

4-2572
1-2611

De vos

in Meijendel en Berkheide

J.L. Mulder



Duinwaterbedrijf Zuid-Holland



Directie
Productiebedrijf
Verkoopbedrijf
Facilitair bedrijf
► Natuurbedrijf



De vos in Meijendel en Berkheide

Foto's omslag: Annelies 't Hooft, Leo Lotjenga, Jaap Mulder

De vos in Meijendel en Berkheide

Verslag van onderzoek in 1997-2000

J.L. Mulder

Katwijk, december 2000



Duinwaterbedrijf Zuid-Holland

**Natuurbedrijf
Afdeling Duinstrategie**



*Bij het onderzoek van de vossenpopulatie werd een groot aantal technieken toegepast, van het 'eenvoudige' vangen van vossen tot het geavanceerde onderzoek aan genetisch materiaal.
Foto Jaap Mulder.*

Inhoud

Samenvatting	p.7
1. Inleiding	p.11
2. De geschiedenis (en toekomst) van de vos in Meijendel en Berkheide	p.17
3. Voedsel	p.23
3.1. Vossenkeutels	
3.1.1. Methoden	
3.1.2. Frequentie van voedselsoorten	
3.1.3. Hoeveelheden	
3.1.4. Gegeten gewicht	
3.2. Prooi-resten	
3.3. Magen	
3.4. Invloed op prooidieren	
3.5. Conclusies	
4. Ruimtelijke structuur van de populatie	p.51
4.1. Methoden	
4.1.1. Telemetry	
4.1.2. Vangen	
4.1.3. Gegevensverwerking	
4.2. Territoriale vossen	
4.2.1. Ruimtelijk gedrag	
4.2.2. Territorium-grootte	
4.2.3. Groepssamenstelling	
4.2.4. Conclusies	
4.3. Niet-territoriale vossen	
4.3.1. Zwervende vossen	
4.3.2. Ruimtelijk gedrag en leeftijd	
4.3.3. Dispersie en vestiging	
4.3.4. Conclusies	
5. Reproductie	p.89
5.1. Algemeen	
5.2. Methoden	
5.3. Resultaten	
5.4. Conclusies	

6. Geslachtsverhouding	p.97
7. Sterfte en overleving	p.99
7.1. Sterfte van zendervossen	
7.2. Onderzoek aan dode vossen	
7.3. Leeftijdsopbouw en overleving	
7.3.1. Methoden	
7.3.2. Leeftijdsopbouw	
7.3.3. Overleving	
7.3.4. Totale sterfte	
7.4. Conclusies	
8. Relaties tussen duin en achterland	p.111
8.1. Algemeen	
8.2. Invloeden van het achterland	
8.3. Hoe vaak gaan duinvossen op stap buiten het duin?	
8.4. De vossenpopulatie van Wassenaar	
8.5. Conclusies	
9. Dichtheidsschattingen	p.121
10. Synthese	p.123
Dankwoord	p.127
Literatuur	p.129
Summary	p.131
Samevatting voàh Hagaraars	p.132
Bijlagen	p.133
1. Hoeveelheden onverteerde voedselresten in de geanalyseerde keutels.	
2. De ligging van de bekende vossenterritoria in de vijf onderscheiden Perioden.	
3. W.M. Mooij. REINAERD: een vossenmodel toegepast op Meijendel en Berkheide.	
4. Suggesties voor verder onderzoek.	

Samenvatting

De vos in Meijndel en Berkheide

Van januari 1997 tot en met maart 2000 verrichtte het Duinwaterbedrijf Zuid-Holland in de duingebieden Meijndel en Berkheide een onderzoek naar de vossenpopulatie. Voor de onderbouwing van het natuurbeheer, één van de taken van het Duinwaterbedrijf, waren betrouwbare gegevens gewenst over het aantal vossen, hun verplaatsingen binnen en buiten het beheersgebied en hun voedsel en mogelijke invloed op prooidieren. Het onderzoek werd in eigen beheer uitgevoerd in het duingebied. Er waren geen mogelijkheden om structureel onderzoek te doen in het aangrenzende Wassenaar, al werden daar wel enige gegevens verzameld.

Voedselonderzoek

Bij het onderzoek naar het voedsel van de vos in Meijndel en Berkheide deden zich nauwelijks verrassingen voor. Het voedsel van de gemiddelde duinvos bestaat voor 84.3 % uit konijn, 5.5 % uit vogels en 4.5 % uit kleine zoogdieren (muizen). Per jaar eet een vos ongeveer 150 konijnen en 330 muizen. Voedselonderzoek bij de vos is al meer dan honderd keer verricht, in alle delen van zijn verspreidingsgebied. Steeds weer blijkt de vos een heel brede voedselkeuze te hebben, waarbij zijn voorkeur meestal uitgaat naar het voedsel dat hij het gemakkelijkst kan bemachtigen. Uit studies naar de voedselsamenstelling kan men vrijwel nooit conclusies trekken over de mate van predatie op de diverse prooidiersoorten, daarvoor moet men onderzoek doen naar die prooidiersoorten zelf.

Twee aspecten van het vossenvoedsel in Meijndel en Berkheide springen enigszins in het oog: de konijnenconsumptie is, zelfs ondanks de bekende voorkeur van de vos voor konijnen, hoger dan verwacht werd op basis van de konijnenstand, die door velen als laag wordt ervaren. Mogelijk is de voorkeur van de vos voor konijnen zó groot, dat ze de konijnenpopulatie op het huidige niveau kunnen houden; dat niveau zelf is wellicht vooral tot stand gekomen door een combinatie van myxomatose en vooral VHS. Ook de consumptie van menselijk afval is lager dan verwacht. Dit wordt wellicht veroorzaakt door een combinatie van factoren: de vossen gaan minder dan verwacht op zoek naar voedsel buiten het duingebied, de onderzochte keutels werden verzameld buiten het 'toeristische' deel van Meijndel en buiten de invloedssfeer van de strandtenten, de afvalbakken zijn goed geconstrueerd en de bezoekers van Meijndel gaan goed met hun afval om.

Het onderzoek naar de inhoud van magen van ingezamelde vossen gaf een (gezien de beperkte hoeveelheid gegevens overigens niet zo betrouwbaar) beeld van het voedsel van de vos in de duinzoom en in 'stad & land'. Langs de rand van het duin eten de vossen nog relatief veel 'duinvoedsel', zoals konijnen, muizen en vruchten, in dorp, stad en platteland (samengevoegd) meer vogels, kip, appel, insecten en hun larven en eetbaar (composthopen!) en oneetbaar afval. De hoeveelheden genuttigd afval (13 % eetbaar en bijna 8 % oneetbaar) waren niet zo hoog als men in het algemeen wel denkt.

Er zijn uit de gegevens van de vogel-inventarisaties in Meijndel weinig aanwijzingen gevonden dat de vogelstand negatief beïnvloed wordt door de vos. Wel zijn de meeuwenkolonies na de komst van de vos geheel uit het duin verdwenen, zoals te verwachten was. Mogelijk heeft de vos ook bijgedragen aan de achteruitgang van de grotere grondbroeders als fazant, wulp, kievit, scholekster en houtsnip, en de bergeend. Bij verreweg de meeste vogelsoorten is echter geen invloed van de komst van de vos te bespeuren.

Territoriale vossen

De vossenpopulatie vertoont het hele jaar door een duidelijke ruimtelijke structuur, waarbij het gehele leefgebied (het duin) is opgedeeld in 'puzzelstukjes', de territoria, meestal ongeveer 50-60 hectare groot, die elkaar niet of slechts weinig overlappen. In elk territorium leven tenminste twee vossen (een mannetje en een vrouwtje) en wordt elk jaar minstens één worp jongen geboren. In minimaal 13 % van de gevallen werden tenminste drie volwassen dieren in het territorium aangetroffen, meestal een mannetje en twee vrouwtjes. Daarnaast werd tweemaal vastgesteld dat er twee volwassen mannetjes in één territorium aanwezig waren. De verzamelde gegevens over het aantal vossen per territorium zijn echter te gebrekkig om duidelijke uitspraken te doen over gemiddelde groeps grootte en -samenstelling.

De territoriale vossen blijven jarenlang hun territorium bewonen en verlaten het niet of nauwelijks, ze maken slechts incidenteel uitstapjes van hooguit enkele uren. Verhuizingen komen nauwelijks voor. Door het wegvallen van burens en waarschijnlijk ook door de druk die jong-volwassen vossen op het territoriale systeem uitoefenen, kunnen territoria in de loop van de tijd echter wel wat verschuiven en kleiner of groter worden.

Zwervende vossen

Naast de territoriale vossen leven er in de duinen nog veel zwervende dieren. Naar schatting vormen ze een derde tot bijna de helft van de populatie volwassen vossen. De meeste jonge vossen gaan in hun eerste herfst en winter zwerven om te proberen ergens een plek te vinden waar ze zich territoriaal kunnen vestigen, zodat ze zich kunnen voortplanten. Soms is daar een periode van gewinning, van heen en weer lopen voor nodig. De afgelegde afstanden tussen geboorteplek en uiteindelijk territorium (of tenminste de terugmeld-plaats) zijn, voor zover vastgesteld, niet erg groot, bij de vrouwtjes gemiddeld 2.8 kilometer, bij de mannetjes 5.5 kilometer. Enkele jonge vossen blijven echter op hun geboorteplek leven; dit werd tenminste bij twee mannetjes en een vrouwtje vastgesteld. Het lijkt erop dat de zwervende vossen de neiging hebben vooral in het duin te blijven. Is na enige maanden nog geen territorium veroverd, dan vestigen ze zich vaak toch min of meer ergens, doordat ze hun zwerftochten beperken tot een betrekkelijk klein gebied van enkele honderden hectare. Dit komt het meest voor bij vrouwtjes. Op een leeftijd van ongeveer drie jaar zijn, op een enkele uitzondering na, alle (nog aanwezige) vossen territoriaal. Aan het eind van hun territoriale leven, na zes tot tien jaar, gaan veel (alle?) vossen weer zwerven tot ze na enkele maanden de dood vinden.

Voortplanting

In principe groeit er elk jaar in elk territorium een worp jongen op. Een enkele maal (in 7 tot 9 % van de territoria) is er sprake van twee (samengevoegde) worpen in één territorium, maar het

komt ook wel eens voor (niet in cijfers uit te drukken) dat er geen jongen opgroeien. Bijna alle vrouwtjes (93.5 %) in de populatie worden drachtig, maar als ze geen territorium hebben brengen ze geen jongen groot; waarschijnlijk resorberen of aborteren ze hun jongen, of eten hen na de geboorte op. Uit de secties bleek dat bij 38 % van alle onderzochte vrouwtjes tekenen van resorptie van (delen van) de worp aanwezig waren. Maar ook niet alle territoriale vrouwtjes krijgen jongen groot; minstens 17 %, waarschijnlijk vooral de 'tweede' vrouwtjes in de familiegroep, lukt dat niet. De gemiddelde worpgrootte, zoals vastgesteld bij veldwaarnemingen en vangsten van jongen, bedroeg in 49 worpen 3.8 jongen. Voortplanting komt nog op hoge leeftijd voor; drie gezenderde vrouwtjes van 7 en 8 jaar oud kregen nog jongen.

Het veel hoger aantal jonge mannetjes dan vrouwtjes dat bij de burchten werd gevangen, duidt op sterfte onder de nestjongen, waarschijnlijk als gevolg van onderlinge competitie om de melk. Ook in steekproeven (vangst, afschot, verkeersslachtoffers enzovoort) uit de volwassen populatie zaten meestal meer mannetjes, maar hier kan (een deel van) de verklaring gelegen zijn in gedragsverschillen tussen de geslachten, waardoor ze een verschillende kans lopen in die steekproeven terecht te komen.

Sterfte

De populatie in het duin levende vossen is aan natuurlijke en onnatuurlijke sterfte onderhevig. De natuurlijke sterfte onder nestjongen moet, gezien de scheve geslachtsverhouding, aanzienlijk zijn, mogelijk 30 %. Vóór de leeftijd van zelfstandigheid (zeven maanden) sterft naar schatting nog eens 20 tot 30 % van de jongen die de neststerfte hebben overleefd, wat in totaal een sterfte van ongeveer 45 tot 50 % van alle geboren jongen betekent. Volwassen vossen (gerekend vanaf oktober van hun eerste jaar) hebben in Meijendel en Berkheide een jaarlijkse sterftetekans van 35 % (natuurlijke en onnatuurlijke oorzaken samen). Op basis van de leeftijdsopbouw bij in het veld doodgevonden volwassen vossen (waarschijnlijk uitsluitend natuurlijke doodsoorzaken) bedraagt de jaarlijkse sterfte ongeveer 30 %, terwijl de natuurlijke sterfte van zendervossen nog wat lager uitkomt, op 26 %. De onnatuurlijke sterfte van duinvossen is dus niet zo hoog en komt voor rekening van het verkeer (Wassenaarseslag en tijdens uitstapjes van duinvossen naar buiten) en afschot (in door anderen beheerde terreinen aan de rand van het duin en tijdens uitstapjes buiten het duin). Territoriale vossen overleven beter (jaarlijkse totale sterftetekans 25 %) dan zwervende vossen (53 %). Een deel van deze zwervers is zes jaar of ouder en heeft een jaarlijkse sterftetekans van meer dan 90 %; de jonge zwervers doen het beter met een jaarlijkse sterftetekans van 34 %.

Relatie met het achterland

De vossenpopulatie in de duinen lijkt door de bank genomen slechts weinig voor- en nadelen te ondervinden van de omringende 'mensenwereld'. Mogelijk valt alleen de reproductie van de 'duinzoom-vossen' een beetje hoger uit dan gemiddeld, door een lokaal gunstiger voedselsituatie. Ook lijken er langs de rand van het duin wat meer verschuivingen in het territoriale systeem voor te komen door de hogere sterfte buiten het duin, echter zonder consequenties voor de gemiddelde dichtheid van de populatie langs de rand. De frequentie waarmee 'duinvossen' het duin verlaten is betrekkelijk laag. Meestal gaat het om kort (maximaal enkele uren) durende tripjes, vaak in het voorjaar om snel voedsel voor de jongen te halen. Alleen sommige jonge vossen exploreren in hun zwervfase de door de mens bewoonde wereld intensiever en vestigen zich er soms ook. Waar zich voldoende rust en gunstige omstandigheden voordoen, leven en reproduceren vossen ook buiten de duinen, in Wassenaar en Den Haag/Scheveningen.

Populatiedichtheid en beheermogelijkheden

Op basis van veldwaarnemingen, waarbij de verhouding tussen gezenderde en ongezenderde vossen een rol speelde, werd de populatiedichtheid kort voor de voortplanting geschat op 7.2 tot 9.4 vossen per 100 hectare (1 km²). Uitgaande van de territoriumomvang, de groepsgrootte en de verhouding tussen territoriale en zwervende dieren werd de populatiedichtheid geschat op 6.7 tot 11.0 volwassen vossen per 100 hectare. Deze populatiedichtheid behoort tot de hoogste dichtheden die met onderzoek zijn vastgesteld. Alleen in stedelijke gebieden vindt men soms hogere dichtheden.

De vossenpopulatie vertoont allerlei kenmerken die erop duiden dat het aantal vossen op dit niveau op natuurlijke wijze gereguleerd wordt: een lage voortplanting, een hoge sterfte en veel zwervers op zoek naar een territorium. Dat betekent dat eventueel afschot, om effecten op prooidieren te verminderen, of om het aantal vossen te verlagen dat het duin (tijdelijk of definitief) verlaat om erbuiten leefruimte en voedsel te zoeken, erg hoog moet zijn om effectief te zijn. De bejaagde populatie gaat dan immers eerst haar verliezen compenseren: het voortplantingssucces gaat omhoog, de sterfte omlaag en veel zwervers vestigen zich en planten zich voort. Modelberekeningen maken aannemelijk dat men voor een duidelijk effect in korte tijd (twee wintermaanden) in Meijndel en Berkheide minstens 200 vossen zou moeten afschieten, en daarna elk jaar weer zo'n 100 stuks om het effect te handhaven. Een lager afschot zal nauwelijks iets aan de huidige situatie veranderen.

1. Inleiding

Na enkele eeuwen van afwezigheid verscheen de vos eind jaren zestig weer in de Nederlandse kustduinen. In de terreinen Meijndel en Berkheide zijn sinds eind jaren zeventig vossen aanwezig. Als grootste roofdier in de duinen is de vos een opvallende verschijning, die ieders aandacht trekt. Uiteraard heeft zo'n verandering, de komst van een grote predator, gevolgen voor het ecosysteem. Het meest in het oog lopende gevolg van het verschijnen van de vos is het verdwijnen van de broedkolonies van verschillende soorten meeuwen geweest.

Het waterleidingbedrijf (toen DWL geheten) koos er aanvankelijk voor om de vossen in het door hen beheerde deel van Meijndel niet te bejagen. In het grootste deel van het duingebied berustte het jachtrecht echter bij de Koning en werden de vossen wel vanaf het begin geschoten. Binnen DWL ontstond al vroeg discussie over het al of niet bejagen van de vossen. Het uitgangspunt van het 'Beheersplan Meijndel' (1983) was echter: "Natuurlijke processen dienen zoveel mogelijk ongestoord te kunnen verlopen. (...) Jacht wordt gezien uitsluitend als middel tot natuurbeheer." De Commissie Advies Duinbeheer stelde in 1984 voor om te kijken naar de effecten op de broedende meeuwen. In 1988 is hierover een rapport opgesteld, 'Evaluatie Beheer vossenpopulatie in Meijndel' en ook na deze evaluatie bestond geen aanleiding het gekozen beheer van 'niets doen' aan te passen. Wel ontstond toen het idee om de vossenpopulatie te volgen; ook in de 'Nota Faunabeheer' uit 1995 werd dit voornemen genoemd (Bouman, 1995).

Sinds de komst van de vos is zijn rol in de duinen voortdurend in discussie geweest bij de min of meer direct betrokkenen. De achteruitgang van sommige bodembroeders en de kleine marterachtigen werd bijvoorbeeld aan de vos geweten. Het idee bestond ook dat de vossen een makkelijke voedselbron zouden vinden in de nabijgelegen bebouwde kommen. Hierdoor zouden vossen beter de winter door kunnen komen dan als ze alleen aangewezen waren op het duingebied, waardoor de stand (en dus de predatie) in het duingebied in het voorjaar hoger zou zijn dan in een situatie zonder stad in de buurt. Intussen was de discussie binnen DZH wel wat afgenomen, maar die kon nog steeds gemakkelijk opflakkeren. Voor een goede discussie over de vos in Meijndel en Berkheide, zowel onder het eigen personeel als daarbuiten, ontbraken echter de benodigde gegevens: vooral het aantal vossen, hun voedsel en hun omzwervingen (waaronder de relaties tussen 'duin en dorp'). Begin jaren negentig werd een start gemaakt met het formuleren van een onderzoeksvoorstel, in eerste instantie gezamenlijk met het PWN, dat in het Noord-Hollands Duinreservaat ook een onderzoek naar de vos wilde gaan doen. Dat laatste onderzoek ging in 1995 van start. Voor Meijndel en Berkheide werd uiteindelijk in 1996 een definitief onderzoeksvoorstel gemaakt, waarvan de uitvoering in januari 1997 van start ging. Het resultaat van het onderzoek ligt voor u.

Huidige faunabeheer

Het uitgangspunt van het (fauna)beheer in het momenteel in voorbereiding zijnde Beheersplan voor Berkheide, Meijndel en Solleveld (DZH & SBB) is 'procesbeheer'. Men streeft "naar een (zo) natuurlijk (mogelijk) functionerend duinecosysteem, als 'drager' van alle daarin thuishorende (waardevolle) soorten. Zolang zich geen duidelijke knelpunten voordoen is 'niets doen' de hoofdlijn van beheer". Direct faunabeheer, het afschieten van dieren, wordt alleen toegepast bij vraat van helmaanplant in de zeereep (konijnen), handtam worden (vossen), verwilderde katten en

muskusratten. (In Berkheide is de jacht op konijnen en verwilderde katten in de zeereep (108 ha) nog tot november 2001 verpacht aan particulieren.) Men sluit niet uit "dat zich tijdens de planperiode andere vormen van schade voordoen waardoor ook andere soorten (vos, ree) bejaagd zouden moeten worden; vooralsnog is hiervan geen sprake. Bij toekomstige besluitvorming over de eventuele noodzaak van bejaging spelen ook de uitkomsten van het nog lopende onderzoek naar de populatie-ontwikkeling van de vos een rol."

Doelstellingen

Doelstelling van het onderzoek was de kennis te vergroten over de vossenpopulatie in de duinen, over de rol van dergelijke predator op het duin-ecosysteem en over de (ecologische) relaties met het aangrenzende achterland. De bedoeling was dat het onderzoek zou aansluiten bij het onderzoek dat door het PWN werd uitgevoerd, om de gegevens te kunnen vergelijken. Zo'n vergelijking kon echter slechts in beperkte mate gemaakt worden, omdat de resultaten van dat onderzoek pas zeer onlangs werden gepubliceerd (Anoniem, 2000 b). Verder zouden de mogelijkheden moeten worden aangegeven om de vossenpopulatie in de toekomst te monitoren. Tenslotte was van belang dat de uitvoering door eigen personeel plaats moest vinden en dat draagvlak voor het onderzoek en de resultaten ervan verkregen moest worden.

De hiervoor genoemde algemene doelstelling is in een 'Plan van aanpak' uitgewerkt in een groot aantal specifieke onderzoeksvragen (zie kader). Gaande het onderzoek bleek voor het beantwoorden van een deel van de vragen geen tijd beschikbaar te zijn. Met name aan het onderzoek naar de invloed van de vos op zijn prooidieren kon weinig aandacht besteed worden, zoals uit dit verslag blijkt. Gelukkig werd recent een uitgebreide literatuurstudie daarnaar verricht door het IBN (nu Alterra geheten), waar allerlei overzichten en details over vossenpredatie in Nederland en het buitenland te vinden zijn (Niewold & Jonkers, 1999).

Door de spreiding en opsplitsing in drieën van de door paarden en runderen begraasde gedeelten van Meijndel was het niet mogelijk een eventueel effect van duinbegrazing op de vossenpopulatie te onderzoeken. Een knelpunt dat zich al bij de voorbereiding van het onderzoek voordeed, was, dat er geen draagvlak en financiën beschikbaar kwamen om het onderzoek ook in het gebied buiten de duinen te verrichten. Dat maakte het bepalen van de relaties tussen de vossen binnen en buiten de duinen moeilijk.

Onderzoeksvragen

1. Bepaling van de omvang van de vossenpopulatie

- hoeveel territoria zijn er
- hoeveel (en wat voor) volwassen vossen leven er in een territorium
- hoeveel niet-territoriale vossen zijn er in het gebied
- hoeveel jongen worden er elk jaar geboren
- hoe groot is de sterfte onder jonge en oude vossen.

2. Bepaling van de activiteit in ruimte en tijd

- is er verschil in aantal vossen tussen het westelijke, meer open duin en het oostelijke, meer begroeide duin
- hoe is het 'normale' terreingebruik in beide terreintypen
- in hoeverre is er sprake van 'uitstapjes' en in hoeverre wordt daarbij het duin verlaten
- hoe verspreiden de jonge vossen zich en waar vestigen ze zich
- in hoeverre is er sprake van immigratie van vossen van buiten het duin
- in welke seizoenen treden bepaalde activiteiten op.

3. Bepaling van de stabiliteit van de populatie

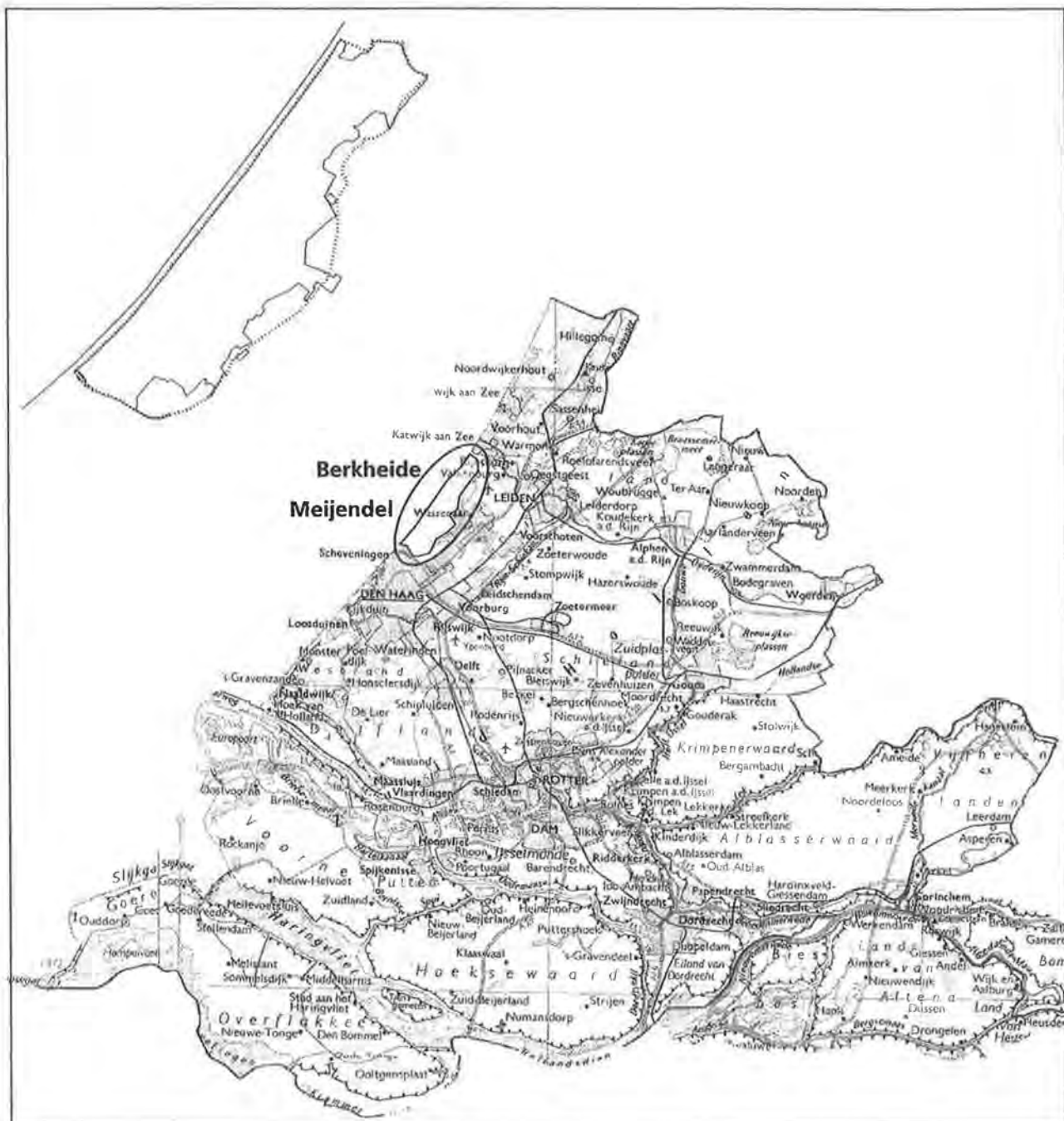
- hoe is in het verleden de ontwikkeling geweest van de populatie
- zijn er trends waarneembaar in de onderzoeksjaren en is een voorspelling mogelijk van de toekomstige populatie-ontwikkeling
- hoe is de 'turnover' en de balans in de populatie; geboorte, sterfte, immigratie en emigratie (modellering van de populatiedynamiek)
- is monitoring mogelijk van de populatie.

4. Bepaling van de samenstelling van het voedsel

- wat eten de vossen het jaar rond in drie terreintypen, van zee naar binnenland
- wat krijgen de jongen te eten
- wat zit er in de magen van vossen die buiten het duin bemachtigd worden.

5. Bepaling van de invloed van de vos op zijn prooidieren

- wat zijn de trends in aantallen zoogdieren en broedvogels, in relatie tot de komst van de vos
- wat zijn de trends van deze soorten in duingebieden zonder vossen (waddeneilanden, Voorne)
- wat zegt de literatuur over de invloed van de vos op zijn prooidieren.



Figuur 1.1. Ligging van Meijndel en Berkheide in Zuid-Holland, de begrenzing van het door DZH en SBB beheerde gebied (inzet, getrokken lijn) en de grens van het eigenlijke duin, de 'duinvoet' (inzet, streepjes).

Het onderzoeksgebied

Meijndel en Berkheide vormen samen met enkele particuliere eigendommen en door andere instanties beheerde terreinen een ongeveer 3000 ha groot, aaneengesloten natuurgebied tussen Katwijk en Scheveningen. In figuur 1.1 is de ligging van dit duingebied in Zuid-Holland aangegeven. In detail is de globale grens van het eigenlijke duingebied (de 'duinvoet') ingetekend, plus de grens van de door DZH en SBB beheerde gedeelten. De duinen tussen Katwijk en de Wassenaarseslag worden Berkheide genoemd, het gebied van Wassenaarseslag tot Scheveningen heet Meijndel. Dat is ook de naam van het centrale deel van dat gebied, wat is opengesteld voor het publiek; ter onderscheid van het geheel wordt dit deel de 'Vallei Meijndel' genoemd (zie ook figuur 3.1).

Voor een uitgebreide beschrijving van ontstaansgeschiedenis, landschap en ecologie wordt verwezen naar het eerdergenoemde beheersplan. Het duingebied heeft een maximale breedte van 2,5 kilometer in Berkheide en 3,5 kilometer in Meijndel, toppen tot 37 meter (meest langs de binnenduintrand) en valleibodems op ongeveer 9 meter +NAP (Berkheide) tot ongeveer 3 meter +NAP. Veel valleien zijn in het verleden in gebruik geweest voor de landbouw. Aan de binnenduintrand zijn enkele grote 'zanderijen', waar zand werd afgegraven voor de stedenbouw en dergelijke. Ten behoeve van de waterwinning zijn verspreid over het gehele gebied vanaf ongeveer 1875 veel 'sprangen', kanalen en infiltratieplassen gegraven. Daarnaast komen kwelplassen voor, al dan niet onder invloed van infiltratiewater. Sinds enkele jaren wordt het oppervlak aan infiltratiegebied wat verminderd en worden de oorspronkelijke duinvalleien op die plekken hersteld (regeneratie). Het duingebied bestaat grotendeels uit kalkrijk zand. De begroeiing vertoont een duidelijke zonering, met lage vegetaties langs de zee, grote valleien met een dichte begroeiing van struweel (vaak duindoorn en meidoorn) in het middenduin en hoge duinen met bosrijke valleien langs de binnenduintrand. Behalve in enkele grote valleien in het zeeduin, biedt het vaak 'korte' reliëf en de dichte begroeiing in het algemeen weinig gelegenheid voor grootschalige observatie. Delen van Meijndel worden jaarrond begraasd met Galloway-runderen en fjordenpaarden.

Het gebied waarin het onderzoek geconcentreerd werd was het noordelijk deel van Meijndel, globaal tussen de Vallei Meijndel en de Wassenaarseslag. Publiek heeft vrije toegang tot een terreingedeelte in het noordwesten van het onderzoeksgebied (met name de Ganzenhoek, zie figuur 3.1) en tot het fietspad dat van Katwijk naar Scheveningen loopt. Een beperkt aantal kaarthouders bezoekt (in lage frequentie) de voetpaden in het zuidoostelijke deel van het onderzoeksgebied.



Sinds mensenheugenis kwam de vos niet voor in het duin. Hij stierf er echter pas tegen het eind van de middeleeuwen uit. Foto Jaap Mulder.

