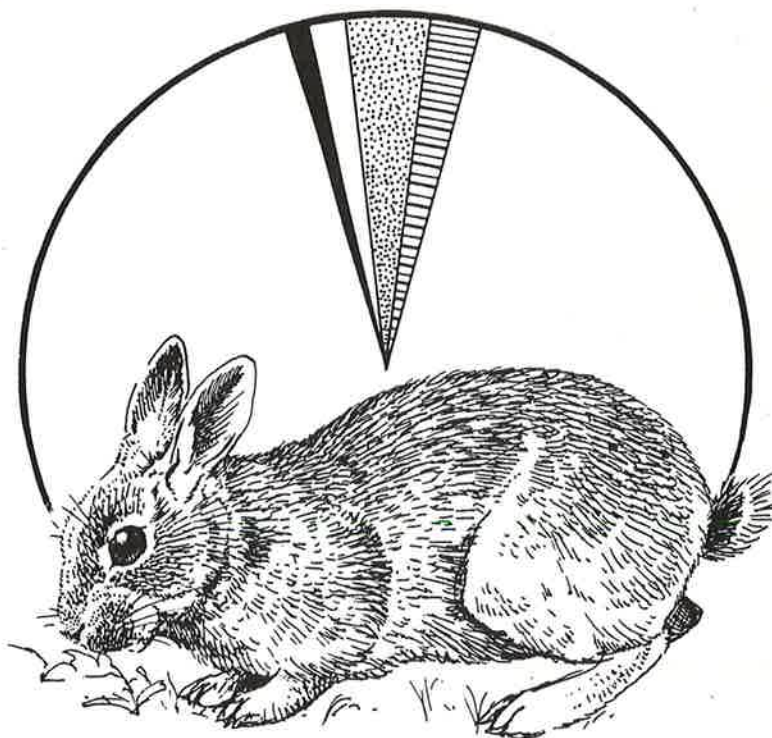


De vos in het Noordhollands Duinreservaat

Deel 2: Het voedsel van de vos

J.L. Mulder



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.

De vos in het Noordhollands Duinreservaat

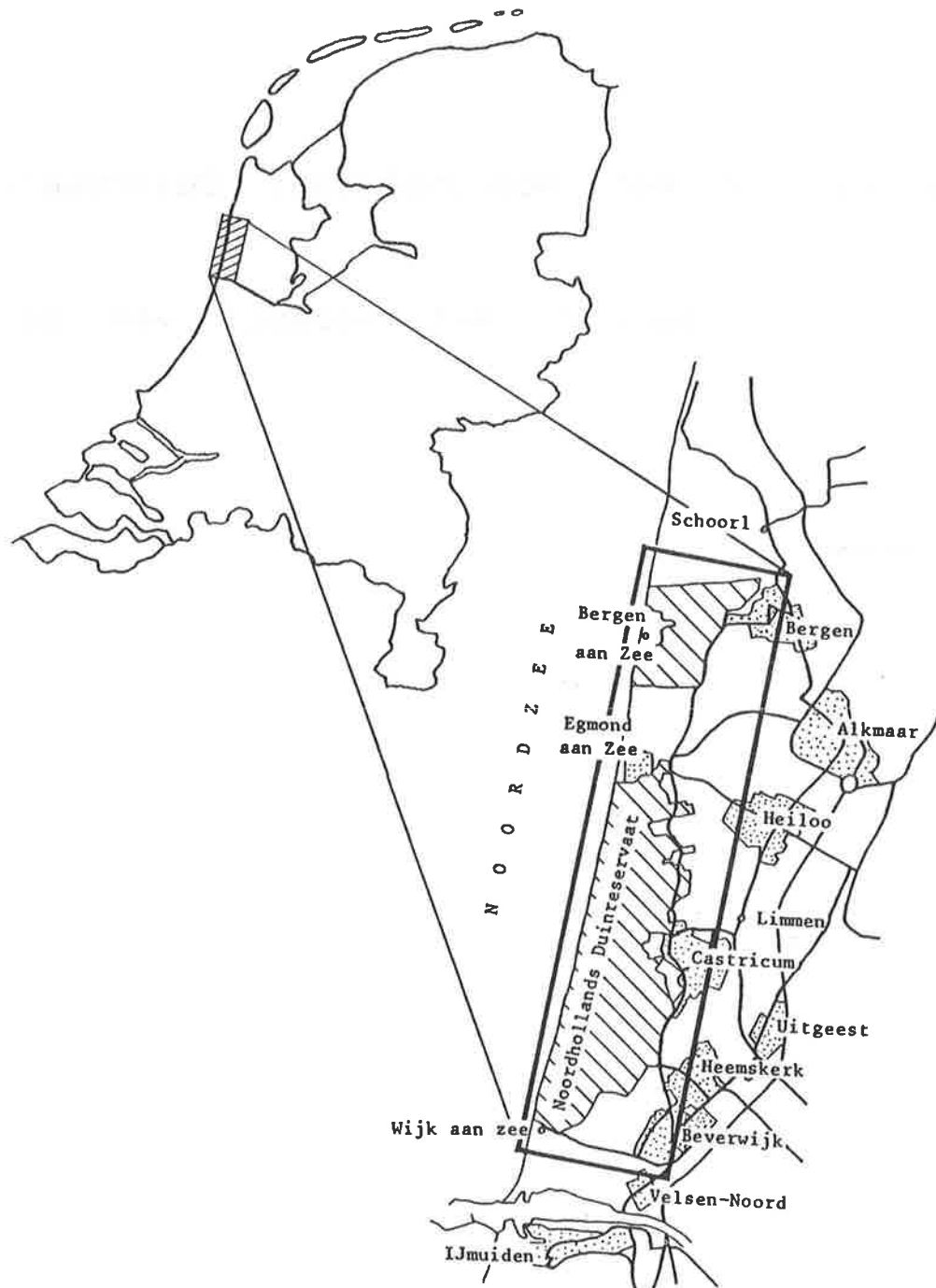
Deel 2: Het voedsel van de vos

J.L.Mulder

RIN-rapport 88/42

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

Ligging van het Noordhollands Duinreservaat in Nederland



blz

1

3.4. Het voedsel van jonge vossen	47
3.4.1. Keutelanalyse	47
3.4.2. Vergelijking met volwassen vossen	49
3.4.3. Prooiresten	51
3.5. Vergelijking tussen prooiresten en keutelanalyse	53
3.5.1. Verhouding konijn-vogels	53
3.5.2. Leeftijd gegeten konijnen	55
3.5.3. Gegeten vogelsoorten	57
3.5.4. Konklusie	58
4. Diskussie	59
4.1. Omrekening naar gegeten gewicht	59
4.2. Monstergrootte	60
4.3. Vogelresten in keutels	60
4.4. Voedselkwaliteit	61
4.5. Hermelijn vroeger, vos nu	63
4.6. Voedselvoorkeur	64
4.7. Waarde van de resultaten	65
5. Geciteerde literatuur	66
Lijst van tabellen	68
Lijst van figuren	68
Bijlage 1: Determinatie van haren	B 1
Bijlage 2: Omrekeningsfactoren	B 2
Bijlage 3: Tabellen, behorend bij figuren	B 6
Bijlage 4: Lijst van wetenschappelijke namen	B 8

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 Jachtopzichters 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.

In de periode van maart 1979 tot en met september 1980 werden op twee terreingedeelten van elk ongeveer 5 ha met regelmatige tussenpozen alle aanwezige vossekeutels (steeds van volwassen vossen) verzameld. In het voorjaar van 1979 werden bij vier burchten in totaal 205 keutels van jonge vossen verzameld, terwijl van 1979 tot en met 1982 alle prooi-resten (223) bij in totaal 45 burchten met jonge vossen werden verzameld.

Dit vormde het uitgangsmateriaal voor een onderzoek naar het voedsel van de vos in het NHD. Het aantal keutels van volwassen vossen, dat geanalyseerd moest worden per periode en per plaats, om een betrouwbaar beeld van het voedsel op te leveren, bleek minimaal 35 te bedragen. Zo mogelijk werden steeds 50 keutels per monster geanalyseerd en voor alle monsters samen in totaal 658.

Omerekend over een heel jaar bleek het voedsel van de vos voor 90 % (gewichtsprocenten) uit konijn te bestaan (figuur 7). De overige 10 % was samengesteld uit vogels, eieren, kleine zoogdieren, insecten en plantaardige zaken. Vooral deze laatste categorieën vertoonden enige seizoensafhankelijkheid: vogels en kleine zoogdieren werden vooral in winter en voorjaar gegeten, eieren vooral in het voorjaar, vruchten in de herfst en insecten in de zomer. Tussen begin mei en half augustus werden veel jonge konijnen gegeten. Dit kon worden afgeleid uit de lengte van de konijnenagels in de keutels.

Een vergelijking tussen het broedvogelbestand en de vogelkonsumptie door vossen in het voorjaar, suggereerde dat de vossen niet speciaal één soort of soortgroep vogels aten, maar de verschillende soorten exploiteren naar de verhouding waarin ze voorkomen; diensengevolge werden vooral zangvogels gegeten.

Het voedsel van de jonge vossen verschilde niet veel van dat van de volwassen vossen. Wel bleek er een groot verschil te zijn tussen de prooi-resten bij de burchten, en de inhoud van de keutels van de jonge vossen, zelfs als ze verzameld waren bij dezelfde burchten. Als prooi-resten werden in de regel vooral vogels en grotere konijnen aangetroffen, terwijl in de keutels vooral de resten van heel veel jonge konijnen zaten. Deze laatste worden blijkbaar in zijn geheel opgegeten, zonder dat er een rest achterblijft. Het is dus zaak zowel prooi-resten als keutels te onderzoeken.

De resultaten van het voedselonderzoek komen in hoge mate overeen met al het elders verrichte onderzoek naar de voedselsamenstelling, namelijk in het feit dat het voedsel van de vos een afspiegeling is van wat zijn leefgebied aan voedselsoorten bevat, behalve waar het enkele niet geprefereerde soorten betreft.

In de discussie wordt uiteindelijk gekonkludeerd dat uit de resultaten van een voedselonderzoek als dit geen konklusies getrokken kunnen worden over de invloed die vossen uitoefenen op hun prooidierpopulaties. Daarvoor is het nodig om die prooidierpopulaties zelf te onderzoeken.

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. Het voor U liggende Deel 2, "Het voedsel van de vos", bevat een verslag van het onderzoek naar de inhoud van vossekeutels en naar de prooiresultaten 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.

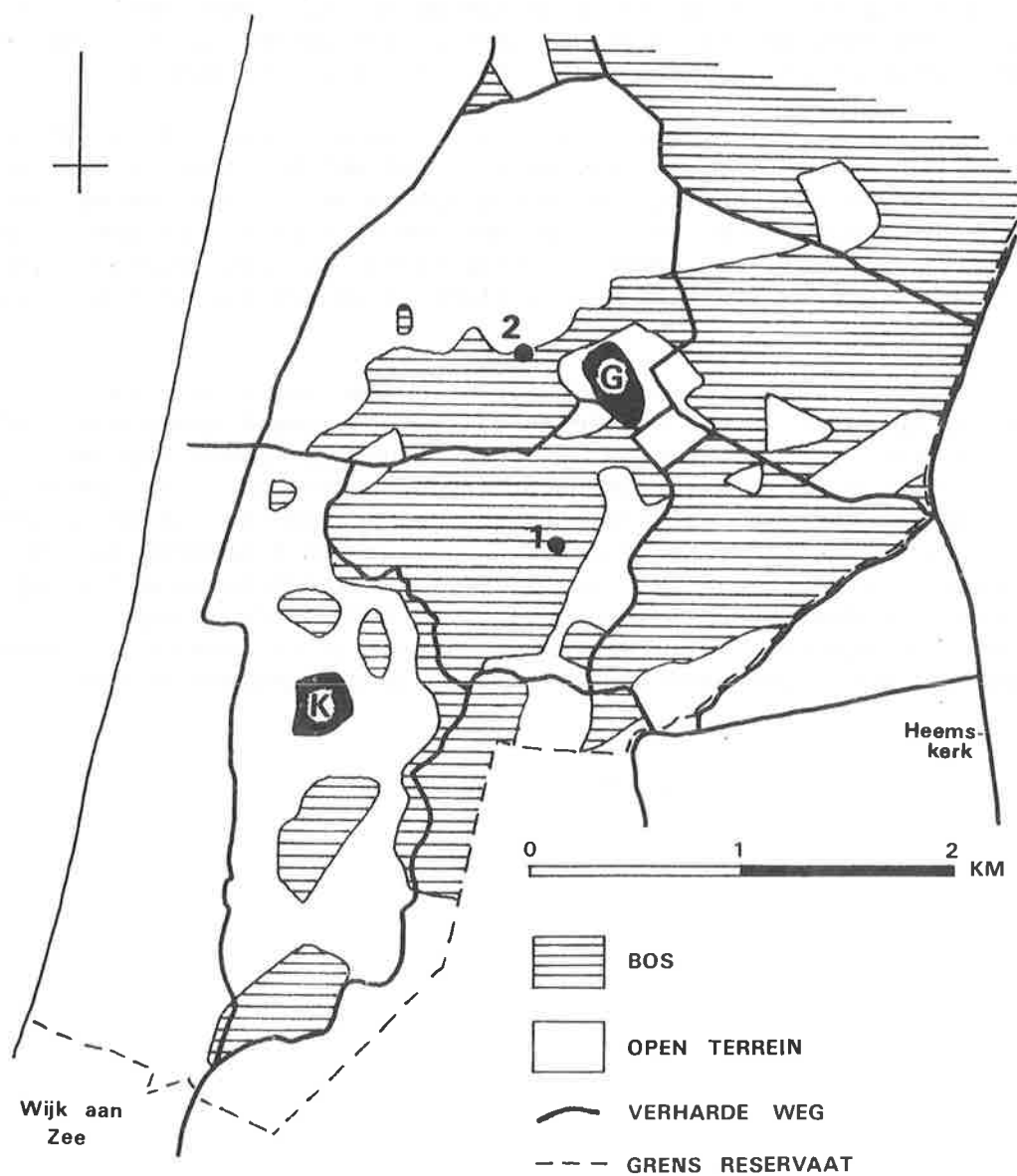
Van het onderzoek naar de fazanten en de invloed van de vossen op deze soort wordt verslag gedaan in Deel 4, "De fazantenpopulatie". Tenslotte bevat Deel 5, "De wulpenpopulatie", de resultaten van het onderzoek naar het wel en wee van de wulpen die in het NHD broeden.

Het doel van de rapportage is vooral om een grondig verslag te geven van het onderzoek in het NHD. Daarbij is afgezien van het maken van een uitgebreide vergelijking met datgene wat in soortgelijk onderzoek elders gevonden is; er is dus slechts beperkt gebruik gemaakt van literatuur.

Als er in de wildbiologie iets is, dat vaak is onderzocht, dan is het wel het voedsel van de vos. Tot nu toe hebben meer dan 60 onderzoekers zich daarmee beziggehouden, in zulke uiteenlopende streken als Japan, Italië, Schotland, Canada en Australië, en in zulke uiteenlopende biotopen als hooggebergte, veenmoerassen, toendra's, steden en woestijnen. In al die onderzoeksgebieden blijkt het voedsel in hoge mate een afspiegeling te zijn van wat zijn leefgebied te bieden heeft. Met andere woorden, de vos is in het geheel niet gespecialiseerd op één of meer voedselbronnen, maar voedt zich met wat voorhanden is.

Men kan zich afvragen, als er al zoveel voedselonderzoek is verricht, of het dan nodig is om ook nog eens in het NHD een voedsel-analyse te verrichten. Hoewel het tot op zekere hoogte mogelijk is om met een goede oekologische kennis van een bepaald terrein te voorspellen wat vossen er eten, is een gedetailleerde kennis van het gegeten voedsel toch een goede eerste stap naar inzicht in de rol die de vos in dat terrein speelt.

Een tweede belangrijke reden om ook hier weer een studie van het voedsel te maken is het voorkómen dat er een scheef beeld over dat voedsel ontstaat. De "man in het veld" bouwt dat beeld voornamelijk op aan de hand van het assortiment aan prooiresten dat in een beperkte periode van het jaar te vinden is bij de burchten met jonge vossen. In het onderhavige onderzoek is daarom veel aandacht besteed aan de representativiteit van de resultaten, zodat zinvolle vergelijkingen mogelijk werden tussen het voedsel in verschillende jaargetijden, tussen het voedsel van volwassen en dat van jonge vossen, en tussen de prooiresten bij burchten en het door de jongen gegeten voedsel.



Figuur 1.

Zuidelijk deel van het Noordhollands Duinreservaat, met de ligging van de keutelraapvelden (G en K) en de hollen waar keutels van jonge vossen werden verzameld (1 en 2).

2. Methoden.

2.1. Algemeen.

Om een beeld te krijgen van de aard en de samenstelling van het voedsel van vossen zijn verschillende onderzoeksmethoden mogelijk, elk met zijn eigen beperkingen, zoals observatie in het veld, verzamelen van prooi-resten, onderzoek van de maaginhoud van dode vossen en analyse van keutels. Beide eerstgenoemde methoden zijn erg tijdrovend; van grotere prooien zijn de resten gemakkelijker te vinden dan van kleinere, die soms in hun geheel gegeten worden.

Omdat er door de afwezigheid van bestrijding van vossen in het Noord-hollands Duinreservaat nauwelijks dode vossen beschikbaar kwamen, en bovendien grote aantallen magen nodig zijn om voldoende gegevens te krijgen voor een betrouwbaar beeld van het voedsel, viel de keuze op het onderzoeken van de samenstelling van vossekeutels. Het voordeel van deze methode is dat keutels in overvloed aanwezig zijn in het veld. Bovendien zijn de analyse- en determinatietechnieken tegenwoordig voldoende ver ontwikkeld om een vlotte analyse met betrouwbare resultaten te bewerkstelligen.

Bijna alle mogelijke soorten voedsel laten determineerbare resten achter in de faeces. Naaktslakken en vogel- en muizejongen vormen hierop een uitzondering. Ook van donsjongen van vogels, zoals heel jonge fazantepullen, worden de resten meestal niet teruggevonden (Göransson, 1980).

Voor het onderzoek van het voedsel van volwassen vossen werden keutels verzameld op vaste raapvelden. Het voedsel van jonge vossen werd onderzocht door hun keutels te verzamelen bij burchten, samen met de prooi-resten, zodat vergelijking daartussen mogelijk werd.

2.2. Keutelraapvelden.

De raapvelden voor het verzamelen van keutels van volwassen vossen zijn zodanig gekozen dat er in ieder geval genoeg keutels lagen om monsters van voldoende grootte te verkrijgen. Verder mochten ze niet te groot zijn, omdat ze in beperkte tijd grondig afgezocht moesten kunnen worden, zodat de zekerheid bestond dat alle keutels meegenomen werden.

In eerste instantie werden drie terreinen uitgezocht als raapvelden. Naast een hoge keutelproduktie werd de ligging in het reservaat als criterium gehanteerd. In het buitenduyn lag een raapveld (K, Kieften-vlak), aan de rand van het infiltratiegebied bij Wijk aan Zee. Een tweede raapveld (G, Grote Stuk) lag meer centraal, in de middenduinen onder Heemskerk (fig. 1). Het derde raapveld, aan de binnenduynrand bij Bakkum, moest al snel afvallen wegens een te geringe keutelproduktie. Het bleek niet mogelijk om een ander geschikt terrein met voldoende keutels in het binnenduyn te vinden. De grootte van de twee uiteinde-lijke raapvelden was ongeveer 5 ha en het karakter ervan was open tot halfopen heuvelachtig terrein, met stukken duindoorn- en ligusterstruweel (K) of duindoorn- en meidoornstruweel (G).

Tabel 1. Relatieve oppervlakte (in %) van verschillende terreintypen binnen een cirkel met straal van 1 km rond de keutelraapvelden G en K.		
	G	K
naaldbos	25	18
loofbos	29	8
naald- plus loofbos	54	26
dicht struweel	19	18
half-open terrein met struweel	17	23
open zeeduin	-	14
infiltratieveld: vlak, met open water in kanalen	-	19
vlakke grazige velden met loofhoutsingels	8	-
akkers (voornamelijk tuinbouw)	2	-

Tabel 2. Overzicht van de keutelmonsters van de raapvelden G en K.					
mon-ster-nr.	aantal keutels verza-meld	aantal keutels geana-lyseerd	periode van produktie		lengte van produktie-periode (dagen)
G 1	6	6	± 1/3/1979	- 20/3/1979	20
G 2	64	50	20/3/1979	- 3/7/1979	105
G 3A	185	50	3/7/1979	- ± 4/11/1979	124
G 3B	43	43	± 4/11/1979	- 4/12/1979	30
G 4	57	50	4/12/1979	- 5/2/1980	63
G 5	60	50	5/2/1980	- 9/4/1980	63
G 6	47	47	9/4/1980	- 23/6/1980	75
G 7	23	23	23/6/1980	- 11/8/1980	97
K 1	9	9	± 22/3/1979	- 11/4/1979	20
K 2	30	30	11/4/1979	- 9/7/1979	89
K 3A	61	50	9/7/1979	- ± 6/11/1979	120
K 3B	90	50	± 6/11/1979	- 6/12/1979	30
K 4	205	50	6/12/1979	- 20/2/1980	76
K 5	248	50	20/2/1980	- 16/4/1980	55
K 6	?	50	16/4/1980	- 13/6/1980	58
K 7	?	50	13/6/1980	- 16/9/1980	95

Vermoedelijk betreft het terreinen waar vossen graag de dag in rust doorbrengen, en ontstaan de hoge keutelaantallen doordat de vossen eerst defaeceren alvorens actief te worden in de avond.

De beide raapvelden liggen precies 2 km uit elkaar, wat het aannemelijk maakt dat het om keutels van verschillende vossen gaat, gezien de vastgestelde grootte van de territoria (zie Deel 3, "De vossenpopulatie"). De werkelijke ligging van de vosseterritoria in het betreffende deel van het reservaat in die jaren is niet bekend. De omgeving van de twee terreinen staat globaal beschreven in tabel 1.

2.3. Wijze van verzamelen van keutels.

In een periode van anderhalf jaar, van maart 1979 tot en met september 1980, werden de raapvelden zeven keer afgezocht. Dat kostte meestal 2 of 3 dagen per raapveld. De eerste maal werd het terrein geheel leeggeraapt, en alleen de meest verse keutels bewaard voor analyse. De volgende keren werden steeds alle keutels verzameld, zodat de periode waarin ze geproduceerd waren bekend was. Tabel 2 geeft een overzicht van de monsters, met aantallen verzamelde en geanalyseerde keutels, en met de periode waarin de keutels werden geproduceerd.

Tussen de tweede en derde raping lag een tamelijk lange periode (5 maanden); daarom werden de keutels van de derde raping verdeeld in een klein deel verse (naar schatting maximaal een maand oud) en een groter deel oudere, resp. monsters 3B en 3A. De datumgrens tussen deze beide monsters is dus niet scherp.

Monster G6 viel oorspronkelijk wat klein uit; het werd aangevuld met duidelijk verse keutels uit aangrenzend terrein.

Lag het aantal verzamelde keutels onder de 50 stuks, dan werden alle keutels geanalyseerd. Waren er meer dan 50 gevonden, dan werden er uit het totale aantal random 50 gekozen en geanalyseerd (zie voor de bepaling van de monstergrootte 2.6.1 en 3.1).

De verzamelde keutels werden genummerd, 2 dagen bij 90 °C gedroogd (konservering), daarna werd het totale drooggewicht bepaald en ten slotte werden ze opgeslagen tot het moment van analyse.

