeerd worden, en moet geprobeerd worden het uiteindelijke effect van die storingen op de populatie (broedsukces en dichtheid) te bepalen.

Het onderzoek dat nu in het NHD verricht is, kan gezien worden als een aanzet tot zulk onderzoek. Hieronder worden eerst de waargenomen kwalitatieve gegevens (het gedrag) beschreven, apart voor predatoren en mensen, en daarna de kwantitatieve gegevens met betrekking tot storingen (paragraaf 6.2).

6.1.2. Predatoren.

a. Voorkomen.

De predatoren die in de broedtijd in het NHD zo algemeen zijn dat ze effect zouden kunnen hebben op het broedsukces van de wulp, zijn zwarte kraai, ekster, zilvermeeuw, stormmeeuw, vos en bunzing. Verder komen er een klein aantal torenvalken en ransuilen, vrij veel boomvalken en bosuilen en soms een enkele buizerd en sperwer in het gebied voor in de broedtijd. Andere roofvogelsoorten komen geregeld tijdens de voorjaarstrek door het gebied.

Zwarte kraaien zijn paarsgewijs en solitair aanwezig. Ze broeden in de bossen die grenzen aan het broedterrein van de wulp, maar fourageren overal in het open dungebied. Er vindt enig afschot plaats.

Eksters zijn erg algemeen en broeden in ieder wulpenterritorium. In de broedtijd zijn daardoor overal fouragerende exemplaren waar te nemen, meestal solitair. Ook eksters worden regelmatig afgeschoten.

Zilvermeeuwen broeden niet of nauwelijks in het reservaat. Op enkele vlakke terreingedeelten in de infiltratiegebieden komen echter dagelijks zilvermeeuwen bijeen (sociëteit). Buiten deze plaatsen worden zilvermeeuwen vooral aangetroffen in het buitenduin, vliegend op de thermiek boven de zeereep. De belangrijkste fourageergebieden liggen voor deze soort echter buiten het duin. Tijdens de broedtijd vertonen sommige zilvermeeuwen grote belangstelling voor konijnholen, waar ze met name tegen de avond proberen jonge konijntjes te pakken.

Stormmeeuwen broeden in een kleine kolonie op een eilandje in het infiltratiegebied Castricum, en her en der in solitaire paren verspreid in het buitenduin. Stormmeeuwen fourageren soms in het buitenduin, met name op insecten.

Vossen komen in het gehele terrein voor, zowel in het open als in het beboste duin. De voorjaarsdichtheid ligt tussen de 2 en 3 vossen per 100 ha (zie Deel 3, "De vossenpopulatie"). Aangezien er ongeveer 3 wulpenterritoria per 100 ha broedgebied zijn (zie tabel 4), komt er per wulpenterritorium iets minder dan 1 volwassen vos voor. Later in het broedseizoen ligt dat door het zelfstandig worden van de jonge vossen iets hoger. Vossen zijn in het NHD bijna uitsluitend 's nachts actief.

Bunzingen zijn algemeen in het NHD, maar het is moeilijk om een betrouwbare dichtheidsschatting te maken. De wezel wordt wat minder gezien, en het hermelijn wordt tegenwoordig nog slechts uiterst sporadisch gezien (zie Deel 2, "Het voedsel van de vos", par. 3.3.3). Bunzingen zijn evenals vossen bijna uitsluitend 's nachts actief.

b. Vogel-predatoren.

Gedurende de eerste tijd dat wulpen in het terrein aanwezig zijn, in maart en begin april, is er nauwelijks enige interactie tussen wulpen en andere vogelsoorten. Vogelpredatoren vormen blijkbaar geen bedreiging voor de volwassen wulpen zelf, maar hooguit voor hun eieren en jongen. Naarmate de legperiode nadert neemt de wulp een meer agressieve houding aan, en soms worden bepaalde vogelsoorten reeds achterna gezeten vóór er werkelijk eieren zijn.

Vooral in de fase waarin de eieren gelegd worden, en het nest nog niet permanent wordt bezet door een van de wulpen, worden vogelpredatoren zoals meeuwen heftig achterna gezeten en verjaagd uit de omgeving van het nest. Waarschijnlijk zijn wulpenlegsels in deze periode, die ongeveer een week duurt, het meest kwetsbaar. Het mannetje houdt zich meestal wel in de buurt van het nest op, maar toch komt het soms voor dat hij en het wijfje zich uit het zicht van het nest bevinden.

Zoals in paragraaf 4.1 beschreven, verlaten de wulpen een onvolledig legsel 's avonds, om pas weer 's ochtends vroeg terug te keren. De indruk bestaat dat dit geen extra gevaar oplevert voor predatie door vogelpredatoren, omdat die in diezelfde periode van het etmaal inactief zijn.

Wordt er eenmaal gebroed, dan blijft de broedende wulp vrijwel altijd op het nest zitten. De niet-broedende partner verjaagt dan vaak wel andere vogels, maar vaak slechts uit de direkte omgeving van het nest. Wulpen slagen er steeds in andere soorten effectief te verjagen. Soms echter verlaat een broedende wulp wel het nest, om een andere vogel die te dicht bij komt te verjagen. Dit is driemaal waargenomen (bij twee nesten), en het betrof steeds het wijfje. Elke keer dat een vogel erg dichtbij het nest kwam verjoeg ze die uit de direkte omgeving van het nest: een ekster, een manke zilverplevier en een onbekende wulp. In vergelijkbare situaties (met een stormmeeuw, 2 eksters, en dezelfde zilverplevier) bleef het mannetje steeds (5 gevallen) zitten broeden (zie ook tabel 6).

Eksters vluchten als ze verjaagd worden meestal in een struik, waarop de wulp de achtervolging staakt. Het verjagen van eksters door wulpen voorkomt niet dat eksters binnen een wulpenterritorium gaan broeden. Eksternesten worden soms zeer dicht (20 meter!) in de buurt van een wulpennest gemaakt, of andersom.

In juni 1984 werd ook een stormmeeuwnest gevonden dat zeer dicht bij een wulpennest lag, op ongeveer drie meter afstand. De nesten werden ontdekt omdat zich de ongebruikelijke situatie voordeed dat een wulp en een stormmeeuw elkaar beurtelings achterna zaten op die plaats. Het bleek dat de stormmeeuw zich er gevestigd had toen de wulp reeds vast zat te broeden. Zoiets wordt mogelijk gemaakt doordat een broedende wulp zijn nest niet verlaat, en zijn niet-broedende partner vaak op grote afstand van het nest is.

Als het nest niet bezet is als gevolg van een storing, reageren de wulpen vaak veel feller dan normaal op de aanwezigheid van vogels als kraaien, eksters en meeuwen. Zelfs fazanten en konijnen kunnen dan fel verjaagd worden uit de naaste omgeving van het nest.

Ten opzichte van roofvogels wordt nogal verschillend gereageerd door wulpen. Voor buizerds wordt steeds, zowel wanneer ze zitten als wanneer ze overvliegen, fel gealarmeerd, en vaak doen er meerdere paren aan mee. Hoewel soms aanvallen werden ondernomen op de buizerd, bleven de wulpen toch meestal op enige afstand. Er werd ook waargenomen dat een broedende wulp zijn nest verliet voor een buizerd. Op over het nest vliegende kiekendieven (eenmaal een bruine, eenmaal een grauwe) werd echter niet gereageerd (Een dichtbij broedende scholekster verliet wél het nest, en reageerde zeer fel; zou dat verschil veroorzaakt worden door het verschil in schutkleur?). Tijdens de observaties op Vlieland werd driemaal een wijfje en vijfmaal een mannetje blauwe kiekendief waargenomen in de buurt van wulpennesten; geen enkele maal reageerden de wulpen met meer dan enige alertheid. Vreemd genoeg schrijft Von Frisch (1956) dat de reacties van wulpen op buizerds en kiekendieven precies andersom waren in zijn studiegebied in Beieren: buizerds werden met rust gelaten, voor kiekendieven werd het nest verlaten om hen fel te verjagen.

Wulpen reageerden niet op de boomvalken, die met name 's avonds laag scherend over de duinkammen de wulpenterritoria doorkruisten. Torenavalken werden ook met rust gelaten, zelfs als ze "bidden" in de buurt van een onbezet nest. Slechts éénmaal werd een torenvalk verjaagd, toen een wulp reeds alarmerend van het nest af was in reactie op een vos. Vreemd genoeg werd wel waargenomen dat een koekoek werd weggejaagd door een wulp, die enige minuten eerder door zijn vrouwtje was afgelost op het nest.

Eenmaal werd 's nachts een uil waargenomen die langsvloog in de buurt van een broedende wulp. Deze vertoonde geen reactie, maar het was onduidelijk of hij hem wel waar kon nemen.

Helaas zijn er weinig systematische observaties voorhanden uit de tijd dat wulpen jongen hebben. De jongen worden steeds zeer oplettend begeleid door de oudervogels, die elkaar in het begin aflossen. Later is meestal alleen het mannetje nog aanwezig (zie paragraaf 4.5). In het algemeen zijn de reacties van de ouders op kraaiachtigen feller dan in de fase met eieren. Ook werd het verjagen van een biddende torenvalk gezien. Een stormmeeuw die zich op enkele meters afstand van een pul bevond werd echter niet verjaagd. Het is mogelijk dat wulpen in de fase met jongen minder tijd besteden aan het verjagen van mogelijke predatoren dan in de fase met eieren, omdat ze zich steeds zeer dichtbij hun jongen bevinden en daardoor een beter inzicht hebben in de mate van het gevaar.

c. Zoogdier-predatoren.

Slechts éénmaal werd waargenomen dat een bunzing binnen het gezichtsveld van een wulp was. De bunzing liep hierbij op ongeveer 40 meter afstand langs een nest met een broedende wulp, midden in de nacht. De broedende wulp vertoonde geen waarneembare reactie.

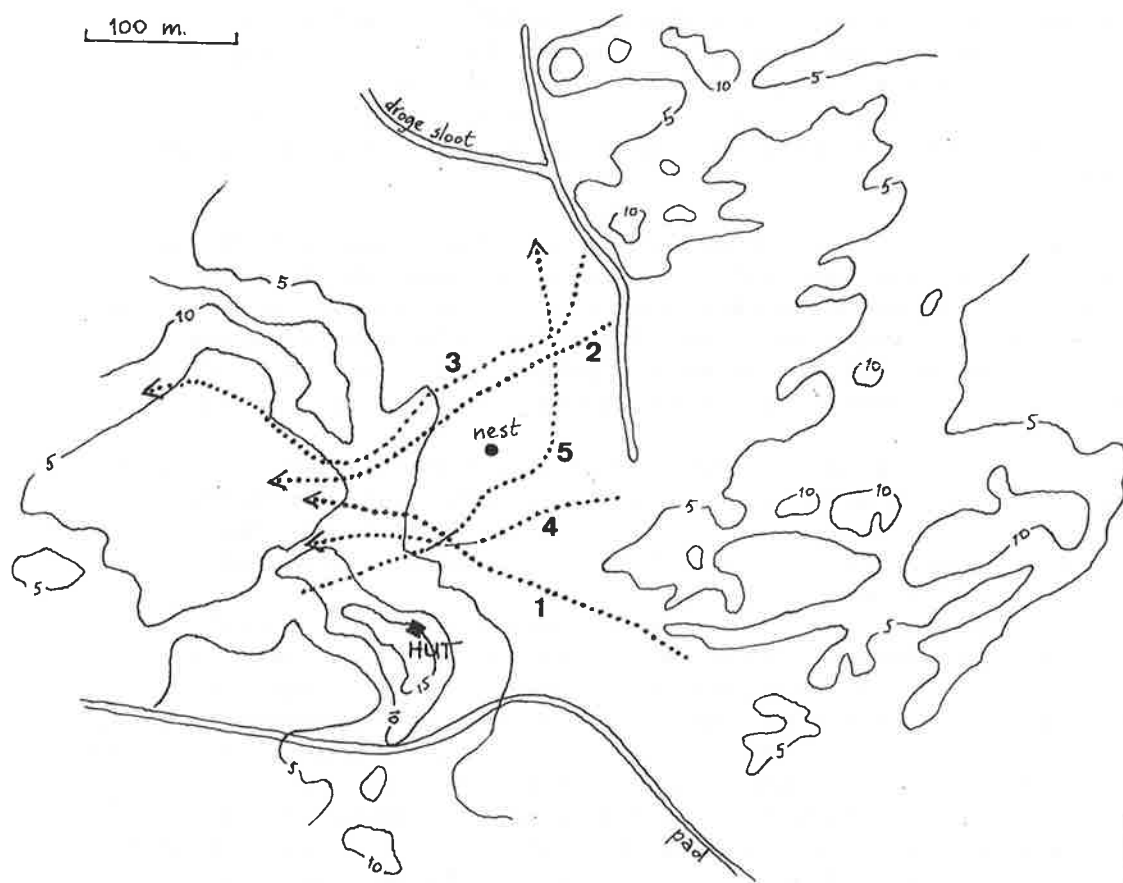
De reacties van wulpen op vossen (en loslopende honden) overtreft qua hevigheid die op vogels (uitgezonderd de buizerd) en mensen. Ook hier is het konflikt niet beperkt tot het desbetreffende wulpenpaar. Schijnaanvallen op de vos komen niet voor. De wulpen vliegen luid alarmerend boven de vos, of gaan zitten roepen op een plaats vanwaar ze de vos goed kunnen blijven volgen. De daarbij gebruikte alarmroep ("kiwiwi-kiwiwi") werd door ons het "vossen-alarm" genoemd, omdat deze roep (buiten de fase waarin pullen aanwezig zijn) uitsluitend gebruikt wordt voor wat blijkbaar als de grootste bedreigingen gezien worden door de wulp: vos en buizerd. Zodra er jongen uit het ei kruipen, wordt deze alarmroep ook voor veel minder gevaarlijke verstoringen gebruikt; het vormt dan een goede indicatie voor de aanwezigheid van jonge wulpen in het terrein.