2. De geschiedenis (en toekomst) van de vos in Meijndel en Berkheide

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

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

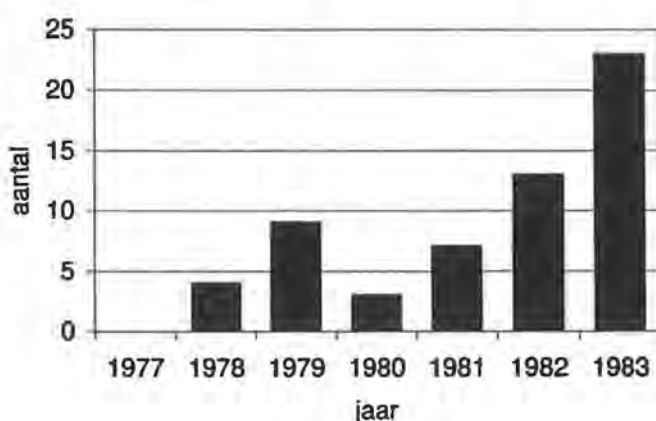
De vos kwam dus heel vroeger ook in het westen van Holland voor, en is mogelijk in de middeleeuwen verdwenen door inkrimping van het voor hem geschikte leefgebied en door bestrijding.

Het is niet met zekerheid bekend wat de herkomst van de huidige vossenpopulatie in de duinen is. Jonge vossen kunnen zich tijdens de dispersie-fase over grote afstanden verplaatsen, maar dat betreft vrijwel uitsluitend de mannetjes (Niewold, 1976). Vermoedelijk zijn de paar zwervers, die vóór 1968 in de duinstreek werden gevangen, allemaal mannetjes geweest. Een andere mogelijkheid is, dat het vossen betreft die als huisdieren gehouden werden, en ontsnapten of losgelaten werden.

Er lijken twee reële mogelijkheden te zijn voor de oorsprong van de huidige vossenpopulatie in de duinen. Ten eerste kunnen er dieren uit gevangenschap ontsnapt of losgelaten zijn. Ten tweede kunnen er moedwillig een aantal jonge vossen zijn uitgezet, die in het oosten van het land bemachtigd werden. Iemand vertelde mij in vertrouwen dat hij wist dat er in 1968 vier jonge vossen uit één nest bij Wijk aan Zee waren uitgezet. Hoe het ook zij, in ieder geval moeten ongeveer gelijktijdig zowel ten zuiden als ten noorden van het Noordzeekanaal vossen in het duin terechtgekomen zijn; dat maakt de mogelijkheid van opzettelijke introductie het meest waarschijnlijk. In elk geval moeten de vossen ten noorden van het Noordzeekanaal afstammen van heel weinig vossen, wellicht slechts van één paar, gezien de hoge frequentie waarmee een bepaalde zeldzame afwijking van de schedel voorkomt in de populatie aldaar, als gevolg van inteelt (Mulder, 1990b). Het valt vrijwel uit te sluiten dat de vossen op natuurlijke wijze de duinen bereikt hebben. Gezien de planologische ontwikkelingen van de laatste decennia, in het westen van Nederland, waarbij op veel plaatsen voor de vos gunstige leefgebieden gecreëerd worden, zoals recreatiegebieden en opgespoten industrieterreinen, is het echter denkbaar dat de vos na verloop van tijd de duinen ook wel op eigen kracht bereikt zou hebben.

Vanuit het startpunt bij Haarlem en Wijk aan Zee, rond 1968, verspreidde de vos zich tamelijk snel over alle vastelandduinen van Noord- en Zuid-Holland (Mulder, 1992). In 1976 werd de eerste gezien in Berkheide, in 1978 in Meijndel. Hoewel dit tijdsverloop in de lijn van de verwachtingen was, is toch enige twijfel gerechtvaardigd over de herkomst van de vossenpopulatie van Meijndel. De eerste waarneming (door Eric Wanders) was er namelijk één van een vos met een (leren) halsband, op 9 april 1978 in de meeuwenkolonie. Er was toentertijd een vos ontsnapt bij de Haagse Educatieve Dienst, in het Zuiderpark van Den Haag (meded. Rob Kramer). Op 21 mei werd waarschijnlijk dezelfde vos gezien bij de golfbaan, en vermoedelijk is hij in de daaropvolgende winter geschoten (door Ted Hoeks) bij 'Het Scheepje', centraal in Meijndel. Daarmee hielden de waarnemingen van vossen in Meijndel echter niet op, ze namen juist gestaag in aantal toe (figuur 2.1). Dat maakt het waarschijnlijk dat er in die tijd toch ook 'wilde' vossen vanuit het noorden Meijndel hadden bereikt. Of de vos(sen) uit gevangenschap zich ook hebben voortgeplant en dus hebben bijgedragen aan de genenpool van de huidige populatie, wordt misschien nog eens duidelijk uit genetisch onderzoek.

Eerste waarnemingen van vossen in Meijndel



Figuur 2.1. Het aantal waarnemingen van vossen in Meijndel in de beginperiode, 1977-1983.

Vóór 1978 werden af en toe ook vossen in Meijndel gezien. Zo liep er in 1924 en 1925 een vos rond in het duin, die in 1926 op Voorlinden geschoten werd (Schierbeek, 1927). In 1934 waren er zelfs twee uit gevangenschap ontsnapte vossen in Meijndel aanwezig. Eén daarvan bezocht ook de meeuwenkolonie, zeer tot ergernis van Niko Tinbergen die daar zijn beroemd geworden gedragsstudie aan de zilverbmeeuw deed. Ook deze werden geschoten, maar toen waren al vijftig meeuwen nesten gepredeerd (van der Meijden, 1986). Tenslotte zou er in 1972 of 1973 een vos geschoten zijn bij de Wassenaarse Slag, die een 'afdruk van een halsriempje' had.

Jacht

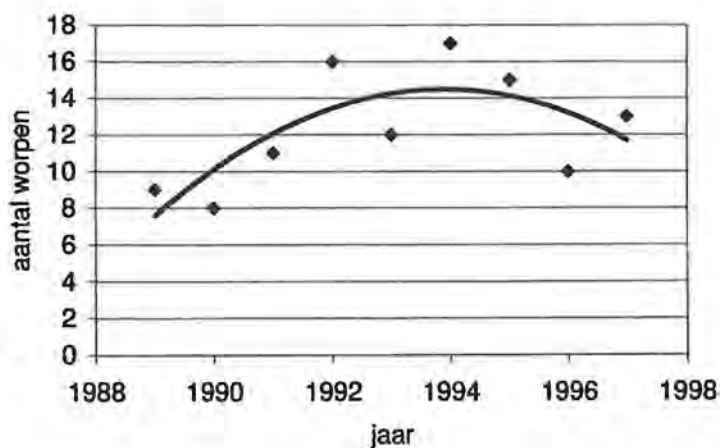
Ten tijde van de komst van de vos werd het grootste deel van Meijndel nog bejaagd. Het jacht-recht in meer dan de helft van Meijndel, de strook langs de kust en het gebied grenzend aan Den Haag/Scheveningen (950 ha), berustte bij de Kroon. Alleen in het deel van Meijndel dat eigendom was van het waterleidingbedrijf (bijna 600 ha) werd uitsluitend beheersjacht gepleegd, grofweg de strook aan de landzijde van het duin, van Klip tot en met de vallei Meijndel.

In het terrein waar het Koninklijke Jachtdepartement de scepter zwaaide, werden tot 1981 elk jaar grootschalige drijfjachten gehouden, werden fazanten gefokt en losgelaten en werden voerplaatsen in stand gehouden. Ook werd er voor de voet gejaagd. Uiteraard bestreden de twee of drie jachtopzieners het roofwild, inclusief de pas gearriveerde vos. In 1981 werden de grootschalige drijfjachten en de fazantenfok gestopt, maar veranderde er verder niet zoveel. De bestrijding van roofwild ging tamelijk fanatiek door. In de maanden januari en februari werd de vos intensief achter de broek gezeten. In het jachtseizoen 1986-87 werden 60 vossen geschoten (Hofman, 1992). Op 1 april 1990 werd het Koninklijke Jachtdepartement opgeheven en kon in heel Meijndel beheersjacht ingesteld worden door DZH: afschot van konijnen waar schade aan aanplant verwacht werd, en incidenteel afschot van vossen die tam gedrag vertoonden. Vanaf 1985 werd het afschot van konijnen in het eigendomsgebied van DZH langzamerhand verminderd en uiteindelijk gestopt; alleen in de 'zeereep' van Meijndel wordt nu nog steeds op kleine schaal op konijnen gejaagd. Vossen worden incidenteel geschoten, als ze tam gedrag vertonen.

In Berkheide werd tot 1994 op vossen gejaagd. Berkheide viel tot 1 april 1990 (grotendeels) onder het Koninklijk Jachtdepartement, met hetzelfde jachtregime als in Meijndel. Sindsdien is het jachtrecht in Berkheide gegund aan verschillende jachtcombinaties.

Ondanks de aanvankelijke bestrijding van vossen in delen van Meijndel en Berkheide groeide de vossenpopulatie gestaag. De indruk van de mensen in het veld is, dat er in de jaren 1990-95 meer vossen werden gezien dan daarna. De populatie zou dus zo'n twaalf tot vijftien jaar na de komst van de eerste vos zijn top hebben bereikt en daarna weer wat kleiner zijn geworden. Dit komt aardig overeen met de tellingen van worpen in Berkheide door Staatsbosbeheer-medewerker Ted Hoeks (figuur 2.2).

Aantal vossenworpen in Berkheide

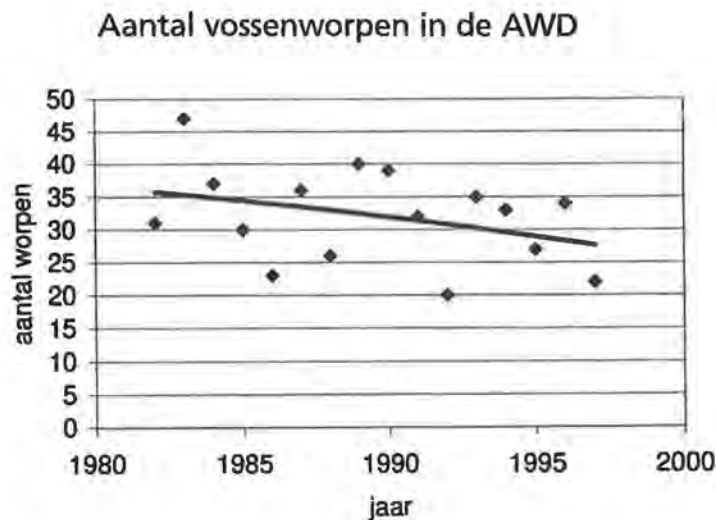


Figuur 2.2. Het aantal burchten met jonge vossen in Berkheide, van 1989 tot 1997. Tot 1992-1994 nam het aantal worpen jaarlijks toe, daarna nam het weer wat af. Bron: Staatsbosbeheer.

Toekomstige ontwikkeling

Het tellen van worpen is één van de weinige methoden om vossenpopulaties te monitoren. Berkheide leent zich hiervoor beter dan Meijndel, vanwege zijn meer open karakter. Het is echter een arbeidsintensieve methode die nauwelijks op grote schaal is vol te houden. Des te opmerkelijker is het, dat het tellen van burchten met jongen in de Amsterdamse Waterleidingduinen al twintig jaar wordt volgehouden (Baeyens et al., 2000; figuur 2.3). Voor Meijndel en Berkheide lijkt het tellen van burchten als monitormethode echter geen haalbare optie. Daarom werd tijdens het vossenonderzoek een andere methode ontwikkeld, die tegelijk geschikt is om de populatieontwikkeling van andere grotere zoogdieren (reeën, konijnen) te volgen. Het betreft het tellen van sporen op lange transecten door heel Meijndel heen, namelijk de ruiterpaden. Die zijn vrijwel overal 'tweesporig' en daardoor zo breed dat vossen en reeën er nauwelijks overheen komen zonder sporen achter te laten; bovendien zijn ze berijdbaar door een terreinauto. Op drie dagen in voor- en najaar worden de ruiterpaden 's avonds met hulp van een auto geëgd en de volgende ochtend lopend geïnventariseerd op alle soorten sporen. Rekening houdend met de variabele tijd die verlopen is tussen gladstrijken en tellen, leveren deze tellingen een sporen-index op waarmee de relatieve voor- of achteruitgang van de vossenpopulaties (en die van ree en konijn) van jaar tot jaar gevolgd kunnen worden. Ten opzichte van het tellen van burchten heeft deze methode het voordeel dat de sporen-index rechtstreeks met het *aantal* vossen te maken heeft. Bij één burcht met jonge vossen kan immers een variabel aantal volwassen vossen horen; bovendien worden zwervende vossen niet meegeteld, want die krijgen geen jongen.

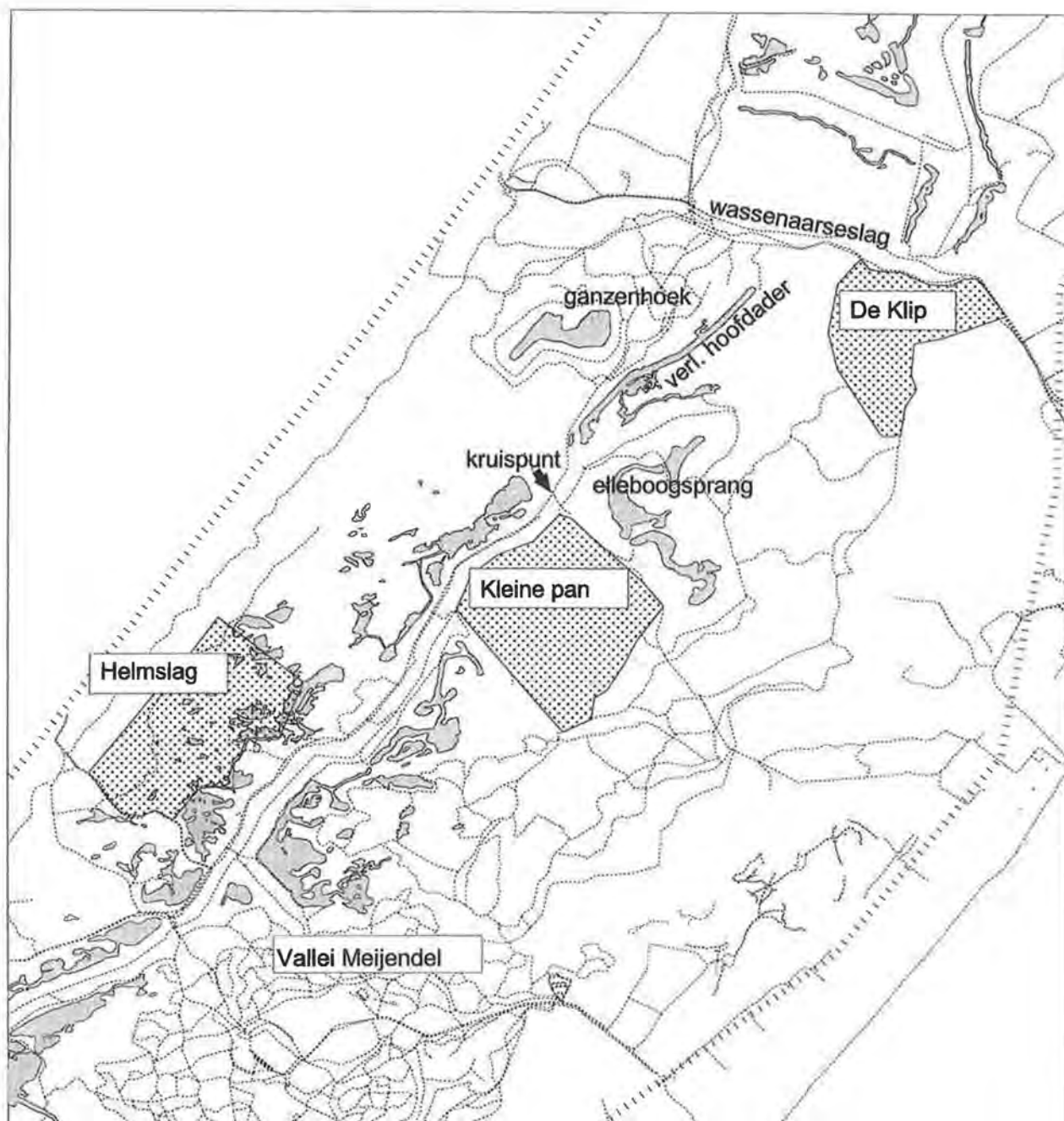
De eerste resultaten zijn als volgt. In voorjaar 1999 werden in totaal 291 vossen sporen per 8 uur verstreken tijd geteld, in najaar 1999 420. Dat komt overeen met respectievelijk 15 en 22 sporen per kilometer ruiterpadlengte (per 8 uur). Het teltraject staat weergegeven in figuur 2.4.



Figuur 2.3. Het tellen van worpen is een van de weinige methoden om een vossenpopulatie te monitoren. In de Amsterdamse Waterleidingduinen wordt het met veel inzet al twintig jaar volgehouden. Bron: Baeyens et al., 2000.



Figuur 2.4. De trajecten in Meijendel (gladgestreken brede ruitervaden) waar sinds begin 1999 tweemaal per jaar het aantal vossensporen wordt geteld, om de aantalsontwikkelingen in de vossenpopulatie te volgen (monitoren).



Figuur 3.1. De ligging van de drie terreinen waar in 1998 elke twee maanden vijftig verse vossenkeutels werden verzameld voor het voedselonderzoek. Deze kaart bevat ook namen van in het rapport genoemde plaatsen. Waterpartijen zijn grijs weergegeven, de 'duinvoet' met streepjes (-----).

3. Voedsel

Het voedsel dat de vossen in en rond het duingebied eten, werd op drie manieren onderzocht:

1. Analyse van de inhoud van keutels, om de twee maanden verzameld op drie verschillende plekken in Meijndel over een geheel jaar (1998).
2. Registreren van de prooiresten, in het voorjaar gevonden bij burchten met jonge vossen in de duingebieden Berkheide en Meijndel.
3. Onderzoek van de inhoud van magen van dode vossen, verzameld in de duinen en in de wijde omgeving daarvan.

3.1. Vossenkeutels

Onderzoek aan keutels is en wordt veel toegepast als methode om het voedsel van vossen te weten te komen. Een groot voordeel van deze methode is, dat het gemakkelijk is om aan voldoende onderzoeksmateriaal te komen. Nadelen zijn, dat de analyse van keutels meestal tijdrovend is, meer dan die van (minder sterk verteerde) maaginhouden, en dat de relatie met de hoeveelheid gegeten materiaal niet direct te leggen is.

Van vrijwel alle voedselsoorten zijn wel resten terug te vinden in de uitwerpselen. Het zijn voornamelijk de hoornachtige delen, zoals haren, veren, nagels en het uitwendig skelet van insecten die de tocht door de vossen-ingewanden overleven. Botten en zelfs tanden worden grotendeels verteerd. Eischaal en slakkenhuizen zijn weer wel in keutels terug te vinden, evenals al het plantaardige materiaal dat vossen eten. Het onderzoek gebeurt met behulp van microscoop, determinatietabellen en zelf-verzameld vergelijkingsmateriaal van bekende herkomst. Er werd niet gezocht naar overblijfselen van regenwormen, wat een speciale techniek vereist. Gezien het gebrek aan rijk regenwormbiotop in het duingebied is niet te verwachten dat wormen meer dan incidenteel in het voedsel van de vos voorkomen. Eenmaal werd gezien hoe een zendervos (Laura) in een regenachtige nacht een paar wormen ving op het stukje gras direct naast de verzamelkom in Scheveningen.

3.1.1. Methoden

De vossenkeutels werden verzameld op drie plekken ('raapterreinen') in Meijndel, van oost naar west 'De Klip', 'Kleine Pan' en 'Helmslag' (figuur 3.1). De drie terreinen vormen als het ware een gradiënt van binnenduin naar zeeduin. In 1998 werden elke twee maanden, beginnend eind januari, in elk raapterrein 50 min of meer verse keutels verzameld en ingevroren. Door ons uitgevoerde proefjes met het uitleggen en in de tijd 'volgen' van verse keutels wezen uit, dat het risico van het meenemen van keutels die ouder waren dan twee maanden, verwaarloosbaar is. De meeste vossenkeutels zien er na een week of vier al 'te oud' uit. We kunnen dus gevoegelijk aannemen dat de inhoud van de verzamelde keutels een beeld geeft van het voedsel van de vossen in de voorafgaande twee maanden, wellicht met een nadruk op de laatste vier weken.

Bij eerder onderzoek in de duinen van Noord-Holland is gevonden dat het uitpluizen van 35 keutels per plek en per twee maanden voldoende is voor een betrouwbaar beeld van het voedsel van de daar levende vossen in die periode (Mulder, 1988a). Door de monster-omvang in dit onderzoek op 50 keutels per plek en per tijdseenheid te houden, zijn de uitkomsten dus voldoende betrouwbaar. Aangezien vossen gemiddeld ongeveer 5 keutels per etmaal produceren, komt een monstergrootte van 50 keutels ongeveer overeen met 10 'vosdagen'.

In totaal werden 3 (terreinen) x 6 (perioden) x 50 (keutels) = 900 keutels verzameld en onderzocht. De analyse werd verricht door Floor van der Vliet, die veel ervaring met dat werk heeft. Eerder onderzocht hij het voedsel van de vossen in de Amsterdamse Waterleidingduinen (van der Vliet & Baeyens, 1995) en analyseerde hij de verzamelde vossenkeutels in het recente vossenonderzoek in het Noord-Hollands Duinreservaat (Anoniem, 2000 b). De keutels werden ontdooid, op een zeef met maaswijdte 1 mm uitgespoeld, gedroogd en gewogen ('uitgespoeld drooggewicht') en onder het microscoop uit elkaar gehaald en bekeken. Van elke voedselsoort in de keutel werd de hoeveelheid in procenten geschat. Van gegeten vruchten werd ook het aantal aanwezige pitten geteld.

De aangetroffen soorten werden in een beperkt aantal categorieën samengevat, zonder dat de gedetailleerde informatie over soorten verloren ging. De lijst van de onderscheiden voedselcategorieën staat in tabel 3.1. Bij konijnen en vogels was het in een deel van de gevallen mogelijk onderscheid te maken in grootte.

Tabel 3.1. Indeling in voedselcategorieën bij de keutel-analyse.

A. konijn	A1. ongedetermineerd
	A2. volwassen
	A3. halfwas
	A4. jong
B. 'muis'	
C. overige zoogdieren	
D. vogels	D1. ongedetermineerd
	D2. groot: duif, kraaiachtige en groter
	D3. middelgroot: spreeuw, lijsters
	D4. klein: kleine zangvogels
E. vogeleieren	
F. zandhagedis	
G. insecten	
H. slakken	
I. 'strand' (schelpen, krabben, e.d.)	
J. vruchten, bessen	
K. planten	
L. paddestoelen	
M. afval (plastic, papier e.d.)	
N. overig (steentjes, grove botresten e.d.)	

De analyse-resultaten worden uitgedrukt in drie verschillende grootheden, om vergelijking mogelijk te maken met ander onderzoek naar het voedsel van vossen:

1. *Frequentie*: het percentage keutels waarin de voedselcategorie voorkomt in elk monster. Omdat er meestal meer dan één voedselsoort in een keutel zit, is het totaal aan frequenties per monster veel hoger dan 100 %.
2. *Percentage voedselresten*: het gewicht van de resten van elke voedselcategorie na uitspoelen en drogen uitgedrukt als percentage van het totaalgewicht aan voedselresten in het monster.
3. *Percentage gegeten gewicht*: het uit de voedselresten berekende gewicht aan 'werkelijk' gegeten voedsel, ook weer uitgedrukt als percentage van het totaal aan gegeten gewicht per monster. Hierbij wordt gebruik gemaakt van omrekeningsfactoren, die per voedselcategorie verschillend zijn en als het ware de verteerbaarheid van het voedsel weergeven. De omrekeningsfactoren en hoe ermee omgegaan werd staan in tabel 3.2. Het resultaat van de berekening is weliswaar een meer afgeleid, en dus wat onzekerder gegeven, maar het geeft tegelijkertijd een realistischer beeld van de voedselsamenstelling.

Tabel 3.2. Omrekeningsfactoren.

Door het uitgespoeld drooggewicht van elke voedselcategorie met de betreffende omrekeningsfactor te vermenigvuldigen, wordt het oorspronkelijk gegeten gewicht (in gram) verkregen. Alleen bij de categorieën 'vruchten' en 'eieren' is niet het uitgespoeld drooggewicht het uitgangspunt, maar wordt respectievelijk het aantal pitten of bessen en het aantal keutels waarin ei-resten werden aangetroffen met de omrekeningsfactor vermenigvuldigd om tot het gewicht (in gram) genuttigd voedsel te komen (zie ook Mulder 1988a). Bij 'appel' werd aangenomen dat elke vondst van resten in een keutel de consumptie betekende van een half vers klokhuis (à 8 gram). De hier gebruikte omrekeningsfactoren werden gekozen (zie voor een discussie daarover Mulder 1988a) uit de resultaten van het werk van naar Artois et al., 1987; Frank, 1979; Goszcynski, 1974; Lockie, 1959; Mulder, 1988a; Snow & Snow, 1988; Stahl, 1990; Anoniem, 2000 b; en eigen metingen (sommige vruchten). De spreiding van de omrekeningsfactoren, zoals gevonden bij deze auteurs, staat tussen haakjes aangegeven.

A. konijn	50	(43-60)
B. muis	23	(23)
C. overige zoogdieren	60	(44-115)
D. vogels		
D1. ongedetermineerd	51	(45-61)
D2. groot	61	(61-80)
D3. middel	61	
D4. klein	45	
E. eieren	45	
F. zandhagedis	25	
G. insecten	15	
H. slakken	3	
I. 'strand'	3	
J. vruchten (zie onder)	divers	
K. planten	5	
L. paddestoelen	5	
M. afval	1	
N. overig	1	
Vruchten: braam	0.055	
duindoorn	0.310	
duinsalomonszegel	0.590	
Amerikaanse vogelkers	0.460	
kers-achtige vruchten	1.300	
meidoorn	0.304	
rozenbottel	0.122	
liguster	0.073	
appel	8.000	
Gelderse roos	0.380	
vlier	0.023	
onbekend	0.300	

3.1.2. Frequentie van voedselsoorten

In figuur 3.2 staat voor elke voedselcategorie het frequentie-percentage weergegeven in elk monster. Duidelijk is dat *konijn* in het voedsel van de vossen overweegt. Welk monster je ook neemt, konijn komt in minimaal 76 % van de keutels voor, meestal echter in 84 tot 98 % (figuur 3.2A). Er is één opvallende uitzondering, het augustus/september-monster van De Klip, waar slechts in 40 % van de keutels konijn gevonden werd. In dit monster is sprake van een extreem hoog percentage keutels met vruchten. Als we alle onderzochte monsters gezamenlijk beschouwen, komt konijn in 87 % van de keutels voor. Er is nauwelijks verschil tussen de drie terreinen bespeurbaar. In voorjaar en zomer worden uiteraard veel jonge konijnen gegeten. Dan kun je ook her en der in

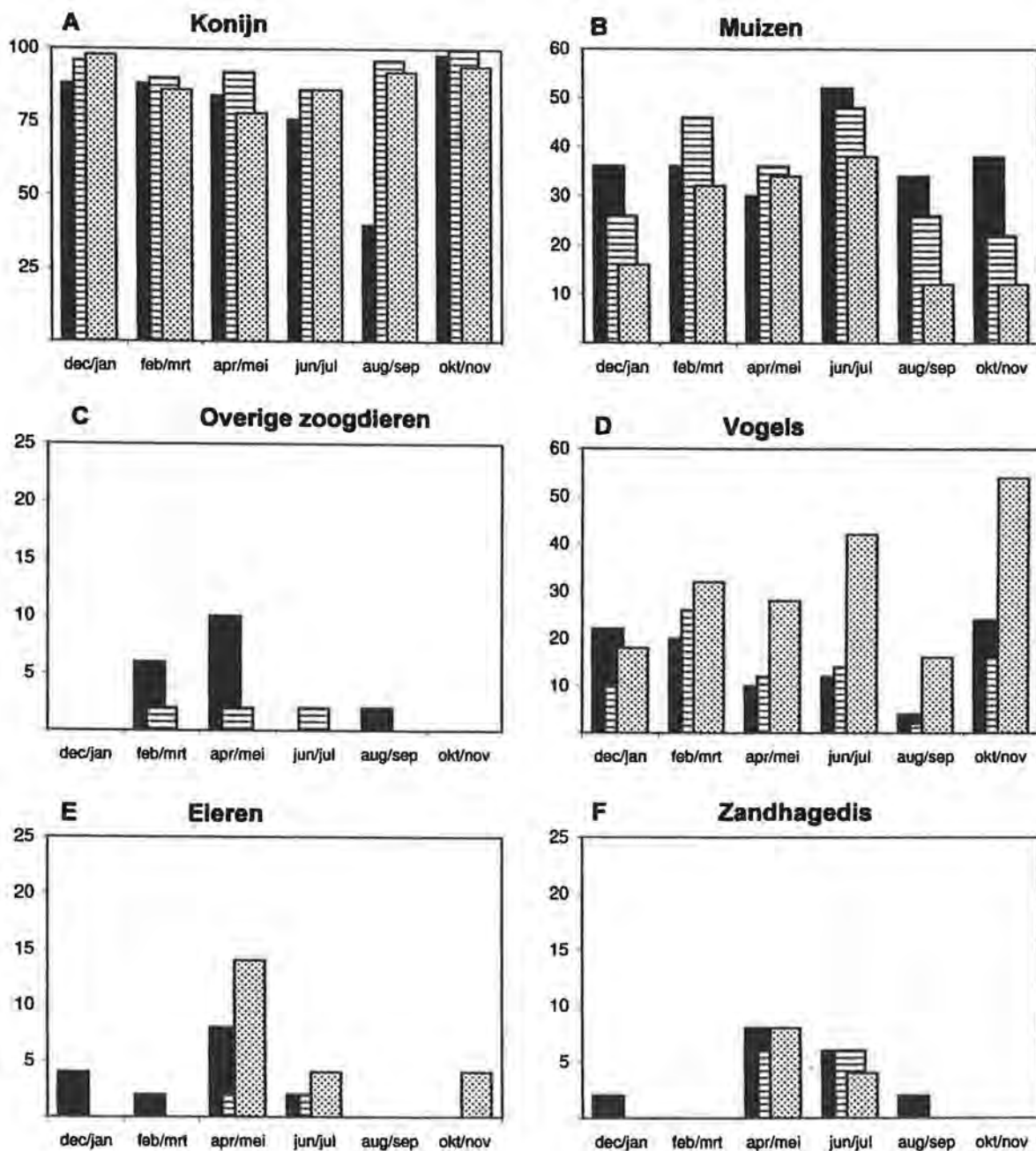
het duin de grove gaten vinden die vossen graven als ze een nestje jonge konijnen hebben gelokaliseerd onder de grond. De restanten van het nest, bestaande uit gras en konijnenhaar, vormen onderin het gat de stille getuigen. In de maag van een vos die doodgereden werd op de Landscheidingsweg werden drie konijnenjongen van elk 35 gram aangetroffen, wat overeenkomt met het geboortegewicht; deze worp is dus wel heel snel ontdekt door die vos.