2.4. Burchten met jonge vossen.

2.4.1. Keutels.

In het voorjaar van 1979 werden bij vier burchten, in gebruik bij 2 worpen jonge vossen, alle keutels verzameld. In de regel defaeceren de volwassen vossen niet bij de burchten; ook uit de afmetingen van de verzamelde keutels viel af te leiden dat ze alle afkomstig waren van de jongen.

De burchten lagen in de omgeving van raapveld G (fig. 1). Tabel 3 geeft een overzicht van de verzamelde monsters. Steeds werden alle keutels geanalyseerd.

Tabel 3. Overzicht keutelmonsters jonge vossen.				
monster		aantal keutels	verzamel-datum	geschatte leeftijd v.d. jongen
worp 1	hol a	42	20/5/1979	9 weken
	hol b	80	20/5/1979	9 weken
worp 2	hol a	41	28/5/1979	8 weken
	hol b	41	12/6/1979	10 weken
totaal		204		

nummer 28/11 - 126	plaats Grote Stuk (G 3 A)	ugd: 2,02	
gew. 5,42	vol. 9,0	an. fp	
voedselsoort	hoeveelheid	score	
konijn	haren, kiezen	4	
	2 nagels: 11,2 / 9,8 mm		
vogel	veren, donker	1	
duindoorn	1 pit	sp	
planten	1 grasspriet	sp	
	zandvogel. merel?		
Rn 1649	'79		

Figuur 2.

Systeemkaart voor het noteren van analyse-resultaten.

Uitleg: nummer: bevat verzameldatum en volgnummer

plaats: plaats van verzamelen en monsternummer

ugd: uitgespoeld drooggewicht in gram (zie 2.6.2)

gew: totaalgewicht keutel na drogen, in gram (2.6.2)

vol: volume van de ingeweekte keutel, in ml (2.6.2)

an: analist

score: zie 2.6.4.

2.4.2. Prooiresten.

Gedurende vier seizoenen (1979-1982) werden bij alle gevonden burchten met jongen (tussen Wijk aan Zee en Egmond) alle prooiresten verzameld en gedetermineerd. In totaal gaat het om 45 burchten. In het algemeen betrof het alleen de buiten de burcht liggende prooien. Een enkele maal werden burchten uitgegraven om jonge vossen te vangen; dan zijn ook de in de burcht aangetroffen prooiresten verzameld.

Het oorspronkelijke gewicht van de prooiresten werd verkregen uit eigen metingen aan complete, dode of levende dieren (fazant), uit gegevens van J.M. Wallage-Drees (konijn), of uit de handboeken.

2.5. Keutelanalyse - kwalitatief.

2.5.1. Analyseprocedure.

Een te analyseren keutel werd enige tijd (minimaal 15 minuten) in warm water te weken gezet. Na enkele seconden uitdruipen werd het volume gemeten (afgerond naar 0,5 ml) in een smalle maatcilinder met water en vervolgens werd de keutel onder een waterstraal uit elkaar gehaald, boven een zeef met maaswijdte van 1,0 mm.

Regelmatig werd bekeken wat voor soort materiaal op deze wijze weggespoeld werd. Het betrof een beperkt aantal kleine haren of haarfragmenten en korreltjes zand. Het overige wegspoelsel bestond uit struktuurloos materiaal, de chemische afbraakprodukten van het verteringsproces.

Wat er op de zeef achterbleef, werd in een platte witte schaal met een laagje water bekeken. De grovere objecten werden eruit gesorteerd. Daarna werd het materiaal doorzocht met hulp van een binokulaire mikroskoop (vergroting 10x en 20x) en werden indien nodig bepaalde structuren onder de mikroskoop (tot 400x) bekeken. Eventueel werden nog niet determineerbare fragmenten opgeslagen in geëtiketteerde potjes in 70 % alcohol.

Alle gegevens werden per keutel op een systeemkaart genoteerd (fig.2). Was de analyse afgerond, dan werd het materiaal weer 2 dagen bij 90 °C gedroogd en gewogen.

Bij de spijsvertering van carnivoren wordt vrijwel al het opgenomen vlees verteerd, maar ook veel van het botmateriaal. De hoorn- en chitine-achtige voedselcomponenten, zoals haren, veren, nagels, het exoskelet van insecten, en verder al het plantaardig materiaal met uitzondering van vruchtvlees, komen vrijwel ongeschonden in de faeces terecht.

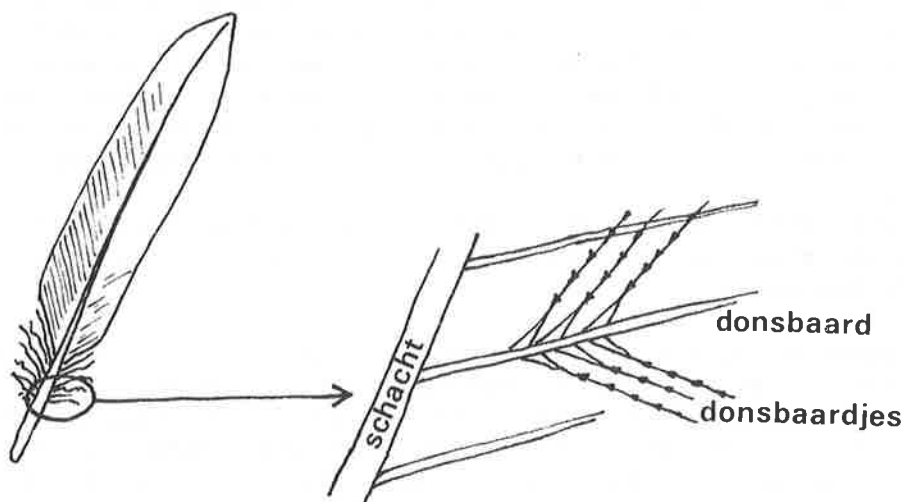
2.5.2. Zoogdieren.

Van gegeten zoogdieren blijven als restant in vossekeutels vooral de haren over, met daarnaast soms nagels en tanden. Maar voor determinatie is men meestal aangewezen op haren. Met de beschikbare kenmerken van haren kunnen bijna alle zoogdieren die voorkomen in het duingebied van Noord Holland herkend worden. Alleen is het onderscheid tussen haas en konijn moeilijk en tijdrovend (Brunner & Coman 1974). In het onderzoekte deel

van het reservaat komen vrijwel geen hazen voor (max. 10-15 ex.; mond. meded. jachtopziener de Witte), terwijl er bijna overal een hoge konijnendichtheid is. Om deze reden werd van alle gevonden haren van haasachtigen aangenomen dat ze afkomstig waren van konijn. Omdat plantaardig materiaal nauwelijks verteerd wordt door de vos, worden veelvuldig zeer kleine stukjes plant aangetroffen, afkomstig uit het spijsverteringskanaal van opgegeten konijnen. De gebruikte methoden voor de harendeterminatie staan beschreven in bijlage 1.

2.5.3. Vogels.

Voor de determinatie van vogelveren werd behalve van een bescheiden referentiekollektie gebruik gemaakt van een recent verschenen determinatietabel (Brom, 1980). Voor de totstandkoming van dit werk (ten behoeve van herkenning van vogels die in botsing komen met vliegtuigen) werd de veerstructuur van 347 soorten vogels bekeken. Veren kunnen worden gedetermineerd aan de hand van de mikroskopische structuur van de donsbaardjes onderaan de meeste veren (fig. 3).



Figuur 3.

Plaats van de donsbaardjes aan een vogelveer.

Met behulp van de veerstructuur is meestal een indeling tot op ordeniveau mogelijk, soms tot op familieniveau. Eliminatie met behulp van de kennis over het voorkomen van de diverse soorten leidt soms tot een soortsdeterminatie. Indien er voldoende karakteristieke veren aangetroffen werden, werden deze op het Instituut voor Taxonomische Zoölogie te Amsterdam vergeleken met de kollektie balgen, om tot een soortsdeterminatie te komen. In een relatief groot aantal gevallen (47 %) werden geen determineerbare structuren aan de veerresten in de keutels gevonden, bijvoorbeeld als slechts enkele kale veerschachten werden aangetroffen. Behalve veren werden in de keutels een enkele maal snavels, poothuidjes en nagels gevonden.

2.5.4. Overige voedselsoorten.

Stukjes van schalen van vogeleieren werden op dikte, kleur, glans en bolling beoordeeld, en konden bijna steeds worden ondergebracht in de volgende groepen: eend, fazant, duif en houtsnip.

Resten van insekten werden zo goed mogelijk tot op orde gedetermineerd. Vaak werden in de keutels larven aangetroffen waarvan de lichaamsinhoud niet verteerd was; het betrof rupsjes van motjes, een enkel keverlarfje, maden van een kleine vliegensoort en larfjes van een andere soort tweevleugelige. Blijkbaar zijn dit soorten waarvan de larven leven van de bestanddelen van de vossekeutels, zoals haren. Uiteraard werden deze niet tot het voedsel van de vossen gerekend.

Sommige insektensoorten wijzen op het eten van aas door de vossen: vliegemaden en -poppen, en ook mieren.

Er is niet gezocht naar de aanwezigheid van resten van regenwormen in de keutels. Hiervoor is een speciale techniek vereist (Bradbury, 1977). Gezien de aard van het duinterrein valt niet te verwachten dat wormen een substantieel deel van het voedsel van vossen uitmaken. Ook de zeldzaamheid van zand (uit het darmkanaal van regenwormen) in de keutels doet dat vermoeden.

Van de in keutels aanwezige planteresten (uitgezonderd vruchten) werden alleen die gevallen meegerekend bij het resultaat waarvan het leek of het met opzet gekonsumeerd was. In bijna alle keutels zijn een enkele grasspriet, een stukje dood blad, een doorn van een duindoorn e.d. aan te treffen, die duidelijk per ongeluk met het voedsel meegekomen zijn. Klein geknipte stukjes vegetatie komen zeer veel voor in de vossekeutels. Deze zijn afkomstig uit de maagdarmstelsels van de gegeten konijnen.

Gegeten paddestoelen zijn als zodanig te herkennen aan vliesjes met een structuur van door elkaar gevlochten hyphen.

Voor de herkenning van vruchten werd een referentiekollektie aangelegd van de zaden van alle in het duin voorkomende vlezige en besvruchten.

Soms werden vreemde elementen in de keutels gevonden (bijv. afval) die in de kategorie diversen werden ondergebracht.

2.6. Keutelanalyse - kwantitatief.

2.6.1. Bepaling van de monstergrootte.

Het aantal keutels dat onderzocht moet worden om per tijdvak een betrouwbaar beeld van het voedsel te geven, is bepaald door het monster steeds groter te maken.

De variatie in het resultaat wordt bij het uitbreiden van het aantal onderzochte keutels steeds kleiner. Vanaf een bepaalde monstergrootte varieert het resultaat nog slechts binnen nauwe, aanvaardbare grenzen. Monsters van deze minimale omvang of groter geven dan een betrouwbare afspiegeling van de gemiddelde keutelsamenstelling voor dat tijdvak en die plaats.

In dit onderzoek werd tweemaal zo'n bepaling van de minimale monstergrootte uitgevoerd, één aan een zomermonster en één aan een wintermonster. Uit de op één tijdstip en één raapveld verzamelde keutels werden er random 5 gekozen, geanalyseerd, en de resultaten genoteerd. Daarna werd het monster uitgebreid tot 10, 15 enz., tot 50 keutels.

2.6.2. Maten van keutels.

Aan iedere keutel, zijnde de eenheid van onderzoek, werden de volgende grootheden gemeten:

- totale drooggewicht (gew.)
- uitgespoeld drooggewicht (**ugd**)
- volume

Het totale drooggewicht werd tot op 0,01 gram nauwkeurig bepaald na 2 dagen drogen bij 90 °C; het volume werd gemeten na 15 minuten weken in warm water. Het uitgespoeld drooggewicht was het gewicht van het gedroogde materiaal (2 dagen, 90 °C) na de analyse.

Omdat elk monster zowel verse als veel oudere keutels bevat, zijn de totaalgewichten en volumes niet zo betrouwbaar als maat voor de hoeveelheid materiaal. Immers, in de tijd dat de keutels buiten hebben gelegen zijn ze onderhevig geweest aan de weersinvloeden. Door de regen zullen bijvoorbeeld fijnere deeltjes uitgespoeld zijn bij de keutels die lang hebben gelegen, en nog niet bij de versere. Dat is de reden waarom het volume werd bepaald aan ingeweekte keutels: het daarbij opgenomen water vult bij oudere keutels (minstens voor een deel) de ruimte op van het door de regen uitgespoelde materiaal, waardoor deze keutels nu beter vergelijkbaar worden met de versere.

Het gewicht van het uitgespoelde materiaal lijkt echter de meest betrouwbare maat voor de hoeveelheid materiaal, omdat de grovere delen (groter dan 1 mm) in de keutels ook het minst beïnvloed zullen worden door de weersinvloeden. Daarom is het uitgespoeld drooggewicht (**ugd**) gekozen als basis voor de hoeveelheidsberekeningen.

Van een aantal keutels is het **ugd** door omstandigheden niet gemeten. Dit werd dan geschat met behulp van het wel gemeten volume en het totale drooggewicht, en met behulp van de verhouding tussen deze beide maten en het bijbehorende **ugd** van de overige keutels in het monster.

Bij de keutelmonsters die bij burchten met jongen verzameld werden is het totale drooggewicht als basis voor de berekeningen gekozen omdat in de meeste gevallen het ugdg niet gemeten was. Bovendien waren deze keutels steeds vrij vers verzameld, waardoor het totale drooggewicht als een redelijke maat opgevat mag worden.

Voor de hoeveelheden van elke voedselsoort in een monster werden drie maten gebruikt:

- a. frekwentie
- b. percentage onverteerde resten
- c. percentage gegeten gewicht.

2.6.3. Frekwentie.

Per monster werd bepaald in hoeveel procent van de onderzochte keutels elke voedselsoort voorkwam. Hierbij wordt dus 1 kevertje even zwaar geteld als de haren van een konijn die de rest van de keutel vullen. Daarom is de frekwentie alleen een bruikbare maat voor de kleinere items, als insekten, bessen e.d.

De frekwentiepercentages van de verschillende voedselsoorten per monster opgeteld komen boven de 100 % uit, omdat meestal meer dan één item per keutel voorkomt.

2.6.4. Percentage onverteerde resten.

Een tweede manier die toegepast werd om het resultaat weer te geven is het percentage aangetroffen resten van elke soort per monster. Bij de analyse werden daartoe per keutel de relatieve hoeveelheden van de verschillende voedselsoorten geschat. Omdat het moeilijk en tijdrovend is om de resten van diverse soorten voedsel in de uitgespoelde keutel te scheiden, werd een vrij grove schaal gebruikt bij deze schatting. Per keutel werd namelijk een score van 5 punten verdeeld over de soorten: dus bijvoorbeeld konijn 3, vogel 1 en vruchten 1. Voor berekeningen hield dat in: resp. 60, 20 en 20 % van de keutelinhoud. Daarnaast werd aan de items die minder dan 5 % van de keutel uitmaakten de score "sp" (van: spoortje) gegeven. Bij berekeningen werd hieraan arbitrair de waarde van 2 % toegekend.

Om tot een vaststelling van de hoeveelheid onverteerde resten per soort voor een totaal monster te komen werd het ugdg van elke keutel verdeeld over de toegekende scores. Daarbij kregen eerst de items met "sp" elk 2 % van het ugdg toebedeeld; het restant van het ugdg werd daarna evenredig verdeeld over de items met scores van 1, 2, 3, 4, of 5. Zie voorbeeldberekening in tabel 4.

Bij deze berekening in de aanname impliciet, dat het soortelijk gewicht van de onverteerde resten van de verschillende voedselsoorten steeds hetzelfde is. Immers, de oorspronkelijke hoeveelheidsschatting d.m.v. het toekennen van scores, is een volumebepaling; deze wordt bij de vermenigvuldiging met het ugdg echter beschouwd als een gewichtsbepaling. Omdat het meestal gaat om haren en veren zal het soortelijk gewicht van de resten van de verschillende diersoorten in de praktijk niet ver uit elkaar liggen.

De verkregen gewichten per item werden opgeteld, en het aandeel in het totaal werd in procenten uitgedrukt.

Tabel 4. Voorbeeldberekening van de hoeveelheid en het percentage onverteerde resten, uitgaande van de toegekende scores.				
Gegevens op systeemkaarten:				
keutel- nummer	ugdg (gram)	konijn (score)	vogel (score)	muis (score)
1	3,46	5	-	sp
2	1,05	3	2	-
3	2,96	4	sp	1
Score omgezet in hoeveelheid resten:				
		gram	gram	gram
1	3,46	3,39	-	0,07
2	1,05	0,63	0,42	-
3	2,96	2,32	0,06	0,58
totaal	7,47	6,34	0,48	0,65
percentage:	100,0	84,9	6,4	8,7

2.6.5. Percentage gegeten gewicht.

Niet alle soorten voedsel zijn in dezelfde mate verteerbaar voor de vos. Dat houdt in dat van de ene voedselsoort relatief meer resten in de keutel terechtkomen dan van de andere.

Het percentage onverteerde resten (2.6.4) geeft dus een min of meer vertekend beeld van het genuttigde voedsel. Nu zijn er door vier onderzoekers proeven gedaan met gevangen vossen, waarbij de dieren bekende hoeveelheden van natuurlijk voedsel kregen: er werd dan nagegaan hoeveel restanten in de keutels terechtkwamen (Lockie, 1959; Goszczynski, 1974; Niewold, 1976; Frank, 1979).

De resultaten van hun onderzoeken maken het in principe mogelijk om uitgaande van de hoeveelheid resten in keutels terug te rekenen naar werkelijk gegeten gewicht. Daarbij wordt uiteraard een zekere onnauwkeurigheid geïntroduceerd. Onder andere doordat de experimentele opzet van de vier onderzoeken niet hetzelfde was, zijn de resultaten niet eenduidig, en niet zonder meer toepasbaar op het onderhavige onderzoek. In bijlage 2 worden de vier onderzoeken besproken, en wordt beargumenteerd waarom voor de hier gebruikte omrekeningsfactoren (zie tabel 5) is gekozen.

Tabel 5. Omrekeningsfactoren.

Door het totale gewicht van de gevonden resten van een voedselsoort in een monster te vermenigvuldigen met de specifieke omrekeningsfactor, wordt het gegeten gewicht van die voedselsoort verkregen.

Voor de volwassen vossen wordt uitgegaan van ugdg, voor de jonge vossen van het totaal drooggewicht van de keutel.

voedselsoort	omrekeningsfactor	
	volwassen vossen	jonge vossen
konijn	50	30
muizen, mol, spitsmuizen, eekhoorn	23	5
egel	60	14
ondetermineerbare vogels	51	24
zangvogels	45	11
overige vogels	61	27
insekten	15	4
planten (exkl. vruchten), paddestoelen	5	1,2
winterpeen	10	-
diversen	1	0,25

Voor vruchten werd een andere methode toegepast om het gegeten gewicht te berekenen. Van alle in keutels aangetroffen soorten vruchten werden in het veld een aantal exemplaren (20 of meer) verzameld, en werd het gemiddelde gewicht en het aantal pitjes genoteerd. Dit leverde de omrekeningsfactoren op per pit (tabel 6). Hierbij is er dus van uit gegaan dat de bij een vrucht horende zaden ook steeds mee naar binnen zijn gegaan. De omrekeningsfactor voor appel is gebaseerd op de aanname dat de vossen weggegooiden klokhuizen hebben gegeten.

Tabel 6. Omrekeningsfactoren voor vruchten.

Het aantal pitten, vermenigvuldigd met de omrekeningsfactor (= gewicht vrucht per pit) levert het gegeten gewicht op, in gram.

duindoorn	0,310	appel	2,0
braam	0,055	pruim	8,1
vlier	0,023	roos	0,122
meidoorn	0,304		
liguster	0,073	roos (per vrucht)	2,8

Bij het eten van vogeleieren gaan meestal slechts kleine stukjes eischaal naar binnen. Daarom is aan de gevonden eischaalresten niet na te gaan hoeveel eieren er gegeten zijn. Toch is geprobeerd met behulp van een aantal veronderstellingen om ook in dit geval een gegeten gewicht te bepalen.

De veronderstellingen, die gedeeltelijk uit waarnemingen zijn afgeleid, zijn de volgende:

- a. De determinatie van de gevonden eieren is betrouwbaar.
- b. Vossen produceren ongeveer 6 keutels per dag (berekend uit gegevens van Niewold, 1976; Rau et al. (1985) vermelden 6,2 keutels per dag, en Ryszkowski et al. (1971) 5 keutels).
- c. Vossen eten slechts één nest per etmaal.
- d. Een "gemiddeld vogelnest" bevat 6 eieren (het zijn vooral eende- en fazante-eieren die in keutels gevonden worden).
- e. Vossen verstoppen vrij regelmatig eieren (en ander voedsel) om ze later op te eten (Kruuk, 1964; eigen waarnemingen). Dit blijkt ook uit het voorkomen van eischaalresten in keutels uit december/januari (figuur 8).

Op grond van deze aannamen werd voor elke keer dat eischaalresten werden gevonden in een keutel het gewicht van één ei van de betreffende soort beschouwd als het gegeten gewicht. Voor de keutels van jonge vossen werd echter, gezien de geringe grootte daarvan, het gewicht van een half ei genomen (tabel 7).

Tabel 7. Omrekeningsfactoren van eieren.			
soort	volwassen vossen	jonge vossen	
eend	45	23	gram per keer
fazant	34	17	,,
duif	19	10	,,
houtsnip	24	12	,,
onbekend	30	15	,,

2.6.6. Berekening van de voedselsamenstelling op jaarbasis.

Om na te kunnen gaan hoe het voedsel van de vossen gemiddeld over een heel jaar is samengesteld, kunnen niet zonder meer de resultaten van alle monsters gemiddeld worden, aangezien niet alle monsters even zwaar mogen "wegen": a) de lengte van de periode waarin de keutels geproduceerd werden is per monster een andere, en b) de totale verzamelperiode is anderhalf jaar, waardoor sommige seizoenen tweemaal zouden meetellen. Daarom werd ieder monster gestandaardiseerd m.b.v. een wegingsfactor (tabel 8), waarin verwerkt werd de lengte van de produktieperiode en het al of niet, of gedeeltelijk, in de tijd overlappen van het monster met een ander in het jaar daarop of daaraan voorafgaand. Zo krijgt bijvoorbeeld een monster geraapt 76 dagen na de vorige raping,

de wegingsfaktor $76/365$ (=aantal dagen in een jaar) = 0,208.
 Bij overlap met een ander monster wordt de wegingsfaktor van beide gehalveerd over de periode van overlap.

Op deze manier is de som van de wegingsfactoren van alle monsters uit één raapveld precies 1. Na vermenigvuldiging van de resultaten (in procenten) van elk monster met de aldus verkregen wegingsfaktor, en sommatie van alle monsters uit een raapveld, ontstaat het gemiddelde resultaat van de analyse van het voedsel van de vos over één jaar. Wegens hun geringe omvang, en dus hun geringe betrouwbaarheid, bleven de monsters G1, G7 en K1 buiten beschouwing bij deze berekening.