In de fase waarin er gebroed wordt verlaten wulpen overdag bij het zien van een vos het nest. Pas als de vos weer op een behoorlijke afstand is wordt het broeden hervat. Voor de wulpen in het Noord-hollands Duinreservaat is het daarom wellicht een gelukkige omstandigheid, dat de vossen grotendeels nacht-aktief zijn. 's Nachts is de reactie van wulpen geheel anders (zie verderop).

Als een vos onverwachts vlakbij een wulpennest verschijnt, kan het gebeuren dat de wulp het nest niet verlaat, maar ineengedoken blijft zitten. Iemand nam in de Schoorlse duinen waar dat in zo'n geval de wulp luid schreeuwend van het nest af vloog, zodra de vos uit het gezicht was verdwenen.

In 1983 deed zich een situatie voor waarbij een wulpennest op ongeveer 125 meter afstand lag van een vossenburcht waar van tijd tot tijd jongen aanwezig waren. Doordat de jongen regelmatig een kijkje buiten de burcht namen, trad er een zekere gewenning op in de reactie die de wulpen vertoonden. Zo werd tweemaal waargenomen dat het mannetje fel begon te alarmeren, maar op het nest bleef zitten. Driemaal liep de broedende vogel (tweemaal het wijfje, eenmaal het mannetje) na enige tijd alarmeren toch van het nest af, een stukje in de richting van de burcht. De frekwentie van het alarmeren nam vaak na verloop van enige tijd af; de wulpen hingen dan opletterend maar zwijgzaam rond ergens tussen het nest en de burcht, totdat de jonge vossen zich blijkbaar niet meer lieten zien. Soms ging één van hen zelfs weer op het nest zitten, vaak kort na nog eens fel gealarmeerd te hebben, terwijl er nog steeds vosjes zichtbaar waren.

Honden ontlokken dezelfde reacties aan wulpen, als vossen.



Figuur 17.

Nachtelijke looproutes van vossen, waargenomen tijdens vijf nachtelijke observatieperiodes bij een wulpennest, in 1984.
1 - 9/5, 22.40 uur; **2** - 10/5, 21.45 uur; **3** - 11/5, 0.50 uur;
4 - 14/5, 22.43 uur; **5** - 22/5, 23.47 uur.

Bij konfrontaties gedurende de nacht reageren wulpen geheel anders op vossen. Tijdens de nachtelijke observaties werd geen enkele keer waargenomen dat een wulp zijn (het mannetje broedt 's nachts, zie paragraaf 4.4) nest verliet. Verschillende malen werd waargenomen dat vossen een wulpennest op korte afstand passeerden, zelfs tot op minder dan dertig meter (figuur 17). De broedende wulp dook in die gevallen ineens en bleef broeden. Wanneer een andere wulp in het donker hevig alarmeerde in de buurt, was dat ook geen reden om het nest te verlaten.

Uit de registraties van nest-attentie (zie 6.2.2), die veel omvangrijker waren dan de observaties (zie 6.2.1) bleek echter dat het wel degelijk voorkwam dat wulpen 's nachts hun nest verlieten, waarschijnlijk in de meeste gevallen voor passerende vossen. Blijkbaar is er een zekere kritische afstand, waarbinnen de wulp verkiest te vluchten in plaats van de eieren te beschermen. In een aantal gevallen begon de wulp direct na het opvliegen van het nest te alarmeren, en in een aantal gevallen pas na een halve minuut. Ondanks dit opvallende gedrag werden de betreffende nesten lang niet altijd gepredeerd, dus ofwel de vos zocht er niet naar, ofwel de vos kon ze niet vinden.

Nog nooit hebben wij direct of indirect kunnen vaststellen dat volwassen wulpen het slachtoffer werden van een vos, hoewel dit in de literatuur soms vermeld wordt uit het broedseizoen (bijv. Watson, 1972). Wanneer legfels van gekleurringde mannetjes in het NHD verloren gingen, bleken zijzelf steeds nog aanwezig. De registraties van nest-attentie maken het aannemelijk dat de wulpen in het duin steeds op tijd van het nest opvliegen om te voorkomen dat zijzelf gegrepen worden door een vos.

Uit de registraties kwam een belangrijk verschijnsel naar voren: als een wulp 's nachts het nest verlaten had, keerde hij vrijwel nooit op het nest terug vóór het weer licht was. In hoeverre dit wordt veroorzaakt doordat de storings-oorzaak een vos betreft, is onduidelijk. Wellicht zou vergelijkingsmateriaal uit andere gebieden, bijvoorbeeld van de waddeneilanden, daar uitsluitend over kunnen geven.

Uit het feit dat de broedende wulp een enkele maal wel in het donker terugkeerde, en dat wulpen in het waddengebied ook 's nachts kunnen fourageren, blijkt dat een wulp in ieder geval wel in staat is het nest in het donker terug te vinden.

De overgang van licht naar donker is in dit opzicht een kwetsbare periode. Als in het voorjaar de nachten kort zijn worden vossen vaak reeds in de schemer actief. De niet-broedende wulpen die normaliter de nacht buiten het duin doorbrengen, hebben dan een grotere kans een actieve vos aan te treffen. Indien ze hierop gaan alarmeren verlaat de broedende wulp het nest. Als de storing dan zolang aanhoudt dat de wulp zijn "donker-reaktie" gaat vertonen, blijft het nest de gehele nacht onbebroed. Ook andere storingsbronnen, zoals late trimmers, kunnen dit effect teweeg brengen. Het gebeurde ook door onszelf dat een broedende wulp de gehele nacht wegbleef, toen we in de schemer het papier in een registratie-apparaat bij een nest gingen verwisselen.

Helaas is nog niet bekend of het mannetje ook niet terugkeert, als hij door een vos wegvlucht bij zijn jongen. Dit wordt veroorzaakt doordat registratie in deze gevallen niet mogelijk is, daar de jongen elke nacht ergens anders onder de veren van het mannetje verblijven, en doordat observatie in deze fase uiterst moeilijk is door de veel grotere afstand die de waarnemer in acht moet nemen dan in de fase met eieren, vanwege de veel grotere storingsgevoeligheid van de wulp.

Er zijn echter twee observaties die verricht werden in de schemer, waarbij een paar met kleine jongen gekonfronteerd werd met waarschijnlijk een vos:

20/05/84 (zonsondergang 21.36 uur)

- "Vanaf 20.30 uur wordt een paar met 6 dagen oude pullen langzaam benaderd door de waarnemer in een mobiele schuilhut. Om 21.06 worden de pullen voor het eerst waargenomen, terwijl ze lopen te fourageren. Het vrouwtje vliegt een rondje en landt 100 m verderop, terwijl het mannetje op 25 m afstand van de hut staat. Enkele minuten later alarmeert het vrouwtje fel, blijkbaar voor een vos. Het mannetje reageert door naar haar toe te lopen. In ieder geval 1 pul gaat door met fourageren. Even later keert de rust weer.

Om 21.20 uur lopen de vier pullen piepend achter het mannetje aan. Om 21.31 gaat het mannetje zitten en kruipen de jongen onder hem. Kort daarna wordt er door het dan nog aanwezige vrouwtje gealarmeerd, met het "vossen-alarm". Het mannetje vliegt direkt op en begeeft zich naar de plaats van het alarm. De jongen lopend piepend uiteen. Als het mannetje even later terugkeert lopen ze op hem af en kruipen weer onder de veren."

22/05/84 (zonsondergang 21.38 uur; zelfde paar)

- "Om 21.38 uur kruipen de jongen onder het mannetje. Om 21.48 alarmeert het wijfje weer voor vossen. Nu blijft het mannetje op de jongen zitten. Het vrouwtje vliegt om 22.11 naar het strand. Om 22.18 klinkt opnieuw sterk alarm, nu van een naburige wulp. Het mannetje reageert weer niet."

Wellicht spelen bij dit verschil in reactie tussen de twee dagen de lichtintensiteit en de afstand tot de storingsbron, en misschien zelfs een zekere gewenning een rol.

6.1.3. Mensen.

Bezoekers worden in het NHD in het algemeen toegelaten op wegen en paden tussen zonsopgang en zonsondergang. De meeste mensen houden zich daaraan, maar er zijn natuurlijk ook altijd een aantal overtreders van de regels. Daarnaast zijn er de "legale overtreders", het terreinpersoneel en de onderzoekers. In het algemeen storen wulpen zich, als gevolg van gewenning, niet of nauwelijks aan mensen die op de paden blijven, behalve in de fase waarin er jongen zijn. De mate van storing is natuurlijk afhankelijk van de plaats en het gedrag van de mensen, wat kan variëren van een korte wandeling langs een territoriumgrens tot een lang verblijf (zonnebaden) op een geëxponeerde plaats vlak bij een nest. Ook de terreingesteldheid speelt een rol: in een sterk geaksidenteerd terrein is de kans op visueel contact tussen wulp en rekreatant beperkter dan in een meer open terrein.

In de periode vóór de eileg reageren wulpen op mensen meestal door stil op te vliegen en ergens anders te gaan zitten. Naarmate de legfase nadert, wordt dit wegvliegen vaker gekombineerd met een alarmroep. Voor mensen buiten de paden vliegen wulpen vaak reeds op grote afstand op, tussen de honderd en tweehonderd meter. Voor mensen op de paden is die afstand vaak beduidend kleiner. Door de grote vluchtafstand worden wulpen weleens door mensen gedwongen hun territorium te verlaten, waardoor ze in konflikt kunnen komen met wulpen uit naburige territoria.

Als er een nog onvolledig legsel is, gedragen de wulpen zich in het algemeen nogal onopvallend, en gaan ze de verstoorers stillertjes uit de weg. Zodra er vast gebroed wordt, is de meest voorkomende reactie dat de niet-broedende wulp alarmeert zodra iemand het territorium binnenloopt. Afhankelijk van de intensiteit van het alarm, van hoever het broeden gevorderd is en van wie de eieren op dat moment bebroedt (mannetjes zitten in de regel vaster) kan de broedende vogel het nest ofwel direkt verlaten, meestal lopend, ofwel alert afwachten hoe het verdere verloop van de storing zal zijn.

Ook komt het vaak voor dat er helemaal geen alarm klinkt, omdat de niet-broedende partner geheel afwezig is uit het territorium, of de menselijke indringer niet opmerkt vanwege de terreingesteldheid, of op een afstand onopvallend toekijkt. Tijdens een eenmalige of oppervlakkige inventarisatie kan dan zelfs de indruk ontstaan dat er helemaal geen wulpen in het terrein voorkomen. In zulke gevallen kan de wulp op het nest verrast worden door het plotseling opduiken van een mens dichtbij het nest. Meestal maakt hij zich dan zo plat mogelijk op het nest, blijkbaar omdat het te laat is om zich onopvallend uit de voeten te maken. Dit gedrag wordt ook vaak vertoond als het broeden ver gevorderd is, en de eieren op uitkomen staan. In dat stadium zijn sommige wulpen zelfs met de hand op het nest te vangen. Is een wulp, die zich op het nest drukte, eenmaal toch van het nest verjaagd, dan verlaat hij de volgende keer zijn eieren heel wat vlugger bij het verschijnen van een mens. Hetzelfde verschijnsel stelde Balat(1969) vast bij de wilde eend.