Muizen (eigenlijk: *kleine zoogdieren*) vormen wat frequentie betreft de tweede belangrijkste groep, ze kwamen gemiddeld in 32 % van de keutels voor (figuur 3.2B). In voorjaar en zomer worden er vaker muizen gegeten (over feb-juli gemiddeld 39 %) dan in herfst en winter (over aug-jan gemiddeld 25 %) (t-test, $p < 0.03$). Ook is een aflopende trend zichtbaar van binnenduin naar zeeduin, met totaal frequenties (over alle 300 keutels per terrein) van achtereenvolgens 38, 34 en 24 %. Voor zover soortbepaling mogelijk was, werden in de 900 keutels de volgende soorten aangetroffen in volgorde van voorkomen: rosse woelmuis 69x, bosmuis 61x, veldmuis 45x, (bos)spitsmuis 14x, woelrat 1x (Helmslag), bruine rat 1x (De Klip). Dit resultaat is ongetwijfeld veroorzaakt door een mengsel van voorkeur van de vos en voorkomen van de soorten. Veldmuizen (en woelratten) vindt de vos het smakelijkst (Macdonald, 1977), maar die komen in het duin veel minder voor dan bosmuizen en rosse woelmuizen. Spitsmuizen komen veel voor, worden door vossen ook veel gevangen op het gehoor (geritsel), maar worden niet vaak opgegeten omdat ze blijkbaar niet lekker smaken (Macdonald, 1977). Door vossen gedode spitsmuizen kunnen regelmatig in het veld gevonden worden (eigen waarneming).

In de categorie '*overige zoogdieren*' werden 4x resten van vos (opgelikte haren, maar ook een keer een stuk poot), 3x haren van ree en 1x stekels en haren van een egel gevonden (figuur 3.2C). Eénmaal bestond een keutel voor een groot deel uit haren van een muskusrat en tweemaal werden een paar haren van onbekende herkomst in keutels aangetroffen.

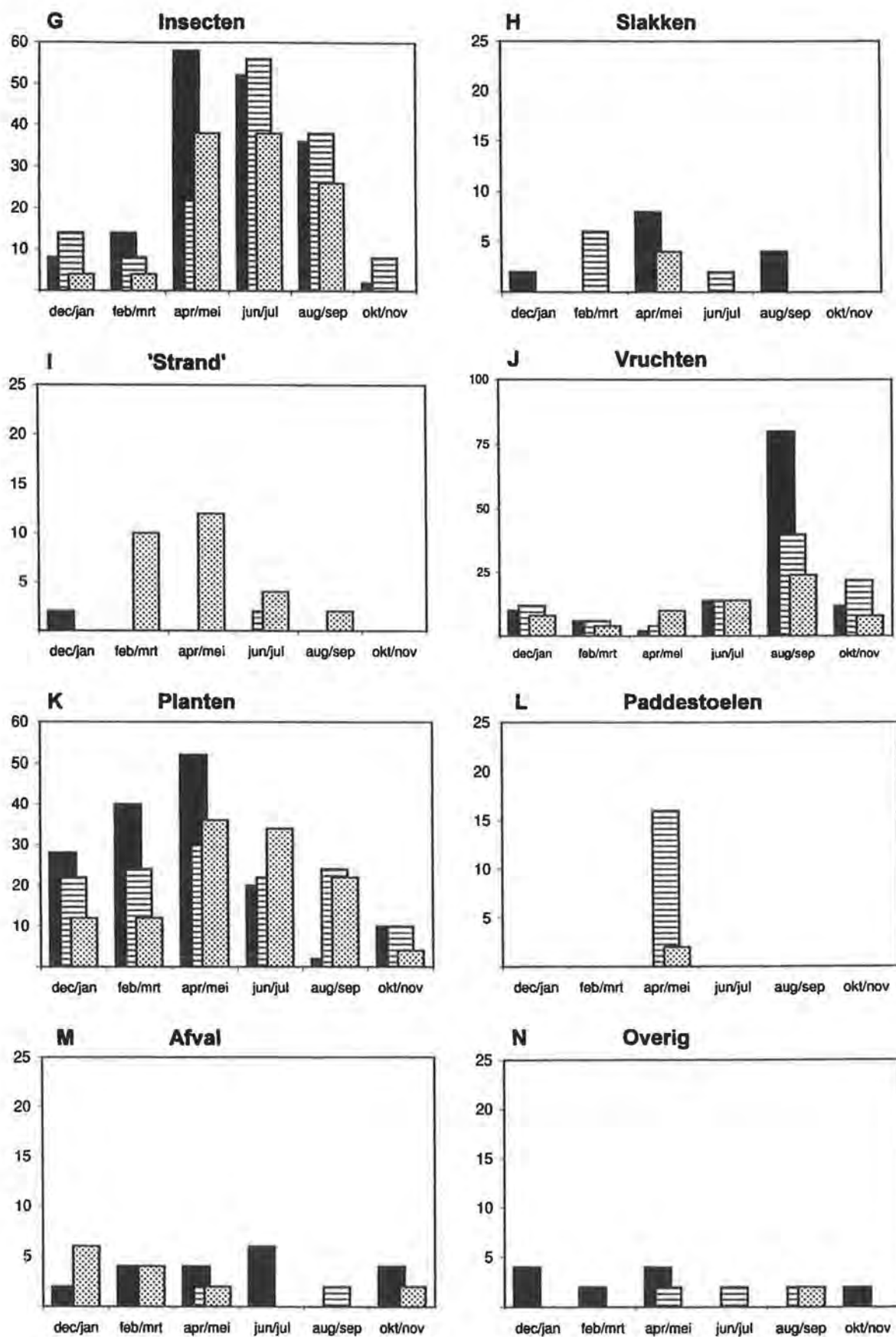
Vogels vormen ook een belangrijke voedselbron voor de vos (figuur 3.2D). Vooral in het zeeduin (Helmslag) werden veel keutels gevonden met resten van vogels, gemiddeld 32 % tegenover 15 % in binnenduin (De Klip) en 13 % in middenduin (Kleine Pan). Deze hoge frequentie in het zeeduin (in okt/nov zaten zelfs in 54 % van de keutels vogelresten) kan te maken hebben met het eten van dode vogels van het strand. In de zeereep zijn regelmatig aangevreten resten van zeevogels te vinden. Vaak werden in de keutels alleen afgebeten veerschachten gevonden, waaraan slechts de grootte van de prooi ongeveer is af te lezen. In 17 % van de keutels met vogelresten waren ze afkomstig van grote vogels (vlaamse gaai-formaat en groter) gevonden, in 7 % van middelgrote vogels (lijsters, spreeuw) en in 38 % van kleine vogels (zangvogeltjes), naast nog eens 38 % van niet nader te bepalen vogels. Voor zover er 'soorten' konden worden onderscheiden, waren dat in de 900 keutels: lijster 15x, eend 12x, spreeuw 9x, fazant 7x (in sommige gevallen betrof het misschien kip), meeuw 4x (alleen Helmslag), duif 3x en meerkoet 1x. Doordat resten van kip vaak niet goed te scheiden zijn van die van fazant, en tamme eenden helemaal niet te onderscheiden zijn van wilde, is het niet goed mogelijk om de hoeveelheid voedsel afkomstig van door de mens gehouden vogels uit keutelonderzoek af te leiden. Eenmaal werd waargenomen hoe een vos een paar spreeuwen ving, in juni, de tijd dat overal in het duin zwermen jonge spreeuwen te vinden zijn. Middenin het open veld waar de spreeuwenzwermen steeds in neerstreken en weer uit wegvlogen, drukte hij zich in een plek met hoog gras en wachtte rustig af tot de spreeuwen weer overal om hem heen landden. Hij greep er een, begroef hem snel een paar meter verderop en verborg zich een stukje verder opnieuw in hoog gras, waarna het hem nog een keer lukte een spreeuw te pakken.

Vogeleieren werden uiteraard voornamelijk in voorjaar en zomer gevonden, met een maximale frequentie van 14 % in apr/mei in het Helmslag (figuur 3.2E). Maar ook buiten de periode dat



Figuur 3.2. Het aantal keren dat elk van de verschillende voedselcategorieën (A t/m N) voorkwam in de onderzochte vossenkeutels, in de zes perioden, uitgedrukt als frequentie-percentages. De drie terreinen zijn verschillend gearceerd. Let op, de verticale schaal is niet in elke grafiek hetzelfde. (Zie ook de volgende pagina)

■ De Klip
 ▨ Kleine Pan
 ▩ Helmslag



Figuur 3.2. vervolg.

■ De Klip
 ▨ Kleine Pan
 ▩ Helmslag

eieren direct beschikbaar zijn komen ze in het voedsel van de vossen voor, zelfs in dec/jan, omdat vossen eieren verstoppert en ze tot bijna een jaar later (eigen waarneming) opzoeken en opeten. In totaal werden 21x resten van eieren gevonden in de keutels. Vrijwel steeds leek het te gaan om eendeneieren, in elk geval om eieren van dat formaat. Eenmaal werd waterhoen vermoed en eenmaal werden resten van een klein, wit ei gevonden, formaat lijster.

In de keutels werden geen resten van amfibieën gevonden, hoewel met name bruine kikkers en gewone en rugstreeppadden in ruime mate voorhanden zijn in het duin. Wel werden resten van de *zandhagedis* gevonden, en wel in 21 van de 900 keutels. Uiteraard was het voorkomen van deze soort in keutels sterk seizoensgebonden (figuur 3.2F), maar opmerkelijk was een vondst in een keutel van dec/jan.

Vis (hier vallend in de categorie 'overig') werd eenmaal gevonden in een keutel. Soms komt vis massaal beschikbaar als een infiltratieplas droogvalt. Incidenteel kunnen vossen uiteraard ook dode vis vinden langs oevers van infiltratieplassen en aan het strand.

Resten van *insecten* worden vaak in vossenkeutels aangetroffen, hoewel ze qua gewicht meestal slechts weinig bijdragen aan het voedsel (zie paragraaf 3.1.4). Uiteraard is een duidelijk seizoensinvloed merkbaar (figuur 3.2G): in de maanden april tot en met september zitten in gemiddeld 40 % van de keutels insecten, in de overige maanden slechts in gemiddeld 7 % (t-test, $p < 0.0005$). Tussen de drie terreinen zijn geen duidelijke verschillen waarneembaar. De gevonden 'soorten' waren (in alle 900 keutels): rupsen en andere larven 69x, 'kever' 88x, julikever 49x, loopkever 18x, mestkever 13x, en sprinkhaan 2x.

Van tijd tot tijd werden resten van *huisjesslakken* in de keutels gevonden, in totaal 13x (figuur 3.2H). Gezien het algemeen voorkomen van deze slakken is dit een erg lage score. In hoeverre vossen ook naaktslakken eten blijft onduidelijk, omdat de resten daarvan niet of nauwelijks herkenbaar zijn in keutels.

De resten, samengevat onder '*strand*', bestonden 11x uit schelp, 5x uit krab en 2x uit wier. Uiteraard werden '*strand*'-resten vooral gevonden in de keutels van het Helmslag (in 14 van de 300 keutels), het keutelaapterrein dat het dichtst bij zee gelegen is, maar in beide andere terreinen werden ieder ook eenmaal schelpresten gevonden (figuur 3.2I). Vossen graven op het strand vaak schelpdieren op in de buurt van de laagwaterlijn (eigen waarneming) en zullen zeker ook bij storm aangespoelde levende schelpdieren verorberen. Het strand levert natuurlijk niet alleen schelpen en krabben op als voedsel voor vossen. Ongetwijfeld is een deel van de vogels die in de keutels van het Helmslag werden aangetroffen afkomstig van het strand, in de vorm van aangespoelde dode vogels (zie boven). Vooral 's zomers zouden ook voedselresten afkomstig van het publiek beschikbaar kunnen zijn, hoewel de meeuwen die meestal direct na vertrek van de mensen buitmaken. Een buitengewone voedselbron kwam beschikbaar toen in november 1997 bij de Wassenaarseslag een potvis aanspoelde, die vervolgens werd geslacht en opgeruimd. Bij eb kwamen nog minstens zes weken lang enkele vossen graven naar onder het zand gespoelde resten vlees van het dier.

Vruchten zijn het gehele jaar door in vossenkeutels aan te treffen, maar vormen vooral in augustus en september een opvallend verschijnsel (figuur 3.2J). Bij het monster van De Klip uit die maanden zaten maar liefst in 80 % van de keutels resten van vruchten, in de Kleine Pan in 40 % en in het Helmslag in 24 %. Het vaakst werden pitjes van bramen gevonden, namelijk in 53 keutels. Amerikaanse vogelkers was een goede tweede met resten in 36 keutels, uitsluitend afkomstig uit De Klip. Soms is de vegetatie onder besdragende struiken van de Amerikaanse vogelkers merkbaar

platgelopen door vossen. Duindoornbessen kwamen opvallend genoeg slechts in 30 keutels voor; mogelijk was 1998 een slecht jaar voor de duindoorn. De overige soorten waren: salomonszegel 12x, meidoorn 9x, kers-achtige vruchten (alleen in de Kleine Pan) 9x, rozenbottel 5x, Gelderse roos 2x, liguster 1x en vlier 1x. Ook resten van appels werden in de categorie 'vruchten' ondergebracht, hoewel ze misschien beter bij 'afval' ingedeeld kunnen worden. Waarschijnlijk betreft het zonder uitzondering weggeworpen appelklokhuisen die door de vossen werden verorberd. In de 900 keutels werden 9x appelresten aangetroffen.

Planten (anders dan vruchten) vormen nauwelijks een relevante voedselbron voor vossen, hoewel in 22 % van alle keutels plantenresten werden gevonden (figuur 3.2K). Meestal ging het vermoedelijk om per ongeluk ingeslikte grassprietten, mos, blaadjes of takjes. Mogelijk gaan die vooral mee naar binnen als voedselresten eerst verstopt zijn geweest door de vos. In vijf gevallen, waar meer dan 35 % van de uitgespoelde keutel bestond uit plantenresten, ging het om fijngekauwde vegetatie. Deze plantenresten zouden eigenlijk in de categorie 'konijn' moeten worden opgenomen, omdat het ongetwijfeld de maaginhoud van opgegeten konijnen betreft. Waarschijnlijk is het op deze manier nuttigen van planten, via de maaginhoud van prooien, voor vleeseters belangrijk. Soms worden planten echter ook opzettelijk gegeten door vossen. Zo vind je wel eens een keutel die bestaat uit fijngekauwde stukjes peen. En een duinwachter zag eens, hoe een jong vosje systematisch de bloempjes van de duinsalomonszegel aan het opeten was.

Overblijfselen van *paddestoelen* (figuur 3.2L) werden in totaal 9x gevonden, opmerkelijk genoeg alleen in de apr/mei-monsters van het Helmslag (1x) en de Kleine Pan (8x).

In de categorie *afval* (figuur 3.2M) werd alles opgenomen dat van menselijke afkomst is en niet verteerbaar: plastic, rubber, piepschuim, papier, zilverpapier en weefsel (stof). In totaal werden zulk soort resten 19x gevonden, veel minder dan verwacht is in een zo intensief door mensen bezocht terrein. Uiteraard kan de opname van dit soort afval gepaard zijn gegaan met eetbaar materiaal, chocolade in zilverpapier, snoep in papier enzovoort, maar daar zijn geen resten van te verwachten in keutels. Maar ook als de inhoud van zulke verpakkingen al door de mens is opgegeten, is de achtergebleven geur mogelijk reeds voldoende stimulans voor de vos om ze te verorberen. Sommige zaken die afkomstig zijn van de mens laten in vossenkeutels geen sporen na, zoals allerlei etensresten: brood, snoep (kauwgom weer wel), gekookte aardappelen en groente (composthopen!), enzovoort. Daardoor is het niet goed mogelijk het werkelijke aandeel van van de mens afkomstig voedsel te bepalen (zie ook bij *Vogels*). Bij maagonderzoek gaat dat beter (paragraaf 3.3).

De vage categorie '*overig*' tenslotte (figuur 3.2N) kwam 10x voor. Het ging daarbij om steentjes, grotere botresten en stukjes baksteen.

3.1.3. Hoeveelheden

Hoe vaak iets voorkomt in de onderzochte keutels zegt op zich weinig over de hoeveelheid van dat voedsel, zoals dat door de vos genuttigd wordt. Als in elke onderzochte keutel één bes van de duindoorn zit en één veldmuis, dan verhoudt de hoeveelheden zich ongeveer als 1:100, ze wegen namelijk respectievelijk 0.3 en 30 gram; toch komen ze even vaak voor, in een verhouding van 1:1 dus. De hoeveelheid aangetroffen resten van elke voedselsoort levert meer informatie over de gegeten hoeveelheid dan de frequentie. Daarom wordt ook het gewicht van de resten na uitspoelen op een zeef, het zogenaamde 'uitgespoelde drooggewicht' als maat gebruikt. Omdat de verteerbaarheid (en dus de hoeveelheid onverteerde resten) van de verschillende voedselsoorten onderling echter ook sterk kan verschillen, geeft het uitgespoeld drooggewicht op zich nog geen juiste afspiegeling van het gegeten voedsel. Om dat te bereiken moet gecorrigeerd worden

voor de verteerbaarheid, door het uitgespoeld drooggewicht te vermenigvuldigen met een omrekeningsfactor (zie tabel 3.2). Daarbij wordt teruggerekend naar het werkelijk 'gegeten gewicht'. Bij die omrekening wordt een nieuwe foutenbron aan de gegevens toegevoegd, omdat de verteerbaarheid in werkelijkheid natuurlijk niet de constante waarde van de correctiefactor heeft, maar variabel is. Toch is het resultaat waardevol, omdat daarmee een directe relatie gelegd kan worden met het aantal 'individuen' dat door de vos genuttigd werd.

De gegevens over het uitgespoeld drooggewicht worden hier niet in extenso besproken, omdat het eigenlijk gaat om een tussenstap naar de berekening van het gegeten gewicht. Om vergelijking mogelijk te maken met andere auteurs zijn de cijfers toegevoegd als Bijlage 1, zowel in grammen als in percentages. Hier worden wel de aantallen aangetroffen pitten van de vruchten opgevoerd (tabel 3.3). Voor vrijwel alle vruchten geldt, dat 1 pit overeenkomt met 1 vrucht; alleen bramen en rozenbottels bevatten (veel) meer dan 1 pit per vrucht. Opvallend is dat de Amerikaanse vogelkers de tweede plaats inneemt, hoewel deze soort slechts in één monster werd gevonden (De Klip, aug/sep), en dat de duindoorn tegen de verwachting in erg weinig voorkwam.

Tabel 3.3. Totaal aantal in de keutels aangetroffen pitten van vruchten.

braam	2692	kersachtige pitten	42
Amerikaanse vogelkers	1696	liguster	12
duinsalomonszegel	358	roos	9
duindoorn	99	Gelderse roos	2
meidoorn	62		

3.1.4. Gegeten gewicht

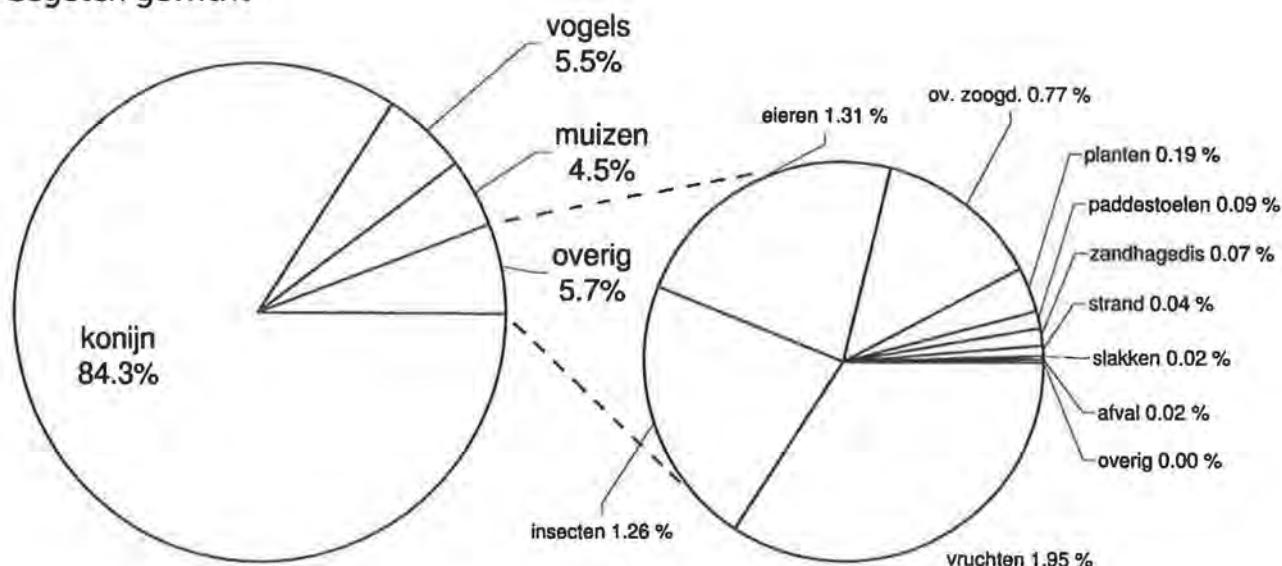
Figuur 3.3 geeft een beeld van het 'gemiddelde voedsel' van de vos in Meijendel, uitgedrukt in werkelijk gegeten gewicht. Om tot dit resultaat te komen, werd de per monster gevonden hoeveelheid resten (paragraaf 3.1.3) van elke voedselsoort vermenigvuldigd met de betreffende omrekeningsfactor (zie tabel 3.2), zodat het gegeten gewicht (in gram) werd verkregen. Daarna werden de onderlinge percentages gegeten gewicht van alle voedselsoorten in dat monster bepaald. Tenslotte werden de percentages gemiddeld, van alle 18 keutelmonsters (6 twee-maandelijkse monsters in 3 onderzochte deelgebieden).

Hoewel konijnen in de duinen veel minder talrijk zijn dan vroeger, vormen ze nog altijd 84 % van het jaarvoedsel van de vossen (zie figuur 3.3). Als vossen slechts volwassen konijnen zouden van- gen, zou elke vos 118 konijnen per jaar eten. Aannemende dat zijn voedsel drie maanden per jaar voor de helft (van het gegeten gewicht) uit jonge konijnen (van gemiddeld 400 gram) bestaat, eet elke volwassen vos per jaar 152 konijnen (voor berekening zie kader).

Vogels zijn voor wat betreft het gegeten gewicht in talrijkheid de tweede categorie met 5.5 %, muizen de derde met 4.5 % (zie figuur 3.3). Elke volwassen vos eet per jaar zo'n 330 muizen (berekening zie kader).

De overige voedselcategorieën maken samen slechts 5.7 % uit van het jaarvoedsel. In de tweede cirkel van figuur 3.3 worden ze uitgesplitst. Opvallend zijn de relatief hoge consumptie van eieren (maar dat zou met de manier van omrekenen te maken kunnen hebben) en het relatief lage percentage vruchten, terwijl die vooral in de herfst zo opvallend aanwezig kunnen zijn in de keutels.

Gegeten gewicht



Figuur 3.3. Het 'gemiddelde jaarvoedsel' van de vossen in Meijndel en Berkheide, uitgedrukt als percentage gegeten gewicht. Om tot dit resultaat te komen werden de zes perioden en de drie terreinen (in totaal achttien sets gegevens) gemiddeld. In de tweede cirkel zijn alle categorieën uitgesplitst die in de eerste cirkel onder 'overig' zijn samengevoegd.

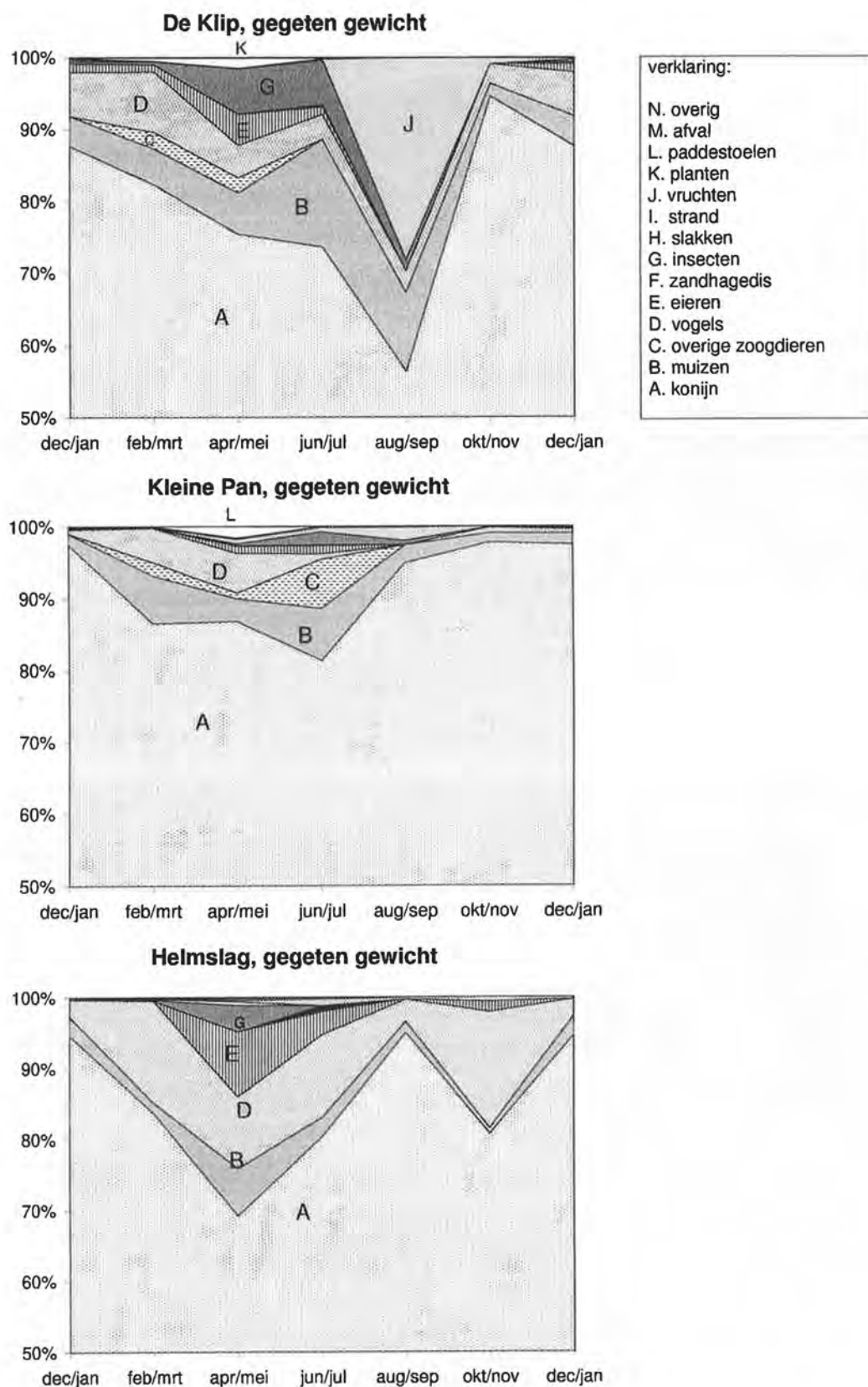
Berekening van het aantal per vos per jaar gegeten konijnen en muizen.

Konijnen

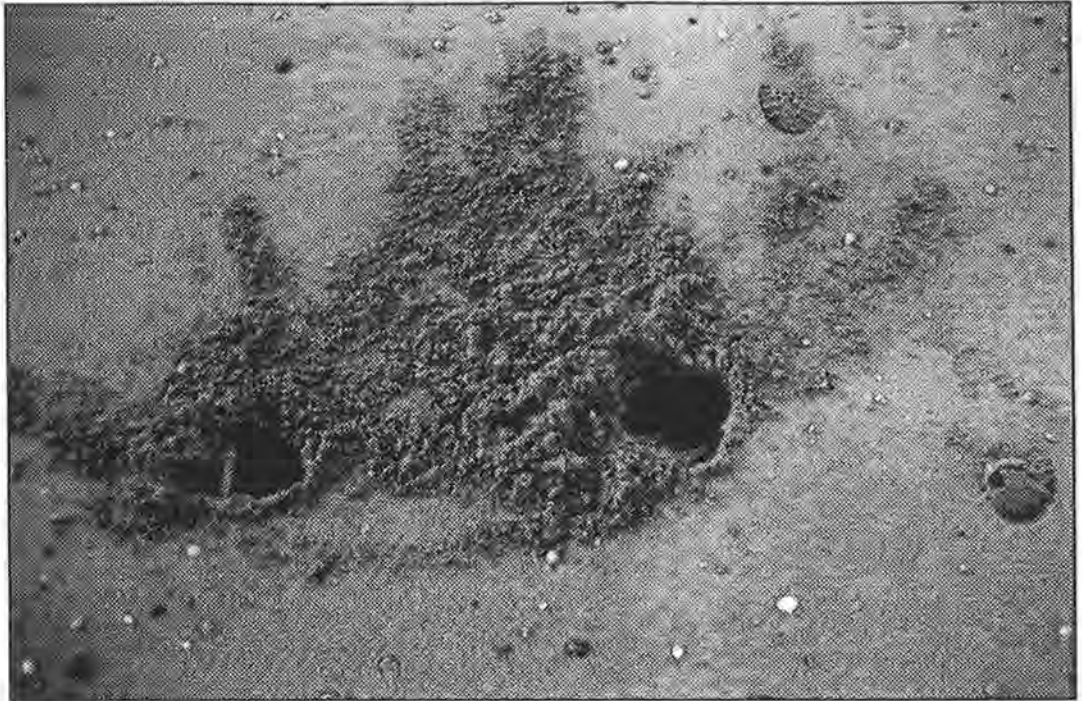
voedselbehoefte vos (gegeten gewicht), gram per dag		500
per jaar, gram	* 365	182500
daarvan deel konijn: 84.3 %	* 0.843	153847
gewicht volwassen konijn	÷ 1300	
aantal gegeten volwassen konijnen		<u>118</u>
maar: er worden ook jonge konijnen gegeten.		
stel: helft voedselbehoefte in april-mei-juni bestaat uit jonge konijnen,		
dan worden er $1/4 * 1/2 = 1/8$ minder volwassen konijn gegeten.		
blijft over volwassen konijnen	* 0.875	104
overblijvende voedselbehoefte, gedekt door jonge konijnen:	19230	
gewicht gemiddelde jonge konijn	÷ 400	
aantal gegeten jonge konijnen		48
totaal aantal gegeten konijnen		<u>152</u>

Mulzen

voedselbehoefte vos (gegeten gewicht), gram per dag		500
per jaar, gram	* 365	182500
daarvan deel muis: 4.5 %	* 0.045	8213
gewicht volwassen muis	÷ 25	
aantal gegeten volwassen muizen		<u>328</u>



Figuur 3.4. Seizoensvariatie in het voedsel van de vos in de drie terreinen, weergegeven als percentage gegeten gewicht. Let op, de onderste helft van de grafiek (alleen categorie konijn) is weggelaten om meer zicht te hebben op de variatie in de andere categoriën.



Sporen kunnen ook veel vertellen over het voedsel van vossen. 's Ochtends vroeg zijn op het strand, bij eb, wel eens sporen te vinden van vossen die gegraven hebben naar schelpdieren.

Foto Heike Weber.



Als er sneeuw ligt kun je soms ook vaststellen dat een vos iets ving, maar het niet opat. Hier doodde een vos (van rechts komend, zie de diepe en lange afdrukken van de achtervoeten) met een 'muizensprong' een onder de sneeuw ritselende bosspitsmuis, maar liet hem liggen toen hij ontdekte dat het een spitsmuis was. Die worden niet erg gewaardeerd en alleen gegeten als er echt niets anders is.

Foto Jaap Mulder.

Figuur 3.4 toont wat meer details, het verloop in de tijd en de verschillen tussen de drie terreinen. LET OP: de onderste 50 % van de grafieken is weggelaten (was: konijn), om de minder voorkomende categorieën beter uit te laten komen. Opvallend is dat vruchten vooral in het binnenduyn voorkomen (De Klip), en vogels en eieren vooral in het buitenduyn met infiltratie- en kwelplassen (Helmslag).