<u>Tabel 8.</u> Wegingsfactoren voor het standaardiseren van de keutelmonsters.		
monsternummer	G	K
2	0,158	0,122
3 A	0,340	0,234
3 B	0,082	0,083
4	0,172	0,208
5	0,145	0,144
6	0,103	0,079
7	—	0,130

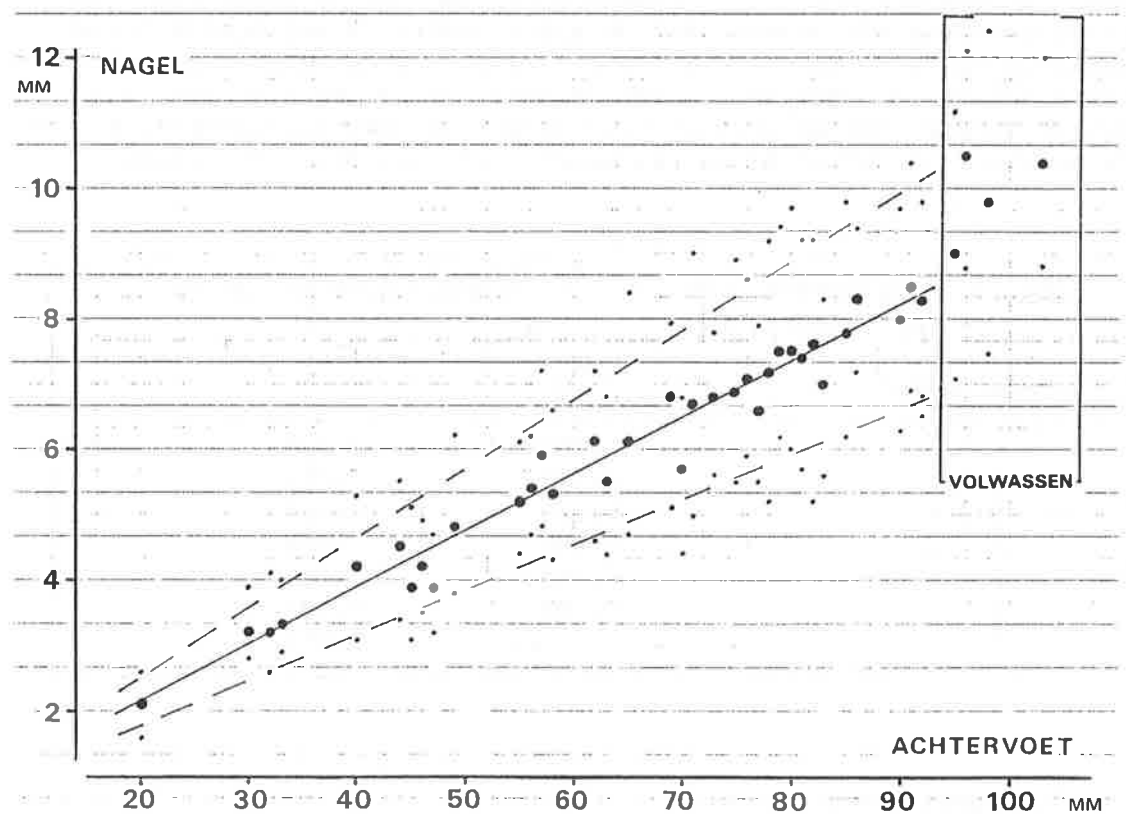
2.6.7. Nagels van konijnen.

Nogal vaak worden één of meer konijnennagels in vossekeutels gevonden. Deze zijn bruikbaar omdat de lengte een indicatie is voor de leeftijd van het gegeten konijn.

In dit onderzoek werd het verband vastgesteld tussen gemiddelde nagellengte en de achtervoetlengte door bij 53 konijnen van verschillende leeftijden alle nagels te meten. Omdat de nagels nog doorlopen onder de nagelriem, was meten aan levende konijnen niet mogelijk. Daarom werden prooiresten, verkeersslachtoffers en dergelijke gebruikt, waarbij meestal het verband tussen nagellengte en lichaamsgewicht niet te bepalen was. Uit het onderzoek van mevrouw drs.J.M.Wallage-Drees is echter het verband bekend tussen leeftijd/lichaamsgewicht en lengte van de achtervoet bij (levende) konijnen uit het NHD, zodat de relatie gelegd kon worden tussen nagellengte, achtervoetlengte, gewicht en leeftijd.

Figuur 4 geeft het verband tussen gemiddelde nagellengte (en spreiding, dus kortste en langste nagel) en achtervoetlengte. De getrokken lijnen (het verband tussen achtervoetlengte en resp. maximale, gemiddelde en minimale nagellengte) hebben de volgende formules:

$$\begin{aligned}
 y_{\max} &= 0,10 \times x + 0,70 \quad (r = 0,96); \\
 y_{\text{gem}} &= 0,09 \times x + 0,45 \quad (r = 0,97); \\
 y_{\min} &= 0,07 \times x + 0,42 \quad (r = 0,96).
 \end{aligned}$$



Figuur 4.

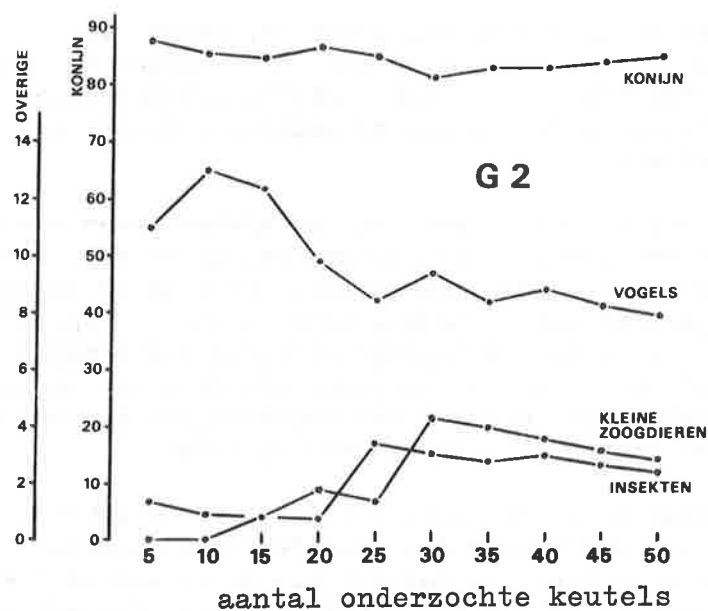
Verband tussen gemiddelde (•), maximale en minimale (•) nagel-
lengte, en de achtervoetlengte bij konijnen uit het Noord-
hollands Duinreservaat.

Tabel 9. Leeftijdskategorieën konijnen en hun afmetingen.				
kategorie	gem. nagel- lengte (mm)	achtervoet- lengte (mm)	leeftijd (dagen)	gewicht (gram)
nestjong	$\leq 4,5$	≤ 47	≤ 14	≤ 140
uitloper	4,6 - 6,5	48 - 70	15 - 45	141 - 400
halfwas	6,6 - 8,5	71 - 93	46 - 90	401 - 1000
volwassen	$\geq 8,6$	≥ 94	≥ 91	≥ 1001

Omdat de spreiding erg groot is, werden de in vossekeutels aangetroffen nagels slechts in 4 categorieën ingedeeld (tabel 9). Met behulp van deze indeling was het mogelijk om de leeftijdsverdeling van de gegeten konijnen per monster te schatten.

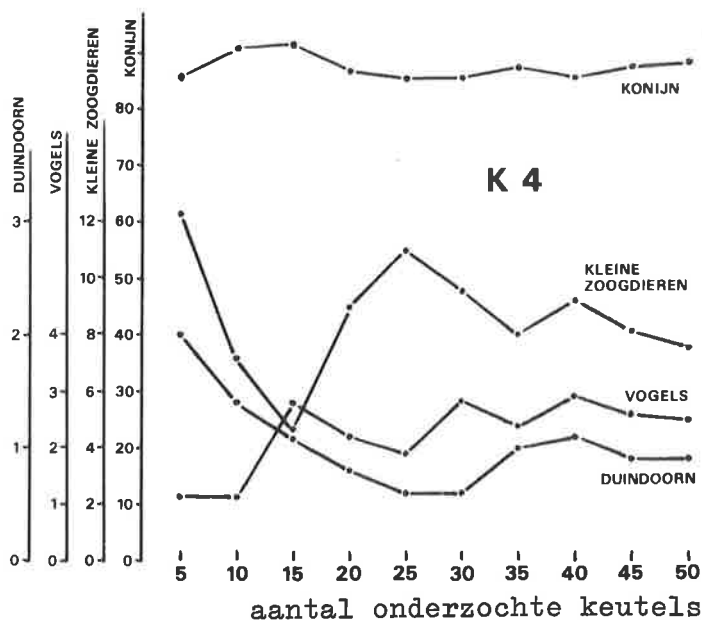
Uit prooiresten bleek, dat de achtervoeten van volwassen konijnen meestal niet worden opgegeten door volwassen vossen (zie 3.3.2). Daarom werd (als het ging om aantallen konijnen) aangenomen dat 10 nagels samen 1 konijn representeren; voor de drie categorieën jonge konijnen daarentegen 18 nagels, dus zowel de 10 van de voorpoten als de 8 van de achterpoten. Per keutel werden de gevonden nagellengtes gemiddeld om tot indeling in de 4 categorieën te komen.

De nagels van één konijn zijn nogal verschillend van lengte. De kans dat één enkele gevonden nagel van een volwassen konijn zo klein is dat hij bij de categorie "halfwas" wordt ingedeeld, blijkt uit eigen metingen ongeveer 13 % te zijn (nl. 4 van de 30 nagels van de linkervoorpoten van 6 volwassen konijnen). In de monsters uit de perioden van het jaar waarin géén halfwas konijnen in het terrein voorkomen, leken op grond van steeds slechts één gevonden nagel per keutel toch resp. 4.9 , 22.2 , 9.9 , 10.2 en 13.9 (gem. 12.2) % halfwas konijnen voor te komen. Dit komt dus redelijk overeen met de kansberekening.



Figuur 5.

Hoeveelheid materiaal (perc. onverteerde resten) van enkele voedselsoorten bij analyse van een opklimmend aantal keutels, in keutelmonster G 2.



Figuur 6.

Hoeveelheid materiaal (perc. onverteerde resten; voor duindoorn: aantal pitten per keutel) van enkele voedselsoorten bij analyse van een opklimmend aantal keutels in keutelmonster K 4.

3. Resultaten.

3.1. Monstergrootte.

De figuren 5 en 6 laten het resultaat zien van de monster-grootte-bepaling, bij twee willekeurig gekozen monsters, één uit het middenduin uit de zomerperiode en één uit het buitenduin uit de winter. Horizontaal staat het aantal geanalyseerde keutels aangegeven. Het resultaat is uitgedrukt in percentage onverteerde resten, m.u.v. duindoorn. Merk op dat de schaal van de y-as voor elk item een andere kan zijn.

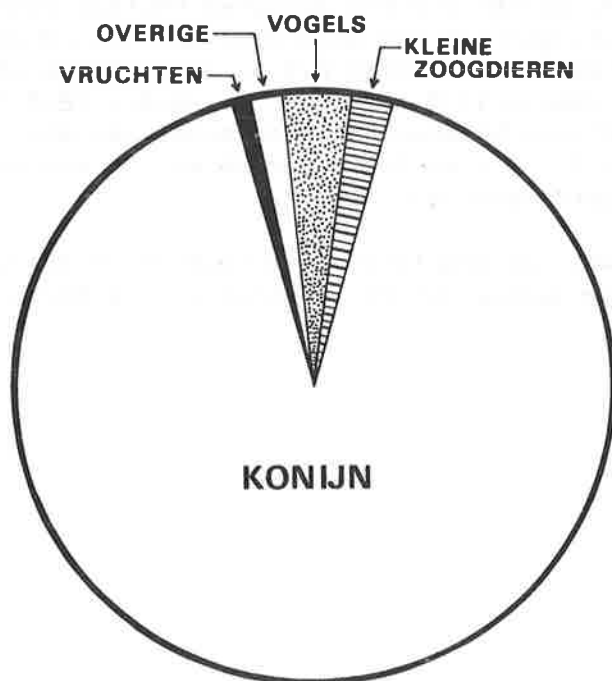
Bij uitbreiding van het aantal keutels per monster verdwijnen langzamerhand de sterke schommelingen en gaat het resultaat steeds meer lijken op het totaalresultaat van de analyse van 50 keutels. Op grond van het verloop van deze grafieken werd besloten dat een monstergrootte van 30 á 35 keutels gemiddelden geeft (voor hoeveelheden voedselresten over een bepaalde niet te lange periode) waarvan de betrouwbaarheidsmarges klein genoeg zijn. Op het traject 35-40-45 keutels bedragen de maximale afwijkingen van het eindresultaat (bij analyse van 50 keutels) resp. voor konijn 2,5 %, voor kleine zoogdieren 22,5 %, voor vogels 13,0 % en voor duindoorn 18,5 %. In "absolute" percentages betekent dat een mogelijke afwijking van resp. 2.3 , 1.3 , 0.6 en 0.3 % van de bij 50 keutels gevonden hoeveelheid materiaal.

In het algemeen werd de monstergrootte ruim boven de minimaal vereiste omvang gehouden, met een maximum van 50 keutels (zie tabel 2).

Tabel 10. Het voedsel van de vos in het Noordhollands Duinreservaat, gemiddeld over een heel jaar, in het middenduin (G) en het buitenduin (K), en weergegeven in drie verschillende grootheden.

+ = aanwezig, maar minder dan 0,06 %

voedselsoort	% frekwentie		% onverteerde resten		% gegeten gewicht	
	G	K	G	K	G	K
konijnen	98,4	97,1	90,0	87,4	90,8	91,6
kleine zoogdieren	17,6	15,2	4,1	4,5	2,5	2,2
vogels	27,0	29,7	2,6	4,2	2,8	4,7
eieren	5,4	1,5	0,1	+	1,7	0,6
insekten	20,2	22,1	0,6	0,8	0,3	0,2
vruchten	21,3	26,6	0,8	1,4	1,4	0,5
planten	7,5	7,6	1,8	1,4	0,5	0,1
diversen	4,5	1,3	0,1	0,3	+	+



Figuur 7.

Grafische voorstelling van het jaarvoedsel van de vos in het Noordhollands Duinreservaat, uitgedrukt in gegeten gewicht. De twee terreinen zijn hierbij gemiddeld.

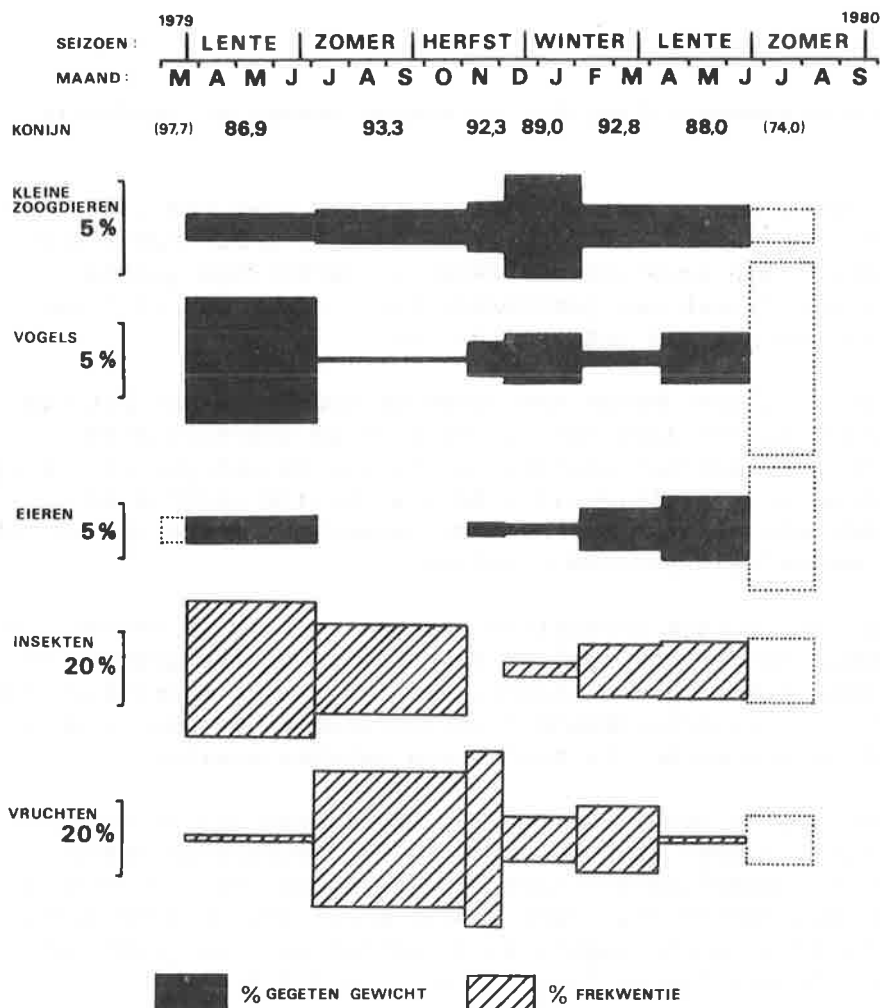
3.2. De voedselsamenstelling bij volwassen vossen op jaarbasis.

Voor beide terreinen is het voedsel gemiddeld over het jaar weergegeven in tabel 10, uitgedrukt in de drie grootheden: frequentie, percentage onverteerde resten en percentage gegeten gewicht. Figuur 7 laat het gemiddelde beeld zien van het "jaarvoedsel", uitgedrukt als gegeten gewicht.

Onmiddellijk valt voor beide terreinen de overheersende positie van het konijn op ten opzichte van de overige voedselsoorten. Negen-tiende deel van het voedsel van de vos is konijn. De overige 10 % is vooral samengesteld uit vogels en kleine zoogdieren, terwijl insecten, planten en vruchten nauwelijks meetellen in het menu, qua hoeveelheid gevonden resten.

Er zijn slechts geringe verschillen tussen de twee terreinen: in het middenduin worden ook egel en eekhoorn af en toe gegeten en worden er meer eieren gekonsumeerd, terwijl in het buitenduin meer vruchten (vooral duindoornbessen) worden gegeten en meer vogels (vooral tot uiting komend in percentage gegeten gewicht).

Naarmate een voedselsoort kleiner van afmetingen is, is er een groter verschil tussen de frequentie en de hoeveelheid resten ervan. Kleine voedselsoorten komen dus wel vaak voor in keutels, maar tellen qua hoeveelheid veel minder sterk mee. Bij de gemiddeld toch tamelijk grote vogels is er echter ook een groot verschil tussen frequentie en hoeveelheid (zie 3.3.4).



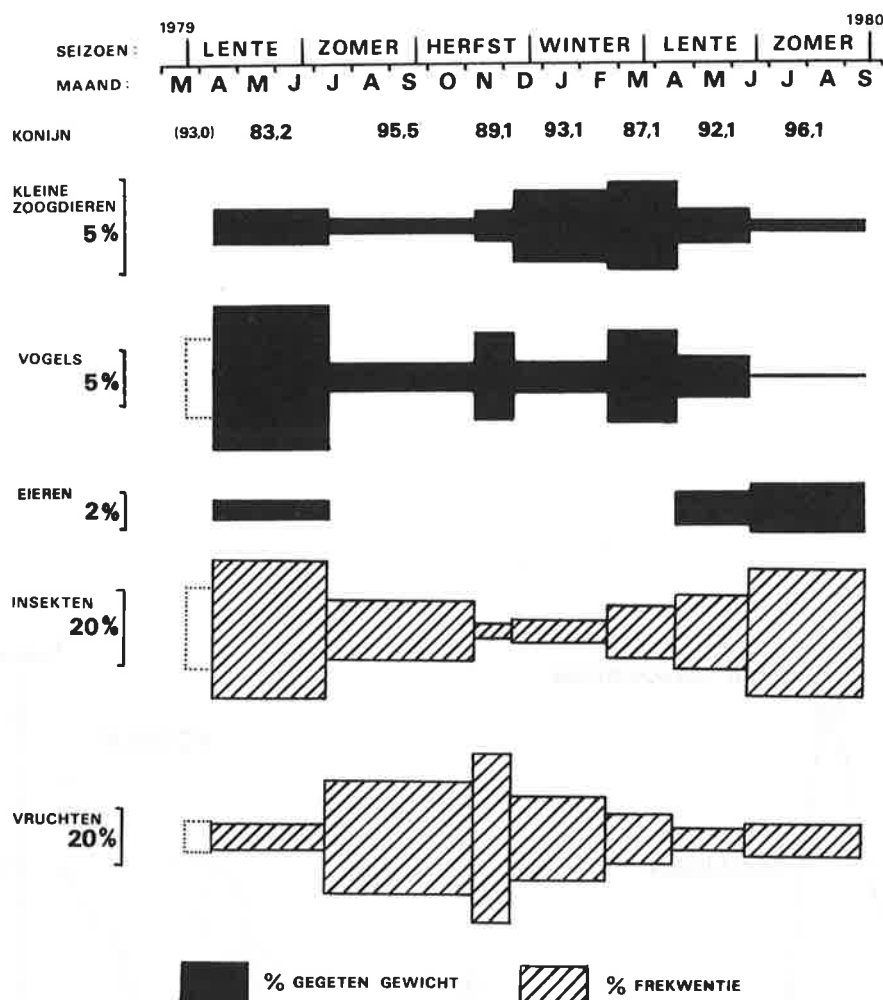
Figuur 8.

Het seizoensverloop van de belangrijkste voedselcomponenten van de vos in het middenduin (G). Voor konijn is het percentage gegeten gewicht weergegeven in cijfers. De onbetrouwbare gegevens (te kleine keutelmonsters) zijn tussen haakjes of gestippeld weergegeven. De weergegeven grootte is ofwel percentage gegeten gewicht, ofwel frekwentie.

3.3. Het voedsel van volwassen vossen per soortgroep en per seizoen.

3.3.1. Totaaloverzicht van het seizoensverloop.

In de figuren 8 en 9 is resp. voor het middenduin en het buitenduin het seizoensverloop weergegeven voor de belangrijkste voedselsoorten. Elke verticale kolom geeft de resultaten van één monster weer en de breedte van de kolom is de periode waarin de onderzochte keutels geproduceerd werden. Van konijn, kleine zoogdieren, vogels en eieren is het persen-

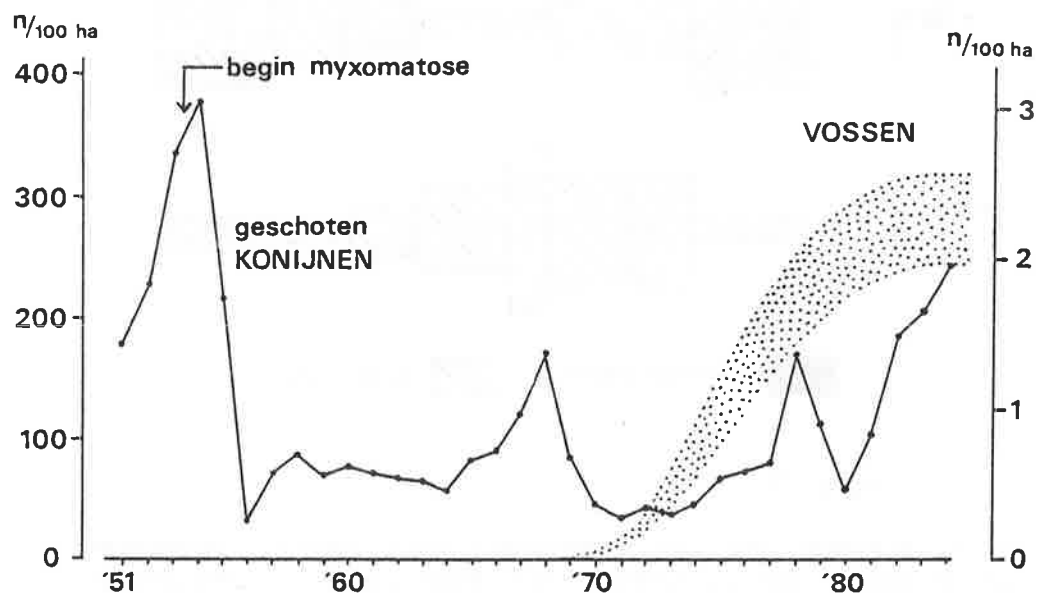


Figuur 9.