Bij nesten die dichtbij een pad liggen, werkt de aanwezigheid van mensen op het pad meestal alleen storend als het nest toevallig, of als gevolg van een andere storing, onbezet is. Omdat wulpen gewoonlijk hun nest benaderen door er langzaam en onopvallend heen te lopen, kan het voorkomen dat ze het nest niet kunnen bereiken wanneer er elke keer opnieuw iemand langs komt lopen. Als ze er eenmaal op zitten, storen ze zich meestal niet meer aan passerende wandelaars, als die zich normaal gedragen. Het wijfje lijkt in dit opzicht iets gevoeliger dan het mannetje. Als voorbijgangers op het pad "afwijkend gedrag" vertonen, zoals trimmers, verlaat de broedende wulp het nest vaak weer wél; soms wordt dan zelfs de trimmer "aangevallen" (zie tabel 6).

Als wulpen hun nest hebben moeten verlaten, leidt dat nogal eens tot een aflossing van de wacht. Vooral als het wijfje broedt op het moment dat de storing optreedt, is het meestal het mannetje dat als eerste op de eieren terugkomt.

Wulpen die jongen hebben reageren bijzonder fel op mensen in het territorium. De alarmroep die daarbij gebruikt wordt (al vanaf het moment dat de jongen in de eieren piepen!) is dezelfde als die al eerder werd gebruikt voor vos en buizerd. Jonge pullen reageren op dit alarm door naar de dichtstbijzijnde dekking te rennen en zich daar te drukken. Naarmate de jongen ouder worden, reageren ze wat minder automatisch, en lopen ze meestal weg uit de richting van het alarm; ze drukken zich dan pas als ze zelf het gevaar kunnen zien. In deze fase worden mensen op de paden klaarblijkelijk veel vaker als verstoorers ervaren door de wulpen dan in de fase met eieren. Het klassieke beeld van de eeuwig waakzame wulp op een duintopje is waarschijnlijk vooral gebaseerd op de situatie waarin wulpen jongen hebben.

6.1.4. Overzicht.

Tabel 5 bevat een globaal overzicht van reacties van wulpen op de verschillende storingsbronnen, in de periode dat ze een legsel hebben.

Het alarmeren van wulpen heeft vaak ook een duidelijke waarschuwing-functie voor soortgenoten buiten hun territorium, en ook voor andere dieren. Konijnen reageren vaak onmiddellijk met alert zijn, bijvoorbeeld door te "kegelen", wanneer wulpen hun vossen-alarm laten horen. Dat zou ertoe kunnen leiden dat een vos minder lang in de omgeving verblijft, doordat er toch geen kans meer is een konijn te verrassen.

Tabel 5. Schematisch en vereenvoudigd overzicht van de reacties van wulpen op verschillende storingsbronnen, in de fase waarin ze een nest hebben.					
storingsbron	verlaat tijdelijk het nest	alar-meert	achter-volgt predator	valt predator aan	verjaagt predator effectief
mens	+	+	-	-	-
vos	+	+	+	-	-
kraai/ekster	-	-	+	+	+
buizerd	+	+	+	±	-
overige roofvogels	-	±	±	±	+
zilver/stormmeeuw	-	-	+	+	+

6.2. Kwantitatieve gegevens ten aanzien van storingen.

6.2.1. Observaties.

Zowel overdag als 's nachts werden observaties verricht om inzicht te krijgen in de aard en intensiteit van de storingen waaraan de wulpen in het NHD zijn blootgesteld. Drie hoofdtypen van observaties kunnen worden onderscheiden:

- a. observaties overdag
- b. observaties 's nachts
- c. observaties die speciaal gericht waren op de invloed van de bezoekers.

a. Observaties overdag.

De eerste pogingen tot systematische observaties in het wulpenonderzoek vonden plaats in 1982. Op het open terrein ten oosten van het infiltratiegebied Castricum ("de Limiet") werden toen drie observatiehutjes geplaatst, op steigers. Vanuit deze hutjes konden vier territoria overzien worden, drie bezet door een paar, en één bezet door een solitair mannetje.

In totaal werd 223 uur geobserveerd, steeds gedurende daglicht, tussen 9 april en 11 juni. Daarbij werden 55 "storingen" genoteerd, die ertoe leidden dat één of meer wulpen in totaal 482 minuten verstoord werden, dat wil zeggen ander gedrag vertoonden dan hun voorkeursgedrag. Hiervan kwamen 106 minuten voor rekening van de onderzoekers, 244 minuten door andere mensen, 57 minuten door vossen, 3 door kraaien, 65 door roofvogels (m.n. buizerd) en 7 door onbekende oorzaak. Eksklusief de storing door onderzoekers, werd in 2.8 % van de tijd het gedrag gestoord van tenminste één van de aanwezige wulpen. Van twee paar werden in totaal drie legfels gevonden, die alle verdwenen vóór het uitkomen; tenminste één daarvan werd geperdeerd door een vos.

Vanaf 1983 vonden observaties meestal plaats vanuit schuilhutten die waren ingegraven op plaatsen (duintoppen) waarvandaan een zo groot mogelijk uitzicht over een wulpenterritorium werd verkregen. Het nest lag daarbij in het zicht, maar op tenminste honderd meter afstand van de hut, meestal veel meer. Er werd alles aan gedaan om de storing door de waarnemer zo gering mogelijk te houden.

In totaal werd in 1983 ongeveer 69 uur overdag geobserveerd bij 3 verschillende nesten. Het merendeel van de uren werd echter doorgebracht bij één nest, namelijk de eerdergenoemde situatie met een burcht met jonge vossen dichtbij (paragraaf 6.1.2.c). Deze vossen zorgden bij dit nest vaak voor nogal lange onderbrekingen in het broeden, overdag. Van de in totaal ongeveer 52 observatie-uren tijdens daglicht, was het betreffende nest 17 % van de tijd onbezet als gevolg van de storing door de vossen, en nog eens 5 % als gevolg van de onderzoekers: het naderen en verlaten van de observatiehut. De broedduur viel bij dit nest dan ook nogal lang uit: pas na 32 dagen (normaal ongeveer 29) stond het eerste en enige aangepikte ei op uitkomen.

Afgezien van de reacties op de vossen bij bovengenoemd nest, werd in 1983 geen enkele maal waargenomen dat wulpen overdag hun nest verlieten voor potentiële predatoren.

Tabel 6. Konfrontaties van broedende wulpen met potentiële storingsbronnen, tijdens bijna 80 uur observatie overdag in drie territoria, 1984. v = vrouwtje; m = mannetje
 Observatieduur: terr. 7 - 28^h00'; terr. 5 - 34^h49';
 terr. 1 - 16^h47'.
 Nest van terr. 1 lag op 60 m van drukke, verharde weg.

terr.	tijd v.d. dag	storingsbron	reactie broedende wulp	duur (min.)
<u>Eksters:</u>				
7	8:22	ekster vliegt langs nest	v: geen	-
5	6:50	ekster op $\pm$ 5 m van nest	v: vliegt eraf en verjaagt tot 2 x toe	4
5	16:47	ekster binnen 10 m van nest	m: geen	-
1	7:13	ekster op 20 m van nest	v: op nest; m verjaagt ekster lopend	-
1	11:13	ekster op 1 m van nest	m: geen	-
1	16:40	2 eksters op $\pm$ 4 m van nest	m: geen	-
<u>Overige dieren:</u>				
7	13:35	manke zilverplevier op $\pm$ 10 m van nest	v: loopt van nest, verjaagt en gaat eten	10
7	16:00	idem op $\pm$ 2 m	m: geen	-
7	16:36	bruine kiekendief(v) vliegt $\pm$ 10 m boven nest	m: geen	-
7	18:06	grauwe kiekendief(m) vliegt schuin boven nest, $\pm$ 20 m.	m: geen	-
7	20:26	stormmeeuw landt op $\pm$ 5 m van nest	m: geen	-
1	16:29	alarm van overvliegende wulp	m: vliegt van nest	2
<u>Mensen:</u>				
1	15:03	wandelaars op de weg	v: vliegt van nest, mannetje lost af	20
1	9:50	groep langsfietsende schoolkinderen	m: geen	-
1	12:27	idem, plus twee lopende	m: loopt van nest	3
1	div.	op de weg langsholende trimmers	m: verlaat zesmaal nest voor korte tijd; 2 x met fel alarm, achtervolgt 2 x de trimmer(s) v: verlaat eenmaal nest met fel alarm	17 7
1	div.	wandelaars, fietsers	m: geen v: geen	- -
totaal			v: viermaal m: achtmaal	41 22

In 1984 werd overdag bijna 80 uur geobserveerd (de "recreatie-observaties", zie onder c, buiten beschouwing gelaten) in drie territoria waar een legsel bebroed werd. In tabel 6 worden de konfrontaties met potentiële storingsbronnen weergegeven, die tijdens deze observaties werden waargenomen. We zien een lage graad van verstoring van het broedproces bij deze nesten, namelijk van slechts 63 minuten; dit komt overeen met 1.3 % van de observatie-periode. Het nest in territorium 1 lag op ongeveer 60 m afstand van een verharde weg, en in het zicht ervan. Helaas zijn niet alle langskomende mensen in dit territorium systematisch genoteerd, zodat geen duidelijk beeld ontstaat over welke voorbijgangers wél en welke géén storing veroorzaakten. Duidelijk is wel dat trimmers voor storing zorgden; ze werden soms zelfs met alarm achterna gezeten door de wulpen. De andere twee territoria lagen op een rustige plaats in het zeeduin.

b. Nachtelijke observaties.

Nachtelijke observaties gebeurden met behulp van een infrarood-kijker, steeds vanuit een ingegraven schuilhut. In 1983 werd gedurende 27,5 uur 's nachts geobserveerd, bij 4 nesten. Tijdens de nachtelijke observaties werden alleen bij het reeds eerdergenoemde nest bij de vossenburcht noemenswaardige zaken gezien (14,5 uur geobserveerd). In één van de nachten werden een keer of 8 één of twee jonge (gezonderde) vosjes waargenomen op een duinhelling in het zicht van het wulpennest, op ongeveer 100 tot 150 meter afstand ervan. Hun moeder benaderde die nacht het nest tot op 75 meter, maar verdween nadat ze blijkbaar lucht van de waarnemer had gekregen. In de volgende nacht werd er weer een jonge vos op 150 meter van het nest gezien, en twee nachten later naderde de moervos het nest tot op minder dan 100 meter. In totaal werden dus minstens 11 maal één of twee vossen in de buurt van het nest gezien, op afstanden variërend van 75 tot 150 meter, gedurende de 14,5 uur van nachtelijke observatie hier. Al die keren werd het nest niet verlaten door het broedende mannetje, noch werd er gealarmeerd. Het nest overleefde tot aan het uitkomen (maar zie het einde van paragraaf 6.2.2).

De nacht-observaties in 1984 gebeurden alle in één territorium (territorium 7), en besloegen 49 uur, verdeeld over 5 nachten. Vijfmaal werd een vos gezien, die op 25 tot 75 meter afstand langs het nest liep, zonder dat een reactie van de broedende wulp zichtbaar was (zie figuur 17).

Dit nest werd door een vos gepredeerd, rond de 20-ste broeddag. Zie ook paragraaf 6.2.2.

c. Observaties met het oog op recreatie.

Elf observatie-uren werden in 1984 overdag doorgebracht in een territorium waar het nest op ongeveer 100 meter afstand gelegen was van een druk belopen pad en in het zicht van dat pad. Deze situatie werd benut om op drie drukke dagen (Goede Vrijdag, zaterdag voor Pasen en tweede Paasdag) een indruk op te doen van de invloed van de bezoekers op het gedrag van de wulpen. Hierbij stelde de waarnemer zich verdekt op, op grote afstand, om zowel de wandelaars als de wulpen niet te beïnvloeden. Tabel 7 geeft de resultaten weer, apart voor het vrouwtje en het mannetje.