Voor zover de gegevens beschikbaar zijn, lijkt er nauwelijks verschil te zijn tussen het vossenvoedsel in Meijndel en dat in het Noord-Hollands Duinreservaat (Anoniem, 2000 b). Van plaats tot plaats en van seizoen tot seizoen zijn er natuurlijk kleine verschillen, maar het algemene beeld, bijvoorbeeld de verhoudingen tussen konijn-, vogel- en muizen-consumptie, is hetzelfde.

3.2. Prooi-resten

Af en toe komt men in het veld een prooi-rest tegen die aan een vos is toe te schrijven, vooral als het gaat om resten die naast een vers gedolven kuiltje liggen. Hier heeft een vos eerst zijn prooi verstopt om hem later weer op te graven. Van de meeste los in het veld gevonden prooi-resten is echter niet met zekerheid vast te stellen of ze van de vos afkomstig zijn. Ook als er een keutel bij ligt of als de prooi-rest naar vossenurine ruikt betekent dat nog niet dat het een prooi-rest van een vos is. Vossen zijn geneigd alles wat naar voedsel ruikt te inspecteren en te markeren met urine of keutels. Dat geldt dus ook voor de prooi-resten van andere roofdieren of vogels en de dieren die door andere oorzaken dan predatie gestorven zijn. Door de vele onzekerheden, die aan 'losse' prooi-resten kleven, zijn ze niet geschikt voor een studie naar de voedselsamenstelling van de vos.

Dat ligt anders bij de prooi-resten die kunnen worden aangetroffen in en bij holen met jonge vossen. Hiervan is de herkomst duidelijk, ze zijn door de volwassen vossen aangedragen. De periode waarin zulke resten gevonden kunnen worden is kort, van eind april tot half juni. Daarna verspreiden de jongen de resten van de prooi over zo'n grote oppervlakte (om bij het eten geen last van hun nestgenoten te hebben) dat ze nauwelijks te vinden zijn.

Bij een deel van de gevonden burchten met jongen werd grondig gezocht naar prooi-resten, zodat alles wat buiten die burcht lag (of van buiten af zichtbaar in de gangen), opgeschreven werd. Naast een lijst van de bij burchten gevonden prooi-resten, werd een lijst gemaakt van *prooi* die we tijdens observaties in het voorjaar naar de jongen zagen brengen.

Lijsten met prooi-resten bij vossenburchten zijn interessant, maar kunnen niet gebruikt worden om een goed beeld te krijgen van het totale voedselpakket van de jonge vossen, laat staan van de volwassen vossen. Bijna altijd gaat het om een eenmalig bezoek aan de burcht en dus om een momentopname en een kleine steekproef. O.a. Mulder (1988a) toonde aan dat vooral van grotere (en van minder gewaardeerde) prooidieren resten achterblijven, terwijl de kleine prooi in hun geheel opgegeten worden (muizen, jonge konijnen, kleine vogels e.d.). Volwassen vossen brengen bovendien vooral de grotere prooi naar de jongen en eten de kleinere prooi bij voorkeur zelf op.

In totaal werden bij 31 burchten 117 prooi-resten vastgesteld (tabel 3.4), 102 wilde dieren en 15 huisdieren. Zoals verwacht werden bijna geen kleine prooi zoals muizen gevonden, hoewel die in de keutels van de volwassen vossen in ruime mate voorhanden zijn. Ook lagen er bijna geen resten van vogels kleiner dan duif of kraai-achtige bij de burchten, slechts een spreeuw en een merel. De vertekening, die optreedt doordat voornamelijk resten van grote prooi bij burchten te vinden zijn, is goed in beeld gebracht bij het eerste vossenonderzoek in het Noord-Hollands Duinreservaat (Mulder, 1988a).

Tabel 3.4. Bij burchten gevonden prooiresten, 1997-1999.

Groep	soort	groeps-totaal	aantal
Wilde zoogdieren		42	
	Konijn-volwassen		33
	Konijn-jong		7
	Haas		1
	Egel		1
Wilde vogels		57	
	'meeuw'		3
	Meerkoet		6
	Waterhoen		1
	Wilde eend-vrouw		8
	Wilde eend-man		7
	Wilde eend-kuiken		1
	Slobeend-man		1
	Kuifeend-vrouw		1
	Holenduif		6
	Houtduif		6
	duif		1
	Fazant-vrouw		3
	Fazant-man		1
	Fazant-?		1
	Kauw		3
	Kraai		2
	Ekster		2
	Kerkuil		1
	Buizerd		1
	Merel		1
	Spreeuw		1
Vissen		3	
Huisdieren		15	
	Kip		12
	Kalkoen		1
	Lam		1
	Konijn		1
Totaal			117

Het aantal prooiresten per burcht lag meestal tussen de 1 en 6, met drie uitschieters: 10, 11 en 15. De wilde prooien waren 57 vogels, 42 zoogdieren en 3 vissen. Een opvallende soort bij de vogels was de kerkuil, die in 1997 gevonden werd bij een burcht in de uiterste noordoosthoek van Berkheide, bij Katwijk aan de Rijn. Deze soort komt hier (nog) vrijwel niet voor. Een mogelijke, hoewel fantasievolle verklaring is, dat het een verkeersslachtoffer betrof dat bijvoorbeeld op het dak van een vrachtauto van elders is meegenomen en hier bij een bocht eraf is gevallen. Maar misschien broedt hij hier toch wel stiekem in de buurt.

De 15 huisdieren waren: 12 kippen, 1 kalkoen of pauw, 1 tam konijn (Vlaamse reus) en 1 lammetje, althans, er werd een stukje vel met gekrulde korte haren gevonden. Eén kip was met zekerheid afkomstig van de boerderij Meijndel. Voor de vindplaatsen van de huisdieren zie figuur 8.1.

Tijdens onze waarnemingen bij jonge vossen werd zeventien keer gezien dat een prooi werd gebracht door een van de ouders: elfmaal een konijn (waarvan tenminste drie volwassen en drie juveniel waren), 2 meerkoeten (bij één daarvan was de betreffende vos, zendervos Maarten, drijf-

nat!), 2 eksters, 1 duif of gaai en 1 kauw. De verhouding konijn/vogel was in deze kleine steekproef dus $11:6 = 1.83$, terwijl dat bij de prooiresten $40:57 = 0.70$ was (tabel 3.4), een aanwijzing dat van konijnen minder resten achterblijven dan van vogels.

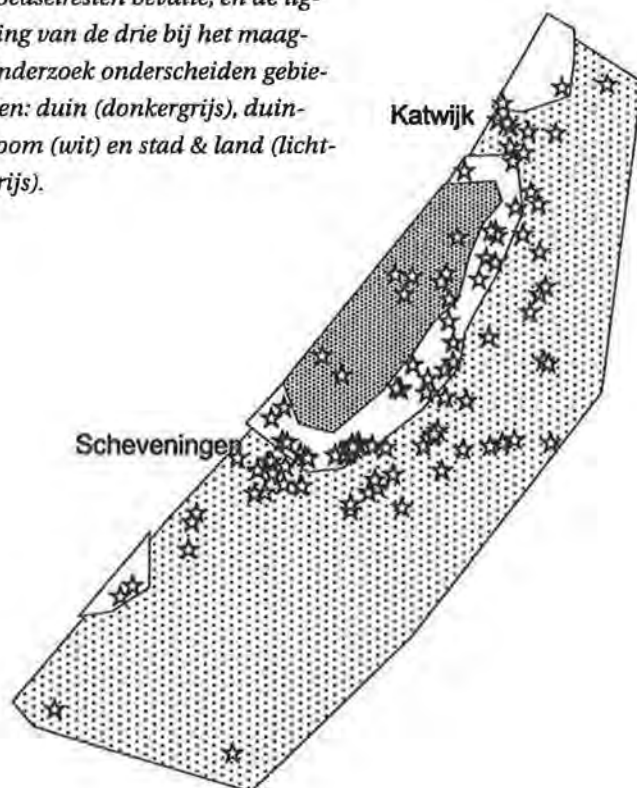
3.3. Magen

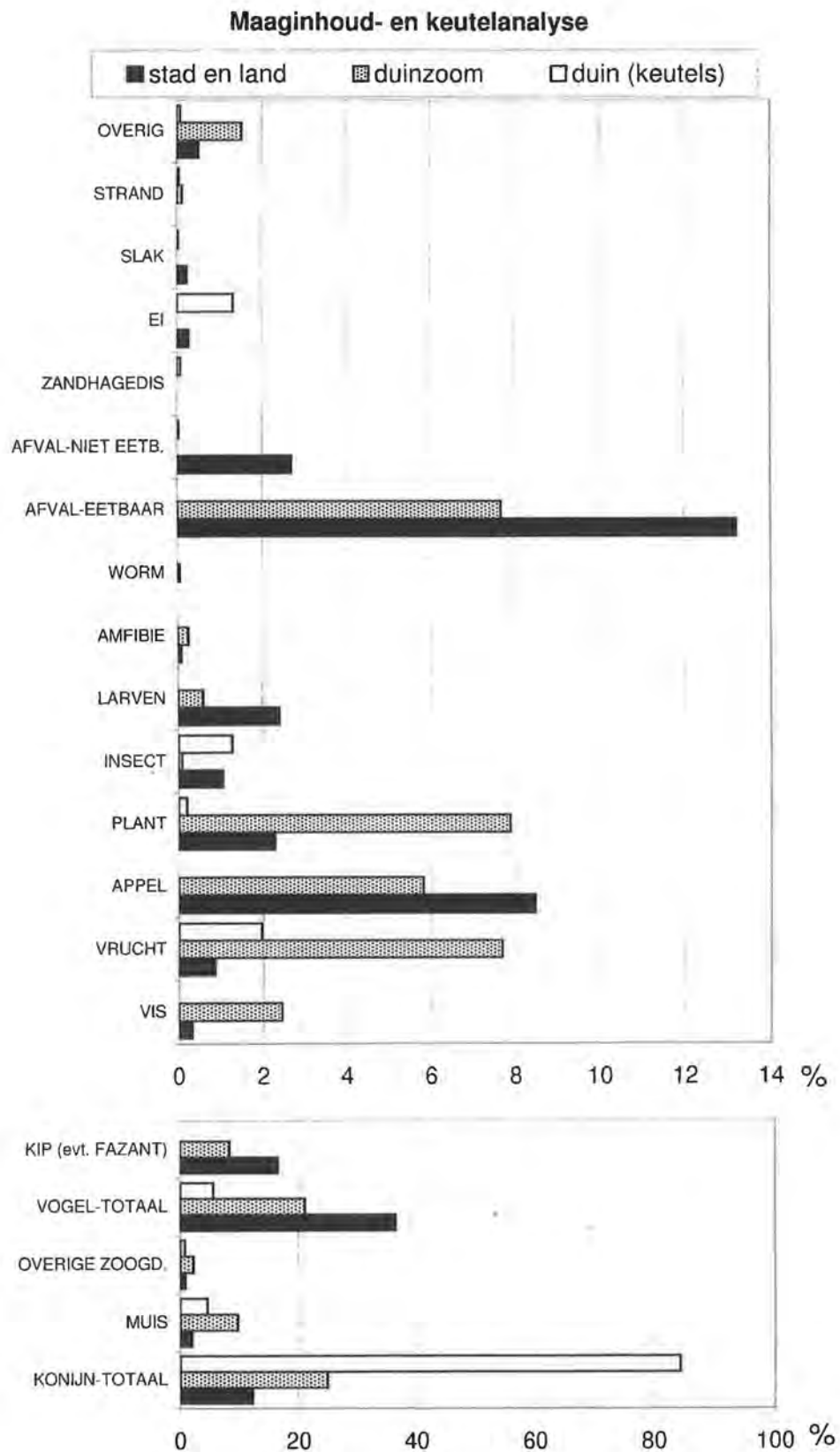
Tussen begin 1997 en maart 2000 werden zoveel mogelijk dode vossen uit het duin en de wijde omgeving ingezameld voor nader onderzoek (zie ook paragraaf 7.2). Daarbij werd ook de maaginhoud bekeken, bewaard en later nader geanalyseerd door Floor van der Vliet. Dit leverde vooral aanwijzingen op over het voedsel dat vossen buiten het duin eten, aangezien het gros van de dode vossen afkomstig was van buiten het duin. Veel meer dan aanwijzingen geven de resultaten niet, omdat het aantal magen daarvoor te beperkt was. In totaal werd bij 141 dode vossen iets in de maag gevonden; 34 magen waren leeg. Bij twee geschoten dieren bevatte de maag een combinatie van zand en onverteerde vis of kip, duidelijk het begraven aas waarmee de betreffende vossen waren gelokt. Deze twee magen werden buiten beschouwing gelaten. Figuur 3.5 toont de herkomst van 112 van de overige 139 magen, verdeeld over de volgende vindplaats-categorieën: 'duin' ($n = 9$), 'duinzoom' ($n = 49$) en 'stad & land' ($n = 54$). Helaas waren door het ontdooien van de vriezer (zie paragraaf 4.1.2) de etiketten verloren gegaan van 27 magen, zodat hun herkomst onbekend is. De 'duinzoom' omvat een strook terrein aan weerszijden van 'ecologische' duingrens (dus een deel binnen het duin en een deel buiten het duin), met een totale breedte van 1.5 tot 2 kilometer. Van de vossen die in deze strook werden verzameld, werd aangenomen dat ze hun voedsel zowel in het duin als daarbuiten hadden gezocht.

In de magen werd in totaal 12295 gram voedsel aangetroffen. Verdeeld over de herkomst ging het om 418 gram in 'duinmagen', 4933 gram in 'duinzoom-magen', 5519 gram in magen uit stad & land en 1425 gram in magen met onbekende herkomst. Alleen de monsters van de duinzoom en van stad & land (hier werden al twee categorieën samengevoegd) waren groot genoeg en voldoende gelijkmatig gespreid over het jaar om de resultaten apart te presenteren, hoewel men zich moet realiseren dat het per gebied om het voedsel van slechts ongeveer 10 'vosdagen' gaat, veel te weinig dus om vergaande conclusies te trekken over het voedsel dat vossen het gehele jaar rond eten.

Figuur 3.6 bevat de resultaten, waarbij het voedsel uit de gebieden duinzoom en stad & land (beide maaginhoud-analyse) vergeleken wordt met dat uit het duin zelf (keutel-analyse, cijfers uit figuur 3.3). Het voedselbeeld dat alle magen (dus inclusief die van onbekende herkomst en uit het duin) bij elkaar opleverden, verschilde nauwelijks van het gemiddelde beeld van de twee monsters duinzoom en stad & land, en kan hier dus buiten beschouwing

Figuur 3.5. Vindplaatsen van dode vossen waarvan de maag voedselresten bevatte, en de ligging van de drie bij het maag-onderzoek onderscheiden gebieden: duin (donkergrijs), duinzoom (wit) en stad & land (lichtgrijs).





Figuur 3.6. De resultaten van het onderzoek naar maag-inhoud, vergeleken met de keutel-analyse. Let op, in het bovenste deel van de grafiek loopt de horizontale as tot 14 %, in het onderste deel tot 100 %. Van de maag-analyses zijn alleen de resultaten van de vossen afkomstig uit stad & land (zwarte balkjes, 54 magen) en de duinzoom (grijze balkjes, 49 magen) opgenomen. Van de duinvossen zijn de resultaten van de keutel-analyse uit figuur 3.3 weergegeven (witte balkjes).

blijven. Feitelijk zijn maagonderzoek en keutelanalyse niet goed vergelijkbaar. Bij keutelanalyse wordt uit de aangetroffen onverteerde resten teruggerekend naar het gegeten gewicht, bij onderzoek aan magen wordt het gewicht van de aangetroffen resten zelf gebruikt. De hoeveelheid aangetroffen resten is daarbij natuurlijk sterk afhankelijk van de tijd die het voedsel al in de maag aanwezig is. In de ene maag is het nog vers, in de andere is al een deel verteerd en dus verdwenen. Daarmee is bij het noteren van de resultaten en dus bij de uitwerking geen rekening gehouden.

Op enkele punten zijn er duidelijke verschillen tussen de vossen, afkomstig uit de duinzoom en die uit stad of platteland (zie figuur 3.6; let op het verschil in schaal tussen het bovenste en het onderste deel van de grafiek). In de magen uit de duinzoom zat meer konijn (25 %), muis (10 %), vruchten (8 %, afgezien van appel) en overig plantaardig materiaal (8 %). In de magen uit de stad of het platteland werden meer vogels (36 %), kip (16 %), appel (8 %), insecten (1 %) en hun larven (2 %, emelten bijvoorbeeld) en eetbaar (13 %) en oneetbaar afval (3 %) aangetroffen. Dit is allemaal erg voor de hand liggend. Voedselbronnen in de nabijheid van de mens zijn composthoven (appel, eetbaar afval zoals kliekjes aardappel, wortel en gebraden vlees), gazons en weilanden (emelten en andere insecten), 'huis- en tuin-vogels' zoals merels en postduiven (ringen!), levend en als verkeersslachtoffer, kippen uiteraard, hoewel een deel zeker als slachtafval en voedselresten verorberd wordt, en zwerfvuil. Bij dit laatste zit veel grotendeels onverteerbaar, maar interessant ruikend materiaal als zilverpapieren wikkels van chocolade, kauwgom, papieren zakdoekjes, condooms (drie keer aangetroffen) en allerlei andere soorten rubber. Het voedsel van de 'stads-vossen' bestond voor 13 % uit eetbaar en bijna 8 % uit oneetbaar afval, helemaal niet zoveel dus als men in het algemeen wel denkt.

Bij de vergelijking met het voedsel dat de 'echte duinvossen' eten, zoals bepaald door keutelanalyse (zie figuur 3.6), valt vooral op dat het percentage konijn daar veel hoger is: bij 'stads-vossen' vonden we slechts 12 % konijn en bij 'duinzoomvossen' 25 %, terwijl het voedsel van 'duinvossen' voor 84 % uit konijn bestaat.

3.4. Invloed op prooidieren

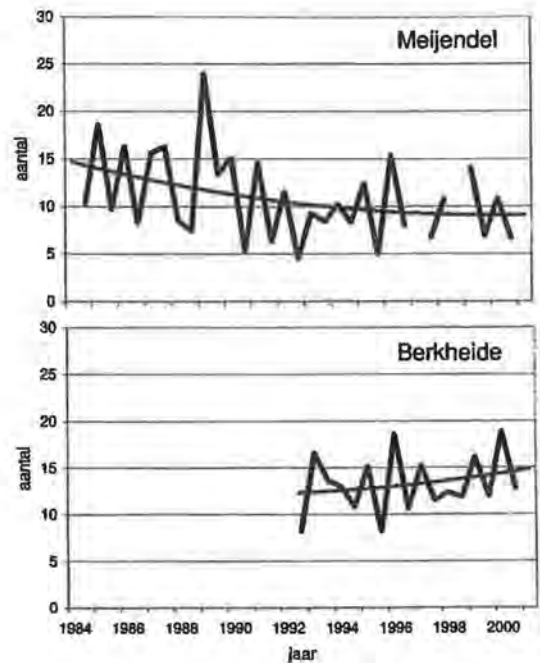
In het vossenproject is geen onderzoek gedaan naar de invloed die vossen kunnen hebben op de aantallen van hun prooi-soorten (zie hoofdstuk 1). Wel worden hier de beschikbare gegevens over de stand van zoogdieren en broedvogels gepresenteerd, in de hoop dat dit aanwijzingen geeft over hun relatie met de vos. Meer dan aanwijzingen kunnen het niet zijn, aangezien zonder nader onderzoek de oorzaken van aantalsveranderingen niet kunnen worden vastgesteld.

Konijn

Hoewel vossen veel konijnen eten en de konijnenpopulaties te lijden hebben van ziektes als myxomatose (sinds 1955) en VHS (Viraal Haemoragisch Syndroom, sinds 1990), en hoewel de DZH-medewerkers die veel in het veld rondlopen van mening zijn dat er tegenwoordig zo weinig konijnen zijn, blijkt uit de konijntellingen dat dat eigenlijk wel meevalt. In Meijendel worden sinds 1984 en in Berkheide sinds 1992 op systematische wijze konijnen geteld, net als in veel andere duinterreinen (Olff & Boersma, 1998). Deze tellingen, die zowel in het voorjaar als in het najaar plaatsvinden, leveren geen informatie over het absolute aantal konijnen in het terrein, maar geven een beeld van de verandering in de aantallen van jaar tot jaar.

De telresultaten worden weergegeven in figuur 3.7. In Berkheide (gegevens beschikbaar gesteld door Staatsbosbeheer) blijkt zelfs sprake van een gestage toename van het aantal konijnen sinds 1992, in Meijendel is de stand, na een daling van 1984 tot 1991, al weer bijna tien jaar lang tamelijk

Figuur 3.7. Resultaten van de systematische konijntellingen in Meijndel en Berkheide. Elk voorjaar (vóór de voortplanting) en elk najaar worden langs een vaste route, verdeeld in secties, de konijnen geteld die zichtbaar zijn bij het licht van de koplampen van de tel-auto. Elke 'telling' bestaat uit vijf tot tien rondes, elk op een andere avond, kort na donker worden. In deze grafiek staat van elke telling (voor- en najaar dus) het gemiddelde weergegeven van het maximaal per sectie waargenomen aantal konijnen.



stabiel. Mogelijk is de indruk van een erg lage konijnenstand ontstaan, doordat er wellicht een geleidelijke verandering is gekomen in het gedrag van de konijnen, onder invloed van de predatie door de vos, waardoor ze minder opvallen, ook voor de mens.

Andere zoogdieren

Ook op het voorkomen van andere zoogdieren zou de vos invloed kunnen hebben. De kleine marterachtigen bunzing, hermelijn en wezel zijn sinds de komst van de vos veel minder algemeen geworden of zelfs verdwenen uit Meijndel en Berkheide (Schreur, 1993; gegevens Fauna-Registratie-Systeem DZH). In elk geval voor de hermelijn heeft Mulder (1990a) aannemelijk kunnen maken dat de vos bij zijn verdwijnen uit het duin een rol heeft gespeeld. Bij de kleine zoogdieren als muizen en spitsmuizen, en ook bij de eekhoorn, is geen (meetbare) invloed van de vos te verwachten, mogelijk echter wel bij de egel (Schreur, 1993; gegevens FRS). Ook op de groeiende reeënpopulatie zou de vos enige invloed kunnen hebben; vossen kunnen reekalfjes in de eerste twee maanden van hun leven doden. Predatie door de vos zou zelfs de populatiedichtheid (of in het geval van Meijndel-Berkheide de groeisnelheid van de populatie) kunnen beïnvloeden; toen de vossen in Zweden vrijwel uitgeroeid werden door een schurft-epizoötie (= epidemie onder dieren), nam het aantal opgegroeide kalfjes per reeget met 30 % toe en de populatie-index zelfs met 64 % (Andersen et al., 1998).

Meeuwen

Het verhaal van het verdwijnen van de meeuwen is bekend. Vermoedelijk sinds het begin van de 20^e eeuw broeden er zilvermeeuwen in Meijndel, nadat de soort zich in het midden van de 19^e eeuw vanuit het oosten van Noord-Amerika in Europa had gevestigd. Na de Tweede wereldoorlog komen ook kleine mantelmeeuw en stormmeeuw in Meijndel broeden. De zilvermeeuwen worden aanvankelijk beschermd en bewaakt (tot eind dertiger jaren), enkele jaren bestreden, gaan tijdens de oorlog hard achteruit, worden daarna opnieuw beschermd maar na enkele jaren alweer bestreden en 'kort-gehouden' door eieren te rapen, te schudden of te oliën. Desondanks neemt hun aantal toe tot ongeveer 1450 paar rond 1954. Daarna wordt zelfs gedurende een korte periode vergif toegepast (brood met strychnine). In 1965 stort de populatie in (tot 150 paar) door

een lozing van insectenbestrijdingsmiddelen in het Botlekgebied, waarna de bestrijding met minder daadkracht wordt voortgezet. De bestrijders komen langzamerhand tot het inzicht dat hun acties nauwelijks zin hebben en vanaf 1973 worden de meeuwen definitief met rust gelaten, behalve op een paar plekken waar ze lastig zijn. Het aantal nesten blijft daarna net zo hard groeien als daarvoor, jaarlijks komt er 15 % bij (tot zover Bouman et al., 1991). In 1983 bereiken de zilvermeeuwen en stormmeeuwen hun maximum met respectievelijk 5379 en 542 nesten, in 1985 de mantelmeeuwen met 1966 nesten. Vanaf 1973 was er ook nog een kolonie kokmeeuwen in Meijendel; hun maximum viel ook in 1983, met 1780 nesten (Wanders, 1992).

Al in 1979, heel snel na de komst van de vos, wordt de eerste predatie aan de rand van de meeuwenkolonies geconstateerd (Anoniem, 1987). In 1980 worden 60 gepredeerde nesten, 171 dode zilvermeeuwen en 2 dode mantelmeeuwen gevonden. In de jaren daarna neemt de predatie sterk toe, aanvankelijk vooral aan de 'landzijde' waar de vos niet bejaagd wordt (Bouman et al, 1991). Vanaf 1983 beginnen de aantallen broedende meeuwen af te nemen. Het snelst gaat het met de kokmeeuwen, in 1985 was er al geen nest meer te vinden. Van zilvermeeuwen en kleine mantelmeeuwen konden in 1991 nog respectievelijk 47 en 51 broedterritoria worden vastgesteld (Wanders, 1992), maar in 1992 al geen één meer (van der Meer, 1996). Stormmeeuwen broeden echter nog steeds in het duin, zij het in kleine aantallen en zeer verspreid, vooral op meidoornstruiken. De vos ruimde dus in twee (kokmeeuw) tot tien jaar (zilvermeeuw en kleine mantelmeeuw) de kolonies totaal op, terwijl de mens met zijn bestrijding de aantallen niet eens in toom kon houden.

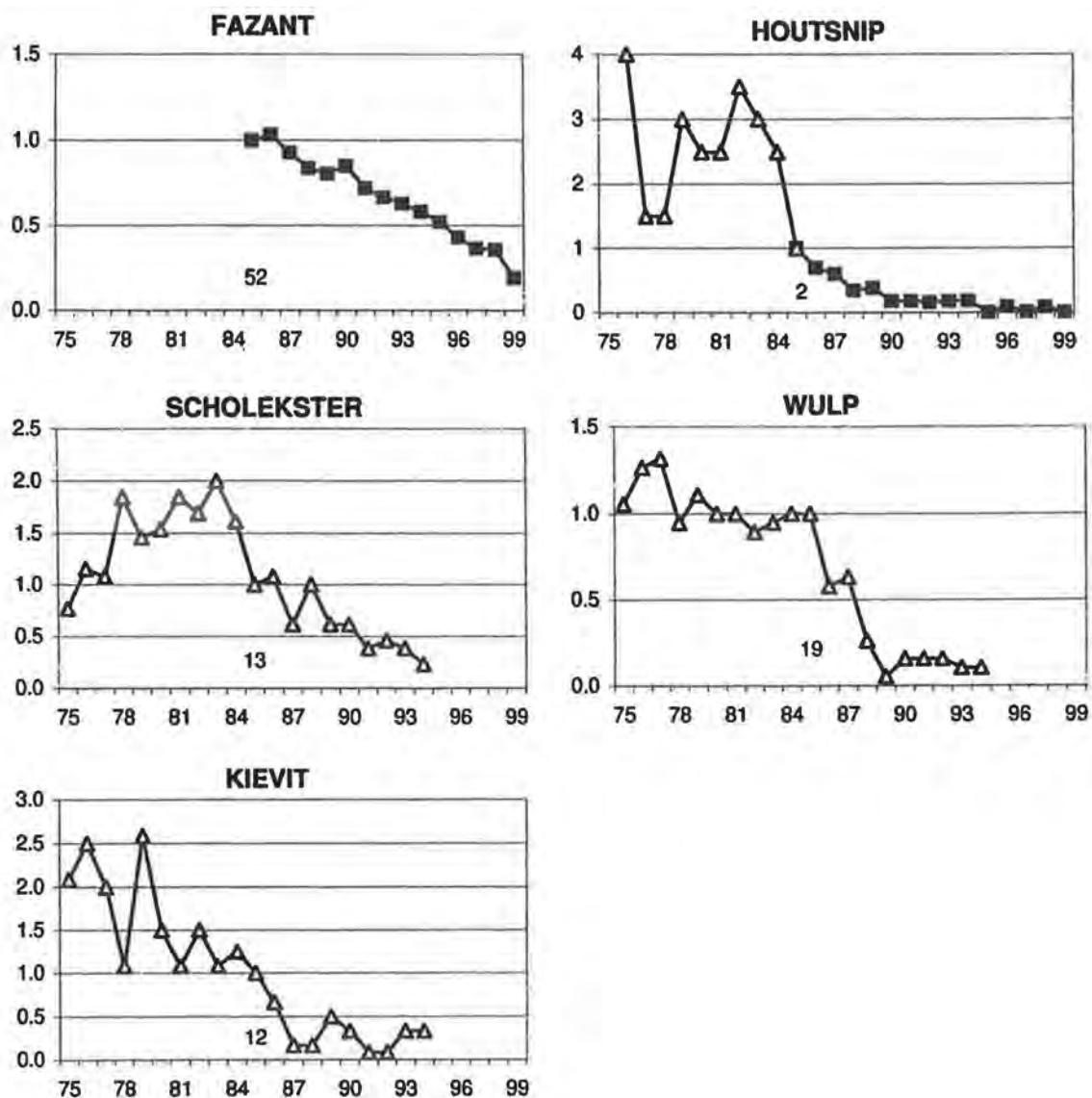
De conclusie is duidelijk: broedkolonies van opvallende, witte vogels kunnen zich niet handhaven in aanwezigheid van vossen. Zulke kolonies bevinden zich dan ook vrijwel zonder uitzondering op eilanden zonder roofdieren, op steile rotskusten of in zeer uitgestrekte natte moerassen. Ook de lepelaars van het Zwanenwater moesten als witte kolonievogels het veld ruimen voor de vos, hoewel men daar met enig succes probeert, door een hoge jachtdruk op de vos en met schrikdraad, de lepelaar als broedvogel te behouden. Het broeden op eilandjes in kleine plassen en meren geeft overigens niet voldoende beveiliging tegen de vos. In Meijendel is enkele keren waargenomen hoe vossen vrijwillig een plas overzwommen.

Overige broedvogels

Behalve de meeuwen zijn ook enkele andere op de grond broedende vogels uit Meijendel en Berkheide verdwenen of in elk geval sterk achteruitgegaan, zoals bergeend, wulp, kievit, houtsnip, scholekster en fazant. Bij de achteruitgang van de eerste twee speelt de vos waarschijnlijk wel een rol. Het verdwijnen van de wulp heeft ongetwijfeld ook andere oorzaken, zoals het 'dichtgroeien' van het duin met struweel en het steeds verder weg komen te liggen van voedselgronden (graslanden) buiten het duin. Ook bij de achteruitgang van kievit en scholekster vermoedt van der Meer (1996) de invloed van de vos. De scholekster heeft echter ook veel kale grond nodig en heeft dus weinig te zoeken in het vastgelegde, dichtgegroeide duin; hij lijkt nu hier en daar terug te keren, nu op verschillende plaatsen regeneratieprojecten zijn gerealiseerd die (tijdelijk) veel kaal zand hebben geproduceerd. De fazant is na het beëindigen van het jachtregime (kweken, uitzetten, voeren) uiteraard sterk achteruitgegaan, en de vos zal daar ook wel een handje bij geholpen hebben.