Het seizoensverloop van de belangrijkste voedselcomponenten van de vos in het buitenduin (K). Voor konijn is het percentage gegeten gewicht weergegeven in cijfers. De onbetrouwbare gegevens (te kleine keutelmonsters) zijn tussen haakjes of gestippeld weergegeven. De weergegeven grootte is ofwel percentage gegeten gewicht, ofwel frekwentie.

tage gegeten gewicht weergegeven, van insekten en vruchten de frekwentie. Merk op dat elke voedselsoort zijn eigen schaal heeft. Onderlinge vergelijking van hoeveelheden is dus niet zonder meer mogelijk.

De voedselsoorten die slechts korte tijd van het jaar aanwezig zijn, zoals vruchten, insekten en eieren, vertonen uiteraard de sterkste gebondenheid aan een bepaalde periode van het jaar. Maar ook bij vogels en kleine zoogdieren is een zekere seizoensinvloed waar te nemen: in de zomer worden die het minst gegeten, in de winter en het voorjaar het meest.



Figuur 10.

Het aantal konijnen dat elk jaar geschoten werd in het NHD, en het geschatte verloop van het aantal vossen in maart van elk jaar.

3.3.2. Konijn.

Konijnen vormen het hele jaar door het hoofdvoedsel van de vos. De schommelingen die optreden in de verschillende seizoenen, zijn maximaal 7,4 (G) en 14,1 % (K) van het gemiddelde gegeten gewicht, bijna verwaarloosbaar klein.

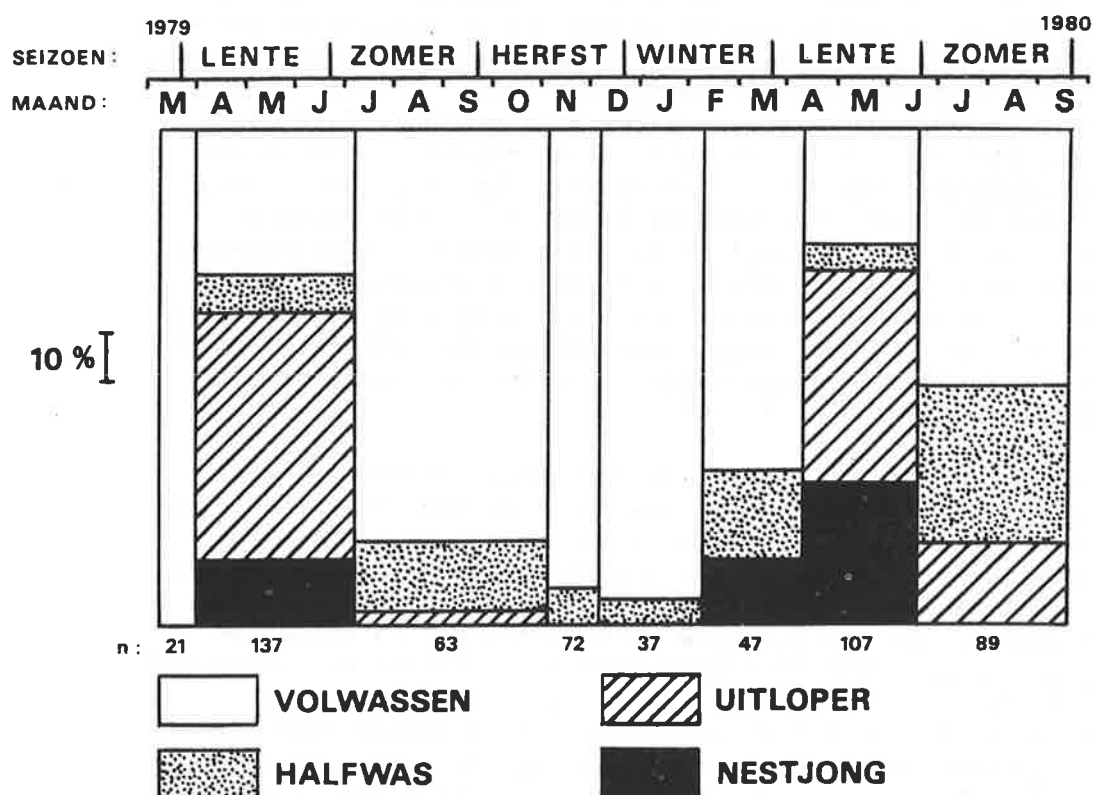
In het Noordhollands Duinreservaat zijn konijnen erg algemeen. Er zijn (nog) geen betrouwbare dichtheidsschattingen beschikbaar, maar er worden jaarlijks in herfst en winter ongeveer 200 konijnen per 100 ha geschoten. Dit aantal is niet afgenomen sinds de komst van de vos, en sinds de stand van de vos ongeveer stabiel is (figuur 10). Het lijkt in tegendeel toe te nemen.

Vele keren werden waarnemingen gedaan die duidelijk maken hoe de vossen volwassen konijnen eten. Ze beginnen meestal met de kop eraf te bijten en die op te eten en vervolgens de voorste lichaamshelft. De voedselbehoefte van vossen bedraagt volgens verschillende auteurs 320 (Sargeant, 1978), 350-550 (Lloyd, 1980), en 480-700 (Niewold, 1976) gram per dag. Zelf konden we vaststellen dat van een gezenderde fazant 510-535 gram was opgegeten door een vos in één dag. Een volwassen konijn dat gemiddeld 1450 (eerste jaars) tot 1700 gram (oudere jaars) weegt (J.M.Wallage-Drees, pers.meded.) is dus genoeg voor minstens twee dagen. De achterste lichaamshelft blijft over en kan worden verstopt voor een nacht zonder jachtresultaat, of kan naar de jongen gebracht worden. Van deze achterste lichaamshelft blijven vaak de voeten, en soms een stuk rughuid, als enige rest over.

Zulke losse "achtervoeten" van een konijn vormen de meest "typische" vraatrek van de vos in de duinen. Afwezigheid van de kop van een konijn (en van vogels waarschijnlijk ook) duidt eveneens op de vos als predator; in zo'n geval kan het zijn dat de vos tijdens de maaltijd gestoord werd. Soms wordt wel beweerd dat een typische vosse-prooirek te herkennen is aan de teruggeslopte of omgestulpte huid. Misschien berust dit op een foto uit Tinbergen (1965), zijn figuur 11. Iets dergelijks heb ik echter van vossen nooit waargenomen. De verwilderde katten van Schiermonnikoog eten konijnen wel op zo'n manier (pers. meded. M.J.Langeveld, en eigen waarneming). Het effect van een teruggestulpte huid wordt soms ook veroorzaakt door kraai-achtigen, als die de poten van een konijn van binnenuit "leeg-eten", en de botten eruit trekken. Dit zou ook het geval kunnen zijn met het konijn op bovengenoemde foto.

Het is in dit opzicht verwarrend dat vossen alle dode dieren die ze tegenkomen, ook als ze niet door henzelf gevangen zijn, markeren met urine of met keutels. Het betreft dan resten die ze niet voldoende interessant vinden om op te eten of te verbergen voor een latere maaltijd (Henry, 1977). Deze gewoonte is er de oorzaak van dat veel mensen dergelijke resten in het veld ten onrecht interpreteren als prooiresten van een vos.

In de herfst, winter en het vroege voorjaar zijn er alleen volwassen konijnen beschikbaar. Het voortplantingsseizoen van het konijn in het NHD is vrij kort, 2 à 3 maanden, en alleen tussen begin mei en half augustus zijn er redelijke aantallen jonge konijnen voorhanden. Figuur 11 geeft de resultaten van de leeftijdsbepaling aan gegeten konijnen weer, geschat op grond van de lengte van de aangetroffen nagels. Om voldoende gegevens te krijgen zijn de twee terreinen samengevoegd; de tendens is in beide terreinen gelijk. Elke kolom geeft dus het resultaat van twee ongeveer samenvallende monsters weer. Het blijkt dat ongeveer 70 % van de gevonden konijnenagels in het voorjaar van jonge dieren afkomstig is. Dat er ook 's winters halfwas konijnen lijken te worden gevonden berust op de gevolgde methode (zie 2.6.7).



Figuur 11.

De verhouding tussen de aantallen van de vier leeftijds-kategorieën konijn in het voedsel van de vos. De resultaten van de twee terreinen zijn samengevoegd.

n = aantal konijnenagels per twee samengevoegde monsters.

Opvallend is ook de relatief hoge score van de nestjongen, tot 30 %. Dit zijn konijntjes van een leeftijd waarop ze nog niet boven de grond komen; ze moeten dus door de vossen zijn uitgegraven. Opgegraven konijnen nesten zijn de laatste jaren een algemeen voorkomend verschijnsel in het NHD. Het leek zich aanvankelijk te beperken tot de oppervlakkig gelegen wentels (Mulder & Wallage-Drees, 1979), maar strekt zich nu uit tot nesten in gangenstelsels, die op meer dan een meter onder het maaiveld gelegen kunnen zijn.

Het is nog onduidelijk hoe de vossen de konijnen nesten ontdekken; gezien de soms zeer dikke laag zand erboven, en de nog lage leeftijd van de jongen op het moment van predatie, lijkt geur als sleutel niet in aanmerking te komen. Trillingen in enigerlei vorm, van bewegingen in het nest (gevoeld via de poten van de vos?) of van geluiden (ultra-son?) lijken meer in aanmerking te komen.

Tabel 11. Resten van kleine knaagdieren in vossekeutels, gemiddeld over een heel jaar.

frek.perc. = percentage frekwentie; onv.rest. = percentage onverteerde resten; geg.gew. = percentage gegeten gewicht.

soort	middenduin (G)			buitenduin (K)		
	frek. perc.	onv. rest.	geg. gew.	frek. perc.	onv. rest.	geg. gew.
Bosmuis	6,6	1,8	1,1	7,0	2,4	1,2
Rosse woelmuis	2,3	0,6	0,3	0,9	0,1	0,1
Veldmuis	2,3	0,5	0,2	4,9	1,5	0,7

3.3.3. Overige zoogdieren.

Van de kleine knaagdieren werden de volgende soorten in vossekeutels gevonden: Bosmuis, Rosse woelmuis en Veldmuis (tabel 11). In het reservaat komt daarnaast nog voor de Dwergmuis en wellicht de Woelrat en de Bruine rat.

Er blijkt in het resultaat een duidelijke invloed van de mate van voorkomen van de verschillende soorten in het reservaat op te treden. De bosmuis is in het reservaat de meest algemene soort (eigen waarneming), en wordt in beide terreinen ook het meest gegeten, ondanks het feit dat de vos hem niet zo lekker vindt als de veldmuis en de rosse woelmuis (Macdonald, 1977).

Dat de veldmuis in het buitenduin veel meer gegeten wordt dan de rosse woelmuis, is een afspiegeling van het voorkomen van de verschillende terreintypen aldaar (tabel 1). De rosse woelmuis is gebonden aan bos en struweel, de veldmuis aan open terrein met veel gras. In het midden-duin, waar meer bos is, wordt door de vossen evenveel van beide soorten

Tabel 12. Resten van insektenetende zoogdieren in vossekeutels, gemiddeld over een heel jaar (afkortingen zie tabel 11).

soort	middenduin (G)			buitenduin (K)		
	frek.	onv.	geg.	frek.	onv.	geg.
	perc.	rest.	gew.	perc.	rest.	gew.
Mol	1,3	0,4	0,2	1,6	0,3	0,1
spitsmuizen	1,6	0,3	0,3	0,8	0,2	0,2
Egel	2,1	0,2	0,2	—	—	—

gegeten. Ook in dit onderzoek (vgl. Lockie, 1959) blijkt, dat het opsporen van resten van kleine knaagdieren in vosse-keutels moet gebeuren aan de hand van haren; de tanden en kiezen zijn vaak volledig verteerd. Van de bosmuis waren in ongeveer 20 % van de gevallen ook kiezen aanwezig, van de veldmuis in ongeveer 50 % en van de rosse woelmuis in ongeveer 80 %.

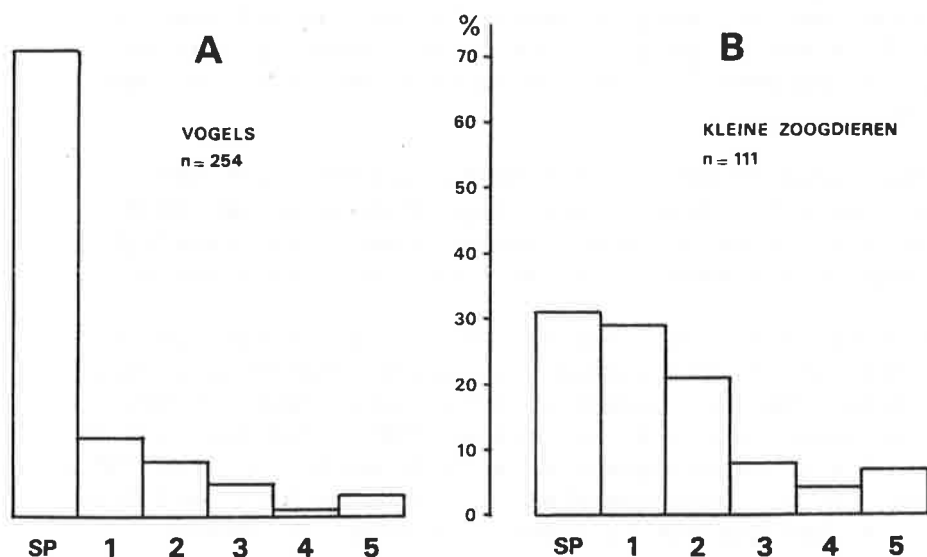
De eekhoorn werd in één monster (G3B, november) uit het middenduin aangetroffen. Vermoedelijk stellen vossen deze soort ook niet zo op prijs als voedsel; we vonden namelijk een onaangeroerd exemplaar in een burcht met jonge vossen.

De insekteneters als Mol, spitsmuizen en Egel komen slechts incidenteel voor in het voedsel van vossen (tabel 12), hoewel vooral spitsmuizen wel gedood worden, zoals bleek uit het volgen van vossensporen in de sneeuw (1981). Ook deze soorten worden niet als voedsel geapprecieerd te worden (Lloyd, 1980; Macdonald, 1977). Onderscheid maken tussen de haren van Bos-spitsmuis en Dwergspitsmuis bleek niet mogelijk. Andere soorten spitsmuizen komen in het reservaat niet voor, afgezien misschien van de Waterspitsmuis hier en daar. De egel kwam in vier monsters voor (G3A, G3B, G4 en G6), waarvan twee uit de winter. Blijkbaar worden dus ook winter-slapende egels door vossen bemachtigd.

Marterachtigen (Bunzing, Hermelijn, Wezel) werden in de keutels niet aangetroffen. In de jaren 1975-1980 was vooral bij het hermelijn een sterke afname in de aantallen merkbaar, die door diverse mensen in verband gebracht werd met de aanwezigheid van vossen (o.a. jaarverslag P.W.N. afd. Terreinen, 1975).

In 1981 werden weer iets meer hermelijnen in het NHD waargenomen, maar daarna weer erg weinig. Bunzingen daarentegen zijn steeds vrij algemeen gebleven, en lijken zelfs iets toe te nemen ('83-'84). Het is moeilijk om een oorzakelijk verband tussen de afname van de kleine roofdieren en de toename van de vos aan te tonen; wel werden enkele malen dode marterachtigen gevonden, die gezien de aard van de verwondingen zeer waarschijnlijk door vossen werden doodgebeten. Zelf vond ik tweemaal een bunzing en eenmaal een hermelijn waarbij dat het geval was, en er kwamen mij enkele (niet altijd door mij geïnspecteerde) vondsten van anderen ter ore. Het is bekend dat vossen de marterachtigen niet lekker vinden (zie 4.5).

Reeën en ander grofwild komen in het NHD niet voor.



Figuur 12.

Frekwentie-verdeling van de per keutel toegekende scores (sp, 1-5) aan vogels (A) en kleine zoogdieren (B) in alle monsters, uitgedrukt als percentage.

n = aantal keutels.

Tabel 13. Het door vossen gegeten gewichtspercentage aan vogels, gemiddeld over een heel jaar (vgl. 2.6.6).

+ = aanwezig, maar minder dan 0,06 %.

groep	G	K	gemiddeld
zangvogels	1,2	1,2	1,2
eenden	0,4	1,5	1,0
fazant	+	0,1	0,1
meerkoet/waterhoen	0,5	0,3	0,4
duiven	+	+	+
overige soorten	0,1	0,4	0,3
niet determineerbaar	0,6	1,3	1,0
totaal	2,8	4,7	3,8

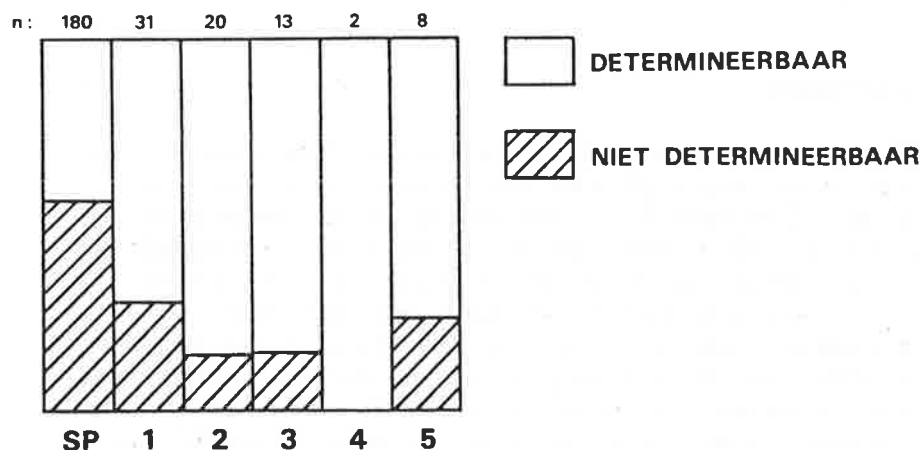
3.3.4. Vogels.

a. Hoeveelheden.

Als er resten van vogels in de keutels werden aangetroffen, waren dat opvallend vaak slechts enkele kleine veertjes (score: sp). Dat komt tot uitdrukking in de toegekende scores; figuur 12 A geeft de verdeling over de 6 mogelijke scores. Ter vergelijking is de verdeling bij de kleine zoogdieren (een qua grootte en mate van voorkomen in de keutels redelijk vergelijkbare groep) ernaast weergegeven (figuur 12B). Uit deze figuur wordt duidelijk dat het relatieve aantal keren dat de scores 1 t/m 5 voorkomen geheel vergelijkbaar is bij beide groepen, globaal afnemend van 1 naar 5. Alleen score sp komt bij de vogels veel meer voor, nl. 71 % t.o. 31 % bij de kleine zoogdieren. Als we aannemen dat het vinden van een enkel veertje in een keutel niet betekent dat een hele vogel is opgegeten, dan levert het gebruik van alleen de frekwentie als hoeveelheidsmaat voor vogels in het vossendieet daardoor een sterk vertekend beeld op (zie verder 4.3).

b. Gegeten vogels op jaarbasis.

Tabel 13 bevat de uitsplitsing van de gegeten vogels over de met behulp van het mikroskoop gedetermineerde soortengroepen. Weergegeven is het gegeten percentage van het totaal gegeten gewicht, gemiddeld over een jaar (zie 2.6.6). In het buitenduin (K), in de buurt van het infiltratieveld, blijken meer vogels gegeten te worden dan in het middenduin (G). Het betreft vooral eenden en de kategorie overige soorten.



Figuur 13.

De verhouding tussen determineerbare en niet-determineerbare gevallen per hoeveelheid (score: sp, 1-5) gevonden materiaal van vogels.

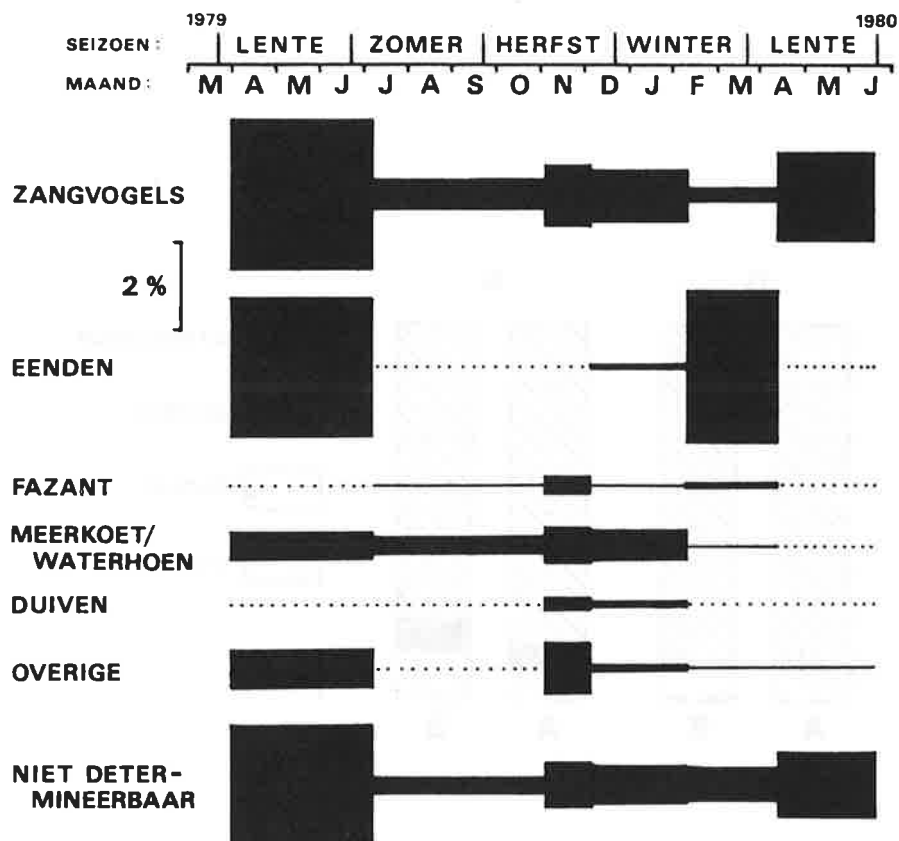
n = aantal keutels met vogelresten.

(3.3.4) c. Niet-determineerbare gevallen.

De categorie niet-determineerbaar is vrij groot, in gegeten gewicht uitgedrukt ruim een kwart van het totaal. Het gaat hierbij steeds om gevallen waarin de voor het determineren noodzakelijke veerstructuren, de donsbaardjes, ontbraken. Drukken we het echter uit in een frekwentiepercentage, dan komen we veel hoger uit, nl. 47 %. (Voor de monsters apart loopt dat uiteen van 34 tot 66 %).

Dat wil dus zeggen: in 47 % van de gevallen dat in een keutel veerresten werden aangetroffen was determinatie niet mogelijk. Het verschil met het resultaat uitgedrukt in percentage gegeten gewicht wordt veroorzaakt door het feit, dat het niet kunnen determineren veel vaker het geval was als het kleine hoeveelheden veren betrof.

Figuur 13 laat zien dat het percentage niet-determineerbare gevallen afneemt naarmate meer materiaal per vondst (= hogere score) voorhanden is.