Tabel 7. Rekreanten als mogelijke storingsbronnen, en de reactie van de broedende vogel erop. Resultaten van 11 uur observeren, verspreid over drie paasdagen met redelijk weer, tussen 11:00 uur en 19:00 uur, territorium 25. Het legsel werd ten tijde van de observaties reeds 16 tot 19 dagen bebroed.

Reakties van het VROUWTJE; dit was tijdens de observaties 2 uur en 47 minuten belast met de zorg voor het nest.

storingsbron	aantal keren	aantal keren reactie	soort reactie	minuten van nest	% van obs. duur
wandelaar(s) op pad	4	2	loopt van nest	15	9.0
wandelaar(s) + hond (vast)	1	1	loopt van nest	9	5.4
wandelaar(s) + hond (los)	1	1	loopt van nest, wordt afgelost.	7	4.2
onbekend	1	1	bij start observ. reeds van nest af	11	6.6
onbekend ¹⁾	1	1	zie noot	42	25.0
totaal vrouwtje	8	6		84	50.3

Reakties van het MANNETJE; dit was tijdens de observaties 8 uur en 11 minuten belast met de zorg voor het nest.

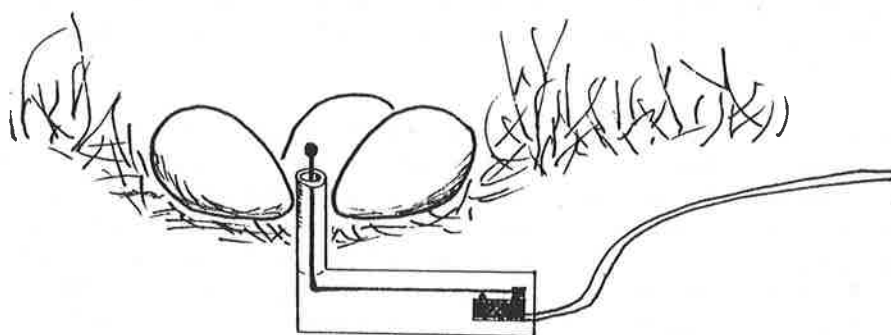
wandelaar(s) op pad	31	0	-	-	-
wandelaar(s) + hond (vast)	3	0	-	-	-
wandelaar(s) + hond (los)	4	0	-	-	-
trimmer(s) op pad	3	0	-	-	-
wandelaar(s) buiten pad	6	2	loopt van nest	11	2.2
waarnemer loopt doel- gericht naar nest	2	2	loopt van nest	19	3.9
totaal mannetje	49	4		30	6.1
vrouwtje + mannetje	57	10		114	17.3

¹⁾ Het wijfje gaat om een onbekende oorzaak van het nest af, en gaat op 50 meter van het nest staan poetsen; vliegt na 6 minuten weg. Na enige tijd komt het mannetje in de buurt, maar de aanwezigheid van mensen verhindert dat hij snel op het nest komt. Deze situatie lijkt nog het meest op een gewone aflossing.

Er werd door deze wulpen niet of nauwelijks gealarmeerd, blijkbaar was er reeds een zekere gewenning aan wandelaars opgetreden in de eerste weken van het broeden. Van de zes keer dat één of meer wandelaars buiten het pad liepen, betrof het tweemaal mensen die aan de andere kant van het pad liepen dan waar het nest lag. De overige twee keer dat het broeden niet verstoord werd door buiten het pad lopende mensen, betrof het mensen die de broedende wulp verrasten door vlak bij hem achter een richeltje op te duiken. Beide keren liepen de mensen op ongeveer 6 meter afstand langs het nest.

Er is een duidelijk verschil in gevoeligheid tussen mannetje en vrouwtje, voorzover die konklusie getrokken mag worden bij de betrekkelijk geringe omvang van de waarnemingen aan het vrouwtje. Vier van de zes keer dat er mensen over het pad voorbij kwamen, liep het vrouwtje van het nest af, tegen het mannetje geen enkele van 41 keer. Dit nest kwam met sukses uit.

Uiteraard zijn de resultaten van deze observaties niet representatief voor de gehele broedperiode van dit paar wulpen, omdat juist dagen met veel recreatie werden uitgekozen. Wel is de redelijkheid aangetoond van het verbod om van de paden te gaan. Bij een zo hoge frekwentie van voorbijgangers als hier (53 enkelingen of groepjes mensen in 11 uur, dat is elke 12 minuten één), maar dan buiten de paden, zouden wulpen op zulke hoogtijdagen nauwelijks meer aan broeden toekomen, met alle gevolgen vandien. Gelukkig ligt elk jaar slechts een enkel nest zo dicht bij een druk belopen pad.



Figuur 18.

Min of meer schematische afbeelding van de toepassing van een schakelaar, om de nest-attentie te registreren.

6.2.2. Registratie van nest-attentie.

In 1984 konden veel meer kwantitatieve gegevens over storing verzameld worden, zonder dat de onderzoekers zélf veel storing veroorzaakten, doordat registratie van de nest-attentie mogelijk werd. Twee verschillende systemen werden toegepast om de aanwezigheid van een wulp op het nest te registreren. Het eerste was het aanbrengen van een klein palletje, verbonden met een zeer licht werkende schakelaar, in het centrum van een wulpennest (figuur 18). Met behulp van een door de elektronikus van het PWN omgebouwde registratieklok werd het aanwezig/afwezig signaal geregistreerd op een in 48 uur ronddraaiende trommel, in een op afstand verborgen kist.

Het tweede systeem maakte gebruik van een kunst-ei waarin een thermokoppel was aangebracht. Een kritische temperatuur kon worden ingesteld, zodanig dat "nest onbezet" geregistreerd werd als de temperatuur onder die kritische waarde zakte. De temperatuur zelf werd dus niet geregistreerd. Dit systeem werkte tamelijk onnauwkeurig, doordat het een zekere traagheid bezat, waardoor korte perioden van afwezigheid niet geregistreerd werden, en doordat zonnenschijn de temperatuur van een onbezet nest zo hoog kon doen rijzen, dat de afwezigheid van een broedende vogel niet als zodanig geregistreerd werd. Ook was waarschijnlijk niet altijd de juiste kritische waarde ingesteld.

Om te proberen de oorzaken van de onderbrekingen van het broeden te achterhalen aan de hand van de geluiden, bijvoorbeeld van de wulpen zelf, werd gedurende een deel van de registraties een cassetterecorder aan het registratie-systeem toegevoegd. Een mikrofoon werd naast het nest verborgen, verbonden met de cassetterecorder in de registratiekist. Zodra de schakelaar omhoog kwam op het moment dat de wulp het nest verliet, begon de recorder te lopen en het geluid in de omgeving van het nest te registreren.

In tabel 9 is de mate van onderbreking weergegeven van het broeden bij de nesten waar registraties plaatsvonden. Bij de nesten waar geregistreerd werd door middel van het kunst-ei met thermokoppel blijkt het broeden aanzienlijk langer onderbroken te zijn geweest, met name 's nachts, dan bij de nesten waar een schakelaar werd toegepast. De waarde van deze registraties is dubieus. In het volgende wordt dan ook alleen ingegaan op de resultaten van registratie met de schakelaar.

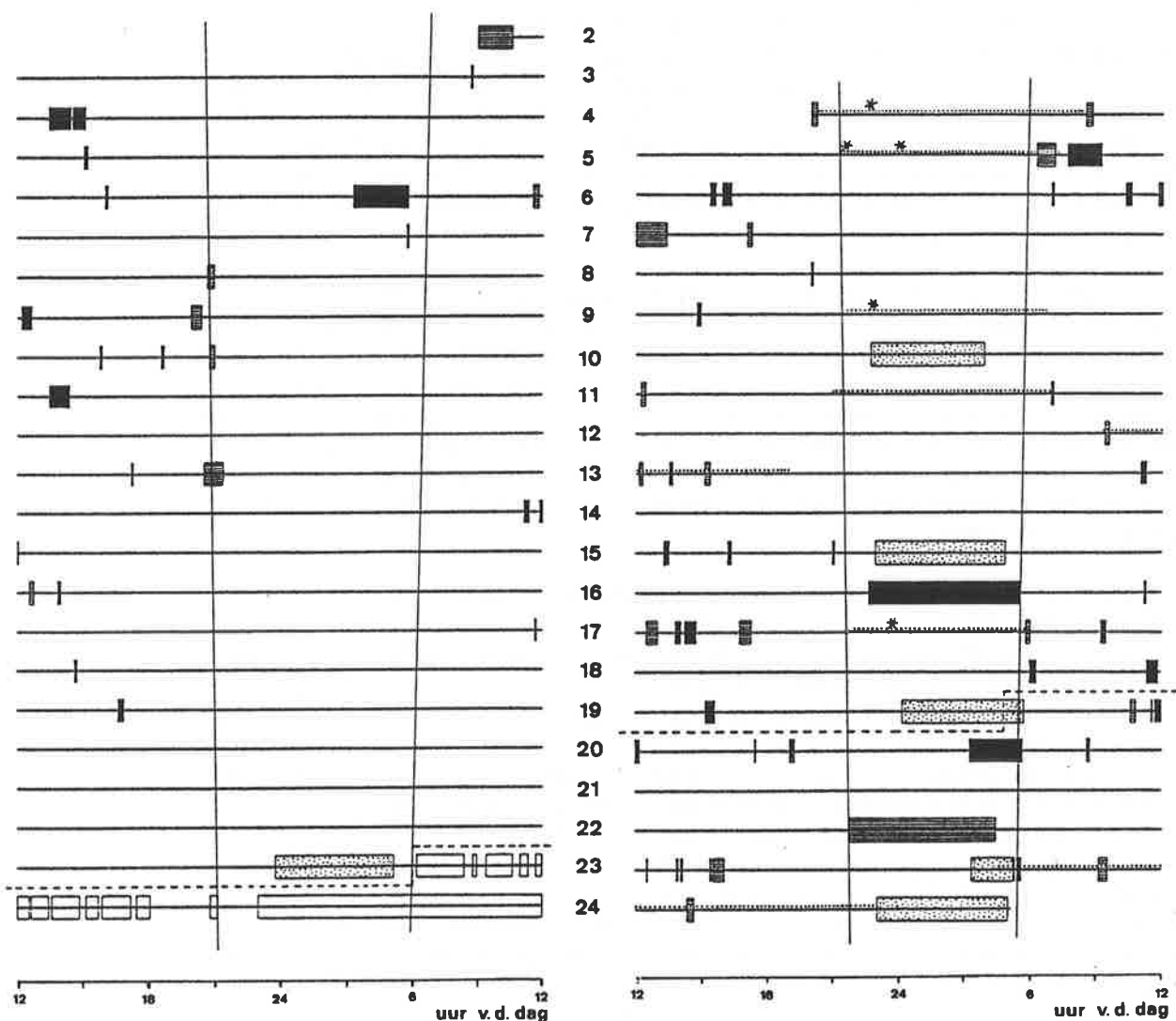
De ligging van het nest is uiteraard van groot belang voor de mate waarin het broedproces verstoord wordt. Met name de hoge mate van storing overdag in territorium 3 kan het gevolg zijn geweest van een ongunstige ligging van het nest, op slechts 75 m van een verharde weg. Gezien de frekwente waarnemingen van vossen tijdens de observaties in territorium 7 lag dit nest waarschijnlijk nogal ongunstig dicht bij een veelgebruikte vossen-looproute.

<u>Tabel 8.</u> De mate van onderbreking van het broeden (in percentages) bij vijf nesten, zoals geregistreerd met een schakelaar in het nest (methode 1) of een kunst-ei met thermo-koppel (methode 2). Er is onderscheid gemaakt tussen overdag (van zonsopgang tot zonsondergang) en 's nachts, en tussen storing veroorzaakt door de onderzoekers en door andere of onbekende oorzaken.										
		overdag				's nachts				
metho- terr. de		aantal uren gereg.	percentage van nest:			aantal uren gereg.	percentage van nest:			
			to- taal	onder- zoek	overig, onbekend		to- taal	onder- zoek	overig, onbekend	
2	1	300.6	2.5	1.0	1.5	200.5	4.3	0.3	4.0	
5	1	244.1	7.2	2.3	4.9	117.2	19.9	0.0	19.9	
7	1	237.0	5.0	2.3	2.7	132.2	17.8	0.0	17.8	
samen	1	781.7	4.8	1.8	3.0	450.0	12.3	0.1	12.2	
3	2	362.2	6.6	1.2	5.4	163.8	33.2	9.8	23.4	
18	2	167.6	10.8	0.8	10.0	87.9	42.3	7.3	35.1	
samen	2	529.8	7.9	1.1	6.9	251.6	36.7	8.8	27.9	

De mate van storing door het onderzoek zelf is met name overdag toch nog tamelijk groot geweest. Dat werd vooral veroorzaakt doordat de afstand tussen het nest en de kist met apparatuur meestal niet groot genoeg was, vaak slechts 40 tot 50 meter, zodat het dagelijkse verwisselen van het registratie-papier ertoe leidde dat de broedende wulp het nest verliet. In territorium 2 was de storing door ons eigen toedoen nog het kleinst. Dit nest lag op de oosthelling van de buitenste duinenrij en was vanaf het strand te benaderen zonder te storen.