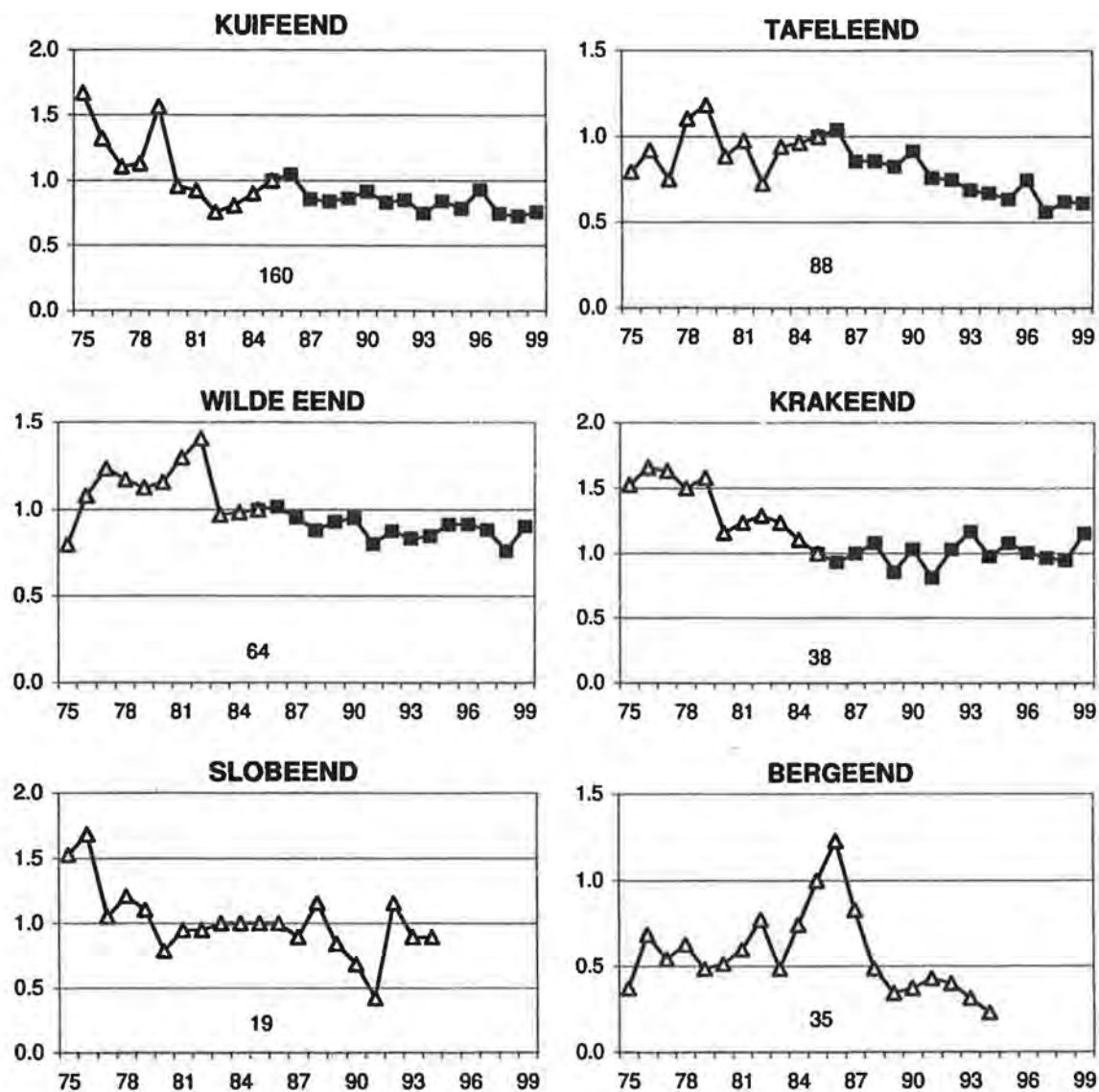
Figuur 3.8 geeft het verloop van de stand van diverse, eventueel door de vos te pakken broedvogels over de periode 1975-1999. De gegevens werden in het veld verzameld door de Vogelwerkgroep Meijendel. De lijnen zijn meestal samengesteld uit twee delen. Het eerste deel, met open driehoekjes, is gebaseerd op de inventarisatie van zogenaamde 'broedvogelkavels' 1a t/m 17b (zie van Ommering & van der Salm, 1990, kaart 2), met een oppervlak van 640 hectare. Deze gegevens

A. Grotere groundbroeders



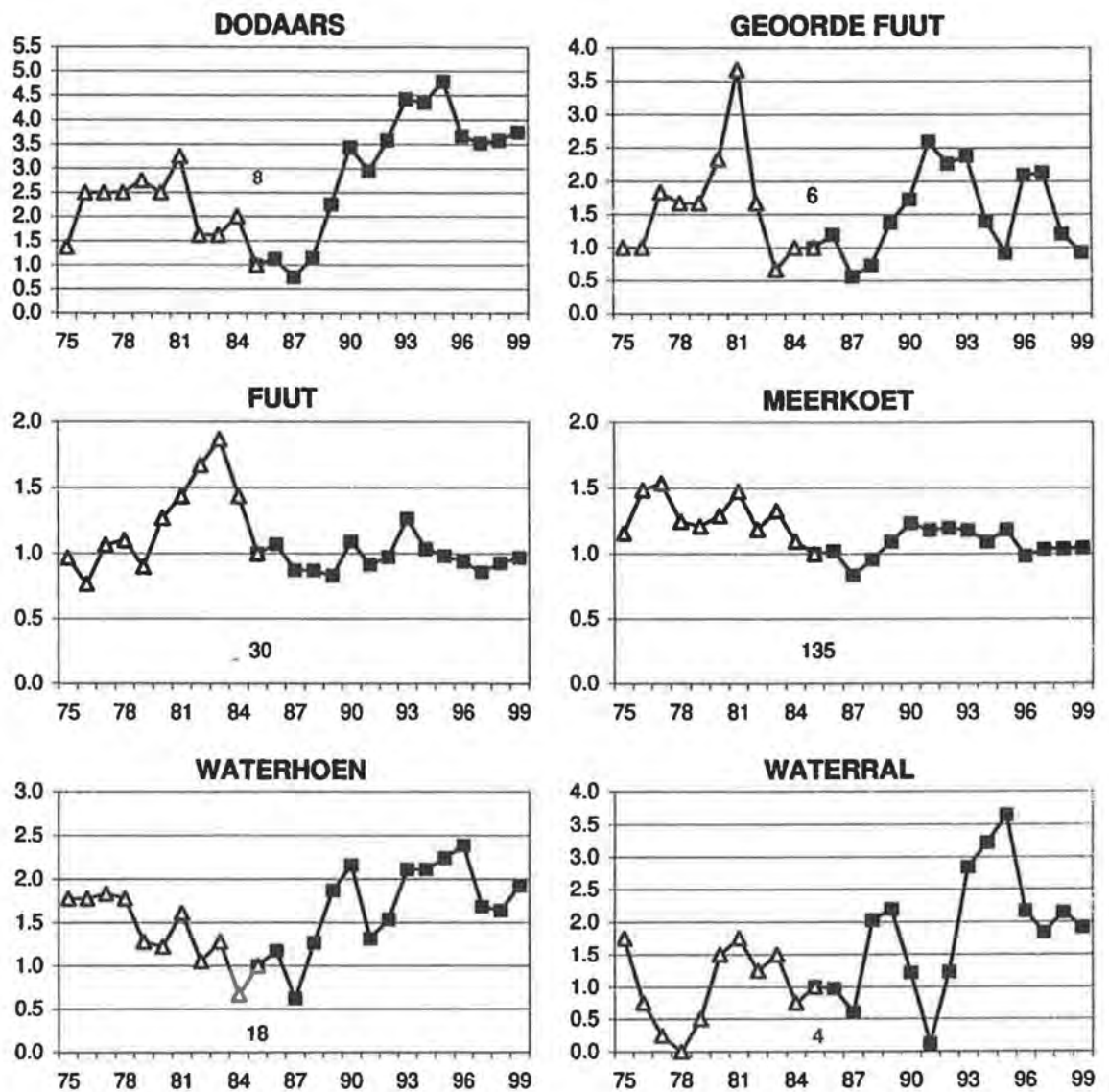
Figuur 3.8. Het verloop van de stand van diverse, eventueel door de vos te pakken broedvogels in Meijndel, in de periode 1975-1999, verdeeld in vijf 'ecologische' groepen (A t/m E). De lijnen zijn meestal samengesteld uit twee delen. Het eerste deel, met open driehoekjes, is gebaseerd op inventarisatie van een gebied van 640 hectare. Het tweede deel van de lijn, met zwarte blokjes, is wat betrouwbaarder o.a. door een verbeterde manier van inventariseren sinds 1985. Deze gegevens hebben betrekking op een gebied van ongeveer 1000 hectare, ongeveer de helft van Meijndel. Beide gegevensreeksen werden geïndexeerd op 1985: de stand in dat jaar werd op 1 gesteld. Het aantal toen aanwezige broedparen staat met een getal in elk grafiekje aangegeven. De gegevens werden in het veld verzameld door de Vogelwerkgroep Meijndel.

B. Eenden



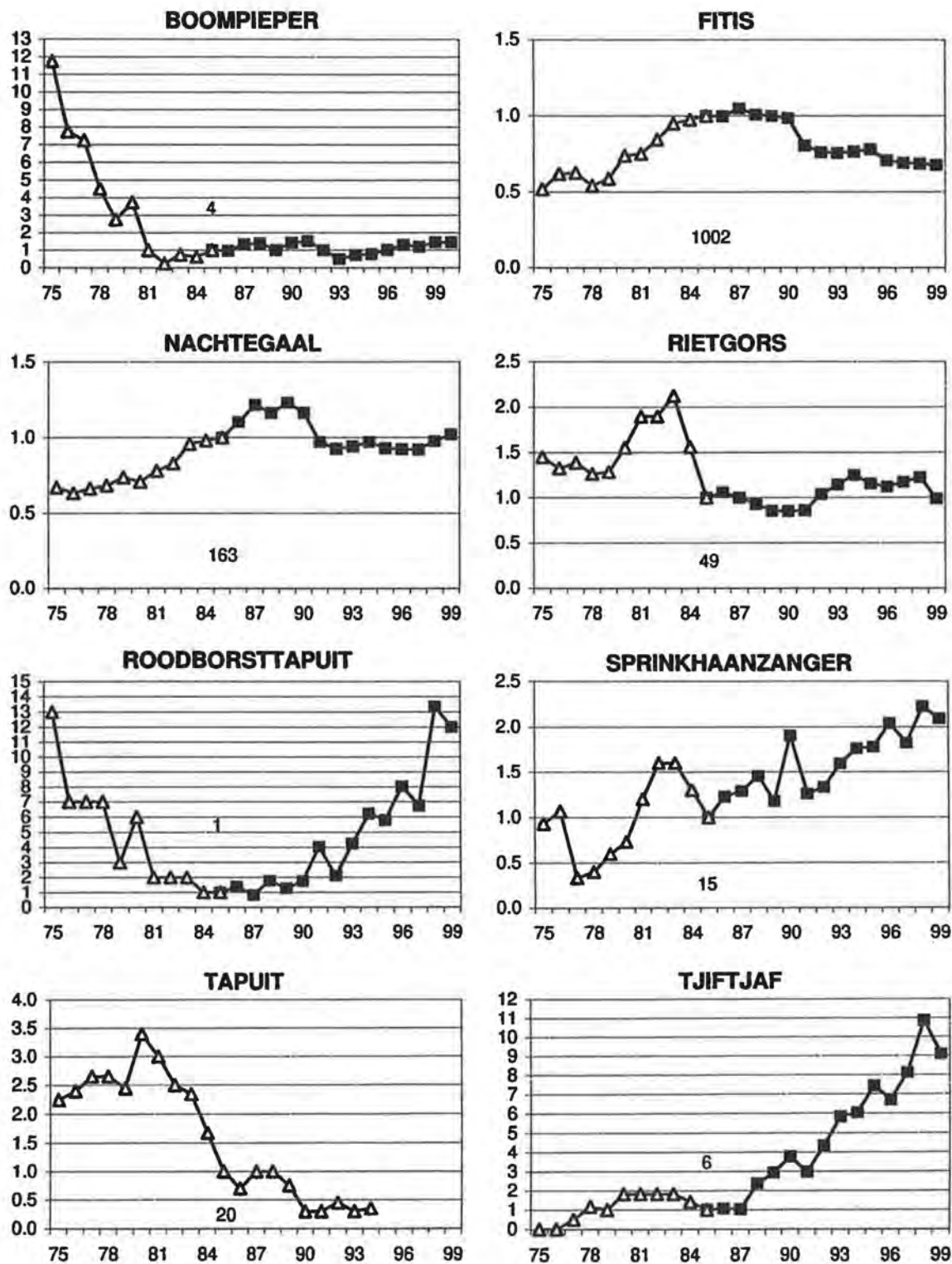
Figuur 3.8 Vervolg

C. In of naast water broedend



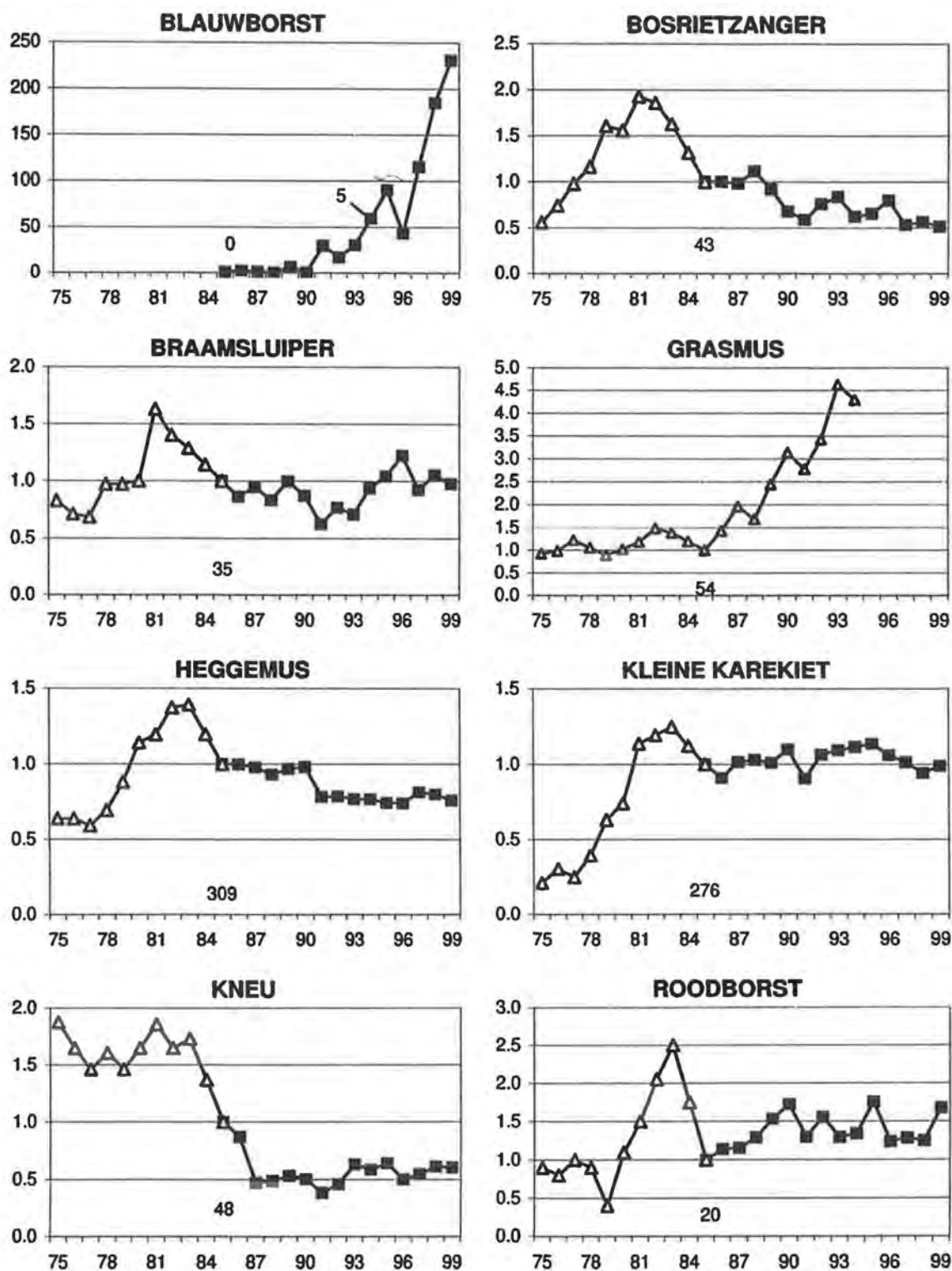
Figuur 3.8 Vervolg

D. Zangvogels - grondbroeders



Figuur 3.8 Vervolg

E. Zangvogels - vaak (bijna) grondbroeder



Figuur 3.8 Vervolg

werden geïndexeerd op basis van het jaar 1985. Dit betekent dat het aantal in 1985 aanwezige broedparen (zie het getal in de grafiek) op 1 werd gesteld en het aantal in de andere jaren daaraan werd gerelateerd. Broedden er in 1985 dus 13 scholeksters in die kavels (figuur 3.8A), en twee jaar eerder nog 26, dan waren dat er tweemaal zoveel; het driehoekje van 1983 staat in de grafiek dus op 2.0. Op deze manier is de toe- of afname van elke soort steeds op dezelfde manier weergegeven en dus goed vergelijkbaar. Soms is het aantal broedparen (aangegeven door het losse getal in elk grafiekje) waarop de index is gebaseerd erg laag; in dat geval is het verloop van de grafiek meestal erg chaotisch en zegt toe- of afname niet zoveel (zie bijvoorbeeld de waterral in figuur 3.8C).

De gegevens van het eerste deel van de grafiek, tot 1985, zijn niet heel erg betrouwbaar omdat bijvoorbeeld niet werd gecorrigeerd voor het in sommige jaren niet inventariseren van bepaalde kavels. Het tweede deel van de lijn in de afzonderlijke grafiekjes (zwarte blokjes) heeft een wat hogere betrouwbaarheid, mede door een verbeterde manier van inventariseren sinds 1985. Deze gegevens hebben betrekking op een gebied van ongeveer 1000 hectare (begraasd en onbegraasd), dat is ongeveer de helft van Meijndel. Ook weer op basis van de stand in 1985 werd voor elke soort met het computerprogramma TRIM (Pannekoek & van Strien, 1998) voor elk volgend jaar uit de inventarisaties een index berekend.

Van de grotere grondbroeders zijn fazant en houtsnip sterk achteruitgegaan in de onderzochte periode (figuur 3.8A); de laatste is zo goed als verdwenen in de onderzochte kavels. De meeste eenden (figuur 3.8B) zijn de laatste twintig jaar (in Meijndel) behoorlijk stabiel in aantal, mogelijk gaat de tafeleend geleidelijk wat achteruit. De bergeend lijkt na een hoogtepunt in het midden van de tachtiger jaren nu op zijn retour. Het broedsucces van de eenden is in Meijndel niet systematisch bijgehouden, maar is door het optreden van de vos waarschijnlijk lager dan voorheen, zonder dat dit de aantallen van de meeste soorten blijkbaar beïnvloedt. Voor Berkheide zijn echter wel gegevens beschikbaar over broedsucces (uitgedrukt als percentage vrouwtjes die later in het seizoen jongen meevoeren). Voor dit terrein zien we, bij vergelijking tussen 1982-1984 (toen de vos wellicht al enige invloed had) en 1995-1997, zowel een achteruitgang in broedsucces als in aantal broedparen (tabel 3.5). Dit laatste is dus een opvallend verschil met Meijndel; de oorzaak van dat verschil is nog onduidelijk. Bij de drie futen, de meerkoet, het waterhoen en de waterral (figuur 3.8C) is het aantal broedparen in Meijndel in de loop van de jaren gelijk gebleven (geoorde fuut, fuut en meerkoet) of toegenomen (overige drie soorten).

Tabel 3.5. Broedsucces van eenden in Berkheide (percentage vrouwtjes met jongen) en aantal broedparen waarop dat gebaseerd is. Gegevens voor 1982-1984 uit van Ommering & Verstrael (1987), voor 1995-1997 uit de Leeuw e.a. (2000).

soort	gemiddeld percentage vrouwtjes met jongen		gemiddeld aantal broedparen	
	1982-1984	1995-1997	1982-1984	1995-1997
bergeend	49	11	37	9
wilde eend	32	17	112	61
krakeend	57	14	51	27
kuifeend	46	22	133	92
tafeleend	74	30	27	15

Met de meeste op de grond broedende zangvogels in Meijndel, zoals de nachtegaal, gaat het goed (figuur 3.8D). Alleen de tapuit en de boompieper zijn sterk achteruitgegaan en vrijwel uit het duin verdwenen; hierbij spelen waarschijnlijk vooral de omstandigheden in het overwinteringsgebied een rol, want dit beeld van achteruitgang is een landelijk beeld. De groep soorten die meestal laag in de vegetatie en dus nog binnen het bereik van de vos broedt, geeft een wisselend beeld te zien (figuur 3.8E). Bosrietzanger en heggemus zijn achteruitgegaan, de kneu neemt sinds de steile achteruitgang van 1983 tot 1987 langzaam maar zeker toe, de blauwborst is een nieuwkomer en neemt geweldig toe, net als de grasmus. De overige drie soorten blijven gelijk of nemen langzaam toe.

Overigens moet men zich realiseren dat we hierboven gezocht hebben naar *aanwijzingen* voor de invloed van de vos door correlaties te zoeken tussen zijn voorkomen en dat van mogelijke prooidieren; zulke correlaties kunnen echter nooit een *bewijs* vormen voor de invloed van de vos op die soorten. Ook moeten we in gedachten houden dat ongeveer tegelijk met de vos nog twee andere grote predatoren in het duin verschenen, de buizerd en de havik.

3.5. Conclusies

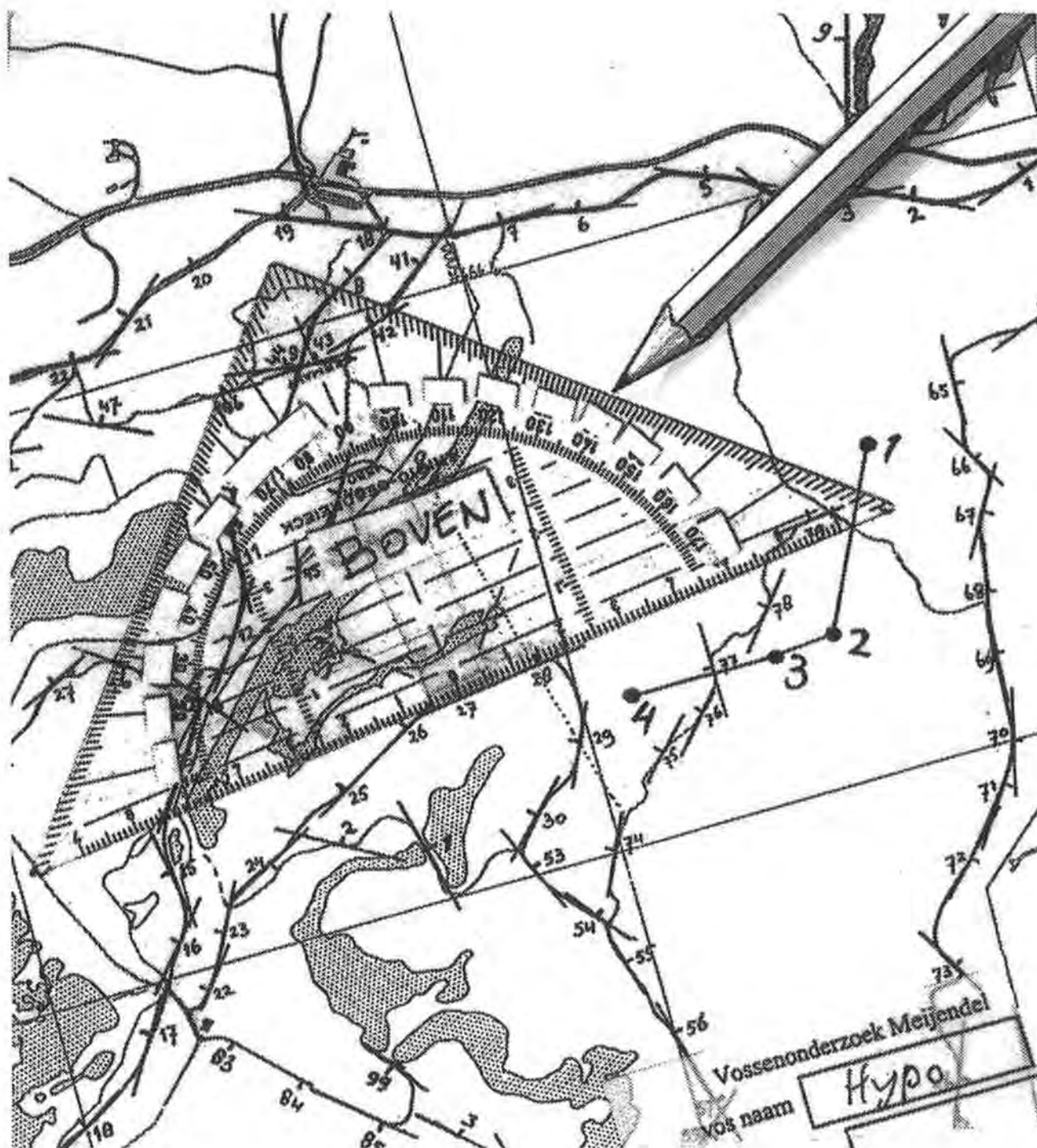
Bij het onderzoek naar het voedsel van de vos in Meijndel en Berkheide deden zich nauwelijks verrassingen voor. Voedselonderzoek bij de vos is al meer dan honderd keer verricht, in alle delen van zijn verspreidingsgebied dat het hele noordelijk halfrond omvat plus Australië. Steeds weer blijkt de vos een heel brede voedselkeuze te hebben, waarbij zijn voorkeur meestal uitgaat naar het voedsel dat hij het gemakkelijkst kan bemachtigen. In feite kan men met een grondige kennis van de ecologie van een gebied voorspellen hoe de samenstelling van het vossenvoedsel ter plaatse is: 1. alle daar voorkomende zoogdiersoorten (inclusief door de mens gehouden dieren) kleiner dan de vos zelf, met een voorkeur voor haasachtigen (hier: konijn) en woelmuizen (hier: veldmuis) en een afkeer van spitsmuizen; 2. vogeleieren, hagedissen, regenwormen, insecten, vruchten, enzovoort; 3. alle vogels (inclusief door de mens gehouden vogels) kleiner dan de vos zelf, voor zover ze binnen zijn bereik komen (bijvoorbeeld op nesten of slapend); 4. aas (ook van grotere dieren) en afval van de mens. Uit studies naar de voedselsamenstelling kan men vrijwel nooit conclusies trekken over de mate van predatie op de diverse prooidiersoorten, daarvoor moet men onderzoek doen naar die prooidiersoorten zelf.

Twee aspecten van het vossenvoedsel in Meijndel en Berkheide springen enigszins in het oog: de konijnenconsumptie is, zelfs ondanks de bekende voorkeur van de vos voor konijnen, hoger dan verwacht werd op basis van de konijnenstand, die door velen als laag wordt ervaren (zie paragraaf 3.4). Ook de consumptie van menselijk afval is lager dan verwacht, vanuit het beeld dat de vossen veel het achterland in zouden trekken om daar op gemakkelijke wijze voedsel te halen. Het eerste zou kunnen betekenen dat de voorkeur van de vos voor konijnen zó groot is, dat de vossen de konijnenpopulatie op het huidige niveau kunnen houden; dat niveau zelf is wellicht vooral tot stand gekomen door een combinatie van myxomatose en vooral VHS; de komst van deze laatste ziekte valt ongeveer samen met het begin van de stabiele konijne aantallen in Meijndel (paragraaf 3.4).

Het tweede min of meer verrassende aspect, de geringe afvalconsumptie, wordt wellicht veroorzaakt door een combinatie van factoren: de vossen gaan minder dan verwacht op zoek naar voedsel buiten het duingebied (zie hoofdstuk 8), de onderzochte keutels werden verzameld buiten het 'toeristische' deel van Meijndel en buiten de invloedssfeer van de strandtenten, de afvalbakken zijn goed geconstrueerd en de bezoekers van Meijndel gaan goed met hun afval om.

Het onderzoek naar de inhoud van magen van ingezamelde vossen gaf een (gezien de beperkte hoeveelheid gegevens overigens niet zo betrouwbaar) beeld van het voedsel van de vos in de duinzoom en in 'stad & land'. Langs de rand van het duin eten de vossen nog relatief veel 'duinvoedsel', zoals konijnen, muizen en vruchten, in dorp, stad en platteland (samengevoegd) meer vogels, kip, appel, insecten en hun larven en eetbaar (composthopen!) en oneetbaar afval. De hoeveelheden genuttigd afval (13 % eetbaar en bijna 8 % oneetbaar) waren niet zo hoog als men in het algemeen wel denkt.

Er zijn uit de gegevens van de vogel-inventarisaties in Meijndel weinig aanwijzingen gevonden dat de vogelstand negatief beïnvloed wordt door de vos. Wel zijn de meeuwenkolonies na de komst van de vos geheel uit het duin verdwenen, zoals te verwachten was. Mogelijk heeft de vos ook bijgedragen aan de achteruitgang van de grotere grondbroeders als fazant, wulp, kievit, scholekster en houtsnip, en de bergeend. Bij verreweg de meeste vogelsoorten is echter geen invloed van de komst van de vos te bespeuren.



Figuur 4.1. Het intekenen van vossenverplaatsingen aan de hand van zendersignalen. Punten 1 t/m 4 geven de looproute van de hypothetische vos 'Hypo' gedurende het laatste uur, tot zo'n twaalf minuten geleden (zie ook figuur 4.2). De vorige richtingbepaling, twee minuten geleden, vond plaats bij piket 29 en resulteerde in de fijne stippellijn. Op dit moment wordt de vos (de auto staat geparkeerd bij piket 27) gepeild op 140° . Als de lijn tussen piket 27 en de potloodpunt is getrokken, zal deze kruisen met de stippellijn bij het einde van de infiltratieplas: punt 5 in de looproute van de vos.

4. Ruimtelijke structuur van de populatie

4.1. Methoden

4.1.1. Telemetry

Vossen in de Zuid-Hollandse duinen zijn vaak overdag actief. Toch zijn er hulpmiddelen nodig om voldoende te weten te komen over hun leefwijze en aantal. Het belangrijkste hulpmiddel is de 'radio-telemetry'. Hierbij worden vossen uitgerust met een zender, zodat hun bewegingen op afstand zijn te volgen zonder dat hun gedrag beïnvloed wordt. Elke zender heeft zijn eigen zendfrequentie op de 30 MHz-band, zodat nooit verwarring ontstaat over de identiteit van de gevolgde vos. Het zendersignaal bestaat uit losse piepjes, meestal 20 tot 30 per minuut. Bij de meeste toegepaste zenders was het aantal per minuut uitgezonden piepjes afhankelijk van de lichaamstemperatuur. Dat maakte het mogelijk onderscheid te maken tussen levende en dode vossen; als de zender te langzaam piepte, werd de vos in het veld opgezocht om te kijken wat er aan de hand was.

Voor het bepalen van territoriumgrootte en populatiestructuur was aanvankelijk een onderzoeks-terrein gekozen van ongeveer 1200 ha groot, globaal tussen Wassenaarseslag en de Vallei Meijndel. Na ruim een jaar werd besloten om het in te krimpen tot zo'n 600 ha, globaal tussen Wassenaarseslag en de lijn voormalige watertoren Wassenaar - Sprang Pi, onder het motto dat het beter is veel te weten van een klein gebied dan weinig van een groot gebied. Het vangen van volwassen vossen werd beperkt tot het onderzoeksgebied, maar vaak bleken de daar gevangen vossen toch (ook) elders te leven.