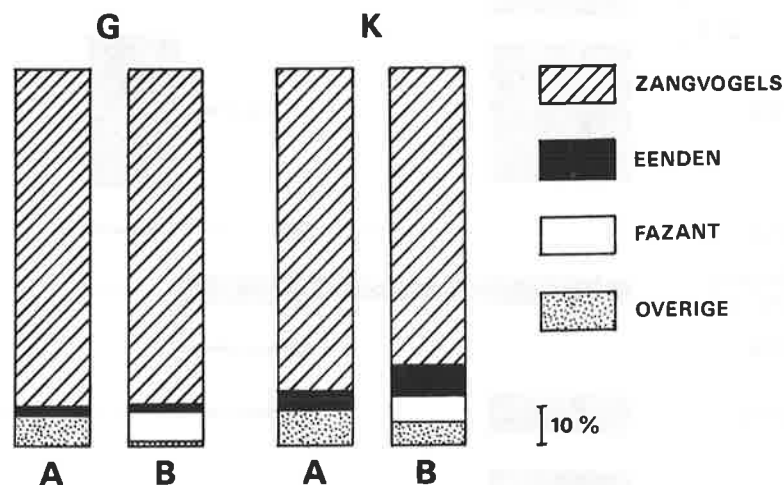
Figuur 14.

Het seizoensverloop van de verschillende vogelsoorten in het voedsel van de vos. De resultaten van beide terreinen zijn gemiddeld.
Weergegeven is percentage gegeten gewicht.

(3.3.4) d. Seizoensverloop.

In figuur 14 is het seizoensverloop weergegeven in de vogelconsumptie, uitgedrukt in percentage gegeten gewicht per soortengroep. Hierbij zijn de resultaten van beide raapterreinen gemiddeld; het beeld van de twee terreinen komt globaal met elkaar overeen. De eerste en laatste monsters (G1, G7, K1, K7) zijn wegens hun te geringe omvang buiten beschouwing gebleven.

De sterkste seizoensfluctuaties treden op bij de zangvogels en de eendachtigen, die beide ook in de grootste hoeveelheden gegeten worden. Zangvogels blijken vooral in het voorjaar gegeten te worden, en ook iets meer in herfst en winter. Eendachtigen staan eigenlijk alleen tussen februari en juni op het menu.



Figuur 15.

Vergelijking tussen de onderlinge aantalsverhouding van de verschillende vogelgroepen in het voorjaarsvoedsel van de vos (A) en de aantalsverhouding van de broedvogels (alleen de soorten die binnen het bereik van vossen komen) in het terrein, dus het "aanbod" (B), voor beide terreinen (G en K).

Tabel 14. Nader gedetermineerde zangvogels, weergegeven in aantal gevallen.

soort/soortgroep	G	K	totaal
lijsters	8	7	15
leeuweriken	1	2	3
spreeuw	1	—	1
kraai-achtige	—	1	1
niet-determineerbaar	23	24	47
totaal	33	34	67

(3.3.4) e. Vergelijking met het broedvogelbestand.

Voor het voorjaar is vergelijkingsmateriaal aanwezig in de vorm van de resultaten van de broedvogelinventarisaties die door de Vogelwerkgroep Castricum i.s.m. het PWN worden georganiseerd. Deze inventarisaties leveren elk jaar voor verschillende terreintypen dichtheden op van broedparen per 10 ha. Voor de gebieden rond de raapvelden (tabel 1) werd hieruit berekend hoeveel broedparen van vogelsoorten, die op of dichtbij de grond broeden (en zodoende binnen het bereik van de vos komen), er aanwezig waren. Van het infiltratieveld Kieftenvlak waren gegevens beschikbaar uit 1979 en 1980, van het overige duingebied uit 1980 en 1981. Voor de berekeningen werden gemiddelde waarden over de twee jaren gebruikt.

De voedselgegevens uit het voorjaar (monsters G2, G6, K2, K6) werden vanuit het percentage gegeten gewicht omgerekend naar aantallen, uitgaande van de volgende gemiddelde lichaamsgewichten: zangvogels 70 gram, eendachtigen 1000 gram, overige soorten 200 gram. De niet determineerbare gevallen werden buiten beschouwing gelaten. Dit is een bewerking die uiteraard nog een extra onnauwkeurigheid inbrengt, zodat het resultaat ervan (figuur 15) zeer voorzichtig bekeken dient te worden. Desondanks is de verhouding tussen de vogelgroepen en de verschillen daarin tussen de terreinen opvallend overeenkomstig.

Alleen de fazant lijkt in het voorjaar niet gegeten te worden door de volwassen vossen (maar let wel op 3.4.2!). Het is overigens waarschijnlijk dat de categorie "niet-determineerbaar" ook fazanten bevat (vgl. figuur 14).

De voorzichtige konklusie op grond van deze resultaten is, dat vossen in het voorjaar geen voorkeur vertonen voor bepaalde vogelgroepen, waardoor vooral zangvogels gegeten worden.

(3.3.4) f. Nadere determinatie.

In lang niet alle gevallen liet het materiaal een verdere (= makroskopische) determinatie toe dan tot op de groep.

Bij de zangvogels bleek 30 % nader te determineren (tabel 14), waarbij leeuweriken en vooral lijsters als voedsel gekonstateerd werden. Van de 15 maal dat veertjes van eendachtigen werden aangetroffen, bleek het éénmaal een zwaan (mikroskopisch bepaald) te betreffen en tweemaal vrouwtjes van de wilde eend.

Bij de rallen viel geen onderscheid te maken tussen de twee in aanmerking komende soorten: meerkoet en waterhoen.

Bij de duiven was ook geen verdere determinatie mogelijk, maar de in aanmerking komende soorten zijn houtduif en holenduif.

Van de hoenders komen fazant en patrijs in het reservaat voor. Het onderscheiden tussen deze twee kan op grond van mikroskopische kenmerken; daarbij werd alleen fazant gevonden.

De overige soorten betreffen tweemaal meeuw, tweemaal scholekster en éénmaal misschien wulp.

Tabel 15. Determinatie van in keutels gevonden eieren.				
soort	tamelijk zeker	niet zeker	totaal	%
eend	17		17	61
fazant	4		4	14
houtsnip	1	1	2	7
duif		3	3	11
?		2	2	7
totaal	22	6	28	100

Tabel 16. Aantal insecten in de monsters, per soortgroep. De individuen zijn per keutel geteld. Mochten de resten van een individu over meerdere keutels zijn verdeeld, dan zijn ze in de tabel oververtegenwoordigd.										
seizoen:	winter		lnte zomer		herfst		winter		lnte zomer	
monsters:	G1 K1	G2 K2	G3A K3A	G3B K3B	G4 K4	G5 K5	G6 K6	G7 K7	totaal	%
mestkever			9		3	2	1	3	18	12,0
overige kevers	3	15	6		5	8	11	7	55	36,7
wantsen		2	1			3	3	5	14	9,3
muggen, vliegen, bijen, wespen		7	2	1		1	3	3	17	11,3
rupsen		18		1	3		2		24	16,0
vlinders		2	1				2		5	3,3
libellen								1	1	0,7
onbekend		1	3	5		1	5	1	16	10,7
TOTAAL	3	45	22	7	11	15	27	20	150	100,0
% keutels met resten van vlieg-larven, -poppen, en mieren.		21		4			10	12		

3.3.5. Eieren.

Bij het vinden van eieren in de keutels viel het op, dat het vrijwel steeds stukjes eischaal waren met scherpe hoeken en randen, blijkbaar niet of nauwelijks aangetast door het maagsap van de vossen. Dit is eigenlijk tegen de verwachting en het doet de vraag rijzen of dat wellicht betekent dat door vossen opgegeten stukjes eischaal altijd in de keutels opduiken. Waarschijnlijk gaan echter niet bij elk "ei-maal" stukjes van de eischaal mee naar binnen.

In de figuren 8 en 9 staat weergegeven hoe vaak en wanneer eieren werden aangetroffen. Zoals verwacht vooral in het voorjaar, maar in het middenduin toch ook wel in december-januari en in februari-maart. In dat geval betreft het waarschijnlijk eieren die in het voorjaar verstoppt zijn door de vossen (in elk geval waren het géén kippe-eieren). Enkele malen vond ik zelf sporen van dergelijke gevallen, zoals een keer in juni een bergeendei, dat blijkbaar door een vos begraven was. Vlak voor mijn komst moet het ontdekt zijn door een vogel, want het was een klein beetje blootgelegd en kapotgepikt. Een andere keer werd in januari een bergeendei gevonden, dat geziende sporen juist was blootgelegd door een vos, maar blijkbaar versmaad. Tenslotte werd nog een recent opgegraven en opgegeten eendeï van het voorafgaande jaar gevonden in maart. Meestal zijn zulke verstopte eieren niet te vinden, tenzij er goede speurcondities zijn (vgl. Tinbergen, 1965). Tabel 15 bevat de determinatieresultaten. Zoals te verwachten betreft het vooral eende- en fazante-eieren.

3.3.6. Insekten.

Gemiddeld over een jaar komen in 20 % van de vossekeutels resten van insecten voor. Meestal betreft het een enkel individu, soms meer, bijvoorbeeld een aantal rupsen van dezelfde grootte en soort bij elkaar. Qua hoeveelheid spelen insecten echter nauwelijks een rol in het vosse-menu: slechts 0,6 en 0,8 % van de gevonden resten, en 0,3 en 0,2 % van het berekende gegeten gewicht gemiddeld over een jaar, resp. voor midden- en buitenduin.

In tabel 16 staan de aantallen insecten per soortgroep en per twee gelijktijdige monsters opgesomd. Rupsen en vooral kevers komen het meest voor, gevolgd door de groep van muggen (langpootmuggen!), vliegen, bijen, hommels en wespen. Van deze laatsten worden door vossen wellicht bij gelegenheid de nesten uit de grond opgegraven; er werden namelijk weleens poppen aangetroffen.

Onderaan de tabel is aangegeven de frekwentie waarin resten van insecten voorkwamen die duiden op het eten van aas: mieren, vliegemade en -poppen. Uiteraard komt dit bijna uitsluitend in lente en zomer voor. De frekwentie blijkt te kunnen oplopen tot ongeveer 20 % van het aantal keutels. Dit betekent niet, dat 20 % van het voedsel van vossen uit aas bestaat. Het is goed mogelijk, dat het vooral de later opgegeten overschotten van zelf gevangen prooien betreft, die door de vossen verborgen zijn (vgl. 3.3.2 en 4.4).

Tabel 17. Vruchten in de keutels.

Voor alle soorten is het aantal gevonden pitten vermeld, voor roos deels echter het aantal vruchten. Achter elke soort staat het gemiddeld aantal pitten per vrucht.

seizoen:		winter	lnte	zomer	herfst	winter	lnte	zomer		
monsters:		G1	G2	G3A	G3B	G4	G5	G6	G7	totaal
		K1	K2	K3A	K3B	K4	K5	K6	K7	
duindoorn	(1)			194	453	59	43	5	14	768
braam	(12)		4	137	51	30	5	8	22	257
vlier	(1)		1	17		1				19
liguster	(1)			3		1				4
roos spec.	(23)			5	22	1	1			29
roos (vrucht)			9			1				10
meidoorn	(1)		1	3	5			1		10
appel	(7,5)	1					4	2	1	8
pruim	(1)			2	1					3

Tabel 18. Het resultaat van de statistische toetsing (2 x 2 tabel) of vruchten vaker dan verwacht in combinatie met vogels of bosmuis in vossekeutels voorkomen, zowel bekeken voor alle monsters, als voor uitsluitend de monsters waarin de betreffende vruchtsoort voorkomt.

soort	alleen de monsters waarin de soort voorkomt		alle monsters	
	Chi ²	p	Chi ²	p
duindoorn	2,90	0,089	2,24	0,135
braam	1,41	0,235	1,90	0,170
vlier	1,78	0,185	2,00	0,160
liguster	0,79	0,375	0,84	0,360
roos	0,76	0,380	0,51	0,475
meidoorn	1,44	0,230	1,23	0,270
appel	1,64	0,200	2,60	0,105

3.3.7. Vruchten.

In tabel 17 staan de vondsten van vruchten in de keutels weergegeven, per 2 gelijktijdige monsters. Duindoorn en braam zijn duidelijk favoriet. Van de overige soorten die gevonden werden is pruim afkomstig van bomen bij enkele huizen die in het terrein staan. Hetzelfde zou voor appel kunnen gelden, maar weggeworpen klokhuizen zouden ook als voedsel kunnen fungeren: de seizoenen waarin appelpitten gevonden werden (vooral winter en lente) duiden daarop.

Hoewel het eten van vooral duindoornbessen een opvallend verschijnsel kan zijn, en de frekwentie waarmee deze kunnen worden gevonden in vossekeutels in de herfst kan oplopen tot 60 %, blijft de hoeveelheid in gegeten gewicht aan vruchten laag, vergeleken bij de consumptie van dierlijk materiaal. De maximale hoeveelheid aan vruchten gegeten gewicht in een monster bedroeg 3,6 %, maar over een heel jaar gemiddeld slechts respectievelijk 1,4 en 0,5 % voor midden- en buitenduin.

Vruchten zouden ook in het vosse-menu kunnen voorkomen doordat ze per ongeluk met andere prooi-soorten, die zelf vruchten eten, meekomen. Hierbij valt te denken aan een aantal vogels (zoals kraaiachtigen, lijsters, fazant, duif) en aan de bosmuis. Van alle vruchtensoorten werd daarom nagerekend of ze vaker dan statistisch verwacht in combinatie met vogels of bosmuizen voorkwamen in dezelfde keutel. De categorieën eendachtigen en waterhoen/meerkoet werden hierbij buiten beschouwing gelaten, maar alle ongedetermineerde vogels wél meegeteld. Tabel 18 geeft het resultaat weer. Op grond van dit resultaat kan voor geen enkele soort worden aangenomen dat die vooral via vogels of bosmuizen wordt genuttigd door vossen. Daarvoor is p niet klein genoeg; p is de kans dat de uitspraak: "vruchten worden vaker dan verwacht samen aangetroffen met vogels of bosmuis" niet juist is. Alleen voor duindoorn in het beperkte aantal monsters is die kans tamelijk klein, namelijk 8,9 %. Dat wil zeggen dat er slechts ongeveer 9 % kans is dat het samen voorkomen van duindoorn en vogel/bosmuis door het toeval bepaald wordt, ofwel: het zou kunnen dat een deel van de duindoornbessen via het eten van bosmuizen of vogels in vossekeutels terecht komt. Incidenteel lijkt de herkomst van vruchten in vossekeutels echter wel toe te schrijven aan consumptie via een vogel, zoals bijvoorbeeld toen resten van 9 rozebottels samen met veren van een kraaiachtige in één keutel werden aangetroffen.

3.3.8. Overige voedselcomponenten.

Naast de vaak voorkomende, per ongeluk genuttigde grassprietjes en stukjes dood blad, komen planteresten weinig voor in de keutels; het blijft bij af en toe een pluk groen gras. In één monster bestonden twee keutels vrijwel geheel uit fijngekauwde winterpeen, ongetwijfeld afkomstig van een (toen nog aanwezige) akker op 600 meter afstand van het raapveld.

Paddestoelen konden slechts een enkele keer worden aangetoond. Wat algemener waren allerlei onnatuurlijke voedselresten, zoals een sigarettefilter. Ook werd eens in een burcht met jongen een vol pakje shag gevonden, waarop flink gekauwd was. In de keutels werd verder nog de aanwezigheid vastgesteld van bijvoorbeeld kauwgom (diverse keren), een stukje wit plastic, een plastic worstvelletje met opdruk "wurst", wat zilverpapier en zelfs een kondoom.

Tabel 19. Frekwentie-percentages van de verschillende voedselsoorten in de keutels van jonge vossen.

n = aantal onderzochte keutels.

voedselsoort	hol 1a n = 42	hol 1b n = 80	hol 2a n = 41	hol 2b n = 41	gemiddeld n = 204
konijn	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0
kleine zoogdieren	-	1,3	4,9	-	1,5
vogels TOTAAL	11,9	38,8	29,3	22,0	25,5
- zangvogels	-	5,0	2,4	2,4	2,5
- eenden	-	11,3	12,2	7,3	7,7
- fazant	2,4	3,8	4,9	2,4	3,4
- meerkoet/waterh.	-	1,3	-	-	0,3
- overige	-	1,3	2,4	-	0,9
- niet gedetermin.	9,5	17,5	9,8	9,8	11,7
eieren	-	1,3	-	9,8	2,8
insekten	4,8	5,0	12,2	4,9	6,7
planten	54,8	56,3	48,8	75,6	58,9
diversen	4,8	1,3	4,9	-	2,8

Tabel 20. Percentage onverteerde resten van de verschillende voedselsoorten in de keutels van jonge vossen.

+ = aanwezig, maar minder dan 0,06 %.

n = aantal onderzochte keutels.

voedselsoort	hol 1a n = 42	hol 1b n = 80	hol 2a n = 41	hol 2b n = 41	gemiddeld n = 204
konijn	91,5	87,3	92,6	91,2	90,7
kleine zoogdieren	-	+	0,3	-	0,1
vogels TOTAAL	0,3	6,4	2,2	0,6	2,4
- zangvogels	-	2,1	0,1	+	0,6
- eenden	-	1,3	1,8	0,2	0,8
- fazant	+	1,7	0,1	0,2	0,5
- meerkoet/waterh.	-	0,3	-	-	0,1
- overige	-	+	+	-	+
- niet gedetermin.	0,2	0,9	0,2	0,1	0,4
eieren	-	+	-	1,3	0,3
insekten	0,1	0,2	0,4	0,2	0,2
planten	8,1	6,0	3,9	6,7	6,2
diversen	0,1	+	0,6	-	0,2

3.4. Het voedsel van jonge vossen.

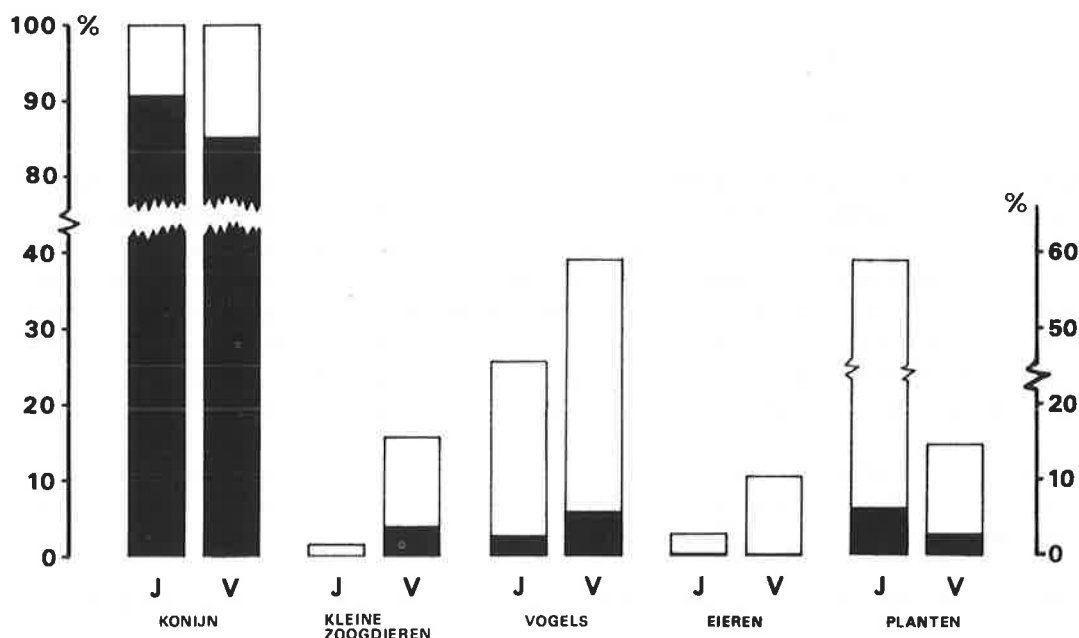
3.4.1. Keutelanalyse.

Bij het analyseren van keutels van jonge vossen, die nog in burchten leven, komt een ander beeld naar voren dan bij het analyseren van keutels van volwassen vossen, met minder botmateriaal en meer uitspoelbaar materiaal. Dit wordt veroorzaakt doordat de jonge vossen de grotere botten van hun voedsel nog niet kunnen breken en relatief meer vlees en minder haren en veren naar binnen werken. Daardoor zijn de omrekeningsfactoren voor het terugrekenen naar gegeten gewicht (met name bij grotere prooien) hoger dan bij volwassen vossen (zie bijlage 2).

De keutels van jonge vossen bevatten bovendien veel meer plantaardig materiaal; waarschijnlijk werken ze dat naar binnen bij het "verkennen" van hun omgeving.

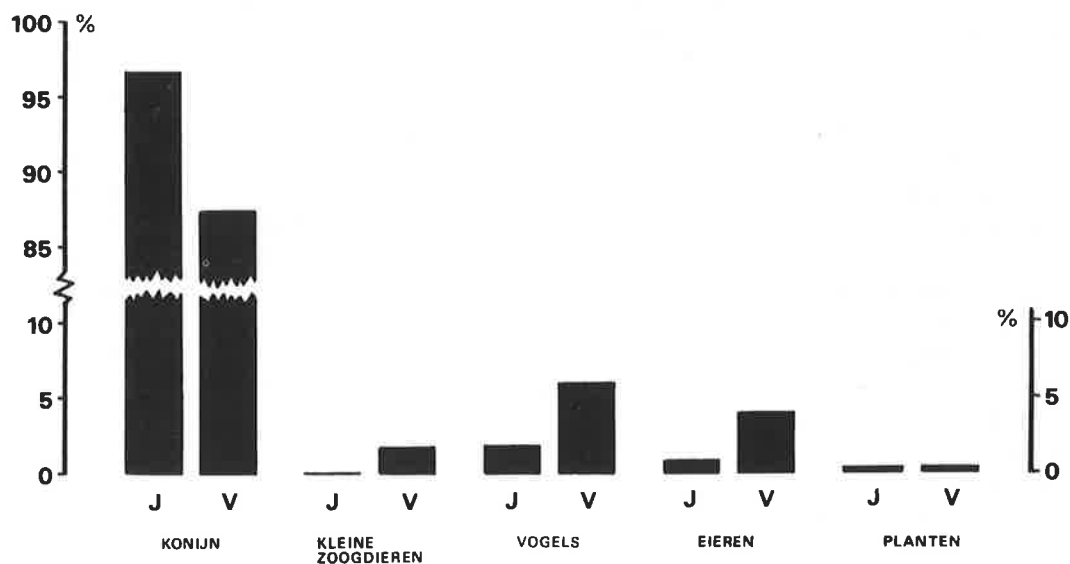
De resultaten van de keutelanalyse bij jonge vossen staan opgesomd in tabellen 19 t/m 21.

<u>Tabel 21.</u> Percentage gegeten gewicht van de verschillende voedselsoorten in de keutels van jonge vossen. + = aanwezig, maar minder dan 0,06 % n = aantal onderzochte keutels					
voedselsoort	hol 1a n = 42	hol 1b n = 80	hol 2a n = 41	hol 2b n = 41	gemiddeld n = 204
konijn	99,3	94,2	97,6	96,2	96,7
kleine zoogdieren	-	+	0,1	-	+
vogels TOTAAL	0,3	4,9	2,0	0,5	1,9
- zangvogels	-	0,8	+	+	0,2
- eenden	-	1,2	1,7	0,2	0,8
- fazant	+	1,7	0,1	0,2	0,5
- meerkoet/waterh.	-	0,3	-	-	0,1
- overige	-	+	+	-	+
- niet gedetermin.	0,2	0,8	0,2	0,1	0,3
eieren	-	0,6	-	3,0	0,9
insekten	+	+	0,1	+	+
planten	0,3	0,3	0,2	0,3	0,3
diversen	+	+	+	-	+



Figuur 16.

Vergelijking tussen het voedsel van jonge vossen (J) en dat van volwassen vossen (V) in hetzelfde gebied en dezelfde periode; frekwentie (dunne lijn) en percentage onverteerde resten (zwart).