In de natuurlijke situatie wordt een wulpelegsel vanaf de dag waarop het kompleet is kontinu bebroed, afgezien van de korte onderbrekingen die ontstaan als mannetje en wijfje elkaar aflossen, en van onderbrekingen als gevolg van de aanwezigheid van sommige predatoren, zoals vos en buizerd (zie paragraaf 6.1.1). De registratie-resultaten van territorium 2, waar slechts ongeveer 1.5 % van de tijd het nest overdag onbezet was (afgezien van storing door onderzoek), benaderen dus wellicht de natuurlijke situatie het best.

De nachtelijke storingen zijn qua lengte veel ingrijpender dan die overdag. Tot 20 % van de tijd (territorium 5) werd er niet gebroed. Dit wordt veroorzaakt doordat de broedende wulp in de regel niet terugkeert op het nest voordat het licht wordt, als hij het in het donker verlaten heeft. Om na te gaan in hoeverre deze lange nachtelijke perioden van onderbreking van het broeden schadelijk zijn voor de ontwikkeling van de eieren, werd een ei van het nest in territorium 5 tweemaal geschouwd, eenmaal na minstens vier nachtelijke storingen van resp. 116, 377, 36 en 278 minuten, en daarna nog eens vijf dagen later; voor die tussentijd waren geen registratie-gegevens beschikbaar. Beide keren bleek het ei nog te leven. Toen het uiteindelijk uitkwam, nadat het broeden nog minstens tweemaal 's nachts onderbroken was geweest, vertoonde het jong een gebrek aan de poten: de tenen waren sterk gekromd, zodat het lopen bemoeilijkt werd of misschien zelfs onmogelijk was.



Figuur 19.

De registraties van nest-attentie bij de nesten in territorium 2 (links) en 7 (rechts). Elk balkje stelt een heel etmaal voor, van 12 uur 's middags tot de volgende dag 12 uur 'smiddags, zodat de nacht in het midden valt. De etmalen staan van boven naar beneden onder elkaar, waarbij het nummer van de broeddag (begin etmaal) midden in de figuur staat. De verticale lijnen geven het tijdstip van zonsondergang en zonsopgang aan.

— nest bezet; observatie; * langslopende vos.
 Broeden onderbroken door: ▨ onderzoekers; ▤ vos;

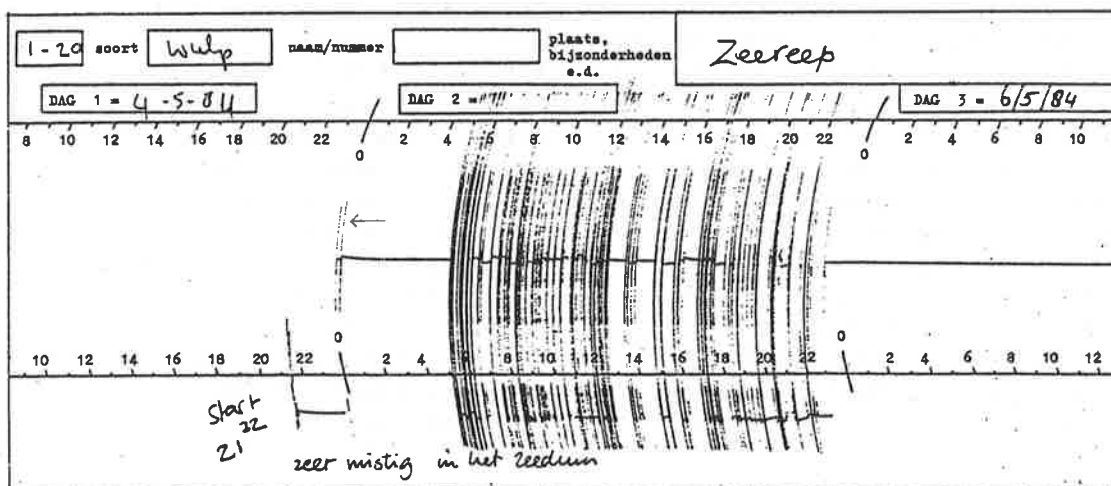
▬ overige en (vooral) onbekende oorzaken.
 Alleen onderbrekingen van 4 minuten of langer zijn weergegeven.
 De gedeelten onder de stippellijn zijn registraties na het moment van pre-datie; het broeden ging voort op kunsteieren of het lege nest. Deze registraties zijn niet meegerekend bij de resultaten in tabel 8.

6.2.3. Oorzaken van geregistreerde storingen.

In figuur 19 staan de registratie-resultaten weergegeven van twee van de drie nesten waar met een schakelaar gewerkt werd. Hierbij zijn de oorzaken van storingen door middel van arcering aangegeven, voorzover ze bekend waren. Oorzaken van storingen konden bekend worden door observatie, maar ook door interpretatie van de geluiden die opgenomen waren met de mikrofoon naast het nest. Van de 20 keer dat overdag opnamen gemaakt werden bij de nesten in territorium 2 en 7 (in territorium 5 werden geen opnamen gemaakt) werden 12 keer (overeenkomend met 149 minuten dat de broedende wulp van het nest was bij deze twee nesten) geen geluiden gehoord die erop wezen dat de broedonderbreking het gevolg was van een storing, 8 keer (137 minuten) geluiden die wezen op storing door mensen en geen enkele keer geluiden die op storing door predatoren wezen.

Voor de nachtelijke storing lag dat geheel anders. Van de 5 nachtelijke storingen waarvan een bandopname beschikbaar was bevatten er 4 sterk alarm van de wulp, vanaf het moment dat deze het nest verlaten had. Dit alarm was steeds zeer intensief, met een roepfrekwentie van ongeveer 40 tot 60 alarmroepen ("kiwiwi") per minuut, maar duurde meestal slechts kort, 4 tot 5 minuten. Dit alles suggereert dat deze wulpen van het nest gejaagd waren door een langslopende vos, die gezien de korte duur van het alarm niet ter plekke bleef maar doorliep. Twee van deze opnamen werden gemaakt nadat het betreffende nest (terr. 7) reeds gepredeerd was, maar waar de wulpen dóórbroedden omdat twee kunsteieren in het nest waren achtergebleven. Hier kwam de vos blijkbaar nog enkele keren terug (zie figuur 19). Tijdens één van deze opnamen is duidelijk te horen hoe de vos enkele malen de schakelaar in het nest indrukt en met zijn poten graafbewegingen maakt, blijkbaar in verwarring omdat de kunsteieren in het nest vastzaten. Ditmaal duurde het alarmeren van de wulp ongeveer 8 minuten.

Vreemd genoeg bevat de opname van de nacht waarin het nest in territorium 2 door een vos (getuige de geur van het nest de volgende dag) gepredeerd werd geen enkele aanwijzing voor die predatie. Na ruim 11 minuten zijn drie zwakke alarmroepen ("koerli") op de band te horen. In figuur 20 is de registratie uit de betreffende nacht en de volgende dag afgebeeld. Te zien is dat de wulp (vermoedelijk het mannetje) in de ochtend is teruggekeerd, en nog de gehele dag voortdurend op het nest terugkeerde (zie ook figuur 19), en daarbij kontinu opstond en weer ging zitten. Pas in het begin van de volgende nacht werd het nest definitief verlaten. Wellicht is dit gedrag het gevolg van de combinatie van een sterke binding aan het nest na 23 dagen broeden en de aanwezigheid van een voorwerp, namelijk de schakelaar, in het nest.



Figuur 20.

Registratie van de aanwezigheid van een wulp op het nest, tijdens de nacht waarop het nest werd gepredeerd door een vos, en de daaropvolgende dag. Een lage lijn betekent dat er een wulp op het nest zit, een hoge dat hij eraf is. De boogvormige verticale lijnen geven de momenten aan waarop de schakelaar op en neer beweegt, doordat de wulp gaat zitten of opstaat.

De tijdbasis loopt van links naar rechts.

De verticale lijn kort na het verlaten van het nest rond middernacht (4 op 5 mei, zie pijl) moet veroorzaakt zijn doordat de vos de schakelaar aanraakte.

6.2.4. Oorzaken van legselverlies.

In het algemeen is het niet gemakkelijk om de oorzaak van legselverlies onomstotelijk vast te stellen. Direkte waarneming van predatie vindt zelden plaats, en is ons ook geen enkele keer gelukt, afgezien van de sterke aanwijzingen verkregen via de geluidsregistraties. Aan gepredeerde eieren is in de meeste gevallen niet met zekerheid te zien wie de predator was, vooral door wat er na de predatie mee gebeurd kan zijn. In principe zou de aanwezigheid van putjes of gaatjes in de eischaal met een onderlinge afstand van 20 tot 25 mm (de afstand tussen linker- en rechterhoektanden) een bewijs moeten zijn voor predatie door de vos, en zou de aanwezigheid van deukjes naar buiten toe in het gedeelte van de eischaal tegenover het primaire gat (veroorzaakt door het doorschieten van de snavel) een bewijs moeten zijn van predatie door een vogel. Zowel vossen als vogels kunnen eieren leegeten via een betrekkelijk kleine opening; een vos maakt die meestal met zijn neus, en likt het ei leeg.

Een ei dat door een vos is leeggegeten kan echter nog eens door een vogel worden geïnspekteerd, die er zijn snavelssporen in achterlaat, en een ei dat door een vogel is geroofd kan door een vos worden gevonden die het markeert met urine (zie Deel 2, "Het voedsel van de vos", par. 4.4).

Zelfs indien de sporen eenduidig zijn wat betreft het dier dat de eieren heeft buitgemaakt, hoeft dat nog niet te betekenen dat dat dier ook de oorzaak van de predatie is. Het is heel goed mogelijk, en in veel gevallen ook waarschijnlijk, dat er iets anders is (zoals de aanwezigheid van mensen) dat een verstoring van de normale gang van zaken bewerkstelligt, waardoor een predator (zoals een ekster) de kans krijgt het legsel te vernietigen.

Door deze moeilijkheden zijn er weinig betrouwbare gegevens voorhanden over legselverlies. Deze gegevens zijn samengevat in tabel 9.

Ten aanzien van het hoge aantal legsels dat verloren ging zonder sporen achter te laten moet opgemerkt worden dat pas halverwege het laatste broedseizoen begonnen werd met aan de lege nesten en hun omgeving te ruiken. Bij vier van de vijf nesten die nog onderzocht konden worden werd de aanwezigheid van vosse-urine vastgesteld.

Tabel 9. Gegevens over oorzaken van legselverlies.		
gevonden sporen	aantal legsels	konklusie m.b.t. predator
geluiden op band	1	vos
geen eiresten in of bij nest, maar geur van vosse-urine in of bij nest	3	vos
geur van vosse-urine op eirest op 20 meter van het lege nest	1	vos
vossekeutel naast nest, kleine eiresten naast nest	1	vos
drie eieren op kenmerkende wijze begra- ven (en opgegraven) dichtbij nest	1	vos
uit de grond getrokken kunst-ei van registratie; gebeurde om 03:30 uur	1	vos
ei-restant op 10 meter van nog broe- dende vogel (gedeeltelijke predatie)	1	vogel
1 ei verdwenen, andere eieren nog intakt (gedeeltelijke predatie)	1	vogel
1 ei-restant met kenmerkende sporen	1	vogel
kleine ei-resten in en rond het nest	1	?
eischaal op 15 meter van nest	1	?
geen sporen	9	?
totaal	22	8 x vos 1 x vogel 2 x gedeeltelijk vogel 11 x onbekend

7. Diskussie.

7.1. Invloed van de vos.

Uit de resultaten van het onderzoek is duidelijk geworden dat de vos invloed heeft op het broedsukkses van de wulp in het NHD. Een groot deel van het verlies aan legfels is vermoedelijk aan deze predator toe te schrijven, hoewel het bewijs daarvoor vaak moeilijk te leveren is (zie par. 6.2.4). Wulpen kunnen, in tegenstelling tot bijvoorbeeld fazanten, slechts éénmaal opnieuw een legfel produceren in hetzelfde seizoen. Ook al omdat niet alle paren daartoe overgaan na verlies van hun eerste legfel, vooral als het seizoen al wat gevorderd is, wordt het broedsukkses van de populatie snel nadelig beïnvloed als een aantal legfels gepreedeerd wordt.