Het lokaliseren en volgen ('peilen') van een gezenderde vos werd meestal met een auto gedaan. Dit veroorzaakt minder storing, vooral 's nachts, dan te voet het veld in gaan. Bovendien is voor het volgen van actieve vossen en een enigszins nauwkeurige plaatsbepaling snelle verplaatsing van de onderzoeker nodig. Tenslotte is het voordeel van een auto zijn (relatieve) geriefelijkheid bij slecht weer en in het donker. Op de auto was een draaibare richtinggevoelige antenne gemonteerd, voorzien van een gradenboog. Al draaiend aan de antenne werd geprobeerd de stand te vinden waarbij het signaal het zachtste was, omdat het menselijk oor beter onderscheid kan maken tussen zachte tonen dan tussen harde. Op de gradenboog kon dan worden afgelezen in welke richting de vos (c.q. de zender) zich bevond ten opzichte van de richting van de auto. Om de kompasrichting van de auto te bepalen, was een goede oriëntatie in het terrein en goed kaartlezen noodzakelijk. Om het aantal fouten hierbij te minimaliseren, werd zoveel mogelijk gebruik gemaakt van vooraf bepaalde 'peil-lokaties', langs het pad aangegeven met een genummerd piket. De plaats van elk piket en de kompasrichting van de auto aldaar was op de kaart aangegeven. De richting waarin de vos zich bevond kon op de kaart worden ingetekend door een gradenboog met de basis langs het 'piket-lijntje' op de kaart te leggen (0 en 180 graden is rechtvoor of -achter) en de gemeten hoek uit te zetten (figuur 4.1). Door de auto direct na zo'n peiling een stuk te verplaatsen en daarvandaan opnieuw de richting van de vos te bepalen, was een kruispeiling verkregen en was de lokatie van de vos bekend.

Van elke zo verkregen lokatie (peiling) werd op grond van ervaring de nauwkeurigheid geschat in vier klassen:

1. zeer nauwkeurig: de vos werd gezien of in een hol gepeild; deze nauwkeurigheid werd bij 4.5 % van de peilingen bereikt.

2. nauwkeurig: de richting kon nauwkeurig worden vastgesteld, de afstand tot de vos was niet al te ver (minder dan 400 m) en de vos verplaatste zich niet al te snel (dit laatste in verband met het tijdsverloop tussen de twee richtingpeilingen die samen een kruispeiling vormen); de op de kaart ingetekende lokatie is daardoor niet verder dan maximaal 50 m verwijderd van de werkelijke lokatie van de vos; 83.9 % van de peilingen.
3. onnauwkeurig: de richting van de vos kon minder nauwkeurig worden vastgesteld, de vos was verder weg dan 400 m of de vos verplaatste zich snel; de op de kaart ingetekende lokatie kan tot 200 m verwijderd zijn van de werkelijke lokatie van de vos; 10.6 % van de peilingen.
4. zeer onnauwkeurig: alleen een vage richtingbepaling was mogelijk, geen kruispeiling; 1 % van de peilingen.

Het signaal wordt door de zender uitgezonden via een lus-vormige antenne. Dat brengt met zich mee dat het signaal niet naar alle kanten even sterk uitstraalt, in het vlak van de lus is het het sterkst. Hierdoor wordt het mogelijk om vast te stellen of de vos (c.q. de zender) beweegt of niet. Als niet aan de ontvangantenne wordt gedraaid en de ontvangen piepjes variëren toch in sterkte, dan draait blijkbaar de uitzendantenne en is de vos dus actief. Aan elke peiling werd dus ook toegevoegd of de vos actief was of niet.

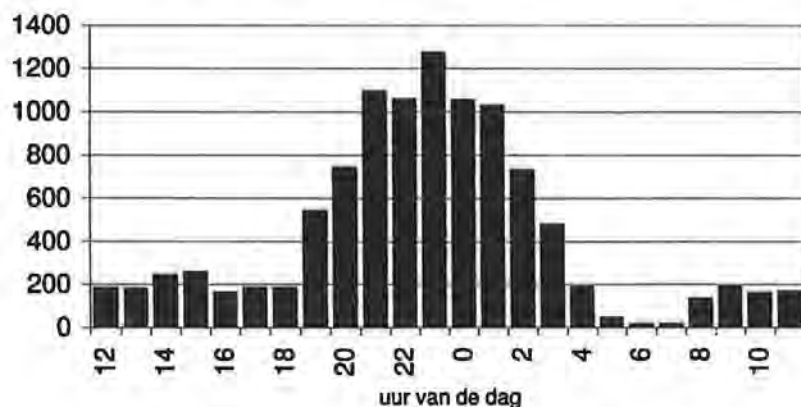
Het peilen van vossen kon op twee manieren worden gedaan. Een vos kon enige tijd (of een hele nacht) worden gevolgd, waarbij elke vijf tot twintig minuten een peiling werd verricht (series peilingen), of een vos kon eenmalig worden gepeild waarna de aandacht naar de volgende vos uitging (losse peilingen). Bij elke peiling werd ook aangegeven of het een losse peiling betrof of dat hij deel uitmaakte van een serie. Het gebruikte formulier staat afgebeeld in figuur 4.2. In totaal werden in de loop van het onderzoek 10.299 peilingen van 61 vossen verzameld. De meeste peilingen werden verricht gedurende de nacht (figuur 4.3), hoewel de vossen van Meijndel en Berkheide ook veel overdag actief zijn.

Peilformulier vossen Meijndel									
naam		nr.		frekw.		ppm		jr.	
Hypo		62		.355		28		99	
blz.		4							

krt nr.	fix nr.	datum	tijd	peiling			opmerkingen, observaties, koördinaten	P
				nwk 1-4	akt. 0/1	k f		
5	1	12/5	22.05	2	1	T		HF
	2	"	22.16	2	1			
	3	"	22.38	2	1			
	4	"	22.50	2	1			
	5	"	23.02					

Figuur 4.2. Het formulier waarop de peilingen van de zendervossen werden genoteerd, ingevuld met de looproute van vos Hypo uit figuur 4.1. In de kop staan achtereenvolgens de naam van de vos, zijn nummer, de frequentie waarop de zender uitzendt, het aantal piepjes per minuut bij een levende vos (als de temperatuur daalt, daalt meestal ook het aantal piepjes), het jaar en het blad- of dossiernummer van het dossier van deze vos. De meeste kolommen spreken voor zichzelf, zie ook paragraaf 4.1.1; k f staat voor 'continue fix', in deze kolom worden de series peilingen, bestaande uit bij elkaar horende, kort na elkaar gemaakte peilingen, met een lijntje verbonden; in de kolom P worden de initialen van de 'peiler' gezet, de medewerker(s) die de peilingen verricht.

Aantal peilingen in elk uur van het etmaal



Figuur 4.3. Een weergave van de activiteit van de medewerkers aan het vossenonderzoek: het aantal verzamelde peilingen van gezen- derde vossen, verdeeld naar het uur van de dag waarin ze verza- meld werden.

De zenders werden betrokken van het Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek (IBN, thans: Alterra) in Wageningen, waar ze vervaardigd werden door de Afdeling Onderzoekstechniek. Het ging om twee typen, halsbandzenders en buikzenders, beide zendend op de 30 Mhz-band. De halsbandzenders (150-160 gram) werden bij volwassen omgehangen, met een aan de nekdicke aangepaste halsbandlengte. Buikzenders werden bij 18 jonge vossen met een gewicht van mini- maal 1800 gram los in de buikholte geïmplantéerd door dierenarts Sonja Frantzen, Den Haag. Een buikzender woog ongeveer 30 gram en had ongeveer hetzelfde soortelijk gewicht als weefsel, zodat de zender het dier niet als een 'steen op de maag' lag. De buitenzijde was bedekt met een coating die weefselreacties voorkwam. Bij sectie van drie dieren die korter of langer een buikzen- der meedroegen bleken geen afwijkingen aanwezig, afgezien van een lichte roodverkleuring van het darmvlies bij twee dieren. Bij één van de drie was de zender 'gevangen' in een darmvlieslus, wat de darmbeweging enigszins gehinderd zou kunnen hebben.

Helaas kregen we te kampen met veel zenderuitval. Soms viel een zender reeds na enkele dagen uit. In een enkel geval was een simpele draadbreek (als gevolg van een loszittende en dus steeds bewegende batterij) de oorzaak, maar in de meeste gevallen was het uitvallen vermoedelijk te wijten aan een te hoog stroomgebruik door onvoldoende geteste onderdelen. Als een zender uit de lucht verdween, werd in het algemeen eerst in de wijde omgeving met de auto naar het sig- naal gezocht, en later met een vliegtuig, in de hoop dat de vos ver weg was gelopen. Als ook dan nergens de piepjes van de zender konden worden opgevangen, werd aangenomen dat hij was uitgevallen. Van sommige vossen werd door observatie later daadwerkelijk het uitvallen van de zender aangetoond. Voor het vliegend zoeken werd gebruik gemaakt van een vliegtuigje van de Special Air Services in Teuge of van de Zuid-Hollandse Vliegclub op vliegveld Valkenburg. Meestal werd het gehele kustgebied tussen IJmuiden en Hoek van Holland afgezocht, in Zuid-Holland tot op ongeveer 15 kilometer landinwaarts. Het zendersignaal is, vliegend op een hoogte van 400-500 meter, minstens op twee kilometer (buikzender) en vaak tot op vijf kilometer afstand te ontvangen.

4.1.2. Vangen

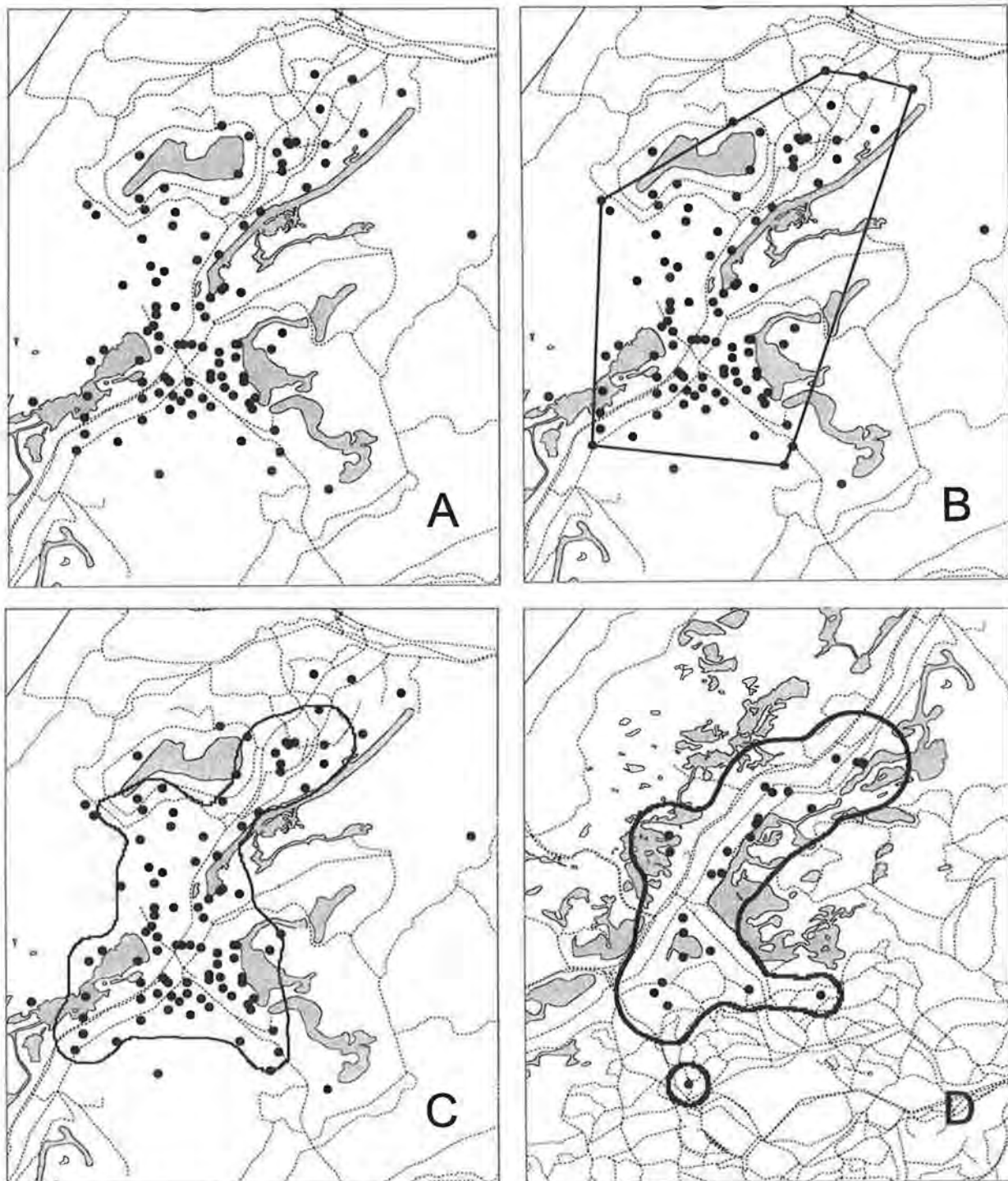
Om vossen te kunnen merken en/of uitrusten met een zender moesten ze eerst gevangen wor- den. Daartoe werd een heel scala aan methoden toegepast. De meeste volwassen vossen ($n = 63$) werden gevangen met geborgde strikken, geplaatst op wissels (looppaadjes). Omdat de vossen in Meijndel en Berkheide ook overdag actief zijn, werden de strikken vijf- á zesmaal per etmaal gecontroleerd om de dieren er niet te lang in te laten zitten. De borg voorkwam dat de strik zo ver dichtschroef rond de hals van de vos, dat het dier stikte. De minimale omtrek van de overblijvende

lus bedroeg 25 cm. Soms kwam een vos er behalve met zijn nek ook met een voorpoot in, zodat de strik toch te strak kwam te zitten, rond de schouder. Andere mogelijkheden waren dat de vos met kop en de twee voorpoten erdoorheen stapte zodat de strik om de buik ging zitten, of dat de strik om achterhoofd en door de geopende bek dichtschoof. Al dit soort situaties moet niet te lang duren, omdat de gevangen vos zich beschadigen kan door te blijven worstelen. Er zijn overigens geen ongelukken (dode of verwonde vossen) met vangen gebeurd.

Enkele volwassen vossen ($n = 3$) werden gevangen door hen in staande 'hazennetten' (geleend van het IBN te Wageningen) te jagen. Daartoe werden met inzet van veel DZH-medewerkers drijfjachten georganiseerd, waarbij terreindelen werden uitgekamd waarvan vermoed werd dat er overdag vossen sliepen. Deze methode werd ook gebruikt om bekende, reeds gezenderde vossen ($n = 7$) gericht terug te vangen om de zender te kunnen vervangen, en soms om boven de grond verblijvende jonge vossen te vangen ($n = 4$). Drie dieren, een volwassen vos en twee jonge, werden met pootstrikken gevangen op voer- of speelplaatsen. Vier jonge vossen werden met de hand gevangen, drie 's nachts in het verblindende licht van de autokoplampen en een niet-schuwe overdag. De meeste jonge vossen ($n = 104$) werden gevangen door de ingangen van de burchten waarin ze zaten af te sluiten met fuikkooitjes in; vijf grotere jongen vingen we met strikken en drie jongen werden uitgegraven.

Ook van anderen kregen we nog enkele vossen in handen die door ons geormerkt werden, en wel uit Den Haag, van de Meijendelse weg (aangereden door een eend...), uit Berkheide (een klein jong) en uit Noordwijk. Drie jonge vosjes werden na botsingen met auto's opgevangen door de dierenambulance of de politie, opgekalafaterd en door ons gemerkt en losgelaten. In elk geval één daarvan overleefde, want die werd twee maanden later elders geschoten. Tenslotte bracht een DZH-medewerker ons in augustus 1998 een magere en zieke volwassen vos die hij met de hand had gevangen bij pompstation Scheveningen. Wij sloten hem op in een schuurtje, waar hij met veel voedsel in vier dagen weer op krachten kwam en werd losgelaten. Wat we echter niet gemerkt hadden, was dat hij de snoeren van de twee vriezers had doorgebeten. Dit leidde tijdens de aansluitende vakantieperiode tot een (geurige...) ramp, waarbij veel verzameld materiaal (schedels, magen, bloedmonsters e.d.) 'verloren' ging doordat de etiketten onleesbaar werden.

De gevangen vossen werden meegenomen naar het veldlaboratorium, indien nodig voor korte tijd opgesloten in een grote kist, gewogen, gemeten (lengte achtervoet) en onderzocht op afwijkingen en conditie. Bij volwassen vossen werd het gebit bekeken en werd beoordeeld of het een jonge vos was, dat wil zeggen of hij maximaal het jaar ervoor geboren was. Leek hij ouder, dan werd een kies (de eerste premolaar in de bovenkaak) getrokken voor latere leeftijdsbepaling (zie paragraaf 6.3). Daartoe werd de vos verdoofd met een mengsel van 'Ketamine 10 %' (ketamine hydrochloride, 0.05 ml per kilo lichaamsgewicht) en 'Domitor' (medetomidine hydrochloride, 0.1 ml) en na behandeling weer bijgebracht met 'Antisedan' (atipamezole hydrochloride, 0.05 - 0.1 ml). Van vrijwel alle vossen werd 0.5-1 ml bloed afgenomen uit de halsader, voor genetisch onderzoek. Deze handelingen gebeurden onder supervisie van dierenarts Sonja Frantzen. Elke vos kreeg een individueel genummerd oormerk (met adres) in elk oor. Bij de jonge vossen kreeg elke jaargang zijn eigen kleur. Mannetjes kregen reflecterend materiaal (Scotchlite) op de voorkant van het oormerk in het linkeroor en op de achterkant van het oormerk in het rechteroor, vrouwtjes omgekeerd. De halsbandzender werd op lengte gemaakt, ten behoeve van visuele waarneming individueel herkenbaar gemaakt met Scotchlite in diverse kleuren en patronen, gecheckt op zendersignaal en omgehangen. Tenslotte kreeg elke zendervos een naam, waarbij meestal de vanger of zijn familie de inspiratiebron was. Gevangen vossen werden zo kort mogelijk na het vangen nabij de vangplaats vrijgelaten, zodra ze goed van de eventuele verdoving waren bijgekomen.



Figuur 4.4. Voorbeelden van de weergave en uitwerking van de verzamelde peilgegevens van territoriale vossen.

- A. Alle peilingen van vos Dorus met een nauwkeurigheidscategorie 1 of 2 in Periode 5 zijn als stippen weergegeven.
- B. De buitenste 5 % van de peilingen viel af als uitbijter ('outlier'); in dit geval werden daarbij ook twee peilingen met de hand verwijderd, de twee aan de noordwestzijde van de Ganzenhoekplas. De resterende stippenwolk werd omlijnd; het resultaat is de (95%) Minimum Convex Polygoon (MCP).
- C. Als in B. De resterende stippenwolk werd nu beschreven met de 90%-Kernel Contour, die in de meeste gevallen een goede aanduiding van het werkelijk gebruikte territoriale gebied oplevert.
- D. Als het aantal peilingen laag is, geeft de 90%-Kernel Contour een sterk overtrokken beeld van de oppervlakte van het activiteitsgebied, de lijn wordt ruim om de peilingen heen getrokken. Voorbeeld van vos Eefje in Periode 2, waarbij alle 31 (deels over elkaar heen liggende) peilingen werden meegenomen.

Voor het gebruik van niet bij wet toegelaten vangmiddelen werd een ontheffing verkregen van het Ministerie van Landbouw, Natuurbeheer en Visserij. Het vangen en behandelen van levende vossen viel onder de Wet op de Dierproeven. De opgestelde protocollen werden getoetst en goedgekeurd door de Dierexperimenten-commissie van de Koninklijke Nederlandse Academie voor Wetenschappen.

4.1.3. Gegevensverwerking en weergave

De peilingen werden 'in het veld' per vos bijgehouden op een formulier en een bijbehorende kaart (zie figuur 4.1 en 4.2). Van tijd tot tijd werden de gegevens ingevoerd in de computer, in een spreadsheet. Daaruit werden ASCII-bestanden geselecteerd en ingevoerd in ArcInfo; later werden punt-gegevens via Excel-databases ook rechtstreeks ingevoerd in ArcView. Verdere bewerking en het maken van kaarten gebeurde met ArcView. Met behulp van de Animal Movement Extensie (Hooze & Eichenlaub, 1997) werden van de verzamelde peilpunten (lokaties), voor zover het territoriale vossen betrof, de Minimum Convex Polygoon (MCP) en de 90 % kernel-contour (KC, of 90%KC, Silverman, 1986) gegenereerd. De MCP wordt gevormd door een lijn die de buitenste punten van een stippenwolk met elkaar verbindt (figuur 4.4 A en B). Kernel-contouren worden gegenereerd met een wiskundige berekening van de kans dat de vos zich ergens bevindt, op basis van de verzameling peilpunten. In de praktijk blijkt dat de 90 %-contour (de kans is 90 % dat de vos zich op een willekeurig moment daarbinnen bevindt) de werkelijke waarnemingen het best omsluit (figuur 4.4 C) en dus de beste weergave van de ligging van het territorium biedt, als er tenminste voldoende peilingen voorhanden zijn. Bij een gering aantal peilingen valt de 90 % contour erg ruim rond de stippenzwerm (figuur 4.4 D).

Voorafgaand aan deze bewerkingen werd de verzameling peilpunten ontdaan van alle 'dubbele' peilingen, dat wil zeggen peilingen van de niet-actieve vos op dezelfde plaats binnen 90 minuten na de vorige. Ook werden (voor deze bewerking) alle duidelijke 'uitstapjes' buiten het normale activiteitsgebied buiten beschouwing gelaten, evenals de peilingen met een onnauwkeurigheidsklasse 3 of 4. Tenslotte werd de 'buitenste' 5 % van de peilingen buiten beschouwing gelaten met behulp van de Outlier Removal functie van de Animal Movement Extensie. Van enkele plaatstrouwe vossen waren zo weinig gegevens beschikbaar dat geen Outlier Removal werd toegepast en alle onnauwkeurige peilingen (klasse 3) ook werden meegenomen in de analyse. Aan de andere kant werd bij sommige vossen een grotere Outlier Removal toegepast (meestal 8 %, zie ook tabel 4.1), als we de indruk hadden dat dan een betere voorstelling van hun werkelijk activiteitsgebied verkregen werd.

De onderzoeksperiode, 1997 tot en met 1999, werd ingedeeld in vijf perioden, aangeduid als Periode 1 t/m 5. De indeling is vooral gebaseerd op de belangrijkste vangperiodes, wanneer weer een aantal 'nieuwe' vossen zijn intrede deed in het onderzoek. De perioden hebben echter ook biologische betekenis, omdat ze elk (ongeveer) samenvallen met herfst/winter en voorjaar/zomer. De precieze indeling is:

- Periode 1: januari - september 1997
- Periode 2: oktober 1997 - januari 1998
- Periode 3: februari - oktober 1998
- Periode 4: november 1998 - februari 1999
- Periode 5: maart - oktober 1999.

Als in dit rapport een van deze specifieke Perioden wordt bedoeld wordt steeds een hoofdletter gebruikt, ter onderscheid van het algemene woord 'periode'.

In totaal werden 61 vossen van een halsbandzender voorzien. Door snelle dood of uitval van de zender konden van vier vossen nauwelijks gegevens over hun ruimtelijk gedrag verzameld worden. De resultaten in hoofdstuk 4 zijn dus gebaseerd op peilgegevens van 57 volwassen vossen.

Voor alle kaarten waarop territoria en/of bewegingen van individuele vossen worden weergegeven, gelden de volgende regels:

- Het netwerk van vierkanten bestaat uit de kilometerhokken van de topografische kaarten. Hieraan valt dus de schaal van de kaart af te lezen: de afstand tussen twee door een lijn verbonden kruispunten is altijd 1000 meter.
- Ronde stippen zijn de peilingen van de betreffende vos, dus de plaatsen waar hij op een bepaald moment aanwezig was.
- De dunne doorgetrokken lijnen die de punten onderling verbinden geven de volgorde aan van de peilpunten, maar het tussenliggende tijdsverloop kan zeer variabel zijn, van twee uur tot enkele weken.
- De dikke, geblokte lijnen die sommige peilpunten onderling verbinden, geven aan dat er minder dan twee uur verlopen is tussen de opeenvolgende peilingen; meestal is dat overigens minder dan een half uur.
- Als er op een kaart verschil is in dikte van de omlijning van territoria, dan geven de dunne lijnen mannetjes aan en de dikke lijnen vrouwtjes.

4.2. Territoriale vossen

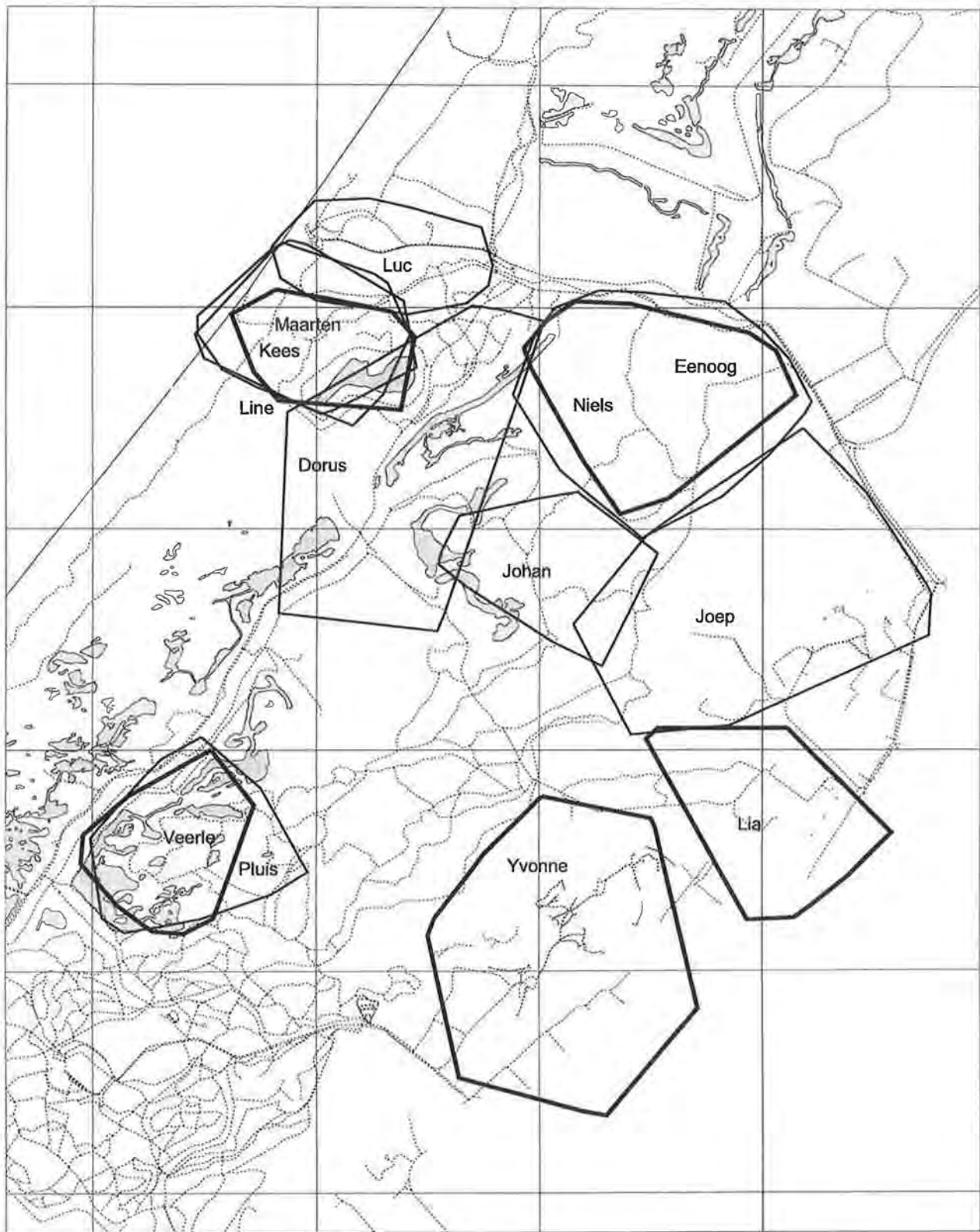
4.2.1. Ruimtelijk gedrag

Veel gezenderde vossen besteedden vrijwel al hun tijd binnen een duidelijk begrepsd gebied van niet al te grote omvang. Bij gebrek aan waarnemingen van territoriaal gedrag, zoals het verdedigen van grenzen, classificeren we zulke vossen als territoriaal op grond van twee criteria: duidelijke activiteitsbegrenzing en beperkte omvang van het activiteitsgebied. De klassieke manier van in beeld brengen van een territorium is de MCP (zie paragraaf 4.1.3). In de praktijk maken de meeste vossen af en toe uitstapjes (met een duur van hooguit enkele uren) buiten hun normale activiteitsgebied. De beoordeling waar de grens ligt tussen 'normaal' en 'uitstapje' is enigszins subjectief; hoe minder een dier gevolgd is, des te moeilijker (en dus subjectiever) is die beoordeling. Figuur 4.5 toont de MCP's van zeven mannetjes (dunne lijnen) en twee vrouwtjes (dikke lijnen) in het voorjaar van 1999 (Periode 5). Er is enige overlap tussen naburige territoria, maar het is duidelijk dat de territoria in principe bij elkaar aansluiten en het gehele gebied 'vullen'. Voor de goede orde: daar waar geen vossenterritoria zijn ingetekend leven wel degelijk vossen, maar die werden niet gevangen en gezenderd. In figuur 4.5 werden niet alle territoriale vossen afgebeeld, maar voor de duidelijkheid van de figuur van ieder territorium slechts één vos. In figuur 4.6 staan wel alle tegelijkertijd gezenderde territoriale vossen ingetekend. We zien dan dat de onderlinge overlap 'kompleet' is, activiteitsgebieden vallen geheel over elkaar (Kees, Maarten en Line; Pluis en Veerle; Niels en Eenoog) of sluiten elkaar geheel uit (buren). Overigens stammen de gegevens van Eenoog uit een iets eerdere periode (Periode 4) dan die van alle andere afgebeelde vossen.