Figuur 17.

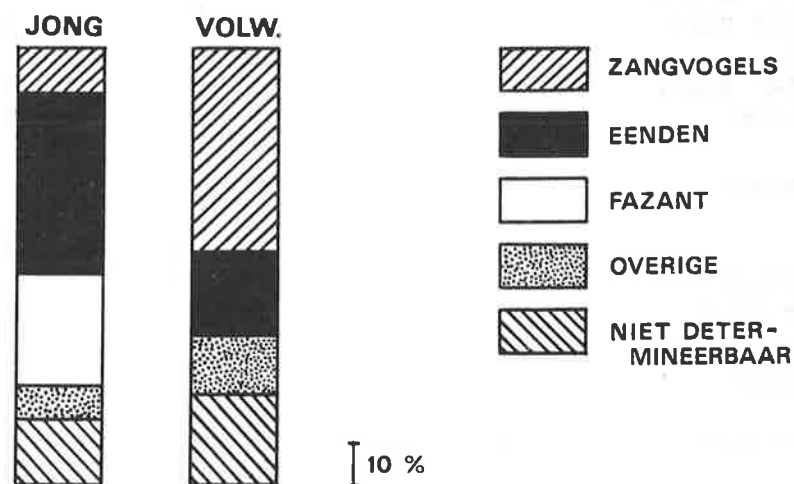
Vergelijking tussen het voedsel van jonge vossen (J) en dat van volwassen vossen (V) in hetzelfde gebied en dezelfde periode; percentage gegeten gewicht. (N.B.: door de gebruikte schaal zijn de verschillen sterk overdreven weergegeven.)

3.4.2. Vergelijking met volwassen vossen.

Omdat de hollen waar de keutels van jonge vossen verzameld werden in de buurt van het raapveld G gelegen waren, is het mogelijk het voedsel van de jonge vossen te vergelijken met het voedsel van de volwassen vossen in die periode van het jaar en in die omgeving. Voor deze vergelijking is het gemiddelde resultaat van de monsters G 2 en G 6 gebruikt, met keutels afkomstig uit de perioden 20/3 tot 3/7/1979 en 9/4 tot 23/6/1980.

In figuur 16 zijn frekwentie en percentage onverteerbare resten weergegeven en in figuur 17 het percentage gegeten gewicht van de belangrijkste voedselsoorten. Uit de figuren valt op te maken dat het voedsel van de jonge vossen (dat hen door de ouders gebracht wordt) nog eenzijdiger is dan dat van de volwassen vossen en bijna uitsluitend uit konijnen bestaat. Verder valt op dat de jonge vossen ook eieren eten; dit kunnen eventueel eieren zijn die zich in het lichaam van aan de leg zijnde vogels bevinden op het moment dat ze als prooi naar de burcht worden gebracht. De hoge frekwentie van plantaardig materiaal resulteert niet in een grotere hoeveelheid gegeten gewicht.

In figuur 18 is de verhouding weergegeven tussen de hoeveelheden gegeten gewicht van de verschillende vogelgroepen in het voedsel van jonge vossen en van volwassen vossen (weer uit de monsters G 2 plus G 6). Hierbij moet bedacht worden dat het slechts om resp. 1,9 en 6,0 % van het totale voedselpakket gaat en een onderverdeling van zo'n kleine hoeveelheid (vooral bij de jonge vossen) dus niet zo'n erg nauwkeurig beeld zal opleveren. Bij de jonge vossen valt de nadruk vooral op eenden en fazanten, bij de volwassen vossen op de zangvogels. Wellicht is het zo dat vooral de grotere prooien de moeite waard gevonden worden om naar de jongen te brengen, terwijl de kleinere prooien (zangvogels) door de volwassen vossen zelf gegeten worden.



Figuur 18.

Vergelijking tussen het voedsel van jonge vossen en volwassen vossen, voor wat betreft de onderlinge verhouding van de verschillende vogelgroepen. Weergegeven is perc. gegeten gewicht.

Tabel 22. De prooiresten bij alle bekende burchten met jonge vossen in de jaren 1979-1982.

jaar aantal burchten	1979 6	1980 4	1981 12	1982 23	totaal 45
<u>zoogdieren:</u>					
konijn, volwassen	18	15	33	66	132
konijn, jong		2	9	9	20
haas, volwassen			1		1
eekhoorn			1		1
rosse woelmuis				1	1
mol			1		1
kat			1	1	2
<u>vogels:</u>					
wilde eend, mann.			1		1
wilde eend, vrouw.	3		3	4	10
krakeend, vrouw.			4		4
bergeend	1		2		3
fazant, mann.			1	3	4
fazant, vrouw.	4	2	3	5	14
meerkoet				2	2
houtsnip				1	1
kokmeeuw				1	1
visdief				1	1
houtduif			1	2	3
holenduif			1	1	2
groene specht				1	1
vlaamse gaai				1	1
merel	1				1
lijster spec.				2	2
onbekend				2	2
<u>pluimvee:</u>					
kip			5	3	8
parelhoen			1		1
tamme eend				2	2
<u>overige:</u>					
kikker/pad	1				1
TOTALEN	28	19	68	108	223

3.4.3. Prooiresten.

De in april tot juni verzamelde prooiresten bij burchten met jonge vossen staan opgesomd in tabel 22.

Tabel 23 geeft vervolgens een aantal percentages, op verschillende manieren berekend: met en zonder pluimvee en huisdieren, en voor de vogels onderling.

Uit tabel 22 blijkt een grote variatie in de prooien die naar de jonge vossen gebracht worden. Van sommige soorten lijkt het waarschijnlijk dat ze niet levend werden bemachtigd, zoals visdief en kat. Van één van de twee aangetroffen katten was bekend dat hij kort tevoren door de jachtopziener was geschoten en begraven.

Het waterwild werd vooral bij burchten rond de infiltratiekanalen gevonden en het pluimvee vrijwel uitsluitend bij burchten op of in de buurt van het terrein van Provinciaal Ziekenhuis "Duin en Bosch". In het totaalbeeld overheersen het konijn en de grotere vogels zoals eenden en fazanten.

Van zangvogels zijn vrijwel geen prooiresten te vinden bij burchten met jonge vossen. Wellicht enerzijds omdat er minder resten van overblijven, anderzijds omdat deze kleine prooien minder naar de jongen gebracht worden (zie 3.4.2).

Tabel 23. Prooiresten bij burchten met jonge vossen; percentages per groep, met en zonder pluimvee en huisdieren, en percentages van de vogels onderling.
(Uitwerking van de gegevens uit tabel 22.)

soort/soortgroep	% per groep	% zonder pluimvee en huisdieren	% vogels onderling
konijn	68,2	72,4	
overige zoogdieren	2,7	1,9	
totaal zoogdieren	70,8	74,3	
zangvogels	1,8	1,9	7,5
eenden	8,1	8,6	34,0
fazant	8,1	8,6	34,0
duiven	2,2	2,4	9,4
overige	3,5	3,8	15,2
totaal wilde vogels	23,8	25,2	100,0
pluimvee	4,9		
kikker/pad	0,4	0,5	

<u>Tabel 24.</u> Vergelijking van de verhouding konijn-vogel bij de gevonden prooirsten, bij de burchten waar ook keutels van jonge vossen werden verzameld (A) en bij alle 45 bekende burchten (B). (De ene haas is bij konijn meegerekend; vogels is inklusief pluimvee.)							
soort/soortgroep		aantal prooien		% frekwentie		% gegeten gewicht	
		A	B	A	B	A	B
konijn		13	153	72,2	70,5	83,0	81,8
vogels	zangvogels	1	4				
	eenden	2	20	27,8	29,5	17,0	18,2
	hoenders	2	27				
	overige	-	13				
totaal		18	217				

In hoeverre de vier burchten, waarbij de keutels van jonge vossen verzameld werden, representatief waren voor alle burchten, valt op te maken uit tabel 24. Hierin is de onderlinge verhouding weergegeven tussen konijn (of haas) en vogels, onder de gevonden prooiresten bij die burchten en bij alle burchten, zowel in frekwentie als in gegeten gewicht. Er blijkt sprake te zijn van een goede afspiegeling, zodat wat dit betreft de analyse-resultaten van de keutels van jonge vossen als representatief beschouwd kunnen worden voor de hele populatie.

3.5. Vergelijking tussen prooiresten en keutelanalyse.

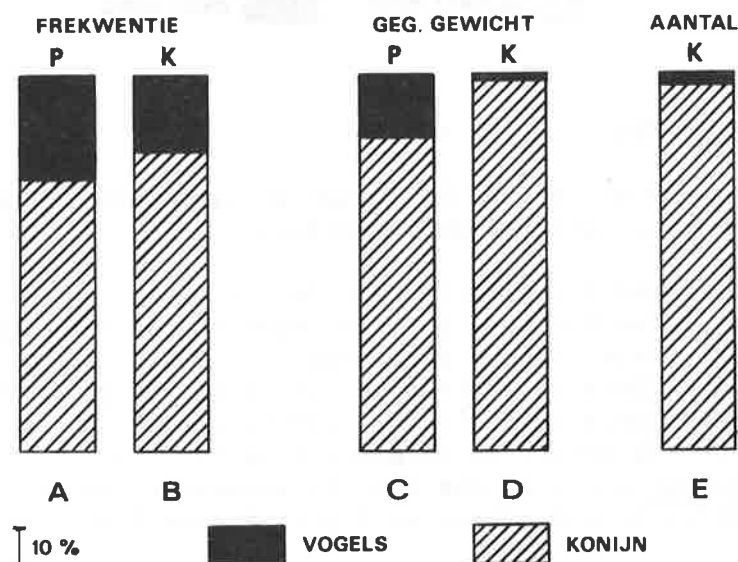
3.5.1. Verhouding konijn - vogels.

In figuur 19 is de vergelijking weergegeven van de verhouding konijn/vogels bij de prooiresten en in de keutels, zowel in frekwentie als in gegeten gewicht. Vanuit de gegeten-gewicht-verhouding in de keutels (fig. 19D) is ook teruggerekend naar aantalsverhouding (fig. 19E), met behulp van het gewicht van de "gemiddelde" vogel en het "gemiddelde" konijn. Steeds zijn alleen de prooiresten gebruikt die bij de burchten met jonge vossen gevonden werden.

Uit deze vergelijking blijkt allereerst dat het aantal prooiresten van vogels ongeveer een kwart is van het totaal aantal prooiresten (fig. 19A); het relatieve voorkomen van vogels in de keutels is slechts weinig minder (fig. 19B). Er is echter een groot verschil tussen prooien en keutels na omrekening naar gegeten gewicht (fig. 19C en D). Vogels maken dan resp. 17,0 en 1,9 % uit van het geheel. Dit grote verschil in gegeten gewicht wordt veroorzaakt doordat vogelresten weliswaar vaak in de keutels aangetroffen worden, maar heel dikwijls slechts in de vorm van één of enkele kleine veertjes (zie 3.3.4 en 4.3).

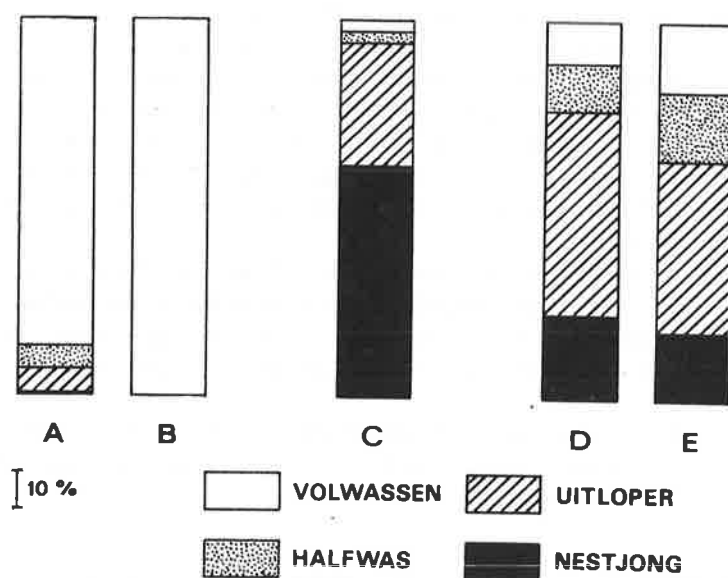
De terugrekening vanuit de gegeten-gewicht-verhouding naar de aantalsverhouding (fig. 19E) geeft de mogelijkheid nog eens te vergelijken met de aantallen prooiresten die bij dezelfde burchten gevonden werden (fig. 19A). Dan wordt duidelijk dat het verschil tussen prooien en keutels nog steeds heel sterk is.

De konklusie moet dus luiden dat de keutelanalyse een beeld van het voedsel van jonge vossen oplevert dat sterk verschilt van het beeld dat uit de prooiresten naar voren komt.



Figuur 19.

Vergelijking van de verhouding tussen vogels en konijn bij de prooiresten (P) en in de keutels van jonge vossen (K). Het resultaat is uitgedrukt in frekwentie-percentage (A en B), in gegeten gewicht (C en D) en in aantallen (E), na omrekening uit geg.gewicht.



Figuur 20.

Vergelijking van de verhouding tussen de vier leeftijds categorieën konijnen in verschillende monsters:

- A** - de prooiresten bij alle 45 burchten (n = 152)
- B** - de prooiresten bij de 4 burchten waar ook de keutels van jonge vossen werden verzameld (n = 13)
- C** - de konijnenagels in de keutels van jonge vossen (n = 62)
- D** - de konijnenagels in de keutels van volwassen vossen in hetzelfde gebied en dezelfde tijd (n = 94)
- E** - de aantallen konijnen die door de volwassen vossen werden gegeten in dat gebied en die tijd (zie 2.6.7) (n = 11)

3.5.2. Leeftijd gegeten konijnen.

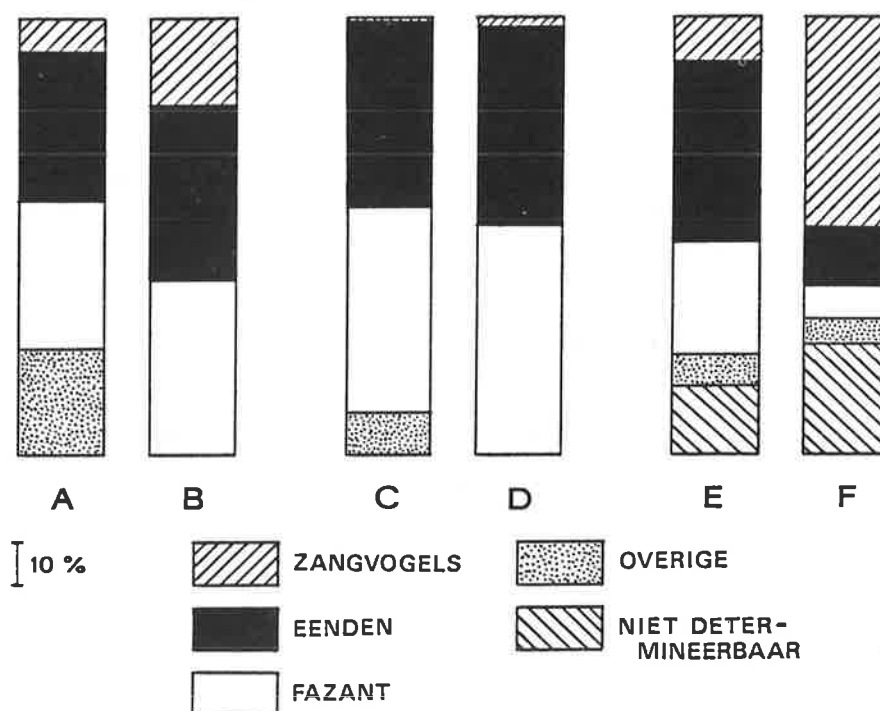
De achtervoetlengte van de bij burchten gevonden prooiresten en de lengte van de nagels in de keutels, leverden gegevens over de leeftijd van de gegeten konijnen (zie 2.6.7).

In figuur 20 staan de resultaten weergegeven van deze leeftijdsbepaling. Hierbij worden weer onderscheiden: volwassen, halfwas, uitloper en nestjong. De prooiresten bij de vier burchten waar ook keutels werden verzameld, waren alle volwassen (fig. 20B). Van het bij alle burchten gevonden aantal konijnen was 87 % volwassen, 6 % halfwas, 6,5 % uitloper en 0,5 % nestjong (fig. 20A).

Van de 62 konijnenagels die er in de keutels van jonge vossen voorkwamen (fig. 20C) was echter slechts 3 % volwassen. Hier viel de nadruk op nestjongen (61 %) en uitlopers (32 %). Een opvallend groot verschil dus tussen B en C, met materiaal van dezelfde herkomst. De konklusie is duidelijk: de grote poten van de volwassen konijnen worden door de jonge vossen niet opgegeten en blijven als prooirest achter, terwijl de kleinere konijnen in hun geheel worden verorberd en geen resten achterlaten. Het ontbreken van vrijwel alle gegeten jonge konijnen bij de prooiresten vormt een goede verklaring voor het verschil tussen het percentage vogels bij prooiresten en in de keutels (fig. 19A en E).

In figuur 20 is ook de vergelijking gemaakt met het voedsel van de volwassen vossen in dezelfde tijd en hetzelfde gebied, op grond van keutelanalyse, zowel uitgaande van het gevonden aantal nagels zelf (fig. 20D), als van aantal gegeten konijnen (fig. 20E). Deze laatste cijfers werden berekend door uit te gaan van 10 nagels voor één volwassen konijn en 18 voor één jong konijn (zie 2.6.7). Het resultaat blijft globaal hetzelfde: 20 % nestjong, 50 % uitloper, 15 % halfwas en 15 % volwassen.

Het is niet goed mogelijk om uit de prooiresten (fig. 20A en B) en de keutelanalyse (fig. 20C) bij jonge vossen de werkelijke verhouding jonge konijnen - oude konijnen te halen die de jonge vossen te eten krijgen. Die werkelijke verhouding zal ergens tussen de cijfers van fig. 20A en fig. 20C in liggen. Het wordt echter wel duidelijk dat een behoorlijk aantal kleine konijntjes door de oude vossen naar hun jongen gebracht wordt. Toch zouden we uit het lage percentage volwassen konijnen dat de oude vossen zelf eten in het voorjaar (fig. 20D en E) ook de gevolgtrekking kunnen maken dat de oude vossen hier (net als bij de vogels, zie 3.4.2) enige selectie toepassen in de prooien die ze naar de jongen brengen: de grotere konijnen relatief vaker naar de jongen dragen, en de kleinere konijnen relatief vaker zelf opeten. Ze vangen in het voorjaar echter zoveel jonge konijnen, dat die toch nog een belangrijk deel van het voedsel van de jonge vossen vormen.



Figuur 21.

Vergelijking van de verhouding tussen de verschillende vogelgroepen in verschillende monsters, en uitgedrukt in verschillende grootheden:

- A - de vogelprooiresten bij alle 45 burchten; aantallen; $n = 53$
- B - de vogelprooiresten bij de 4 burchten waar ook de keutels van jonge vossen werden verzameld; aantallen; $n = 5$
- C - het gegeten gewicht van de vogelprooien bij alle burchten
- D - het gegeten gewicht van de vogelprooien bij de 4 burchten waar ook de keutels van jonge vossen werden verzameld
- E - het gegeten gewicht aan vogels op grond van de analyse van keutels van jonge vossen
- F - het aantal door jonge vossen gegeten vogels, berekend uit het gegeten gewicht.

3.5.3. Gegeten vogelsoorten.

Bij de vergelijking tussen prooiresten en keutelanalyse voor wat betreft de gegeten vogelsoorten werd het pluimvee bij de prooiresten buiten beschouwing gelaten. Dit kwam namelijk in de omgeving van de vier onderzochte burchten niet in het voedsel van de vossen voor. Het resultaat van de vergelijking is weergegeven in figuur 21.

De verhouding waarin de diverse vogelgroepen voorkomen als prooi is ongeveer gelijk bij alle burchten (fig. 21A) en bij de vier burchten waar tevens keutels werden verzameld (fig. 21B), zeker gezien het kleine aantal prooien bij deze laatste.

Wanneer vanuit de prooiresten wordt omgerekend naar gegeten gewicht (fig. 21C en D), dan gaan de eenden en fazanten nog wat sterker overheersen. Uit de keutelanalyse (fig. 21E) blijkt echter dat het gegeten gewicht aan zangvogels en overige soorten groter is dan de prooiresten doen vermoeden; figuur 21D en E zijn direkt vergelijkbaar, het gaat hier om materiaal van dezelfde burchten. Blijkbaar geldt bij de vogels hetzelfde als bij de konijnen (zie 3.5.2): de kleinere prooien laten minder sporen na dan de grotere.

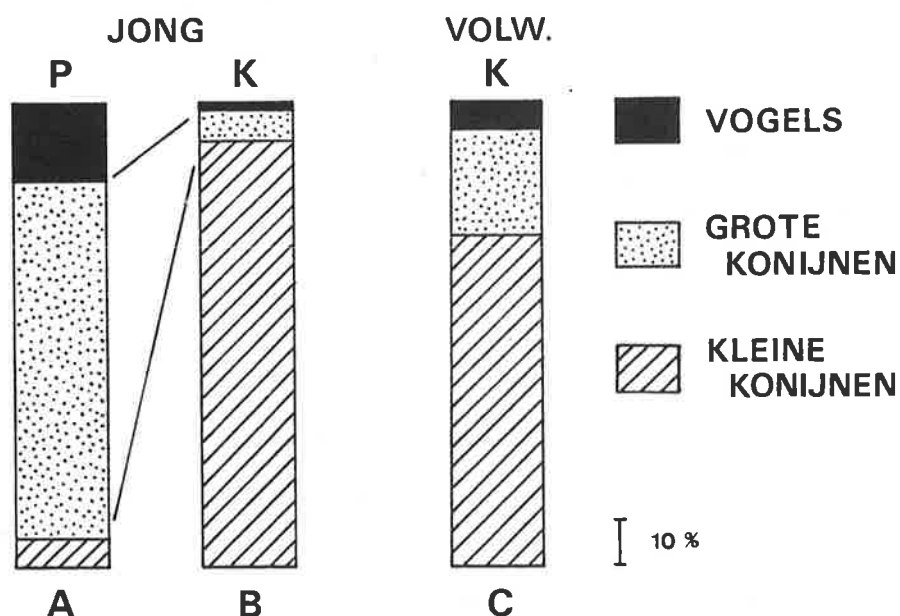
Een terugrekening vanuit gegeten gewicht (op basis van de keutels) naar de verhouding tussen de aantallen van elke vogelgroep (met "gemiddelde" vogelgewichten van eend = 1000, fazant = 1100, zangvogel = 70, overige soort = 400 en ongedetermineerd = 200 gram) levert een nog groter verschil op (figuur 21F t.o.v. B), waarbij vooral blijkt dat er veel zangvogels worden gegeten.

In 3.4.2 werd gekonkludeerd, in een vergelijking gebaseerd op gegeten gewicht, dat de volwassen vossen de zangvogels vooral zelf opaten en de grotere prooien naar de jongen brachten. Het bovenstaande resultaat doet daar geen afbreuk aan (een vergelijking tussen jonge en oude vossen op basis van aantalsverhouding onder de vogels levert resp. 45 (fig. 21F) en 80 % (omrekening uit fig. 18 rechts) zangvogels op), maar aksentueert nog eens het relatief grote aantal zangvogels dat door vossen gegeten wordt, in vergelijking tot eenden en fazanten.