Wat betreft de storing die vossen 's nachts veroorzaken in het bebroeden van wulpelegfels blijken er grote verschillen te zijn tussen nesten (figuur 19). Vossen gebruiken het terrein dan ook niet op een willekeurige wijze waarbij ze overal even vaak komen. Hun activiteiten zijn in het voorjaar vaak gekoncentreerd rond de plaatsen waar de jongen zich bevinden (zie Deel 3, "De vossenpopulatie"; bijvoorbeeld figuur 9). Daarnaast lopen ze vaak langs min of meer vaste routes door het terrein. Er zijn dus blijkbaar plaatsen die gunstiger en minder gunstig zijn als nestplaats voor wulpen in het duin. Wat betreft hun nestplaatskeuze verkeren de wulpen in het NHD mogelijk in een situatie waarin ze nog moeten "wennen" aan de aanwezigheid van vossen.

De nachtelijke onderbrekingen in het broeden hoeven niet persé nadelig te zijn voor de ontwikkeling van de eieren. Er is een vrij smalle temperatuur-range (rond 37°-38°C) waarbinnen de ontwikkeling van een ei optimaal verloopt; zakt de temperatuur daaronder, dan kan het kuiken zich abnormaal ontwikkelen. Komt echter de temperatuur beneden de zogenaamde "fysiologische nul temperatuur", die ongeveer 25°-27°C bedraagt, dan stopt elke ontwikkeling. Een ei kan temperaturen, die liggen tussen dit "nulpunt" en bevriezen, langere tijd verdragen zonder nadelige gevolgen (Drent, 1973). In feite zijn veelvuldige korte onderbrekingen van het broeden dus schadelijker dan enkele langer durende perioden van niet-broeden. Vooral 's nachts zal de temperatuur van de eieren snel naar een veilige lage waarde dalen.

Hoewel wij hebben kunnen vaststellen dat ook na een aantal langdurige nachtelijke onderbrekingen een wulpe-ei nog leefde, vertoonde het betreffende jong bij het uitkomen toch afwijkingen. Teveel nachtelijke onderbrekingen van het broeden, door het veelvuldig langskomen van vossen, kunnen het broedsukkses dus nadelig beïnvloeden, ook zonder dat de eieren werkelijk gepreedeerd worden. Uit de nachtelijke observaties bleek dat de afstand waarop het broedende mannetje voor een langskomende vos opvliegt waarschijnlijk tamelijk klein is, kleiner dan 20 of 30 meter. Toch verlieten sommige mannetjes 's nachts vrij vaak hun nest, getuige de registraties van nest-attentie. Wellicht laten wulpen hun nest sneller in de steek voor een vos als ze dat reeds eerder gedaan hebben, zoals ze overdag het nest sneller voor een mens verlaten als ze al eens eerder door een mens ervan afgejaagd zijn (zie par. 6.1.3).

Mogelijk is de vos ook verantwoordelijk voor een deel van de sterfte van pullen, voornamelijk als die nog jong zijn en nog gezamenlijk onder de veren van het mannetje slapen. De relatief hoge sterfte van pullen in hun eerste levensdagen (zie figuur 13 en 14) zou hierdoor verklaard kunnen worden.

Het relatief hoge broedsukses op Vlieland (zonder vossen) en in het Fochteloërveen (met weinig vossen, volgens Niewold, pers. meded.) in vergelijking tot het zeer lage in het NHD en het Kraansvlak (met veel vossen), zou kunnen leiden tot de konklusie dat de vos een zeer grote negatieve invloed op het broedsukses heeft. Deze konklusie is echter niet hard te maken, omdat deze terreinen ook in andere opzichten sterk van elkaar verschillen, bijvoorbeeld in het voorkomen van vochtige terreingedeelten.

Het is niet gemakkelijk zich een beeld te vormen van de invloed van de vos op de populatie-dichtheid van wulpen in het NHD. Indien er al sprake zou zijn van zo'n invloed, dan zou dat een indirecte moeten zijn. Het zou bijvoorbeeld mogelijk kunnen zijn dat wulpen die enige jaren geen broedsukses hebben gehad, uit het terrein vertrekken. Tot nu toe is de populatie-dichtheid van de wulp in het NHD behoorlijk hoog, zeker wanneer we kijken naar de situatie in het grote, niet met paden doorsneden terreindeel ten zuidwesten van het infiltratiegebied Castricum. Het is denkbaar dat bij veelvuldige kontakten tussen wulpen en vossen, wat kan voorkomen in gebieden waar de vos veel meer dag-activiteit vertoont dan in het NHD (met name ten zuiden van het Noordzeekanaal), er ook een direkte invloed van de vos op de populatie-dichtheid van de wulp kan bestaan. Vooral in de vestigingsfase, in maart, zou het bij herhaling verontrust worden door vossen de wulpen ertoe kunnen brengen zich elders te vestigen. Wat dat betreft is de duidelijke voorkeur voor nacht-activiteit van de vossen van het NHD een betrekkelijk gunstige omstandigheid voor de wulpenpopulatie.

7.2. Invloed van overige predatoren.

De resultaten van dit onderzoek maken het niet aannemelijk dat de overige potentiële predatoren een belangrijke invloed op broedsukses en populatie-dichtheid van de wulp hebben. Uit de observaties blijkt dat vogel-predatoren geen kans hebben legsels te prederen, omdat de wulpen op hun eieren blijven zitten. Slechts als de wulpen van het nest zijn door andere oorzaken, zoals door vossen of mensen, kunnen vogels één of meer eieren bemachtigen. Als de storing door vossen wordt veroorzaakt, hebben de vogelpredatoren echter meestal meer aandacht voor die vossen dan voor de mogelijkheid van een maaltijd. Voor "samenwerkende" kraaien of meeuwen is het misschien wél mogelijk eieren te stelen; dit is echter nooit waargenomen. Op Vlieland was er geen duidelijk verschil in populatie-dichtheid in het duingedeelte waar zich de zilvermeeuwkolonie bevond en daarbuiten (de Roos, 1981; eigen waarnemingen); ook het broedsukses was ongeveer gelijk in beide deelgebieden. Dit suggereert dat ook zilvermeeuwen geen grote invloed hebben op wulpenpopulaties.

Over een mogelijk effect van andere zoogdieren dan de vos is tijdens dit onderzoek niets bekend geworden.

7.3. Invloed van recreatie.

7.3.1. Inleiding.

De beste manier om de lange-termijn-invloed van recreatie op wulpenpopulaties te onderzoeken is waarschijnlijk het vergelijken van terreinen met een verschillende bezoekersintensiteit. Hierbij zouden de overige omstandigheden in die terreinen volkomen vergelijkbaar moeten zijn; dit is helaas zelden het geval. Om die reden kunnen ook wij zo'n vergelijking niet maken (zie tabel 4).

Een andere mogelijkheid is het maken van een vergelijking tussen twee of meer perioden met een verschillende recreatiedruk in hetzelfde terrein. Daarbij doet zich ook weer de moeilijkheid voor van de vergelijkbaarheid voor wat de overige factoren betreft; in het NHD bijvoorbeeld vond de toename in het aantal bezoekers in dezelfde tijd plaats als de daling van de grondwaterstand door wateronttrekking.

Een duidelijk voorbeeld van de invloed van recreatie op een wulpenpopulatie leveren ter Haar & van Ommering (1983). Nadat het duinterrein Berkheide ten zuiden van Katwijk lange tijd een hoge recreatiedruk gekend had, met veel activiteiten buiten de paden waardoor grote oppervlakten hun vegetatie verloren, werd in 1977 het beheer omgegooid. De toegang buiten de paden werd verboden (en gecontroleerd), en de kale gedeelten werden vastgelegd zodat de vegetatie zich herstelde. De wulpenpopulatie nam toe van ongeveer 5 tot ongeveer 20 paar. In hoeverre dit effect vooral het directe gevolg was van een afname van de mate van storing door mensen, of het indirecte gevolg van de afgenomen recreatiedruk, door de veranderingen in de vegetatie, is onduidelijk.

7.3.2. Recreatie op de paden.

In ons geval was het slechts mogelijk de korte-termijn-effecten van de recreatie te onderzoeken. De mate waarin de wulpen in het NHD tijdens het broedproces gestoord worden door mensen is laag, en onvoldoende om in meer dan in een incidenteel geval van invloed te zijn op het broedsukces. Dat wordt veroorzaakt doordat er weinig mensen buiten de paden gaan in het NHD, afgezien van de buitenste duinenrij, die op mooie voorjaarsdagen veel bezoekers van het strand aantrekt.

De vaststelling dat wulpen lang niet zo sterk reageren op mensen die zich op de paden bevinden als op mensen buiten de paden, houdt niet in dat paden weinig of geen invloed zouden hebben op de dichtheid van wulpen. De vluchtafstand blijft in vergelijking met de gemiddelde diameter van een territorium in het NHD groot. De stroken terrein aan weerszijden van de paden worden niet of minder gebruikt door wulpen. De dichtheid van het padennet is dus van belang voor de wulpen. Vooral als een belangrijk deel van de door paden omsloten terreingedeelten kleiner is dan de minimaal noodzakelijke grootte van een wulpenterritorium kan de invloed van recreatie in een terrein groot zijn, doordat niet de gehele voor wulpen geschikte oppervlakte ook daadwerkelijk door hen gebruikt kan worden. Natuurlijk geldt niet elk pad als een territoriumgrens, en lopen er ook wel paden dwars door territoria heen, maar wulpen vertonen toch wel de neiging om territoriumgrenzen langs paden te leggen.

In dit verband is het misschien goed te wijzen op een verschil in het recreatiepatroon tussen vroeger en nu. Het duin werd vroeger voornamelijk bezocht door fietsers (op de weinige verharde wegen) en wandelaars; de grootste drukte viel daarbij in de zomer. Tegenwoordig wordt het padennet vrijwel het gehele jaar door intensief gebruikt door trimmers. Met name in de fase waarin de wulpen zich in het duin vestigen zou het patroon van paden daarvoor tegenwoordig een veel grotere invloed op de populatie-dichtheid kunnen uitoefenen dan vroeger, toen zo vroeg in het voorjaar veel paden nauwelijks gebruikt werden. We hebben gezien dat trimmers een veel sterkere reactie bij broedende wulpen oproepen dan wandelaars en fietsers (par. 6.2.1.a en tabel 6).

Aan de verspreiding van de wulpen binnen het onderzoeksterrein in het NHD is te zien dat in het noordelijk gedeelte, tussen Castricum en Egmond, waar vrij veel paden door het open duin lopen, de dichtheid aan wulpen kleiner is dan in het grote, niet met paden doorsneden gedeelte ten zuidwesten van het infiltratiegebied Castricum (figuur 6).

Ondanks dit mogelijke negatieve effect van paden is het opmerkelijk dat het toch nu en dan voorkomt dat een nest vlak bij een pad wordt gemaakt. Een verklaring hiervoor zou kunnen zijn dat de keuze van de nestplaats slechts een korte tijd vergt, en dat alleen de storingsbronnen die op dat moment aanwezig zijn hun invloed uitoefenen. Het pad zelf speelt dan geen rol, alleen de mensen op het pad. In het algemeen hebben we de indruk dat de keuze van de nestplaats vaak van toevallige factoren afhangt. Vaak worden verspreid door het gehele territorium nestkuilen gedraaid door het mannetje, in de weken voorafgaand aan het leggen van de eieren. Mogelijk wordt het nest uiteindelijk gemaakt op de plaats waar het paar zich toevallig bevindt als het eerste ei zich werkelijk aandient. In elk geval wordt het eerste ei altijd gelegd in een kale kom, die pas daarna bekleed wordt met gras. Dit gebeurt grotendeels in de zes dagen die het leggen van een compleet legsel vergt, tijdens de uren dat er een wulp op het nest zit.