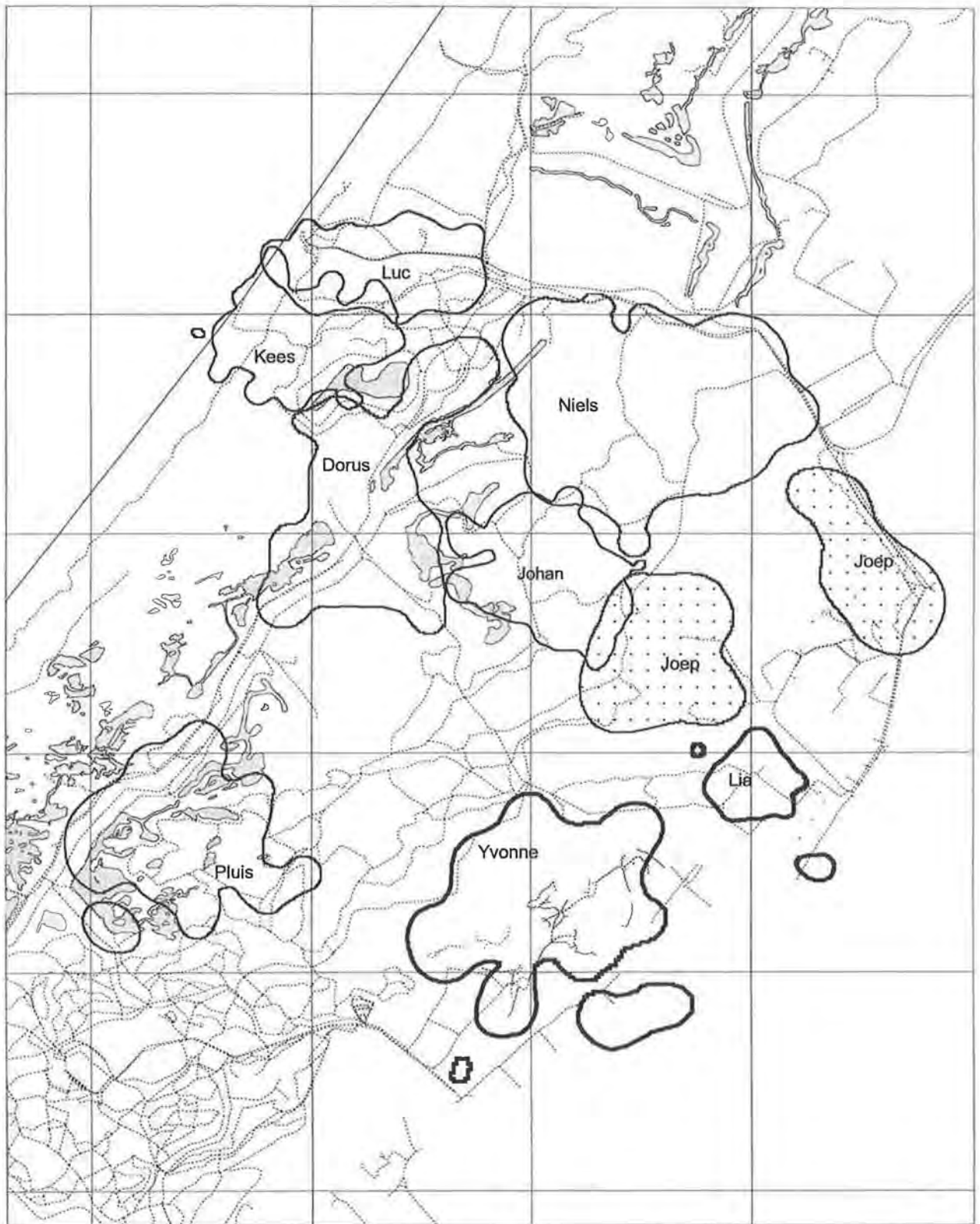
De MCP heeft als nadeel dat hij vaak ook terreindelen omvat die door de vos helemaal niet gebruikt worden. In Meijndel speelt de ligging van de waterpartijen daarbij een duidelijke rol: infiltratieplassen vormen vaak barrières en bepalen daardoor nog al eens de (onregelmatige) vorm van een territorium. Een betere manier van afbeelden van een territorium is door middel van kern-contouren rond de verzameling waarnemingen op de kaart. Figuur 4.7 toont de 90%KC van dezelfde vossen als in figuur 4.5. Er is nu veel minder overlap tussen naburige territoria te zien en duidelijk is ook dat niet-gebruikte terreindelen nu buiten de contour vallen. Bij Dorus is dat bijvoorbeeld het gebied tussen Verlengde hoofdader en Elleboogsprang (midden-rechts van zijn territorium). Het activiteitsgebied van Joep is zelfs geheel in tweeën gedeeld, het nauwelijks gebruikte gebied ertussenin is het toeristische deel van Duinrell. Uit deze figuur wordt ook duidelijk dat er waarschijnlijk nog een vossenterritorium ligt tussen de territoria van Dorus, Niels en Johan.



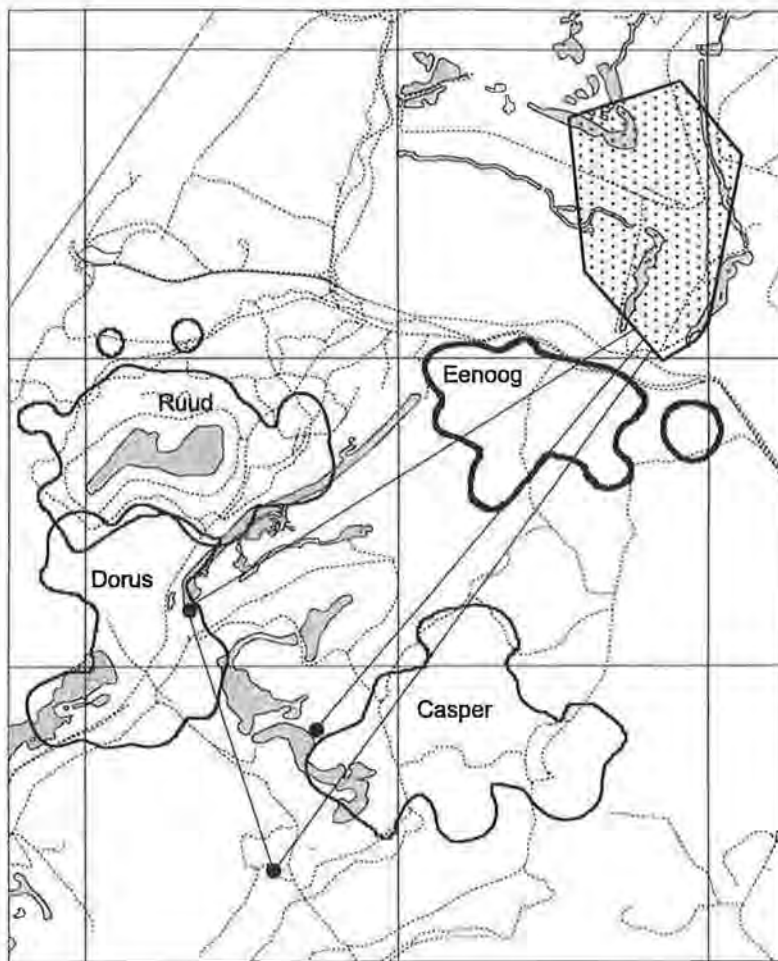
Figuur 4.5. Voorbeeld van de ruimtelijke structuur van de vossenpopulatie. Territoria van negen vossen in de noordelijke helft van Meijndel in Periode 5, voorjaar en zomer 1999, weergegeven als MCP. Dunne lijnen geven territoria van mannetjes weer, dikke lijnen die van vrouwtjes. Het netwerk van vierkanten bestaat uit de kilometerhokken van de topografische kaarten. De afstand tussen twee door een lijn verbonden kruispunten is altijd 1000 meter.



Figuur 4.6. Als figuur 4.5, maar nu zijn de (ons bekende) territoriumgenoten (van Kees, Niels en Pluis) ook aangegeven. Dunne lijnen geven territoria van mannetjes weer, dikke lijnen die van vrouwtjes. Het netwerk van vierkanten bestaat uit de kilometerhokken van de topografische kaarten.



Figuur 4.7. Als figuur 4.5, maar nu zijn de territoria weergegeven als 90%KC. Het territorium van Joep (gestippeld) bestond uit twee delen, waartussen hij snel heen en weer liep. Dunne lijnen geven territoria van mannetjes weer, dikke lijnen die van vrouwtjes. Het netwerk van vierkanten bestaat uit de kilometerhokken van de topografische kaarten.



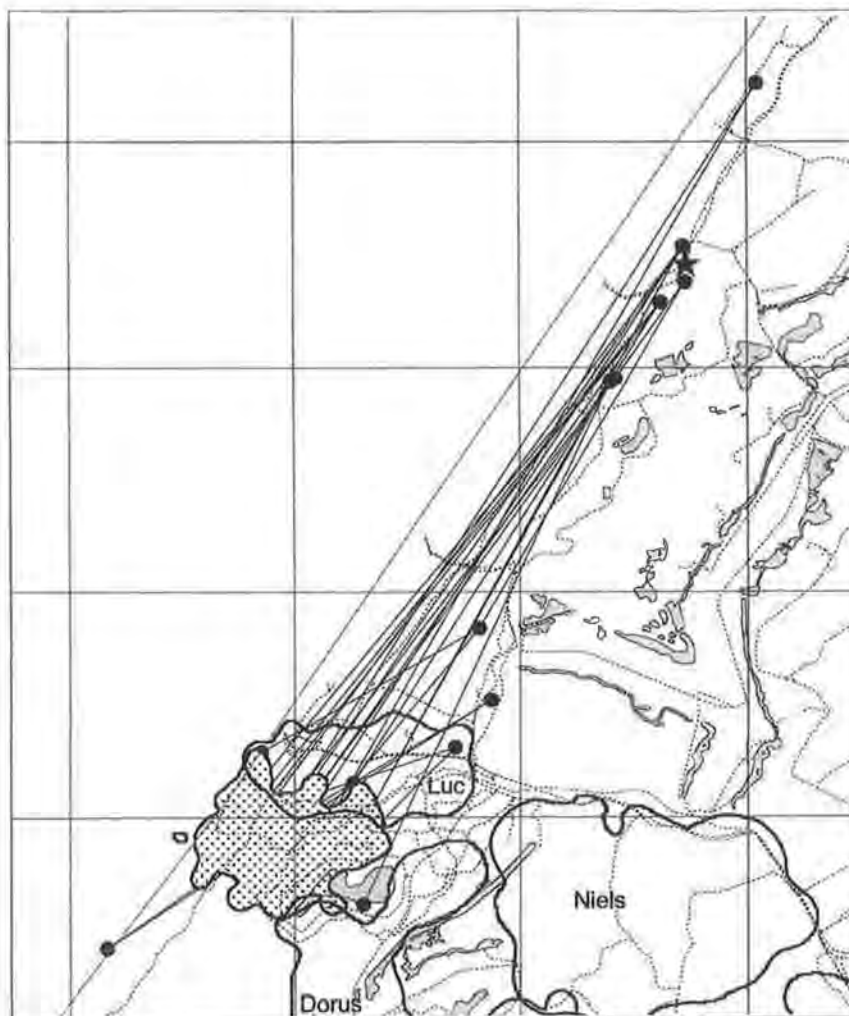
Figuur 4.8. Voorbeeld van uitstapjes. Territorium van mannetje Friks (MCP, gestippeld) in Periode 1, met twee uitstapjes in de paartijd, op 21 en 24 januari. Tijdens het eerste uitstapje werd hij gevangen. De overige bekende territoria zijn als 90%KC ingetekend. Dunne lijnen geven territoria van mannetjes weer, dikke lijnen die van vrouwtjes. Het netwerk van vierkanten bestaat uit de kilometerhokken van de topografische kaarten.

De complete kaarten met de ligging van de vossenterritoria in elk van de vijf onderscheiden Perioden zijn opgenomen in Bijlage 2. In de kaarten die in het vervolg van dit rapport opgenomen zijn, staan de relevante territoria meestal weergegeven als 90%KC. In bepaalde gevallen, bijvoorbeeld bij uitstapjes, is het eigenlijke territorium van die vos als MCP weergegeven.

Territoriale vossen maken soms uitstapjes buiten hun territorium. Mannetjes doen dat bijvoorbeeld nog al eens in de paartijd, blijkbaar op zoek naar willige vrouwtjes. De vossen Friks (figuur 4.8), Wytze, Ricardo en Ruben werden zelfs tijdens zo'n 'paringsuitstapje' gevangen. Maar ook buiten de paartijd verlaten vossen wel eens hun gebied. Soms is daarbij duidelijk een gemakkelijke bron van voedsel in het spel; zo werden Kees (figuur 4.9) en Maarten nog al eens gepeild op de plek in Berkheide waar een Katwijker nogal uitbundig vossen voert, drie kilometer buiten hun territorium.

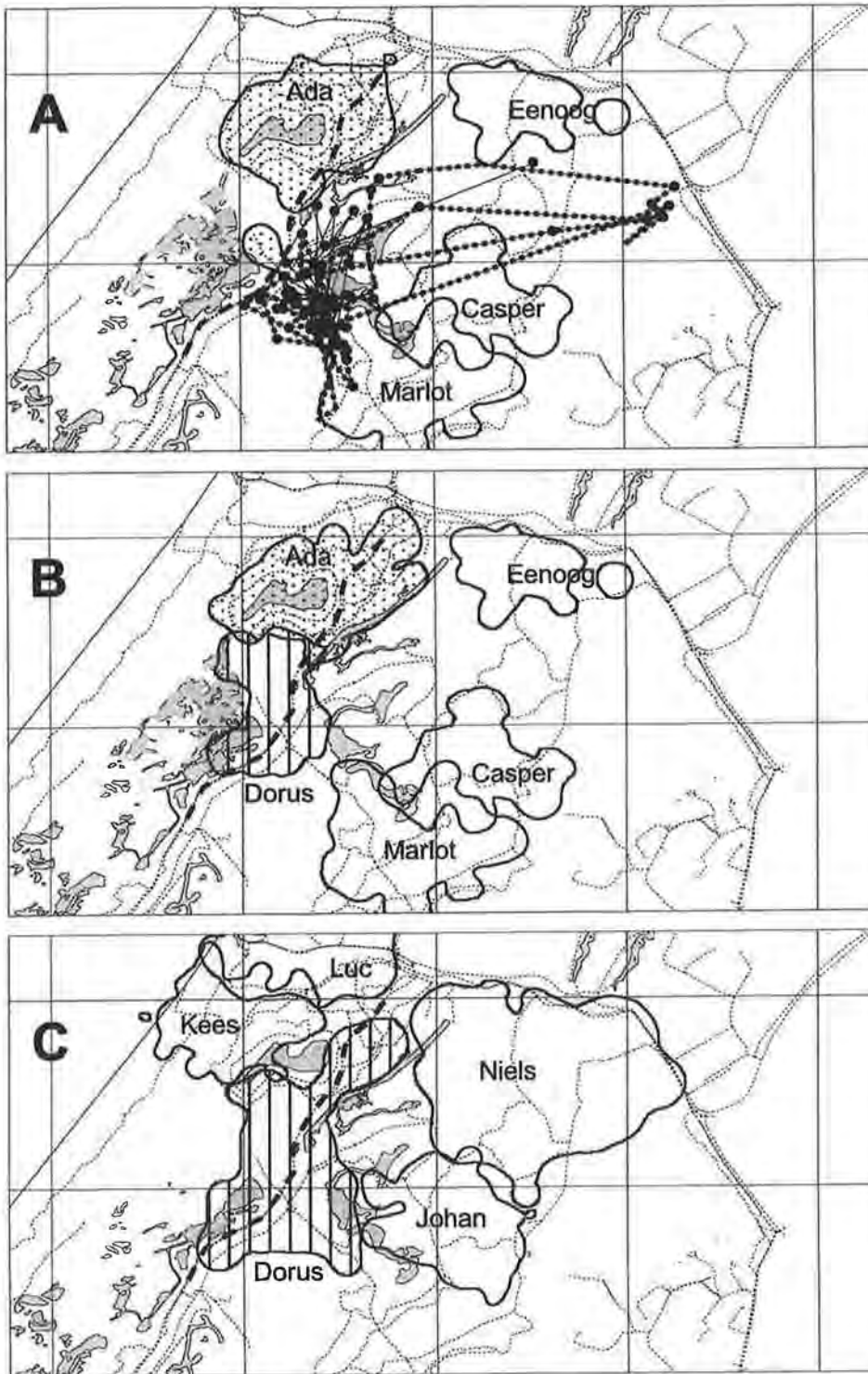
De grootte en ligging van een territorium is niet altijd constant in de tijd. Vooral als vossen over een periode van enkele jaren gevolgd kunnen worden, blijkt dat er van tijd tot tijd verschuivingen plaatsvinden. Dat heeft waarschijnlijk vooral te maken met de situatie van de territoria in de buurt en mogelijk met de leeftijd van het betreffende dier. Twee voorbeelden kunnen een idee geven hoe (en soms waarom) zulke verschuivingen plaatsvinden. Figuur 4.10 toont de geschiedenis van vos Dorus. Hij werd als 1-jaar oude vos eind januari 1997 gevangen bij de Klip (rechts in de figuur) en bleek zich vooral op te houden direct ten oosten van het Kruispunt. Hij leek nog niet helemaal territoriaal, althans, hij maakte (nog) allerlei uitstapjes (fig. 4.10A, stippen en lijnen).

Figuur 4.9. Voorbeeld van uitstapjes. Territorium van Kees (MCP, gestippeld) in Periode 5, met dertien uitstapjes, twee in maart-april en de rest in augustus-oktober, de meeste naar een plek waar vossen worden gevoerd (ster). De overige bekende territoria zijn als 90%KC ingetekend. Dunne lijnen geven territoria van mannetjes weer, dikke lijnen die van vrouwtjes. Het netwerk van vierkanten bestaat uit de kilometerhokken van de topografische kaarten.



Op 20 maart verschoof zijn activiteit plotseling een stuk naar het westen, hij stak het fietspad over (fig. 4.10B, gestreept territorium). Tegelijkertijd trok vos Ada (gestippeld territorium) zich (met haar familie: vos Ruud) wat terug naar het noorden. Wellicht veroverde Dorus hier een bestaand territorium door een mannetje weg te jagen of bevocht hij zich een plek tussen andere territoria in; op dat laatste wijst het opschuiven van Ada en de betrekkelijk geringe grootte (35 ha) van zijn territorium. Tot januari 1998, toen de zender van Dorus uitviel, bleef deze situatie gehandhaafd. In maart 1999 werd Dorus opnieuw gevangen en bleek hij nog steeds (nu drie jaar oud) ter plekke een territorium te hebben. De ligging daarvan was globaal genomen nog hetzelfde, maar het was duidelijk een stuk groter (73 ha) en vooral uitgebreid richting noordoost en zuidoost (fig. 4.10C). In de tussentijd waren de meeste zendervossen uit de eerste periode in de omgeving dood (Casper, Marlot) of 'uit de lucht' (Ada). Vooral ten noorden van Dorus was de ligging van de territoria van 'nieuwe' vossen echter gewijzigd ten opzichte van vroeger: de Ganzenhoekplas was toen het centrum van Ada's territorium, nu vormde deze plas de grens van Kees zijn territorium.

Tenslotte de geschiedenis van Johan (figuur 4.11). Hij werd in het voorjaar van 1997 als klein jong geormerkt bij pompstation Katwijk en in februari 1998 gevangen en van een zender voorzien bij De Klip, op bijna vier kilometer afstand. Hij bleef in de buurt, maar gedroeg zich aanvankelijk nog een beetje als een zwerver en beliep een relatief groot gebied, van minimaal 150 ha. Daarbij



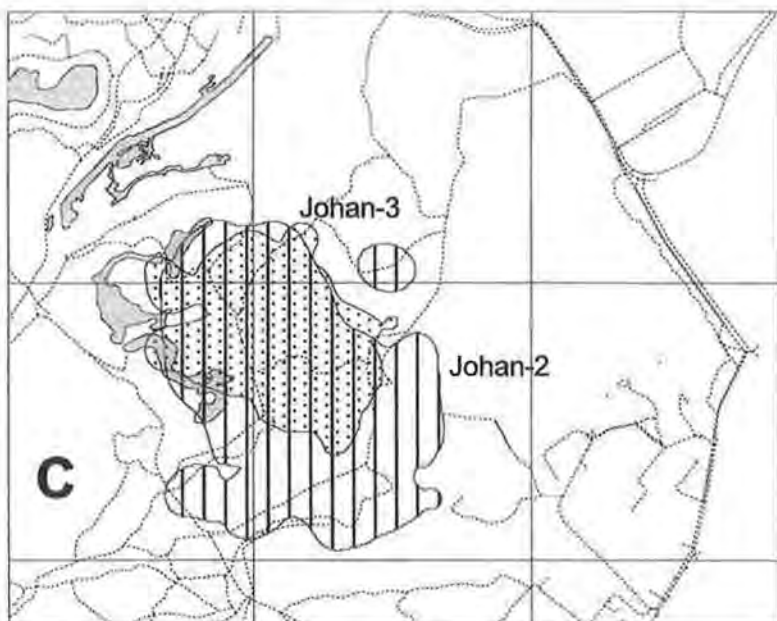
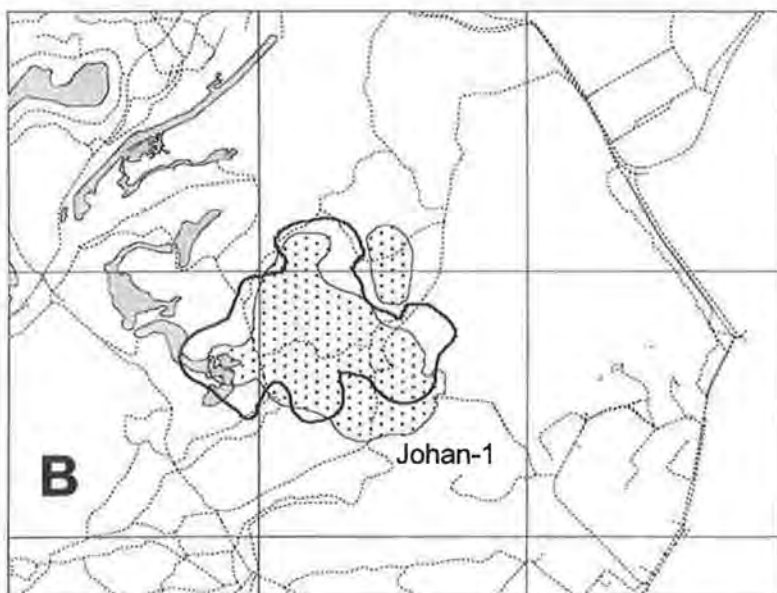
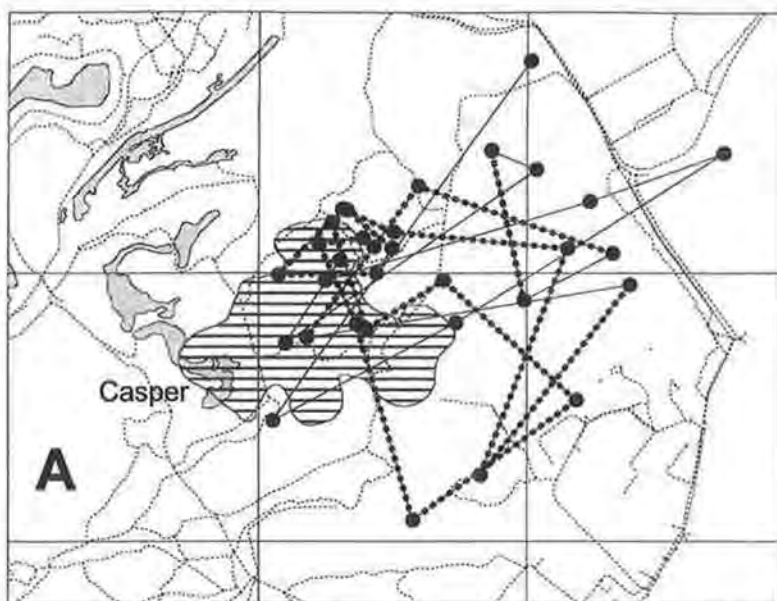
Figuur 4.10. De ruimtelijke activiteit van vos Dorus in de loop van de tijd, met veranderingen in grootte en ligging van zijn territorium.

- A. Alle peilingen van eind januari tot 20 maart 1997, op volgorde met elkaar verbonden door lijnen. Dorus (1 jaar oud) gedraagt zich waarschijnlijk nog niet territoriaal en maakt veel uitstapjes naar het oosten. Blijft ten oosten van het fietspad (stippellijn).
- B. Vanaf 20 maart 1997 is Dorus actief aan beide kanten van het fietspad en lijkt hij territoriaal (90% KC, gestreept);

de zuidgrens van het territorium van Ada (gestippeld) schuift rond die datum wat op naar het noorden.

- C. Periode 5 (maart-oktober 1999) ligt het territorium van Dorus (nu 3 jaar oud) nog op dezelfde plek maar het is een stuk groter.

De overige bekende territoria zijn eveneens ingetekend. Het netwerk van vierkanten bestaat uit de kilometerhokken van de topografische kaarten. De afstand tussen twee door een lijn verbonden kruispunten is altijd 1000 meter.



Figuur 4.11. De geschiedenis van de ruimtelijke activiteit van vos Johan, met veranderingen in grootte en ligging van zijn territorium.

- A. Vanaf zijn vangst in februari 1998 (1 jaar oud) liep hij in een vrij groot gebied rond, deels in het territorium van Casper (gestreept). De dikke, geblokte lijnen die sommige peilpunten onderling verbinden, geven aan dat er minder dan twee uur verlopen is tussen de opeenvolgende peilingen; meestal is dat overigens minder dan een half uur. De dunne doorgetrokken lijnen die de punten onderling verbinden geven de volgorde aan van de peilpunten, maar het tussenliggende tijdsverloop kan zeer variabel zijn, van twee uur tot enkele weken.
- B. Vanaf de dood van Casper (voormalig territorium als lijn aangegeven) op 30 maart 1998 nam Johan diens plek in (gestippeld territorium, tot oktober 1998).
- C. Achtereenvolgende posities van het territorium van Johan: oktober 1998 - half februari 1999 (Johan-2, gestreept), half februari - eind maart 1999 (Johan-3, gestippeld).

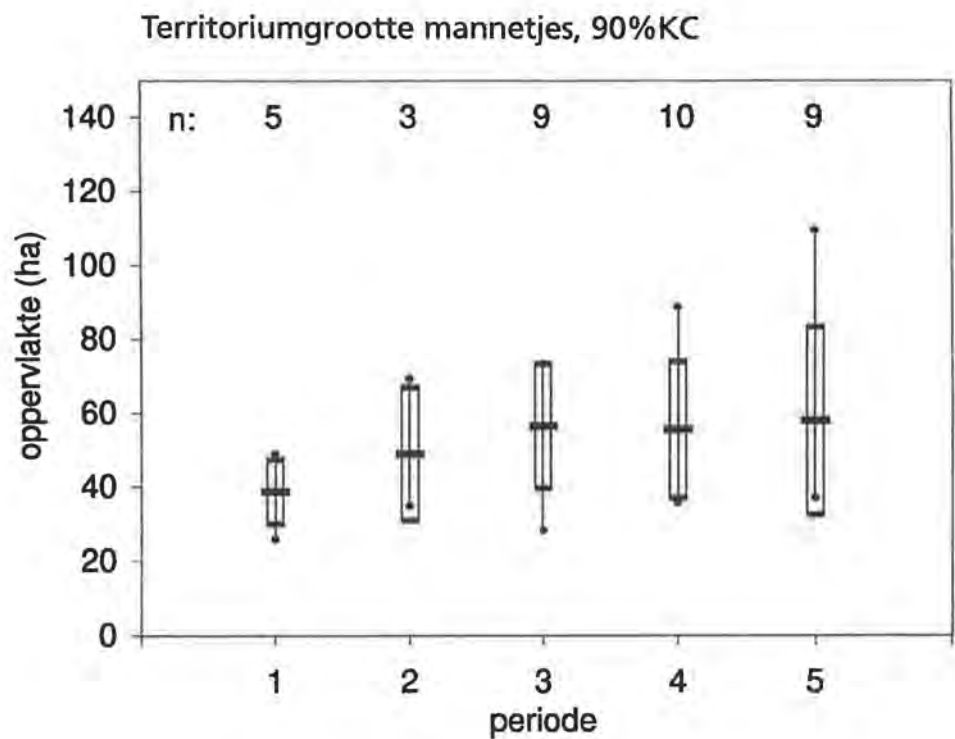
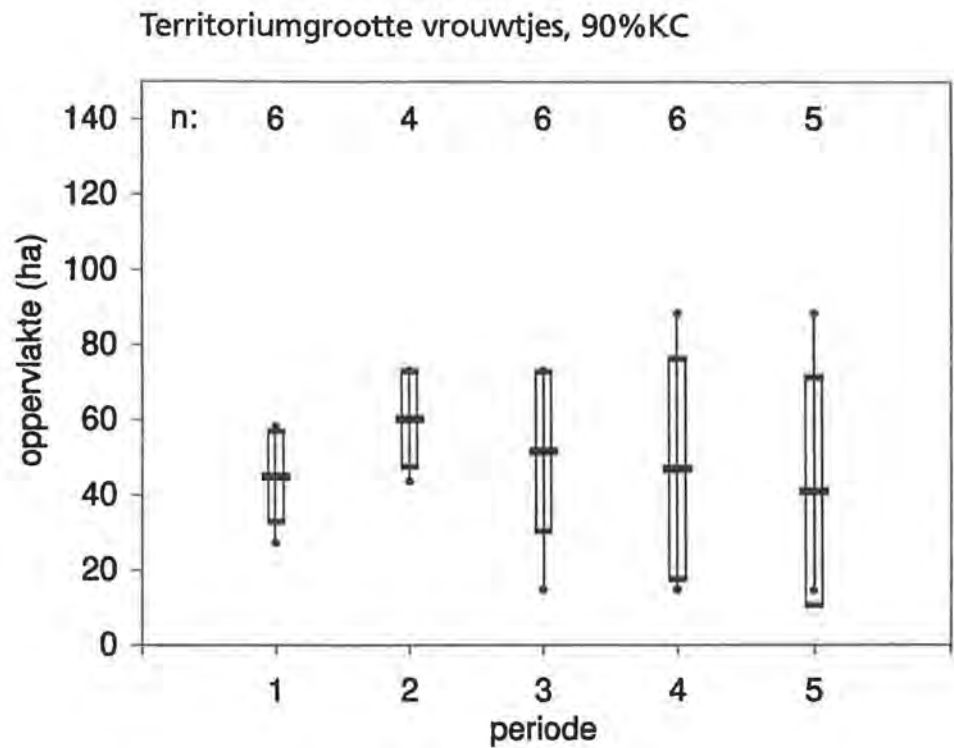
bezocht hij ook het territorium van zendervos Casper (figuur 4.11A). Dit mannetje werd in de nacht van 29 op 30 maart doodgereden tijdens een uitstapje naar Wassenaar. Vanaf dat moment veranderde Johans gedrag, hij ging een kleiner gebied belopen dat grotendeels overlapte met het voormalige territorium van Casper (figuur 4.11B). Blijkbaar had hij diens territoriale plek overgenomen. Hij werd nog ruim een jaar, tot april 1999 gevolgd. In die periode veranderde zijn territorium nog tweemaal (figuur 4.11C): in oktober 1998 werd het een stuk groter (van 40 naar 87 ha, 'Johan-2'), maar halverwege februari 1999 juist weer kleiner (44 hectare, 'Johan-3'). Een territorium wordt dus niet altijd groter met stijgende leeftijd, zoals bij Dorus het geval was, maar wordt vermoedelijk vooral groter en kleiner in afhankelijkheid van de 'druk' die burens uitoefenen. Als een vos wegvalt (sterft) en zijn territorium wordt niet onmiddellijk door een jonge vos opgevuld, kunnen de burens het onderling verdelen waarbij ze elk hun territorium dus vergroten. Als dan later een jonge vos zich er weer tussen nestelt worden de buurterritoria noodgedwongen weer kleiner.

Deze twee voorbeelden en de kaarten met de ligging van territoria in de vijf onderzoeksperioden (zie Bijlage 2), maken duidelijk dat we het territoriale systeem bij de vos niet al te zeer moeten opvatten als een statische toestand. Er is veel dynamiek, die pas duidelijk wordt als veel vossen gedurende langere perioden gevolgd worden. Territoria schuiven een beetje heen en weer, worden kleiner of groter en worden soms samengevoegd (zie kader bij paragraaf 4.2.3) of gesplitst. Echte verhuizingen van eenmaal als territoriaal gevestigde vossen werden echter niet waargenomen, wellicht met uitzondering van vos Line (zie paragraaf 4.2.3). Territoriale vossen nemen regelmatig een kijkje bij de burens, weten wat er in hun omgeving speelt en maken daar soms gebruik van (zie ook Mulder, 1988b). Desalniettemin is de territoriale structuur op elk moment duidelijk aanwezig, het hele jaar door en speelt het een belangrijke rol bij de voortplanting (hoofdstuk 5) en aantalsregulatie (hoofdstuk 10).