3.5.4. Konklusie.

De resultaten van de vergelijking tussen prooiresten en keutelanalyse maken duidelijk dat het nodig is om beide methoden van onderzoek toe te passen, wanneer men wil weten wat jonge vossen te eten krijgen: prooiresten bij burchten zijn vooral resten van grotere prooien, omdat kleinere prooien (zoals hier jonge konijnen en zangvogels) met huid en haar worden opgegeten. Deze zijn dus alleen in de keutels terug te vinden.

In figuur 22 wordt de vertekening nog eens samengevat die optreedt wanneer óf alleen naar keutels van jonge vossen, óf alleen naar prooiresten bij burchten wordt gekeken. Vergelijken wordt bovendien met hetgeen de volwassen vossen in dezelfde omgeving en dezelfde periode eten; dit resultaat ligt ergens tussen de resultaten van prooirest- en keutelanalyse bij jonge vossen in.



Figuur 22.

De verhouding tussen drie categorieën prooien in het resultaat van de analyse van prooiresten (A), van keutels van jonge vossen (B) en van keutels van volwassen vossen in dezelfde tijd en dezelfde omgeving (C), ter verduidelijking van de vertekening die optreedt wanneer alléén prooiresten of alléén keutels van jonge vossen worden onderzocht.

Grote konijnen omvatten de categorieën volwassen en halfwas, kleine konijnen de categorieën uitloper en nestjong.

Weergegeven is percentage gegeten gewicht.

4. Diskussie.

4.1. Omrekening naar gegeten gewicht.

Het is opmerkelijk dat er ondanks de overweldigende hoeveelheid onderzoek naar het voedsel van de vos nog steeds betrekkelijk weinig aandacht is geweest voor het oplossen van het grote probleem dat zich met name bij keutelanalyse voordoet, namelijk hoe men de analyseresultaten moet interpreteren. Met andere woorden: hoe valt er vanuit het resultaat terug te rekenen naar het werkelijk gegeten voedsel (en vervolgens naar aantallen prooien).

Ook in de opzet van dit onderzoek was het niet mogelijk daar aandacht aan te besteden. Daartoe zouden op grote schaal en over lange perioden voedingsproeven met gevangen vossen moeten worden gedaan. Noodgedwongen moest dus gebruik worden gemaakt van de resultaten van vier van dergelijke voedingsproeven, alle gedaan op kleine schaal, door vier verschillende onderzoekers. Deze onderzoekingen werden zo goed mogelijk op hun waarde geschat, om tot de meest verantwoorde keuze uit hun resultaten te kunnen komen (bijlage 2). Desalniettemin blijft er op het gebruik van dergelijke omrekeningsfactoren veel kritiek mogelijk. Tot de punten van kritiek behoort bijvoorbeeld de vraag of gevangen vossen op dezelfde manier hun voedsel eten als vossen in het wild, of ze in elk jaargetijde op dezelfde wijze verteren, wat de invloed is van de vullingstoestand van de maag op de mate van verteren, enz. Men moet zich echter realiseren dat het terugrekenen naar gegeten gewicht de enige manier is om op hetzelfde niveau een vergelijking te kunnen maken met de natuurlijke omgeving waarin de vos opereert, namelijk op het niveau van aantallen prooidieren.

Daarbij is de aanname impliciet, dat vossen, als ze van een prooi eten, die in zijn geheel opeten. Voor zover onderzocht blijken vossen inderdaad optimaal met hun prooi om te gaan. De prooien die wél gedood maar niet gegeten worden (zie 3.3.3), zijn via voedselonderzoek nooit op te sporen (zie ook 4.6).

Overigens is het effect van de toepassing van de omrekeningsfactoren in dit onderzoek niet groot, vanwege de sterke eenzijdigheid van het voedsel, en vanwege het feit dat de omrekeningsfactoren voor de belangrijkste voedselsoorten, konijn en vogels, weinig uiteenlopen. Daardoor veranderen de onderlinge verhoudingen nauwelijks, ten opzichte van het resultaat uitgedrukt in hoeveelheden onverteerde resten.

Helaas was het in dit onderzoek slechts heel beperkt mogelijk om te vergelijken met inventarisatiegegevens van potentiële prooidieren. Waar dit mogelijk was (paragraaf 3.3.4.e) bleek dat de vos niet of nauwelijks selekteerde uit het aanbod aan prooidieren. Dit is een bevestiging van het bestaande beeld van de vos als voedsel-opportunist, die blijkbaar van alle zich aandienende voedselbronnen gebruik maakt. Een uitgebreid overzicht van de variatie in het voedsel van de vos in verschillende situaties is te vinden in Van Oort (1978) en Lloyd (1980).

4.2. Monstergrootte.

Wanneer men zich realiseert dat een volwassen vos dagelijks 5 á 6 keutels produceert (2.6.5), en dat de resten van één gegeten volwassen konijn over 10 tot 15 keutels verdeeld worden (eigen berekening), dan is het verwonderlijk om te merken hoe weinig aandacht er in de talloze voedselonderzoeken besteed wordt aan het nagaan van de juiste monstergrootte, het minimum aantal keutels dat geanalyseerd moet worden om een betrouwbaar beeld te verkrijgen van het voedsel op één plaats en in één periode. In veel onderzoeken wordt zonder veel problemen gewerkt met monsters van minder dan tien of twintig keutels, en onderzoekt men in feite het voedsel van slechts enkele "vosdagen". Nog vaker is dit het geval wanneer een voedselonderzoek niet gebaseerd is op keutels, maar op magen.

In dit licht lijkt zelfs de hier gevonden minimale monstergrootte van 35 keutels aan de krappe kant, reden waarom meestal 50 keutels per monster geanalyseerd werden.

4.3. Vogelresten in keutels.

Het is opmerkelijk dat het zo vaak voorkomt (en niet alleen in dit onderzoek) dat er in de keutels slechts een enkel veertje van een vogel te vinden is (zie 3.3.4.a). Zolang daarvoor geen afdoende verklaring gevonden is, levert dat problemen op voor de bepaling van de hoeveelheid gegeten vogel. Het lijkt in elk geval niet terecht om ervan uit te gaan dat het voorkomen van een enkel veertje in een keutel betekent dat een hele vogel is gegeten. De vorm waarin vossen vogels als prooirest achterlaten, suggereert dat ze bij het eten van vogels behoorlijk veel veren moeten binnenkrijgen. Meestal blijven, naast wat losse kleinere veertjes, slechts de losse staartpenen, een aantal losse armpennen en de nog samenhangende handpenen over, althans van grotere vogels. Veel van de kleinere veren kunnen echter ook gemakkelijk wegwaaien in het veld. Van kleinere vogels blijft waarschijnlijk nog minder over.

Er zijn enkele verklaringen te bedenken voor het verschijnsel dat er vaak zeer weinig veertjes aangetroffen worden. Allereerst zou het kunnen zijn dat het niet waar is, maar dat het alleen zo lijkt, omdat veertjes relatief opvallend zijn. Wellicht is het zo dat het onverteerde materiaal van elk prooidier over een groot aantal keutels verdeeld wordt, waarbij de eerste paar een flinke hoeveelheid bevatten, terwijl daarna een lange serie volgt van keutels waarin slechts enkele veren of haren zitten, te midden van resten van andere prooien. Eén veertje valt in een keutel vol haren sterk op; een paar haren in een keutel met voornamelijk veren valt al minder op, en enkele haren van de éne zoogdiersoort tussen talloze van een andere zijn bijna niet te vinden. Zo valt te verklaren dat het veel vaker voorkomt dat van vogels een kleine hoeveelheid gevonden wordt, dan van zoogdieren.

Enigszins verwant aan de bovenstaande verklaring is de mogelijkheid dat het verschijnsel op zich juist is, maar dat de specifieke structuur van veren ervoor zorgt dat ze gemakkelijker blijven "hangen" in het maagdarmsstelsel van de vos, dan haren. Dan zouden veertjes over veel meer keutels verdeeld raken dan haren.

Een derde verklaring werd gesuggereerd door Niewold. Het zou kunnen zijn dat vossen bij hun inspecties van interessant ruikende plekken af en toe een paar veertjes binnen krijgen, vooral op "plukplaatsen" van roofvogels; dat zijn de plaatsen waar met name sperwers een prooi hebben geplukt, en waar de veren vaak een vierkante meter grond bedekken.

Overigens moet met betrekking tot vogels bedacht worden dat de meeste vogels het grootste deel van de tijd dat vossen op pad zijn, slapen. In elk geval in het NHD zijn vossen erg weinig in daglicht actief. Een gebied zou erg vogelrijk kunnen zijn, zonder dat vossen daar veel vogels kunnen pakken. Het zijn vooral de op of dichtbij de grond broedende vogels die in de broedtijd kwetsbaar zijn voor predatie.

4.4. Voedselkwaliteit.

Bij onderzoek naar de voedingsgewoonten van een predator duikt de vraag op naar de "kwaliteit" van het voedsel: betreft het zelf gevangen prooien, of doodgevonden dieren, of jonge dieren, of zieke dieren (myxomatose!), enzovoort. Wanneer magen worden onderzocht, zijn deze vragen soms gedeeltelijk te beantwoorden, bij keutels echter zelden. Een uitzondering hierop vormt de leeftijd van de gegeten konijnen, die af te leiden valt uit de nagellengte. Deze methode is in dit onderzoek voor het eerst gebruikt en blijkt aardige vergelijkingen mogelijk te maken (figuren 11 en 20). Daarbij komt echter tegelijkertijd een onvolkomenheid naar voren: het is niet goed bekend in welke mate de diverse leeftijdscategorieën konijnen worden opgegeten met poten en al. In het

veld zijn dikwijls de achtervoeten van volwassen konijnen te vinden, de enige rest die volwassen vossen overlaten. Echt kleine konijnen worden in hun geheel opgegeten. Voor de verschillende maten konijnen daar tussenin is dat echter niet bekend.

De prooiresten van konijnen bij burchten met jonge vossen bestaan voor zover het grote konijnen betreft meestal uit kop met ruggegraat, bekken met achterpoten, en losse voorpoten. Het zou kunnen zijn dat een deel van deze prooiresten door de volwassen vossen alsnog wordt opgegeten (Frank, 1979). Dat zou betekenen dat er in de voorjaarsperiode relatief te veel onverteerde resten (ook van vogels) in keutels van volwassen vossen zitten, en dus dat de omrekeningsfactoren voor volwassen vossen in die tijd lager zouden moeten zijn. Bovendien zou daardoor in het voorjaar het aantal nagels van volwassen konijnen in de keutels van volwassen hoger liggen dan verwacht op grond van het aantal door hen in zijn geheel gegeten konijnen. Dit heeft dan weer tot resultaat dat de volwassen vossen wellicht een grotere selectie toepassen in welke konijnen ze naar de jongen brengen (de grote exemplaren brengen, de kleine zelf opeten), dan we kunnen meten aan de hand van de nagels in vossekeutels (zie 3.5.2).

De belangrijkste verdienste van het gebruik van de nagellengte is dat enigszins is duidelijk geworden hoe het komt dat er zo'n groot verschil is tussen het voedselbeeld uit de prooiresten en het voedselbeeld uit de keutelanalyse (figuur 19A en E), zelfs bij dezelfde burchten.

Enkele malen kon worden vastgesteld dat konijnen die door vossen waren gepakt en gegeten, aan myxomatose leden.

Een deel van het voedsel van vossen zou kunnen bestaan uit doodgevonden dieren. Het is bijvoorbeeld opvallend hoeveel stookolieslachtoffers er tegenwoordig in het duin te vinden zijn, vermoedelijk door vossen van het strand gehaald. De zeevogels die op die manier gevonden worden, worden echter niet opgegeten (anders waren ze immers niet te vinden) maar met een keutel of met urine (met de neus te controleren!) gemarkeerd achtergelaten. Een deel zal echter wel opgegeten worden. Eventueel zouden dergelijke aasmaaltijden in de keutels terug te vinden zijn, in elk geval in het zomerhalfjaar, aan de hand van resten van aasetende insecten, zoals vliegemenen en mieren (zie 3.3.6). Men moet hier echter voorzichtig mee zijn; vossen verstoppen al hun overvloedig voedsel dat ze (nog) waardevol vinden. Dat is ook door ons herhaaldelijk vastgesteld. Uit het werk van Tinbergen (1965) en Macdonald (1976) is bekend dat vossen hun eigen verstopplaatsen zeer goed kunnen terugvinden en lang kunnen onthouden. Men neemt dan ook aan dat vossen veel van wat ze verstoppen ook weer komen ophalen. Dat ophalen is door onszelf tweemaal gekonstateerd. Als insecten in de tussentijd (of vóór het verstoppen) de prooi ontdekt hebben,

komen hun resten of die van hun larven ook in deze zelf gevangen prooien voor, die niet als "aas" te beschouwen zijn.

Als vossen bepaalde voedselresten niet meer interessant vinden, of niet lekker (zie onder), dan laten ze die meestal gewoon liggen. Zulke resten worden vaak door hen of door andere vossen gemarkeerd met urine of een keutel. Dat heeft de functie van een soort boekhouding: de zaken die wel interessant ruiken, maar niet (meer) interessant zijn, worden doordat ze gemarkeerd zijn snel als zodanig herkend, zodat de vossen geen tijd verliezen met een nadere inspektie van zo'n plek (Henry, 1977).

4.5. Hermelijn vroeger, vos nu.

Het hermelijn was vroeger ongetwijfeld de belangrijkste predator in het duin, in elk geval voor het konijn. Tussen 1951 en 1968, toen er nog met klemmen gewerkt mocht worden, werden er jaarlijks gemiddeld 3,9 hermelijnen per 100 ha gevangen in het NHD (archieven PWN). De rol van belangrijkste predator is nu duidelijk overgenomen door de vos.

Het aantal konijnen dat indertijd door de hermelijnenpopulatie werd gedood, lag waarschijnlijk beduidend hoger dan het aantal dat nu door vossen wordt gedood. Dat vindt zijn oorzaak in het feit dat hermelijnen de door hen gedode konijnen slechts voor een klein deel (kunnen) opeten. Als ze zich aan de spieren van de nek, en (soms) vervolgens aan de inhoud van de borstholte hebben tegoed gedaan, zijn ze verzadigd. Mochten ze al de neiging hebben terug te keren naar hun prooi voor een tweede maaltijd, dan vinden ze er niets eetbaars meer aan terug: de kraaien en meeuwen hebben intussen hun opruimwerk gedaan. Zodoende moet een hermelijn minstens 1 konijn per etmaal doden, terwijl een vos met 1 konijn minstens 2 etmalen doet (vgl. 3.3.2).

Men kan zich afvragen in hoeverre het momenteel aanwezige aantal konijnen invloed heeft op het aantal vossen. Op het eerste gezicht lijkt het aantal konijnen zo hoog dat de vossenpopulatie nog zou kunnen groeien. De vossenstand is echter de laatste jaren behoorlijk stabiel (zie Deel 3). Als er al een invloed is van het aantal konijnen op het aantal vossen, dan vormen de maanden maart en april de kritieke periode van het jaar. De aantallen konijnen zijn dan het laagst, ná de wintersterfte en vóór de reproductie. De aanwezige konijnen zullen in die tijd ook het moeilijkst te verschalken zijn, omdat ze allemaal volwassen en ervaren zijn, en mogelijk ook in een goede konditie omdat ze de winter zijn doorgekomen. In die periode zijn de vossewifjes hoogzwanger of hebben ze kleine jongen, waardoor ze waarschijnlijk juist een hogere voedselbehoefte hebben. Zonder experimenteel onderzoek, of een vergelijking tussen duingebieden met verschillende konijnedichtheden is het echter niet mogelijk uitspraken te doen over de invloed van het aantal konijnen op het aantal vossen.

4.6. Voedselvoorkeur.

In paragraaf 3.3.3 werd al vermeld dat sommige zoogdiersoorten niet lekker gevonden worden door vossen. Uit slim opgezette proeven met halftamme vossen kon Macdonald (1977) konstaten dat er bijvoorbeeld een rangorde in het "lekker vinden" te onderscheiden was tussen de verschillende kleine knaagdiersoorten: aardmuizen (nauw verwant aan onze veldmuizen) waren verre favoriet, vervolgens rosse woelmuizen, terwijl bosmuizen het minst lekker gevonden werden. Bovendien stelde hij vast, dat ze mollen en spitsmuizen niet lekker vinden, en alleen bij voedselschaarste eten. Ook roofdieren als das, bunzing, hermelijn en wezel, maar ook vos zelf, worden niet gegeten, hoewel de kleinere soorten wel eens gedood worden. Katten worden iets vaker gegeten, maar niet echt geprefereerd.

Niet op prijs gestelde prooi-soorten zouden wel eens totaal per ongeluk gevangen kunnen worden door vossen, bijvoorbeeld doordat die reageren op geritsel in het gras, en pas ontdekken wat ze gevangen hebben als ze het in de bek hebben. Dit zou zelfs voor wezel en hermelijn kunnen gelden, maar zeker is dat het geval met spitsmuizen, zoals onszelf duidelijk werd bij het volgen van sporen in de sneeuw. Men denkt wel eens dat de kleinere roofdieren door vossen worden gegrepen omdat het voedselkonkurrenten zijn; dat lijkt me echter te menselijk gedacht.

In het licht van voorkeur en afkeur moet ook gekeken worden naar de prooiresten die bij burchten met jonge vossen gevonden worden: juist van de minst op prijs gestelde soorten blijft veel of vaak iets over. Sommige onderzoekers vermoeden zelfs dat de volwassen vossen geneigd zijn om prooien, die ze buiten het voortplantingsseizoen zouden laten liggen, in het voorjaar juist naar hun jongen te brengen. Prooiresten waar niets meer vanaf te halen valt, worden soms door de volwassen vossen uit de omgeving van de burcht verwijderd. Zo werd een gezenderde fazant gepakt op 8 mei, en op 9 mei in een burcht gelokaliseerd aan de hand van het zendersignaal. Op 12 mei werd de zender, zonder verdere resten van de fazant, teruggevonden op 400 meter afstand van de burcht. Op deze manier zouden de resten van hooggewaardeerde prooidieren minder lang bij de burchten kunnen blijven liggen, en zouden deze soorten dus qua aantal onderschat worden.

4.7. Waarde van de resultaten.

De voorkeur voor bepaalde soorten, en afkeer van andere, brengt ons op een belangrijk punt: aan het voedsel van vossen, zoals dat kan worden vastgesteld met behulp van keutelanalyse of maagonderzoek, kan niet worden afgelezen in welke mate de verschillende potentiële prooi-soorten in het veld door vossen worden gedood. Daardoor kan er dus ook niet uit worden afgeleid welke invloed vossen uitoefenen op hun prooidierpopulaties. In deze richting konklusies trekken uit voedselonderzoek is altijd onterecht, niet alleen door het bovenstaande, maar vooral doordat het aantal individuen dat gedood wordt van een prooi-soort nog niets zegt over het effect daarvan op het reilen en zeilen van de gehele populatie.

Om dat te weten is het nodig onderzoek te doen naar die prooidierpopulaties zelf.

De resultaten van dit voedselonderzoek stellen dus niet méér voor, maar ook niet minder, dan een betrouwbaar en gedetailleerd plaatje van wat de vossen in het Noordhollands Duinreservaat eten.

5. Geciteerde literatuur.

Bradbury, K., 1977.

Identification of earthworms in mammalian scats.

J. Zool., London, 183: 553-555.

Brom, T.G., 1980.

Microscopic identification of feather remains after collisions between birds and aircraft.

Gestencild rapport Inst. Tax. Zoölogie, Zoölogisch Museum, Amsterdam.

Brunner, H & B.J. Coman, 1974.

The identification of mammalian hair.

Inkata Press, Melbourne.

Day, M.G., 1966.

Identification of hair and feather remains in the gut and faeces of stoats and weasels.

J. Zool., London, 148: 201-217.

Frank, L.G., 1979.

Selective predation and seasonal variation in the diet of the fox in North East Scotland.

J. Zool., London, 189: 526-532.

Göransson, G., 1980.

Dynamics, reproduction and social organization in pheasant (Phasianus colchicus) populations in South Scandinavia.

Thesis, University of Lund, Sweden.

Goszczynski, J., 1974.

Studies on the food of foxes.

Acta Theriol. 19(1): 1-18.

Henry, J.D., 1977.

The use of urine marking in the scavenging behaviour of the red fox.

Behaviour 61: 82-106.

Keller, A., 1978.

Détermination des mammifères de la Suisse par leur pelage: I. Talpidae et Soricidae.

Revue Suisse de Zool., 85(4): 758-761.

Kruuk, H., 1964.

Predators and anti-predator behaviour of the Blackheaded gull (Larus ridibundus L.).

Behaviour, Suppl. 11: 1-130.

Lloyd, H.G., 1980.

The red fox.

Batsford Ltd, London.

Lockie, J.D., 1959.

The estimation of the food of foxes.

J. Wildl. Mgmt. 23(2): 224-228.

- Macdonald, D.W., 1976.
Food caching by red foxes and some other carnivores.
Z. Tierpsychol. 42: 170-185.
- Macdonald, D.W., 1977.
On food preference in the Red Fox.
Mammal Review 7: 7-23.
- Mulder, J.L. & J.M. Wallage-Drees, 1979.
Red fox predation on young rabbits in breeding burrows.
Neth. J. Zool., 29(1): 144-149.
- Niewold, F.J.J., 1976.
De bestudering van de ecologie van de vos (Vulpes vulpes) in verband met zijn rol bij de verspreiding van de rabiës.
Intern rapport Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Arnhem.
- Oort, G. van, 1978.
De Vos.
Het Spectrum, Utrecht.
- Rau, J.R., Delibes, M., Ruiz, J. & J.I. Servin, 1985.
Estimating the abundance of the Red Fox (Vulpes vulpes) in SW Spain.
Trans. XVII Congr. Intern. Un. Game Biol., Brussels, p. 869-876.
- Ryszkowski, L., Wagner, C.K., Goszczynski, J. & J. Truszkowski, 1971.
Operations of predators in a forest and cultivated fields.
Ann. Zool. Fenn. 8: 160-168.
- Sargeant, A.B., 1978.
Red fox prey demands and implications to prairie duck production.
J. Wildl. Mgmt. 42(3): 520-527.
- Tinbergen, N., 1965.
Von den Vorratskammern des Rotfuchses (Vulpes vulpes L.).
Z. Tierpsychol. 22(2): 119-149.

Lijst van tabellen.

1. Terreinbeschrijving omgeving raapvelden	10
2. Overzicht van de keutelmonsters van de raapvelden G en K	10
3. Overzicht keutelmonsters jonge vossen	12
4. Voorbeeldberekening hoeveelheid onverteerde resten	18
5. Omrekeningsfactoren	19
6. Omrekeningsfactoren voor vruchten	19
7. Omrekeningsfactoren voor eieren	20
8. Wegingsfactoren voor het standaardiseren van de keutelmonsters	21
9. Leeftijdskategorieën konijnen en hun afmetingen	22
10. Voedsel van de vos in een heel jaar	26
11. Resten van kleine knaagdieren in vossekeutels	33
12. Resten van insektenetende zoogdieren in vossekeutels	34
13. Het door vossen gegeten gewichtspercentage aan vogels	36
14. Nader gedetermineerde zangvogels	40
15. Determinatie van in keutels gevonden eieren	42
16. Aantal insekten in de monsters	42
17. Vruchten in de keutels	44
18. Statistisch verband vruchten - vogels/bosmuis	44
19. Frekwentie-percentage van de verschillende voedselsoorten in de keutels van jonge vossen	46
20. Percentage onverteerde resten van de verschillende voedselsoorten in de keutels van jonge vossen	46
21. Percentage gegeten gewicht van de verschillende voedselsoorten in de keutels van jonge vossen	47
22. Prooiresten bij alle burchten	50
23. Uitwerking van de prooiresten bij burchten	51
24. Vergelijking verhouding konijn-vogel in verschillende monsters	52

Lijst van figuren.