In de fase waarin er jonge wulpen zijn speelt de recreatie, die in die periode van het jaar toeneemt, ook een rol. Herhaaldelijk werd geconstateerd dat in de vroege morgenuren een paar wulpen met hun pulli liepen te fourageren in een vallei waar een pad doorheen liep. De rest van de dag werd echter stevast doorgebracht op de verder van het pad af gelegen duintoppen. Op deze wijze wordt het potentiële fourageergebied voor de pulli verkleind, waarbij voor de pullen waardevolle terreingedeelten niet optimaal benut kunnen worden.

7.3.3. Recreatie buiten de paden.

In terreinen waar zich veel mensen buiten de paden begeven kan het effect van de recreatie veel groter zijn dan nu in het NHD het geval is. Het is denkbaar dat één of meer drukke weekenden in het vroege voorjaar de vestiging van wulpen in het terrein negatief kan beïnvloeden, resulterend in een lagere populatie-dichtheid dan zou kunnen op grond van de verdere geschiktheid van het terrein.

In de fase met legfels kunnen herhaaldelijke storingen door langskomende wandelaars in het terrein de totale duur dat er niet gebroed wordt flink doen oplopen. Zoals hierboven uiteengezet is een groot aantal korte storingen schadelijker voor de ontwikkeling van de eieren dan een enkele lange onderbreking. Het is onduidelijk na hoeveel uren storing, of na hoeveel korte storingen, voor wulpen het moment bereikt is waarop ze het nest definitief verlaten; het is denkbaar dat één zeer lange storing, bijvoorbeeld door mensen die een dagje ergens gaan zitten, daarvoor reeds voldoende is.

Recreatie buiten de paden vergroot ook de kans dat mensen een nest ontdekken, met alle gevaren vandien.

In de fase met jonge wulpen kan de aanwezigheid van mensen buiten de paden de voedselopname van de jongen reduceren, doordat de jongen zich bij gevaar drukken. De indruk bestaat dat het voor een goede ontwikkeling van de jongen noodzakelijk is dat ze vrijwel de gehele dag lopen te fourageren. Ook het contact tussen ouders en jongen kan bij veel storing tijdelijk verloren gaan, en daarmee de bescherming tegen predatoren.

7.4. Invloed van andere factoren.

Naast predatoren en mensen zouden nog andere factoren de populatie-dichtheid en het broedsukses kunnen beïnvloeden. De belangrijkste daarvan is de voedselsituatie. Volwassen wulpen voeden zich in het broedseizoen met ongewervelde dieren, zoals insecten, spinnen en regenwormen, uit de vegetatie en uit de grond. Niet-vliegvlugge wulpen kunnen met hun snavels nog niet in de grond boren, en zijn dus aangewezen op het voedsel dat op de grond en in de vegetatie te vinden is. Naast dierlijk voedsel eten ze ook bessen, indien aanwezig. In de duinstreek zijn alleen de kraaiheide-bessen vroeg genoeg rijp; in het onderzoeksgebied komt kraaiheide niet voor, maar op Vlieland bleken de jonge wulpen er veel van te eten.

In de periode voordat de wulpen eieren hebben, blijken ze gebruik te maken van de weilanden ten oosten van het duin, om te fourageren op regenwormen. Er zijn aanwijzingen dat dat in geringe mate ook het geval zou kunnen zijn in de periode dat ze eieren hebben. Het broedterritorium moet echter waarschijnlijk toch wel het grootste deel van het voedsel leveren voor het broedpaar, in elk geval voor een periode van ongeveer tien weken, van het leggen van het eerste ei tot het uitvliegen van de jongen. De jongen kunnen zolang ze niet vliegvlug zijn het territorium in principe niet verlaten, en dat moet dus voldoende voedsel opbrengen voor hen. Alleen als de buurwulpen vertrokken zijn, is het potentiële fourageergebied voor hen groter, omdat ze dan ook in de buurterritoria voedsel kunnen zoeken. Naar de polder gaan kunnen ze echter niet.

De nabijheid en de kwaliteit van het fourageergebied buiten het duin spelen dus een rol voor de volwassen wulpen, en zouden van invloed kunnen zijn op de populatie-dichtheid in het duin. Het omzetten van grasland in bollenland langs de duinvoet is in dit

opzicht een gevaarlijke ontwikkeling, omdat het de afstand tussen broedgebied en geschikt fourageergebied vergroot. Hoë belangrijk precies dat fourageren buiten het duin is voor de broedvogels, moet nog onderzocht worden.

De voedselhoeveelheid in het broedgebied is door ons niet of nauwelijks onderzocht. Tijdens de observaties viel ons wel op dat de wulpen vooral fourageerden in enigszins ontwikkelde vegetatie en langs de randen van gras- en kruipwilgpollen. De grote oppervlakten aan zeer lage vegetatie van mossen met sterk afgegraasde kruiden ertussen werden weinig gebruikt om te fourageren. Enkele monsters uit deze vegetatie en de onderliggende bodem bleken dan ook een lage biomassa aan potentiële prooidieren te herbergen. Een grote insektenrijkdom gaat gepaard met een goed ontwikkelde vegetatie, zoals bleek in 1983, toen als gevolg van een zeer nat voorjaar de vegetatie in de zomer flink uitgegroeid was. De vegetatie in het NHD vertoont een grote mate van uniformiteit: op de duintoppen is vrijwel dezelfde begroeiing te vinden als op de bodem van de valleien, en vrijwel overal is de vegetatie sterk begraasd door konijnen. Het gebrek aan vochtige valleien en de "vermossing" zouden dus beide een negatieve invloed kunnen hebben op de wulpenpopulatie.

In normale jaren lijkt de insektenrijkdom laag. Voor de volwassen wulpen hoeft een zekere mate van voedseltekort in het broedterritorium nog niet fnuikend te zijn, maar voor de jonge wulpen kan dat wel het geval zijn. De tamelijk grote sterfte onder de jongen, vooral in de eerste levensweek, kan behalve met predatie ook te maken hebben met voedselgebrek; het feit dat een doodgevonden jong een sterke besmetting met een darmparasiet bleek te hebben, zou kunnen wijzen op een door voedselgebrek verzwakte toestand van dat jong.

De structuur van de vegetatie is overigens ook belangrijk voor het verschaffen van dekking, zowel voor de nesten als ook voor de pullen, die zich bij onraad moeten kunnen verstoppen.

Een faktor die mogelijk van invloed is op de populatiedichtheid, is de aanwezigheid van een geschikte, veilige slaapplek dichtbij het broedgebied. De slaapplek op het strand ligt precies midden tussen de twee strandopgangen, op de meest rustige plek dus. Zo'n geschikte slaapplek zou een grote aantrekkingskracht kunnen hebben voor nog niet in het NHD broedende, rondzwervende exemplaren, die van belang kunnen zijn voor het bezetten van opengevallen territoria. Zelfs een effect op de populatiedichtheid in de buurt van de slaapplek valt niet uit te sluiten; de slaapplek op het strand ligt precies ter hoogte van het terreindeel met de hoogste dichtheid.

7.5. Toekomst van de wulpenpopulatie.

In paragraaf 5.7 is reeds ingegaan op de toekomst van de wulpenpopulatie in het NHD. Het voortplantingssucces van de populatie was in de jaren van het onderzoek niet hoog genoeg om alle door sterfte opgevallen plaatsen met eigen jongen op te kunnen vullen. Nu gebeurt dat in "gezonde" populaties ook niet, omdat de jonge vogels geneigd zijn zich vooral buiten hun geboortegrond te vestigen. Het voortbestaan van de wulpenpopulatie in het NHD hangt dus af van de immigratie van wulpen, die elders zijn geboren. Nu vermoedelijk in het gehele gebied van de vastelandduinen het voortplantingssucces laag is, zal de voornaamste bron van jonge wulpen wel op de waddeneilanden liggen. Er zijn nog geen ringgegevens die wijzen op uitwisseling tussen de binnenlandse wulpenpopulaties en de kustpopulaties; wel is er uitwisseling tussen kustpopulaties onderling gekonstateerd. Mogelijk is de frekwentie van het optreden van klimatologisch gunstige jaren, zoals 1983, in de onderzoeksjaren relatief laag geweest, en is het broedsucces op langere termijn bekeken wat hoger dan tijdens dit onderzoek.

Het zou kunnen zijn dat het uitblijven van broedsucces reden is voor wulpen die voor het eerst broeden om het een volgend jaar ergens anders te proberen. Er zijn geen gegevens beschikbaar die daarop wijzen, het gaat om een hypothetisch geval. Als dat inderdaad zo zou zijn, dan zou de toekomstige wulpenpopulatie in het NHD voornamelijk kunnen bestaan uit uitsluitend jonge, onervaren dieren, wat waarschijnlijk weer een negatief effect op het broedsucces zal hebben. Een achteruitgang van de dichtheid behoort in dat geval ook tot de mogelijkheden. Momenteel is er geen sprake van een afnemende populatiedichtheid, maar dat zou het gevolg kunnen zijn van de hoge gemiddelde leeftijd die wulpen kunnen bereiken. Negatieve invloeden op de populatiedichtheid kunnen door de grote plaatstrouw van de oude wulpen in principe dan ook pas na verloop van een aantal jaren zichtbaar worden.

Een voorwaarde voor het op peil blijven van de populatie in het NHD is dat het gebied aantrekkelijk blijft voor jonge wulpen om er zich te vestigen. Dat zou kunnen inhouden dat men bij het terreinbeheer ernaar zou moeten streven bepaalde ontwikkelingen in de vegetatie, zoals die zich de laatste decennia voordoen, tegen te gaan en zo mogelijk om te draaien. Een belangrijke negatieve ontwikkeling is bijvoorbeeld het dichtgroeien van valleien met struweel (zie ook par. 3.3). De uniformiteit van de vegetatie zou men kunnen verminderen door het verhogen van de grondwaterstand in de valleien, en door de begroeiing op de droge plaatsen te "vernieuwen" via het op meer plaatsen toelaten van stuifplekken. Vanwege het belang van de buiten het duin gelegen voedselgebieden voor de in het duin broedende wulpen, zou er ook aandacht besteed moeten worden aan de manier waarop het agrarische gebied wordt beheerd.

Het zou jammer zijn als we in de toekomst het karakteristieke geluid van de wulp in het duin zouden moeten missen. Tot nu toe wordt de wulp als een typische broedvogel van heide en duinen beschouwd. Dat beeld zal gaan veranderen: de populaties van wulpen die sinds een tiental jaren her en der in het oosten van het land op agrarisch grasland broeden, groeien zeer snel. Over twintig jaar broeden er meer wulpen in de weilanden langs de duinvoet, dan in de duinen zelf. In dit opzicht lijkt de wulp nu dezelfde ontwikkeling door te maken als de scholekster enige decennia geleden.

B. Geciteerde literatuur.

- Balat, F., 1969.
Influence of repeated disturbance on the breeding success of the Mallard, Anas platyrhynchos.
Zoologica Listy 18:247-252.
- Bergh, L. van den, 1986.
De wulp, een nieuwe weidevogel.
Vogels, mei/juni 1986: 78-81.
- Bootsma, C., 1977.
De invloed van recreatie en andere verstoringen op de wulp als broedvogel en overzomeraar op Vlieland.
Intern rapport Vakgroep Natuurbeheer, verslag nr. 447, Landbouwhogeschool Wageningen.
- Braaksma, S., 1960.
De verspreiding van de wulp (Numenius arquata) als broedvogel.
Ardea 48: 65-90.
- Drent, R.H., 1973.
The natural history of incubation.
in: Breeding biology of birds, ed. D.S.Farner, pp. 262-311.
Washington.
- Dijk, G. van, 1983.
De populatie-omvang (broedparen) van enkele weidevogelsoorten in Nederland en de omliggende landen.
Vogeljaar 31: 117-133.
- Frisch, O. von, 1956.
Zur Brutbiologie und Jugendentwicklung des Brachvogels (Numenius arquata L.).
Zeitschr. Tierpsychol. 13:50-81.
- Gendebien, J.F. & M.F.Mörzer Bruyns, 1970.
Recreatiegevoeligheid van vogels.
De Levende Natuur 73(4):85-88.
- Glutz von Blotzheim, U.N., K.M.Bauer & E.Bezzel, 1977.
Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Numenius arquata (Linné 1758) - Grosser Brachvogel.
Band 7:299-352. Wiesbaden.
- Haar, B. ter & G. van Ommering, 1983.
Sterke toename van de wulp in Berkheide.
Duin 4:3-7.
- Johnson, D.H., 1979.
Estimating nest success: the Mayfield method and an alternative.
The Auk 96:(4): 651-661.