1. Kaart zuidelijk deel NHD met plaatsen van keutelmonsters	8
2. Systeemkaart voor het noteren van analyse-resultaten	12
3. Plaats van de donsbaardjes aan een vogelvoer	14
4. Verband tussen nagellengte en achtervoetlengte bij konijnen	22
5. Monstergrootte-bepaling G 2	24
6. Monstergrootte-bepaling K 4	24
7. Jaarvoedsel van de vos	26
8. Seizoensverloop belangrijkste voedselcomponenten, middenduin	28
9. Seizoensverloop belangrijkste voedselcomponenten, buitenduin	29
10. Afschot konijnen en aantal vossen in het NHD	30
11. Leeftijd van de gegeten konijnen in het seizoen	32
12. Frekwentie-verdeling van de per keutel toegekende scores	36
13. Verhouding determineerbare en niet-determineerbare vogelresten	38
14. Seizoensverloop van de verschillende vogelsoorten	39
15. Vergelijking tussen aanbod en konsumptie van vogels	40
16. Vergelijking tussen voedsel jonge en oude vossen: frekwentie en percentage onverteerde resten	48

17. Vergelijking tussen voedsel jonge en oude vossen: percentage geeten gewicht	48
18. Vergelijking tussen voedsel jonge en oude vossen: vogels	49
19. Vergelijking verhouding vogel-konijn in prooiresten en keutels	53
20. Vergelijking verhouding tussen leeftijds categorieën konijnen in verschillende monsters	54
21. Vergelijking verhouding tussen verschillende vogelgroepen in verschillende monsters	56
22. Vertekening prooiresten - keutels jonge vossen	58

Bijlage 1. Determinatie van haren (behoort bij 2.5.2).

Het determineren van zoogdierharen gebeurde met behulp van tabellen van Day (1966) en Keller (1978). Daarnaast werd een referentiekollektie aangelegd met haren van alle mogelijke prooi-soorten. Het determineren vereist nogal wat technieken. Een voordeel van de situatie in het NHD is, dat het aantal soorten zoogdieren dat er voorkomt beperkt is ten opzichte van overig Nederland. Zo ontbreken reeën en enige muizensoorten (bijv. aardmuis en huisspitsmuis) en komen er weinig of geen ratten voor.

Na enige oefening zijn konijnharen onder het binokulaire mikroskoop, bij vergrotingen van 10 en 20 x goed te herkennen aan hun vorm en kleur. Bij twijfel worden zo alsnog onder het mikroskoop bij 40 x vergroting bekeken. Alle overige haren worden uit de schaal geplukt en onder het mikroskoop verder bestudeerd.

Er zijn drie hoofdkenmerken, waarin variatie mogelijk is:

- a. De structuur van het merg en de uitwendige vorm van de haar. Dit kan zonder verdere hulpmiddelen bij vergrotingen van 100 en 400 x nagegaan worden.
- b. Het patroon van de schubben op de buitenkant van de haren. Hiervoor worden de haren eerst in alcohol of tetra ontvet, en daarna ingebed in een nog zacht laagje gelatine op een objektglaasje. Gebruikt wordt een gelatineoplossing van 5 %, waaraan enkele druppels van een bederfwerend middel worden toegevoegd. In de koelkast bewaard, is het lange tijd houdbaar. Bij gebruik wordt een klein stukje gelatine op een objektglaasje te smelten gelegd boven een mikroskooplampje. Zodra de gelatine geheel gesmolten is, wordt het met een tweede objektglaasje uitgestreken tot een dunne film. Hierin worden snel de haren gelegd. Na stolling van de gelatine worden de haren eraf getrokken en blijven er afdrukken over, die onder het mikroskoop (100 en 400 x) de karakteristieke schubbenpatronen te zien geven.
- c. De vorm van de dwarsdoorsnede. Om van haren dunne schijfjes af te kunnen snijden, is door ons een simpele en snelle methode ontwikkeld. Een bundeltje van zoveel mogelijk haren van een soort wordt met zeer snel drogende lijm, zogenaamde superlijm (bijv. Bison Superlijm, of Loctite Super Glue) tussen twee dunne (2 x 2 mm) latjes balsahout gelijmd (idee A.Bijl). Na een minuut drogen kunnen er met een scheermes gemakkelijk dunne plakjes van het balsahout plus de haren gesneden worden, om onder het mikroskoop te bekijken (100 en 400 x).

Met behulp van deze drie kenmerken kan men steeds onderscheid maken tussen de verschillende soorten zoogdieren. Alleen het onderscheid tussen bosspitsmuis en dwergspitsmuis bleek niet goed te lukken.

Bijlage 2. Omrekeningsfactoren (behoort bij 2.6.5).

Met hulp van voedselproeven bij gevangen vossen hebben vier onderzoekers geprobeerd om de mate van verteerbaarheid van verschillende soorten voedsel te bepalen (Lockie, 1959; Goszczynski, 1974; Niewold, 1976 en Frank, 1979).

Kennis van de mate van verteerbaarheid maakt het mogelijk om uit de restanten van prooi-soorten in de keutels terug te rekenen naar het in feite gegeten gewicht. Het (noodzakelijkerwijs) werken met gevangen dieren in zulke experimenten zou met zich mee kunnen brengen, dat de vergelijking met natuurlijke omstandigheden niet opgaat. Dat zou het sterkst kunnen gelden voor de per dag gegeten hoeveelheden, al wordt ook dat in twijfel getrokken (Lockie, 1959), maar eventueel ook voor de verhouding tussen gegeten gewicht en hoeveelheid resten in de keutel. Eerst worden de vier onderzoeken beschreven, en vervolgens wordt de keuze van de in dit onderzoek gebruikte omrekeningsfactoren beargumenteerd.

Lockie voerde voedingsproeven uit met 3 volwassen vossen en 1 jonge vos van 12 weken oud. De drie volwassen vossen gaf hij 3 konijnen, 90 muizen (3 soorten), 4 witte ratten, 1 kip, 2 tamme duiven, 1 kauw en 5 kleine vogels (3 soorten) te eten.

Het jong kreeg muizen, stukken konijn en kleine vogels.

Van al deze prooien was het gewicht bekend; het totaalgewicht in de proef met volwassen vossen bedroeg 10,2 kg. In feite dus een proef op nogal kleine schaal.

In de verkregen keutels mat of schatte hij het frekwentie-percentages, het volume en het gewicht (nadat de keutel uitgespoeld en gedroogd was) aan onverteerde resten van elke prooi-soort.

Apart voor verschillende gewichtsverhoudingen tussen de aangeboden soorten berekende hij de variatie, die de drie metingen vertoonden. Het gewicht van de onverteerde resten vertoonde de kleinste afwijkingen, 3 tot 17 %, zodat hij konkludeerde dat dit (dus "uitgespoeld drooggewicht") de maat was die het best gebruikt kon worden als basis voor omrekening. Hij berekende omrekeningsfactoren, die in feite de mate van verteerbaarheid aangeven, en verkreeg dit resultaat:

	volwassen vossen	jonge vos
muizen	23	22
konijn	43	-
rat	44	-
grote vogel	61	-
kleine vogel	45	37

De kleinere waarde voor kleine vogels bij de jonge vos verklaarde hij met de bewering, dat de vogels op dezelfde manier worden gegeten als door volwassen vossen, maar dat de veren minder ver verteerd zouden worden in het spijsverteringskanaal van de jonge vossen.

Goszczynski had 2 volwassen vossen en vier jonge vossen ter beschikking. De laatste in de leeftijdsfase van 3 tot 10 weken. Het aan de vossen gevoerde materiaal bestond uit muizen (12,3 kg), hazen (5,5 kg) en stukken ree (4,6 kg), en verder vogels in de vorm van kippen en kuikens (5,3 kg) van verschillende grootte.

In het resultaat maakte hij geen onderscheid tussen jonge en volwassen vossen. Hij vond over de verschillende testen een nogal grote standaardafwijking, ongeveer 14 % voor muizen en 30 % voor de overige voedselsoorten. De door hem gevonden omrekeningsfactoren:

muizen	23
haas	50
vogels	35
ree	115

Het wordt uit de gebruikte formulering niet duidelijk hoe zijn resultaten tot stand zijn gekomen. Hij spreekt namelijk steeds van "consumed weight" in plaats van "weight given". Omdat hij in zijn methode apart vermeldt dat er resten voedsel overbleven, waarvan het gewicht gemeten werd, zijn er twee mogelijkheden:

- Hij heeft de omrekeningsfactoren berekend als de verhouding tussen het uitgespoeld drooggewicht van de keutel en het gewicht van alleen het geconsumeerde deel van het aangeboden voedsel, de resten buiten beschouwing latend. Dit wordt gesuggereerd door de term "consumed weight".
- Hij heeft het berekend voor het totaal gegeven gewicht aan voedsel. Dit zou het meest voor de hand liggend zijn om te doen, omdat in de natuur ook resten achterblijven, die meegerekend moeten worden bij het bemachtigde voedsel. Deze mogelijkheid wordt gesuggereerd doordat hij het voorkomen van voedselresten in de proeven apart vermeldt.

Zou het resultaat berusten op de eerstgenoemde mogelijkheid, dan zouden de in feite te gebruiken omrekeningsfactoren een stukje hoger moeten liggen dan door Goszczynski opgegeven.

De proefopzet van Goszczynski is dus van een wat grotere omvang dan die van Lockie, maar de betrouwbaarheid is wat onduidelijk, zowel door de grote variatie tussen de verschillende testen, en het niet scheiden van volwassen en jonge vossen, als door de gebrekkige formulering van zijn artikel.

De proeven van Niewold waren iets grootschaliger, maar beperkten zich tot 2 voedselsoorten. Hij gebruikte 4 volwassen vossen in één kooi, en deed gescheiden proeven met vogels en hazen. In totaal werd 24 kilo aan vogels gevoerd, en wel 57 houtduiven (zonder lever) en 5 eksters. Hij geeft de resultaten exclusief de door vossen achtergelaten resten, maar vermeldt gelukkig wel de hoeveelheid daarvan.

Als maat voor de hoeveelheid materiaal in de keutel neemt hij zowel het volume als het gewicht van de droge totale, dus niet uitgespoelde keutels. Inklusief de resten vindt hij de volgende verhouding tussen aangeboden vogels en resten in de keutels:

1 gram keutel (totaal gewicht) is afkomstig van 31,8 gram vogels.

In het onderzoek in het NHD was de gemiddelde verhouding tussen uitgespoeld drooggewicht en totaal drooggewicht van 400 keutels 0,3944.
Dus: 0,3944 gram keutel (als ugdg) is afkomstig van 31,8 gram vogel.

Dat resulteert dan in een omrekeningsfaktor van $31,8 \times \frac{1}{0,3944} = 80,6$.

Omdat het duiven waren zonder lever, waarvan geen onverteerde resten in de uitgespoelde keutels overblijven, moet deze faktor eigenlijk nog iets hoger liggen, naar schatting zo'n 5 %.

Er bleek enige variatie in het resultaat te zijn, afhankelijk van de hoeveelheid aangeboden voedsel; dit betrof echter vooral een variatie in de keutelvolume. Het keutelgewicht was juist opmerkelijk konstant. Het is echter aannemelijk dat de keutels van dagen met een overschot aan voedsel, waarop veel resten overbleven, een lager uitgespoeld drooggewicht gehad zouden hebben, omdat vaak de slechtst verteerbare resten blijven liggen. In natuurlijke omstandigheden is echter te verwachten dat de vossen optimaal met hun voedsel omspringen, en dus ook veel onverteerbare resten opnemen (in het veld zijn inderdaad erg weinig resten te vinden); en dus zijn voor vossen in natuurlijke omstandigheden de omrekeningsfactoren eerder kleiner dan groter in vergelijking met die voor vossen in gevangenschap.

Aan konijnen en vooral hazen werd bijna 18,5 kilo gevoerd; niet vermeld wordt de grootte van de prooien, en de verhouding haas/konijn. Ze werden alle zonder kop gevoerd, wat merkwaardig is, gezien het feit dat vossen in de natuur juist beginnen met de kop van hazen en konijnen te eten. De kop bevat zeer veel onverteerbare resten: kiezen, haar, bot. Per gram keutel (totaalgewicht) was 69,0 gram haas/konijn gevoerd; de omrekeningsfaktor is dan dus $69 \times 1/0,3944 = 174,9$.

Er was nu wel een sterke variatie in het keutelgewicht per aangeboden hoeveelheid haas, die afhankelijk was van de mate van overvoeding. Tijdens de proeven bleef er in het algemeen erg veel aan resten over, in totaal 33 %. Samen met het feit dat de koppen weggelaten waren, wordt duidelijk dat deze omrekeningsfaktor veel te hoog uitvalt. Voor de twee dagen met het minste overschot (nog altijd 18 % van het aangeboden gewicht) bedroeg de waarde 113,5.

Frank tenslotte gebruikte uitsluitend jonge vossen, 6 stuks, 8 tot 10 weken oud. Hij gaf ze 14,7 kg konijn (10 stuks), 3 kg zilvermeeuw (3 ex) en bijna 5 kg eidereend (2 ex).

Verder gebruikte hij dezelfde methode als Lockie, schrijft hij, naar ik aanneem dus ook met het uitgespoeld drooggewicht van de keutels als basis.

Voor deze jonge vossen vindt hij omrekeningsfactoren van 120 (konijn), 107 (zilvermeeuw) en 600 (eidereend). Deze hoge waarden worden veroorzaakt doordat jonge vossen veel meer delen van de prooien laten liggen dan volwassen vossen.

Konklusie, en de keuze van de eigen omrekeningsfactoren.

Het geheel van deze vier onderzoeken met voedselproeven overziende, moet de eerste konklusie luiden dat ze te ver uiteenlopen qua opzet, om de resultaten ervan zonder meer over te nemen, als die al eenduidig zouden zijn. Het is duidelijk dat eigenlijk iedere onderzoeker zelf zijn voedselproeven zou moeten uitvoeren met de in zijn geval belangrijke voedselsoorten. Het is dan wel zaak om dat op behoorlijk grote schaal te doen. Ook moet niet overvoerd worden, om de situatie zoveel mogelijk natuurlijk te doen zijn.

Op grond van het werk van Lockie werd in het onderhavige onderzoek gekozen voor het uitgespoelde drooggewicht (ugd) van de keutel als basis voor de berekeningen. Deze maat vertoonde de minste spreiding, wat betreft de verhouding met het gegeten voedsel.

Het ugdg werd door ons echter bij de keutels van jonge vossen in het algemeen niet gemeten, zodat hier het totale drooggewicht van de keutels het uitgangspunt werd. Voor 12 keutels van jonge vossen was de verhouding tussen ugdg en totaal drooggewicht gemiddeld 0,25.

Door de gevonden omrekeningsfactoren hiermee te vermenigvuldigen werden de waarden verkregen, die gebruikt moesten worden als uitgegaan werd van het totaal drooggewicht.

In tabel 5 staan de gebruikte omrekeningsfactoren opgesomd. Voor konijn werd gekozen voor 50, de hoogste van de twee waarden uit de twee betrouwbaarste onderzoeken. De hoogste van de twee werd gekozen, onder invloed van het resultaat van Niewold, dat nog hoger uitviel. Voor jonge vossen is de faktor van Frank overgenomen. De waarde voor muizen en andere kleine zoogdieren kon zonder meer overgenomen worden van Lockie en Goszczynski, omdat hun resultaten zeer goed overeenkomen; jonge vossen eten deze prooien op dezelfde manier als volwassen vossen, zodat deze faktor na aanpassing ook bij jonge vossen gebruikt kon worden.

Met egels zijn geen proeven gedaan; de omrekeningsfaktor werd wat hoger ingeschat dan die voor konijn, omdat de dikke rughuid met pennen niet door vossen wordt gekonsumeerd.

De factoren voor zangvogels (= kleine vogels) en overige vogels (= grote vogels) werden overgenomen van Lockie, omdat Goszczynski alleen maar kippen gebruikte bij zijn proeven, en in de proeven van Niewold sprake was van een zekere overmaat aan voer.

De omrekeningsfaktor voor ongedetermineerde vogels kwam tot stand door met behulp van de gevonden aantalsverhouding tussen wel gedetermineerde grote en kleine vogels een tussenliggende waarde te berekenen.

Bij jonge vossen werd uitgegaan van de waarde van Frank voor grote vogels, en de waarde van Lockie voor kleine vogels bij volwassen vossen; het is aannemelijk dat jonge vossen de kleine vogels op dezelfde manier eten als volwassen vossen.

De gebruikte omrekeningsfactoren voor insecten, planten en winterpeen werden geschat; die voor winterpeen op grond van het drooggewicht van dit materiaal. De waarde, toegepast voor "diversen", berust op de overweging dat het meestal materiaal betreft dat onverteerbaar is. In de hoofdstuktekst tenslotte is de werkwijze uitgelegd m.b.t. vruchten en eieren (2.6.5).

Bijlage 3. Tabellen, behorend bij figuren.

Van een aantal gepresenteerde figuren worden hier in tabelvorm de bijbehorende percentages gegeven.

<u>Figuur 11.</u>								
monster	1	2	3	4	5	6	7	8
volwassen	100	29,1	82,9	92,6	94,9	68,9	23,5	52,1
halfwas	-	8,0	14,2	7,4	5,1	18,1	5,3	31,6
uitloper	-	49,6	2,9	-	-	-	42,8	16,4
nestjong	-	13,3	-	-	-	13,1	28,4	-

<u>Figuur 15.</u>				
	G		K	
	A	B	A	B
zangvogels	89,4	89,0	85,8	79,0
eenden	2,6	2,0	4,8	8,0
fazant	-	8,0	-	7,0
overige vogels	7,9	1,0	9,4	6,0

<u>Figuur 16 en 17.</u>						
	fre- kwentie		onverteerde resten		gegeten gewicht	
	J	V	J	V	J	V
konijn	100,0	100,0	90,7	85,2	96,7	87,4
kleine zoogd.	1,5	15,7	0,1	3,8	+	2,2
vogels	25,5	38,9	2,4	5,7	1,9	5,9
eieren	2,8	10,4	0,3	0,2	0,9	3,9
planten	58,9	14,6	6,2	2,8	0,3	0,3

<u>Figuur 18.</u>		
	jong	volwassen
zangvogels	10,3	46,8
eenden	41,2	19,3
fazant	25,8	-
overige	7,2	12,9
niet determineerbaar	15,5	21,0

Figuur 19.					
monster	A	B	C	D	E
vogels	27,8	20,3	17,0	1,9	3,5
konijn	72,2	79,7	83,0	98,1	96,5

Figuur 20.					
monster	A	B	C	D	E
volwassen	86,8	100,0	3,2	11,1	18,2
halfwas	5,9	-	3,2	12,7	18,2
uitloper	6,6	-	32,3	54,0	45,5
nestjong	0,7	-	61,3	22,2	18,2

Figuur 21.						
monster	A	B	C	D	E	F
zangvogels	7,5	20,0	1,1	2,1	10,3	47,9
eenden	34,0	40,0	42,6	45,1	41,2	13,4
fazant	34,0	40,0	46,7	52,8	25,8	7,6
overige	24,7	-	9,5	-	7,2	5,9
niet determin.	-	-	-	-	15,5	25,2

Figuur 22.			
	vossen: analyse:	jong prooiresten	jong keutels
			volwassen keutels
vogels		17,0	1,9
grote konijnen		76,9	6,3
kleine konijnen		6,1	91,8
			71,4

Bijlage 4. Lijst van wetenschappelijke namen.

Van alle in dit verslag genoemde dieren en planten worden hier de wetenschappelijke namen gegeven. Daarbij is gebruik gemaakt van de volgende bronnen: "The handbook of British Mammals", ed. G.B. Corbet & H.N. Southern, Oxford 1977; "Elseviers Gids van de Europese vogels", H. Heinzel, R.S.R. Fitter & J.L.F. Parslow, Amsterdam/Brussel 1979; "Elseviers Insektengids voor West Europa", M. Chinery, Amsterdam/Brussel 1975; "Flora van Nederland", R. van der Meyden e.a., Groningen 1983.

Per groep staan de namen in de alfabetische volgorde van de nederlandse namen.

Zoogdieren.

Aardmuis	<i>Microtus agrestis</i>
Bosmuis	<i>Apodemus sylvaticus</i>
Bosspitsmuis	<i>Sorex araneus</i>
Bruine rat	<i>Rattus norvegicus</i>
Bunzing	<i>Mustela putorius</i>
Das	<i>Meles meles</i>
Dwergmuis	<i>Microtus minutus</i>
Dwergspitsmuis	<i>Sorex minutus</i>
Eekhoorn	<i>Sciurus vulgaris</i>
Egel	<i>Erinaceus europaeus</i>
Haas	<i>Lepus capensis</i>
Hermelijn	<i>Mustela erminea</i>
Huisspitsmuis	<i>Crocidura russula</i>
Kat	<i>Felis catus</i>
Konijn	<i>Oryctolagus cuniculus</i>
Mol	<i>Talpa europaea</i>
Ree	<i>Capreolus capreolus</i>
Rosse woelmuis	<i>Clethrionomys glareolus</i>
spitsmuizen	<i>Sorex spp</i>
Veldmuis	<i>Microtus arvalis</i>
Vos	<i>Vulpes vulpes</i>
Waterspitsmuis	<i>Neomys fodiens</i>
Wezel	<i>Mustela nivalis</i>
Woelrat	<i>Arvicola terrestris</i>

Vogels.

Bergeend	<i>Tadorna tadorna</i>
duif	<i>Columba sp.</i>
eend	Anatinae
Eidereend	<i>Somateria mollissima</i>
Ekster	<i>Pica pica</i>
Fazant	<i>Phasianus colchicus</i>
Groene specht	<i>Picus viridis</i>
Holenduif	<i>Columba oenas</i>
Houtduif	<i>Columba palumbus</i>
Houtsnip	<i>Scolopax rusticola</i>
Kauw	<i>Corvus monedula</i>
Kip	<i>Gallus domesticus</i>
Kokmeeuw	<i>Larus ridibundus</i>

kraai-achtigen
 Krakeend
 (Veld)leeuwerik
 lijsters
 Meerkoet
 meeuw
 Merel
 Parelhoen
 Patrijs
 Scholekster
 Sperwer
 tamme eend
 Visdief
 Waterhoen
 Wilde eend
 Wulp
 zangvogels
 Zilvermeeuw
 (Knobbel)zwaan

Insekten.

bijen
 hommels
 wespen
 kevers
 langpootmuggen
 libellen
 mestkevers
 mieren
 motjes
 rupsen, vlinders
 vliegen, muggen
 wantsen

Overige dieren.

kikker/pad
 regenworm

Planten.

Appel
 (Dauw)Braam
 Duindoorn
 Liguster
 Meidoorn
 Pruim
 roos
 Vlier

Corvidae
 Anas strepera
 Alauda arvensis
 Turdus sp.
 Fulica atra
 Larus sp.
 Turdus merula
 Numida sp.
 Perdix perdix
 Haematopus ostralegus
 Accipiter nisus
 Anas platyrhynchos domesticus
 Sterna hirundo
 Gallinula chloropus
 Anas platyrhynchos
 Numenius arquata
 Passeriformes
 Larus argentatus
 Cygnus olor

Hymenoptera

Coleoptera
 Tipulidae
 Odonata
 Geotrupidae
 Formicidae
 ("micro")Lepidoptera
 Lepidoptera
 Diptera
 Heteroptera

Anura
 Lumbricus sp.

Malus sp.
 Rubus caesius
 Hippophaë rhamnoides
 Ligustrum vulgare
 Crataegus monogyna
 Prunus domestica
 Rosa sp.
 Sambucus nigra

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-Aangebied 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