- Kipp, M., 1982.
Ergebnisse individueller Farbberingung beim Grossen Brachvogel und ihre Bedeutung für den Biotopschutz.
Beih.Veröff.Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ. 25:87-96.
- Meininger, P.L., H.J.M.Baptist & G.J.Slob, 1984.
Vogeltellingen in het Deltagebied in 1975/76-1979/80.
Rapport Rijkswaterstaat Deltadienst en Staatsbosbeheer Zeeland.
- Roos, G.Th. de, 1981.
The impact of tourism upon some breeding wader species on the isle of Vlieland in the Netherlands' Wadden Sea.
Proefschrift, Landbouwhogeschool Wageningen.
- Rozemeijer, P., 1983.
Wulpen (Numenius arquata) op de Noordhollandse slaapplaatsen.
Graspieper 3(1): 3-7.
- Strijbos, J.P., jaar onbekend.
Vogels van strand en duin.
Wat leeft en groeit, deel 2. Het Spectrum, Utrecht.
- Teixeira, R.M., 1979.
Atlas van Nederlandse broedvogels.
Natuurmonumenten.
- Voous, K.H., 1960.
Atlas van de Europese vogels.
Amsterdam.
- Walters, J., 1984.
Verslag onderzoek broedvogelstand in eerste infiltratiegebied Amsterdamse Waterleidingduinen in 1984.
Gestencild rapport.
- Watson, D., 1972.
Birds of moor and mountain.
Edinburgh.
- Wessels, B., 1982.
Terreingebruik en reproductiesucces van de fazant, patrijs, wulp en grutto in het Fochteloërveen.
Intern R.I.N.-rapport.
- Zande, A.N. van der, 1984.
Outdoor recreation and birds: conflict or symbiosis?
Proefschrift Rijksuniversiteit Leiden.

Lijst van tabellen.

1. Broedverdeling tussen mannetje en vrouwtje	24
2. Broedsukses in het NHD 1981-1984	30
3. Berekening van de dagelijkse sterfte van legsels	32
4. Broedsukses in verschillende broedgebieden	40
5. Overzicht van reacties van wulpen op storingsbronnen	52
6. Observaties van confrontaties van broedende wulpen met potentiële storingsbronnen	54
7. Rekreanten als mogelijke storingsbronnen	56
8. Mate van onderbreking van het broeden bij registratie-nesten	60
9. Gegevens over oorzaken van legselverlies	66

Lijst van figuren.

1. Verspreiding van de wulp als broedvogel in de wereld	7
2. Verspreiding van de wulp als broedvogel in Nederland	6
3. Aantallen broedparen in het NHD in vroeger jaren	10
4. Het geïnventariseerde deel van het NHD	12
5. Ligging van het NHD in Noord Holland	13
6. Inventarisatie-resultaten in de onderzoeksjaren	14
7. Vergelijking van twee inventarisaties met verschillende methoden	16
8. Bezetting van de wulpenterritoria in de tijd	19
9. Waarnemingen van "losse" wulpen tussen de territoria in 1984	20
10. Legdatum van eerste ei	24
11. Terugmeldingen van als pul in het NHD geringde wulpen	28
12. Spreiding van het broedsukses over het terrein	30
13. Afname van het aantal jongen in de tijd	34
14. Idem, met regressie-lijnen	34
15. Leeftijdsverdeling van teruggemelde wulpen, geringd als pul in het NHD	38
16. Vergelijking in leeftijdsverdeling tussen geschoten en niet geschoten wulpen, als pul in Nederland geringd	38
17. Nachtelijke looproutes van vossen in de buurt van een wulpen-nest	48
18. Toepassing van een schakelaar in een wulpennest	58
19. Resultaten van registraties van nest-attentie bij twee nesten	62
20. Registratie van nest-attentie in de nacht waarin het nest gepredeerd werd door een vos	64

De volgende RIN-rapporten kunnen besteld worden door overschrijving van het verschuldigde bedrag op giro 516 06 48 van het RIN te Leersum onder vermelding van het rapportnummer. Uw giro-overschrijving geldt als bestelformulier. Toezending geschiedt franco.

- 85/21 A.W.M.Mol, De literatuur over Nederlandse aquatische macrofauna tot 1983. 176 p. f 22,-
- 85/22 W.J.Wolff, Het effect van natuur- en milieubescherpende maatregelen op de levensgemeenschappen van de Waddenzee. 18 p. f 3,40
- 86/7 M.Nooren, Inventarisatie van de houtwallen in het nationale park de Hoge Veluwe. 49 p. f 8,-
- 86/8 M.Nooren, Over het verleden van de Hoge Veluwe. 89 p. f 13,50
- 86/9 K.Stoker, De verspreiding van de rode bosmieren op de Hoge Veluwe. 110 p. f 15,60
- 86/16 G.Hanekamp & H.M.Beije, Natuurwetenschappelijke aspecten van het machinaal plaggen van heide. 366 p. f 6,-
- 86/17 G.Visser, Verstoringen en reacties van overtuigende vogels op de Noordvaarder (Terschelling) in samenhang met de omgeving. 221 p. f 27,50
- 86/18 C.J.Smit, Oriënterend onderzoek naar veranderingen in gedrag en aantallen van wadvogels onder invloed van schietoefeningen. 44 p. f 7,-
- 86/19 B.van Noorden, Dynamiek en dichtheid van bosvogels en geïsoleerde loofbosfragmenten. 58 p. f 8,50
- 86/21 G.P.Gonggrijp, Gea-objecten van Limburg. 287 p. f 34,-
- 87/1 W.O.van der Knaap & H.F.van Dobben, Veranderingen in de epifytenflora van Rijnmond sinds 1972. 36 p. f 6,-
- 87/2 A.van Winden, G.Rijsdijk, A.Schotman & J.Philippona, Ruimtelijke relaties via vogels in het Strijper-Aagebied gedurende broedtijd en zomer. 97 p. f 14,50
- 87/3 F.J.J.Niewold, De korhoenders van onze heideterreinen: verleden, heden en toekomst. 32 p. f 5,-
- 87/4 H.Koop, Het RIN-bosecologisch informatiesysteem; achtergronden en methoden. 47 p. f 7,50
- 87/5 K.Kersting, Zuurstofhuishouding van twee poldersloten in de polder Demmerik. 63 p. f 11,-
- 87/6 G.F.Willemsen, Bijzondere plantesoorten in het nationale park de Hoge Veluwe; voorkomen en veranderingen. 92 p. f 13,50
- 87/7 M.J.Noorden, Het verleden van de houtwallen in het nationale park de Hoge Veluwe. 23 p. f 5,-
- 87/8 G.Groot Bruinderink, D.Kloeg & J.Wolkers, Het beheer van de wilde zwijnen in het Meinweggebied (Limburg). 96 p. f 14,50
- 87/9 K.S.Dijkema, Selection of salt-marsh sites for the European network of biogenetic reserves. 30 p. f 5,50
- 87/10 P.Doelman, M.Fredrix & H.Schmiermann, Microbiologische afbraakprocessen als saneringsmethode van met bestrijdingsmiddelen verontreinigde gronden. 224 p. f 27,50
- 87/11 G.J.Baaijens, Effecten van ontwateringswerken in de ruilverkaveling Ruinerwold-Koekange. 64 p. f 9,-
- 87/13 J.A.Weinreich & J.H.Oude Voshaar, Populatieontwikkeling van overwinterende vleermuizen in de mergelgroeven van Zuid-Limburg (1943-1987). 62 p. f 8,-
- 87/14 N.Dankers, K.S.Dijkema, G.Londo & P.A.Slim, De ecologische effecten van bodemdaling op Ameland. 90 p. f 13,50
- 87/15 F.Fahner & J.Wiertz, Handleiding bij het WAFLO-model. 99 p. f 14,50
- 87/16 J.Wiertz, Modelvorming bij de projecten van WAFLO en SWNBL. 34 p. f 6,-
- 87/17 W.H.Diemont & J.T.de Smidt (eds.), Heathland management in The Nether-

- lands. 110 p. f 15,50
- 87/18 Effecten van de kokkelvisserij in de Waddenzee. 23 p. f 3,75
- 87/19 H.van Dam, Monitoring of chemistry, macrophytes, and diatoms in acidifying moorland pools. 113 p. f 16,-
- 87/20 R.Torenbeek, P.F.M.Verdonschot & L.W.G.Higler, Biologische gevolgen van vergroting van waterinlaat in de provincie Drenthe. 178 p. f 23,-
- 87/21 J.E.Winkelman & L.M.J.van den Bergh, Voorkomen van eenden, ganzen en zwanen nabij Urk (NOP) in januari-april 1987. 52 p. f 7,50
- 87/22 B.van Dessel, Te verwachten ecologische effecten van pekellozing in het Eems-Dollardgebied. 71 p. f 10,-
- 87/23 W.D.Denneman & R.Torenbeek, Nitraatmissie en Nederlandse ecosystemen: een globale risico-analyse. 164 p. f 21,-
- 87/24 M.Buil, Begrazing van heidevegetaties door edelhert en moeflon; een literatuurstudie. 31 p. f 5,60
- 87/25 M.Post, Toelichting op de vegetatiekaart (1981) van het nationale park de Hoge Veluwe. 49 p. f 7,50
- 87/26 H.A.T.M.van Wezel, Heidefauna in het nationale park de Hoge Veluwe. 54 p. f 8,-
- 87/28 G.M.Dirkse, De natuur van het Nederlandse bos. 217 p. f 27,50
- 87/29 H.Siepel et al., Beheer van graslanden in relatie tot de ongewervelde fauna: ontwikkeling van een monitorsysteem. 127 p. f 17,95
- 88/30 P.F.M.Verdonschot & R.Torenbeek, Lettercodering van de Nederlandse aquatische macrofauna voor mathematische verwerking. 75 p. f 10,-
- 88/31 P.F.M.Verdonschot, G.Schmidt, P.H.J.van Leeuwen & J.A.Schot, Steekmuggen (Culicidae) in de Engbertsdijkvenen. 109 p. f 15,50
- 88/32 W.J.Wolff (red.), De internationale betekenis van de Nederlandse natuur. 174 p. f 22,-
- 88/33 H.Eijsackers, C.F.van de Bund, P.Doelman & Wei-chun Ma, Fluctuerende aantallen en activiteiten van bodemorganismen. 85 p. f 13,-
- 88/34 Toke de Wit, De effecten van ozon op natuurlijke ecosystemen; een literatuuronderzoek. 27 p. f 5,20
- 88/35 A.J.de Bakker & H.F.van Dobben, Effecten van ammoniakmissie op epifytische korstmossen; een correlatief onderzoek in de Peel. 48 p. f 7,50
- 88/36 B.van Dessel, Ecologische inventarisatie van het IJsselmeer. 82 p. f 12,75
- 88/37 A.Schotman, Tussen bos en houtwal; broedvogels in een Twents cultuurlandschap. 87 p. f 13,25
- 88/39 P.Doelman, H.Loonen & A.Vos, Ecotoxicologisch onderzoek in met Endosulfan verontreinigde grond: toxiciteit en sanering. 34 p. f 6,-
- 88/41 J.L.Mulder (red.), De vos in het Noordhollands Duinreservaat. Deel 1: Organisatie en samenvatting. 32 p.
- 88/42 J.L.Mulder, idem. Deel 2: Het voedsel van de vos. 78 p.
- 88/43 J.L.Mulder, idem. Deel 3: De vossenpopulatie. 129 p.
- 88/44 J.L.Mulder, idem. Deel 4: De fazantenpopulatie. 59 p.
- 88/45 J.L.Mulder & A.H.Swaan, idem. Deel 5: De wulpenpopulatie. 76 p.
- De rapporten 41-45 worden niet los verkocht maar als serie van vijf voor f 25.
- 88/48 J.J.Smit, Het Eemland en de polder Arkemheen rond het begin van de twintigste eeuw. 64 p. f 9,-
- 88/49 G.W.Gerritsen, M.den Boer & F.J.J.Niewold, Voedseleecologie van de vos in Nederland. 96 p. f 14,25
- 88/50 G.P.Gonggrijp, Permanente geologische ontsluitingen in taluds van Rijksweg A 1 bij Oldenzaal. 18 p. f 3,50