4.2.2. Territorium-grootte

De oppervlakte van de leefgebieden van de vossen die duidelijk territoriaal waren, weergegeven als MCP's, bedroeg (gemiddeld $\pm$ standaarddeviatie) 55.1 ± 21.6 ha ($n = 18$) bij de vrouwtjes en 58.2 ± 26.3 ha ($n = 24$) bij de mannetjes. Als er bij individuele vossen duidelijke veranderingen optraden in de tijd, zijn alle te onderscheiden achtereenvolgende territoria (maximaal 4) meegeteld bij dit gemiddelde. Als het territorium van een vos gedurende de gehele periode dat hij gevolgd werd (dat kan kort zijn geweest, maar ook wel twee jaar) even groot bleef en op dezelfde plaats bleef liggen, werd het maar eenmaal meegerekend. De oppervlakte van de territoria, weergegeven als 90%KC, bedroeg 46.6 ± 20.3 ha voor de vrouwtjes en 54.7 ± 20.5 voor de mannetjes (tabel 4.1). Er is geen trend (toename of afname) bespeurbaar als de territorium-omvang wordt uitgezet tegen de tijd, dus voor de vijf onderscheiden Perioden na elkaar (figuur 4.12).

De territoria zoals nu in Meijendel vastgesteld, behoren tot de kleinste die bekend zijn. De opgaven in het literatuur-overzicht van Cavallini (1996) lopen uiteen van een gemiddelde territoriumgrootte van 30-45 hectare bij Engelse stadsvossen, tot 1000-1600 hectare bij vossen in grootschalige gebieden (prairie, bossen en hoog in de bergen) in Noord-Amerika. In veel Europese gebieden met afwisseling van natuur en agrarisch landgebruik (vaak wordt de vos er bestreden) bedraagt de territoriumgrootte 200-400 hectare. In andere onderzoeken in Nederland (meestal zonder jacht) zijn de volgende gemiddelde territoriumgroottes vastgesteld: Noord-Hollands Duinreservaat 1980-1984: 150 hectare (Mulder, 1988b); Noord-Hollands Duinreservaat 1995-1998: 85-95 hectare (Anoniem, 2000 b); Veluwezoom: 90 hectare; Veluwe: 255 hectare; Drenthe (met jacht): 925 hectare (Niewold, 1980; gegevens uit 1970-1977).



Figuur 4.12. Territoriumgrootte (als 90%KC), apart voor mannetjes en vrouwtjes, in de loop van het onderzoek. Aangegeven zijn gemiddelde omvang, idem plus en min standaardafwijking en spreiding. Indeling in Perioden: zie paragraaf 4.1.3. Het aantal territoria waarover de gegevens berekend zijn staat boven in de grafiek aangegeven.

Tabel 4.1. Gegevens van de woongebieden van de territoriale vossen: nummer en naam van de vos, de Periode waarin het territorium bekend werd (zie paragraaf 4.1.3), het aantal peilingen waarop het territorium gebaseerd is, het percentage weggelaten uitbijters ('outlier removal') en de oppervlakte beschreven door de 90%KC en de MCP

nr	naam	Periode	aantal peilingen	outlier removal (%)	90%KC (ha)	MCP (ha)
mannetjes						
1	wytze	1	105	5	48.82	52.43
2	friks	1	63	5	25.88	34.97
4	dorus-1	1	141	5	34.76	40.55
4	dorus-2	5	129	5	73.32	114.30
11	ruud-1	1	139	8	41.32	51.83
11	ruud-2	2	144	8	69.16	70.54
14	casper	1	98	8	42.75	49.45
31	johan-1	3	50	5	28.12	43.40
31	johan-2	4	80	5	88.61	82.30
31	johan-3	4	55	5	46.49	32.30
31	johan-4	5	112	8	41.35	46.13
35	ricardo-1	3	64	7	35.59	28.09
35	ricardo-2	5	127	5	36.82	39.87
36	koos-1	3	89	7	62.80	66.48
36	koos-2	4	73	5	55.74	45.78
39	bas	3	35	5	71.73	42.96
42	pluis	3	37	0	67.08	54.37
43	luc-1	3	59	5	57.08	41.98
43	luc-2	4	144	5	37.85	39.27
44	benji	3	67	5	73.20	62.88
47	maarten	5	124	5	38.82	48.26
48	kees	4	165	5	39.02	50.27
56	joep	4	164	5	75.66	133.98
57	igor	4	49	5	52.34	75.71
58	niels	5	155	5	109.45	100.07
vrouwtjes						
5	ada	1	132	5	51.83	45.63
6	tessa	1	77	5	33.59	68.17
9	eenooog-1	1	118	5	27.12	37.63
9	eenooog-2	2	71	5	73.03	73.04
9	eenooog-3	5	133	5	14.41	32.01
12	sien	1	64	5	50.97	35.32
13	eefje-1	1	77	5	47.80	54.14
13	eefje-2	2	31	0	66.13	59.78
15	marlot	1	212	5	58.10	70.75
28	aicha-1	2	76	10	43.62	52.51
28	aicha-2	3	31	7	62.05	57.28
38	veerle-1	3	46	8	62.62	48.99
38	veerle-2	4	39	5	47.71	40.27
40	yvonne	4	114	5	88.22	125.01
41	lia	3	126	5	14.60	57.24
45	line-1	3	77	8	39.37	42.83
45	line-2	5	62	9	39.64	32.90
50	heike	4	84	10	18.32	58.53

Er is vrijwel altijd sprake van enige overlap tussen buurterritoria, vooral als die worden weergegeven als MCP's. Als er niet op een intensieve en zeer nauwkeurige manier gepeild wordt, blijft onduidelijk of er in werkelijkheid sprake is van overlap; eventuele strikte territoriumgrenzen kunnen immers binnen de periode waarover de gegevens worden samengevat (meestal enige maanden) enigszins verschoven zijn, waardoor een schijnbare overlap-zone ontstaat, hoewel op elk individueel moment de grens scherp is. De nauwkeurigheid van de plaatsbepaling is meestal ook niet zo groot dat met zekerheid gezegd kan worden of er al of niet een overlap is tussen buurterritoria. Hoe dan ook, voor een juiste bepaling van het aantal territoria per oppervlakte-eenheid moet de (al of niet schijnbare) overlap tussen territoria in acht worden genomen. De overlap tussen alle (steeds twee) buurterritoria, weergegeven als MCP's, werd in alle onderzoeksperioden gemeten en bedroeg gemiddeld 4.1 ± 5.4 ha ($n = 33$). Dat betekent dat twee buurterritoria gemiddeld 4.1 ha met elkaar delen en er (voor een dichtheidsberekening) in feite $4.1 / 2 \approx 2$ ha van de gemiddelde territoriumgrootte (MCP) afgetrokken moet worden. Maar een territorium heeft niet één buur, maar ongeveer vier, zodat er $4 \times 2 = 8$ ha afgetrokken moet worden van de gemiddelde territoriumgrootte (van vrouwtjes en mannetjes). Dat houdt in dat er per 100 ha (1 km²) duingebied (inclusief plassen) gemiddeld $[100 \text{ ha} / ((55 \text{ ha} + 58 \text{ ha}) / 2 - 8 \text{ ha})] = 100 / 48.5 \approx 2.1$ territoria zijn.

4.2.3. Groepssamenstelling

In principe wordt elk vossenterritorium bewoond door een paartje vossen, een mannetje en een vrouwtje dus. Ze kunnen zich samen voortplanten en hebben bij het verzorgen van de jongen de beschikking over al het voedsel dat het territorium te bieden heeft. Uiteraard proberen zwervende vossen ook een graantje mee te pikken van de 'voorraden' in de diverse territoria. Het duin is immers geheel in territoria ingedeeld, vrije plekken zijn er voor hen niet. Het komt bij vossen echter ook veel voor dat zich naast het 'voortplantingspaar' één of meer andere volwassen vossen in het territorium vestigt. Vaak zijn dat jongen uit een eerdere worp, die er al dan niet na een periode van zwerven voor gekozen hebben 'thuis' te wachten tot ze een kans op voortplanting krijgen, ofwel als een ouder wegvalt ofwel als er bij de burens een plek vrijkomt. In de meeste onderzoeken bleken die 'extra' territoriale vossen vrouwtjes te zijn.

Men denkt dat zulke 'familiegroepen' ontstaan doordat de voedselsituatie tijdelijk gunstig is en het territorium voldoende te bieden heeft voor méér dan twee volwassen vossen. Bij het gunstiger worden van de voedselsituatie zouden de vossen er ook toe kunnen 'besluiten' de territoria kleiner te maken zodat er territoria bij kunnen komen. Het is dan echter veel moeilijker, bij een volgende verslechtering van de voedselsituatie, om tot de oude toestand met minder vossen (grotere territoria) terug te keren, want dan moeten de territoriale (en dus dominante) dieren elkaar eruit vechten. Het weggagen van extra, ondergeschikte dieren uit het eigen territorium is dan veel gemakkelijker. Door het opbouwen van familiegroepen kan het sociale systeem van de vossenpopulatie dus flexibel inspelen op in de tijd variërende omstandigheden. Voor de 'extra' dieren zelf heeft het leven binnen het territorium van (meestal) haar (of zijn) familie ook voordelen. Vaak helpen ze bij het grootbrengen van de volgende jongen van hun moeder of zus, en werken ze er zo aan mee een deel van hun eigen genen in de volgende generatie te brengen. Intussen wachten ze in een veilige omgeving op hun eigen kans op voortplanting, ofwel in het eigen territorium als moeder (of vader) iets overkomt, ofwel bij de directe burens. Het alternatief, rond blijven zwerven om een voortplantingsplek te vinden, heeft misschien iets meer kans van slagen (kans op eerdere reproductie) maar is ook veel riskanter (hogere sterftkans).

Om achter het aantal vossen in de populatie te komen is het van belang inzicht te hebben in het aantal vossen dat gemiddeld in een territorium leeft. De populatieomvang wordt dan verkregen door het aantal territoria te vermenigvuldigen met het aantal vossen per territorium, en daar nog het aantal zwervende vossen bij op te tellen. Wij pasten verschillende methoden toe om het aan-

tal vossen per territorium te bepalen, overigens met weinig resultaat. De beste methode is, om zoveel mogelijk alle aanwezige vossen te vangen en te zenderen en dan door intensieve observatie, met name in het voorjaar in de buurt van de jongen, vast te stellen of er nog ongezenderde vossen rond lopen. Incidentele waarnemingen van ongezenderde dieren in een territorium hebben niet zoveel waarde, want het kan gemakkelijk gaan om toevallig langskomende zwervers. Het vangen van alle vossen in een territorium is bijna nooit gelukt en ook konden maar zelden uitgebreide systematische waarnemingen worden gedaan, vooral door de onoverzichtelijkheid van vrijwel alle plaatsen waar jonge vossen zaten.

Veel werk werd gestoken in het onderhouden van een voerplek in het midden van enkele territoria, met het doel om daar waarnemingen te doen, ofwel door erbij te gaan zitten op een hoogzit of een duintop, ofwel door er een automatisch video-camera-systeem (met infraroodlicht) bij te plaatsen. Geprobeerd werd om de mogelijke invloed van het extra voer op het aantal vossen te beperken, door kleine hoeveelheden aan te bieden; per week werd per territorium één of anderhalf maal 100-150 gram voer begraven (door de medewerkers van DUW, de toenmalige afdeling Duinbewaking en Uitvoering Wildbeheer) op een vaste, overzichtelijke plek. Deze hoeveelheid komt voor drie volwassen vossen per territorium overeen met maximaal 3 % van hun voedselbehoefte. Het voer bestond uit kippenhuid zonder veren, zodat het geen sporen achterliet in de vossenkeutels die we nodig hadden voor de voedsel-analyse. Zulke voerplaatsen werden snel (meestal binnen drie weken) door vossen gevonden en dan regelmatig benut. De resultaten van het waarnemen en de video-opnames waren echter pover. Meestal bleken het jonge vossen te zijn die het voer opgroeven en bijna nooit werden bekende, gezenderde territoriale vossen gezien bij de voerplekken; als ze wel eens langs kwamen, besteedden ze meestal helemaal geen aandacht aan de voerplek. Deze methode lijkt dus niet erg geschikt voor het vaststellen van het aantal volwassen vossen in een territorium. Nog afgezien van de grote inspanning die nodig is om de voerplekken te onderhouden, lijkt deze methode vooral de niet-territoriale dieren aan te trekken.

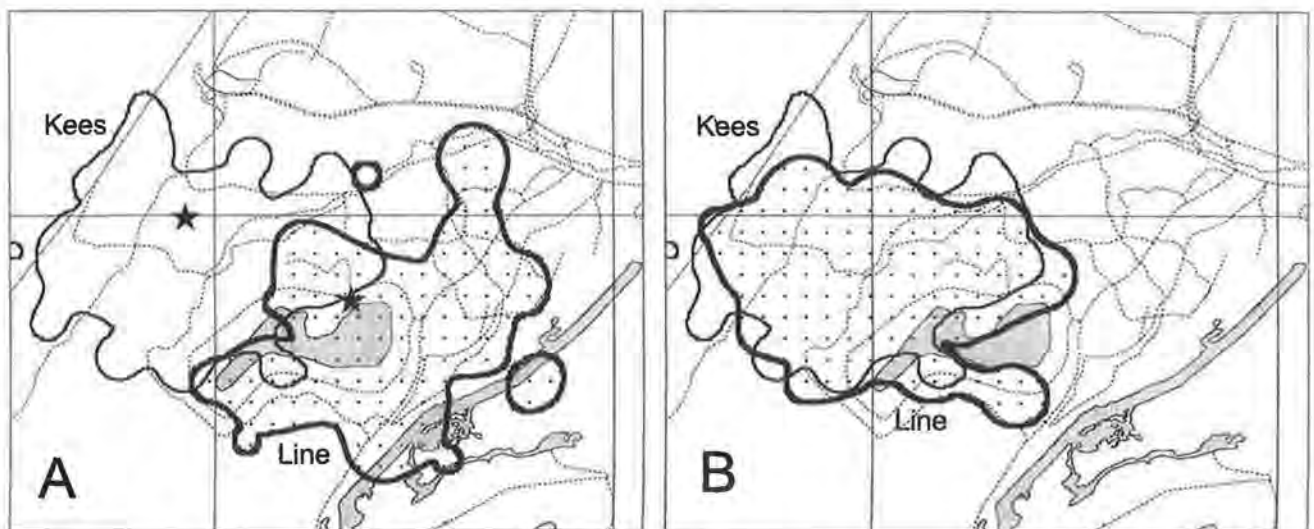
Tenslotte werd in 1999 geprobeerd om aan de hand van gevonden sporen (prenten), na te gaan hoeveel volwassen vossen per territorium aanwezig waren. Verspreid in alle territoria zijn voldoende zandige plekken te vinden waar vossen hun prenten achterlaten om die in principe te kunnen gebruiken voor zo'n onderzoek. Daarbij wordt ervan uitgegaan dat de twee tot vijf volwassen dieren die eventueel samen in een territorium leven, allemaal iets van elkaar verschillen in grootte van de prent. Door in het voorjaar op een nauwkeurige, gestandaardiseerde manier grote aantallen (honderden) foto's van gevonden prenten te nemen, zouden na opmeting van de prenten de individuen te onderscheiden moeten zijn. Deze methode is met wisselend succes bij verschillende diersoorten (otters bijvoorbeeld) toegepast. Helaas gooide het weer roet in het eten: voorjaar 1999 was zo droog, dat er bijna nooit scherpe prenten te vinden waren, waardoor het aantal genomen foto's niet boven de twintig kwam, veel te weinig voor een zinvolle analyse.

Al met al werden niet veel betrouwbare gegevens over de omvang van eventuele familiegroepen verzameld. Slechts in één geval kan met vrij grote zekerheid gesteld worden dat er maar twee volwassen vossen in een territorium waren (het territorium van Ada en Ruud in 1997), maar in verreweg de meeste territoria werden te weinig waarnemingen verricht. Aanwijzingen voor de aanwezigheid van drie volwassen vossen per territorium konden ook zonder intensieve observatie verkregen worden. Zo werden in drie gevallen (elk jaar één) twee samengevoegde worpen met jongen gevonden, waarbij in de familiegroep naast een mannetje dus minstens twee vrouwtjes aanwezig geweest moeten zijn (zie paragraaf 5.3 en hoofdstuk 8). Dit betrof 6.7 % van de 45 territoria waar worpen werden gevonden. Bij drie andere worpen (van vrouwtje Eenoo in 1997, bij het Bruggepad in hetzelfde jaar, en bij Ada en Ruud in 1998), werden ook drie volwassen vossen gezien. Bij Ada en Ruud ging het om het later gevangen, één jaar oude en in 1998 niet aan de

reproductie deelnemende vrouwtje Line. Deze twee gegevens (met betrekking tot worpen met jongen) samen betekenen dat in minstens 13 % van de territoria tenminste drie vossen leven. Bij het telemetrieonderzoek werd, los van worpen, nog een geval bekend van minstens drie volwassen vossen in een territorium: in het voorjaar van 1999 liepen in het territorium van vrouwtje Eenooog nog twee gezenderde mannetjes rond, Niels (4 jaar oud) en Koos (2 jaar oud). Koos was daar als elf maanden oude vos gevangen en zou een jong van Eenooog kunnen zijn; hij zou dan het enige ongemerkte jong uit 1997 moeten zijn. Koos maakte in 1999 (nog) regelmatig uitstapjes. Mogelijk waren in dat territorium in het jaar ervoor (1998) zelfs drie volwassen mannetjes aanwezig, zoon Bert uit 1997, vermoedelijke zoon Koos uit 1997, en Niels.

Een heel apart geval vormde de alliantie tussen de vossen Kees en Maarten, die samen met twee ook bekende vrouwtjes (Line en Ada) een territorium deelden. Hier zou sprake geweest kunnen zijn van twee (tijdelijk) samengevoegde territoria met elk oorspronkelijk een paartje vossen (figuur 4.13). Van Line en Ada werkte de zender helaas niet meer. Voorjaar 1999 verzorgden ze met z'n vieren een viertal jongen die in een erg overzichtelijke situatie zaten, een dal naast het fietspad bij de Wassenaarseslag. Andere dan deze vier vossen werden niet bij de jongen gezien. Zie verder het kader.

In Meijndel en Berkheide lijkt dus regelmatig sprake te zijn van 'groepsvorming', het bewonen van een territorium door meer dan twee territoriale vossen. In de meeste gevallen gaat het dan om een mannetje en twee vrouwtjes. Uit de gegevens over de voortplanting bleek dat in minstens 13 % van de territoria een tweede vrouwtje voorkomt. Bij het werk met zenders werd echter vastgesteld dat er soms ook twee mannetjes in hetzelfde territorium leven. In één van de twee waargenomen gevallen betrof dat een vader en zoon, die beiden voor de aanwezige jongen zorgden, samen met twee vrouwtjes.



Figuur 4.13. Samensmelting van twee territoria. A. Eind 1998 woonden Kees en Line (gestippeld) in aangrenzende territoria aan weerszijden van de Ganzenhoekplas. B. Voorjaar 1999 vielen deze twee territoria over elkaar heen en werden de jongen samengebracht en gezamenlijk verzorgd (zie kader paragraaf 4.2.3). De sterren geven de oorspronkelijke vindplaatsen van de jongen aan; later, in juni zaten alle jongen bij de westelijke ster.

Twee moeders en twee vaders?

Uit de telemetrische gegevens was duidelijk dat Kees en Maarten, zijn vermoedelijke zoon uit 1998, in winter en voorjaar 1999 samen in één territorium leefden. In dat territorium zaten in juni 1999 vier jonge vossen in een zeer overzichtelijke situatie, in een dal langs het fietspad. Tijdens ruim 50 uur waarnemen, tussen 7 en 16 juni gedurende de daglichturen, bleken vier verschillende vossen zich met deze jongen te bemoeien. Alle vier waren het bekenden van ons en hadden ze een zender om, hoewel die bij twee van hen, Ada en Line, niet meer functioneerde. Vooral Line en Maarten kwamen vaak langs, resp. 8 en 10 keer (waarvan 3 en 9 keer zeker met prooi), Kees kwam 5 keer langs (waarvan 3 keer zeker met prooi) en Ada werd eenmaal met zekerheid bij de jongen gezien en waarschijnlijk nog een tweede maal. Andere vossen werden niet in het dal gezien. Uit het gedrag van deze vier vossen, maar ook een beetje uit het gedrag van de vier jongen, maakten we op dat het vermoedelijk ging om twee samengebrachte worpen, een worp van Line en Maarten (3 jongen) en een van Ada en Kees (1 jong). We hadden hier dus een curieuze situatie bij de hand, een familiegroep met twee mannetjes die beiden ijverig prooi naar de jongen brachten. Mogelijk wordt later nog een tipje van de sluier ("van wie waren die jongen nu eigenlijk?") opgelicht, als het bloed van drie van de vier (later gevangen) jongen genetisch wordt onderzocht. Vos Kees was 4 jaar oud en hoogstwaarschijnlijk de vader van Maarten, 1 jaar oud. De twee vrouwtjes waren misschien ook onderling verwant: Line was in juli '98 als ruim één jaar oude vos gevangen in het territorium van Ada (die met een uitgevallen zender rondliep maar nog af en toe gezien werd) rond de Ganzenhoekplas, en kan dus wel een dochter van haar zijn. Line zelf had toen geen jongen. Wat precies geleid heeft tot de situatie van voorjaar 1999 is niet bekend, omdat de zender van beide vrouwtjes uitgevallen was. Oorspronkelijk leefden Ada (zie figuur 4.10A en B) en Line (zie figuur 4.19 of Bijlage 2.D) rond de Ganzenhoekplas, Line vooral aan de oostkant ervan. Eind 1998 hadden Kees en Line aangrenzende territoria (fig. 4.13A). Voorjaar 1999 waren deze twee territoria, gezien de waarnemingen bij de jongen, blijkbaar samengesmolten. Dit kon later ook aan de bewegingen van Line bevestigd worden, toen we haar na de observaties vingen en haar zender vernieuwden. Haar territorium viel toen samen met dat van Kees (fig. 4.13B). (Tegelijkertijd had Dorus zijn gebied sterk uitgebreid naar het door Line verlaten gebied ten oosten van de Ganzenhoekplas (figuur 4.10C)). Eind mei waren bij de Ganzenhoekplas al jongen gelokaliseerd (oostelijke ster in fig. 4.13B), waarbij Line viermaal, Maarten eenmaal en Ada eenmaal waren gezien. Deze jongen (van Maarten en Line?) zijn toen vermoedelijk naar het dal naast het fietspad verplaatst (westelijke ster in figuur 4.13B), waar de bovengenoemde waarnemingen werden gedaan, en misschien toen pas samengevoegd met het jong van Kees en Ada.

Genetisch onderzoek

Uit het onderzoek naar verwantschappen tussen vossen in 1997 en 1998, op basis van de genomen bloedmonsters met moleculaire technieken (microsatellieten) verricht door Aletta Bakker, kwamen ook nog enkele aanwijzingen voor de samenstelling van en relaties binnen de familiegroepen. De algemene verwachting is dat het (oudste) territoriale mannetje de vader is van de jongen in een territorium, althans van de jongen die zijn eigen vrouwtje, of het belangrijkste (oudste?) territoriale vrouwtje, krijgt. Een eventueel tweede vrouwtje in een territorium (vaak een dochter van het jaar ervoor) zou bevrucht kunnen worden door een of meer andere territoriale mannetjes uit de buurt of door zwervers.

Met de resultaten van het genetisch onderzoek kon nooit met zekerheid onderlinge verwantschap van vossen worden aangetoond, vooral ook omdat slechts twee *loci*, stukjes van het DNA, onderzocht konden worden. Wel kon af en toe worden vastgesteld dat een bepaalde volwassen vos *niet* de vader of moeder kon zijn van bepaalde andere vossen. Viermaal (van de vijftien onderzochte 'familie-clusters') werden resultaten gevonden die niet overeenkwamen met de verwachtingen of met de veldwaarnemingen, of daar extra informatie over verschaften:

a. Het jonge vosje Suzan werd in 1997 gevangen in het territorium van Marlot, die op grond van het genetisch onderzoek inderdaad haar moeder kon zijn. In dat jaar was daar nog geen mogelijke vader gezenderd, maar een jaar later werd het mannetje Benji bij de jongen van de volgende worp van Marlot gevangen (voor ligging territoria zie Bijlage 2.C). Aangezien hij toen vijf jaar oud was, is het waarschijnlijk dat hij het jaar daarvoor ook reeds het territoriale mannetje was dat bij Marlot hoorde. Toch bleek dat hij niet de vader van Suzan kon zijn. (Hij kon het overigens wel zijn van de twee in 1998 gevangen jongen van Marlot). Dus ofwel heeft hij zich pas als vijf jaar oude vos daar territoriaal gevestigd (wat onwaarschijnlijk is gezien de resultaten gepresenteerd in paragraaf 4.4), ofwel heeft (ook) een ander mannetje kans gezien Marlot in 1997 te bevruchten. Of dat dan een zwerver was of een tweede territoriaal mannetje in de groep, blijft onbekend.

b. In het territorium van vrouwtje Eenoog werden in 1997 drie van de vier aanwezige jongen gevangen en van buikzenders voorzien: Sonja, Marleen en Bert. Eenoog zelf was gezien haar gedrag in het vroege voorjaar drachtig geweest, was met aangezogen tepels waargenomen en werd later ook slepend met prooi naar de jongen gezien. Toch kon zij niet de moeder van Sonja zijn. Het kan dus haast niet anders of er moet sprake zijn geweest van twee bij elkaar gebrachte worpen, van twee vrouwtjes dus. Daarmee in overeenstemming is, dat er een keer tenminste drie volwassen vossen bij de jongen werden waargenomen. In 1997 was er nog geen mannetje in dat territorium gezenderd, maar begin 1999 werd Niels er gevangen, geboren in 1995. Als hij in 1997 reeds het territoriale mannetje ter plekke was, dan was hij in elk geval niet de vader van twee van de toenmalige jongen, Marleen en Bert.

c. Het mannetje Luc, geboren in 1992, werd in 1998 tot tweemaal toe bij de jongen in zijn territorium gevangen. Hij kon echter niet de vader zijn van één van de twee (van de vier aanwezige) aldaar gevangen jongen. Voor hem geldt dus hetzelfde als voor Benji onder punt a.

d. In 1998 werden bij het van Pallandtpad drie jongen in één burcht gevangen die samen tenminste drie ouders moesten hebben. Hier moet dus sprake geweest zijn van de samengebrachte worpen van twee vrouwtjes of van één worp van een vrouwtje dat door twee mannetjes bevrucht was, bijvoorbeeld tijdens een fase van zwerven voorafgaand aan het bezetten van een territorium (zie het geval Tessa in paragraaf 5.3).

Op basis van het genetisch onderzoek heeft het er alle schijn van, dat het regelmatig voorkomt dat het aanwezige territoriale mannetje niet altijd de vader van de (of van alle) jongen in dat territorium is. Het beeld, dat een territoriaal mannetje er voor waakt dat andere mannetjes 'toegang' krijgen tot 'zijn' vrouwtje, behoeft dus wellicht bijstelling. In een deel van deze gevallen kan het echter zijn, dat een reeds bevrucht, zwervend vrouwtje, zich in het voorjaar in een territorium vestigt en daar, met hulp van het mannetje dat niet de vader is, haar jongen grootbrengt. Dit was waarschijnlijk het geval met zendervos Tessa (zie paragraaf 5.3).

4.2.4. Conclusies

De vossenpopulatie in Meijndel en Berkheide vertoont het hele jaar door een duidelijke ruimtelijke structuur, waarbij het gehele leefgebied (het duin) is opgedeeld in 'puzzelstukjes', de territoria, meestal ongeveer 50-60 hectare groot, die elkaar niet of slechts weinig overlappen. In elk territorium leven tenminste twee vossen (een mannetje en een vrouwtje) en wordt elk jaar minstens één worp jongen geboren. In minimaal 13 % van de gevallen werden tenminste drie volwassen dieren in het territorium aangetroffen, meestal een mannetje en twee vrouwtjes. Daarnaast werd tweemaal vastgesteld dat er twee volwassen mannetjes in één territorium aanwezig waren. De verzamelde gegevens over het aantal vossen per territorium zijn echter te gebrekkig om duidelijke uitspraken te doen over gemiddelde groepsgrootte en -samenstelling.

De territoriale vossen blijven jarenlang hun territorium bewonen en verlaten het niet of nauwelijks, ze maken slechts incidenteel uitstapjes van hooguit enkele uren. Verhuizingen komen nauwelijks voor. Door het wegvallen van burens en waarschijnlijk ook door de druk die jong-volwassen vossen op het territoriale systeem uitoefenen, kunnen territoria in de loop van de tijd echter wel wat verschuiven en kleiner of groter worden.

4.3. Niet-territoriale vossen

4.3.1. Zwervende vossen

Ongeveer de helft van de volwassen vossen (minimaal 9 maanden oud, gevangen vanaf januari van hun tweede kalenderjaar) bleek direct na vangst zwervend gedrag te vertonen. Er zijn twee redenen om aan te nemen dat dit resultaat een vertekend beeld geeft van de verhouding tussen aantal aanwezige territoriale vossen en zwervende vossen, ten gunste van het aantal zwervers. Ten eerste is de vangkans van zwervvossen met een vangmiddel dat selecteert op 'lopen' (c.q. een strik) en in een beperkt deel van het terrein (het onderzoeksgebied), groter dan de vangkans van een territoriale vos die zijn bewegingen beperkt tot een klein gebiedje binnen een veel groter onderzoeksgebied. Ten tweede bleken territoriale vossen vaak (in 9 van de 24, dus in 37 % van de gevallen) gevangen te worden buiten hun vaste leefgebied, alsof ze het eigen terrein te goed kennen om in de val te trappen. Territoriale vossen die nauwelijks uitstapjes maken zijn dus moeilijker te vangen dan zwervende vossen die voortdurend in tamelijk onbekend terrein rondlopen. Hoe groot het relatieve aantal zwervende vossen werkelijk is, is niet te zeggen, maar het ligt waarschijnlijk duidelijk lager dan de helft van het totaal aantal volwassen vossen. Voor aantalschattingen gaan we uit van 0.50 tot 0.75 zwervende vossen per territoriale vos, wat overeenkomt met 33 tot 43 % van de volwassen-vossen-populatie.

Bij vossen die zich niet territoriaal gedragen konden grofweg een drietal situaties worden onderscheiden:

1. jonge vossen (maximaal 1.5 jaar oud) die op zoek zijn naar een eigen territorium
2. relatief jonge vossen (minimaal 1.5 jaar oud) die er nog niet in zijn geslaagd een eigen territorium te vestigen
3. oude vossen (vijf jaar of ouder) die na een leven als territoriaal dier nog korte tijd rondzwerven voordat ze sterven.

Een beperkt aantal jonge vossen werd voorzien van een buikzendertje, waardoor ze later konden worden teruggevangen voor een halsbandzender. Zulke vossen zouden dan in principe gevolgd kunnen worden van geboorte tot dood, als men het onderzoek maar lang genoeg zou kunnen voortzetten. Als een vos er in slaagt een territorium te verwerven is zijn levensverwachting hoog, dan kan hij zes tot elf jaar oud worden (zie paragraaf 6.3.2). De meeste vossen konden echter,

ook al vanwege vaak voorkomende zenderuitval, slechts kort gevolgd worden, zodat de met de leeftijd veranderende, opeenvolgende gedragingen meestal afgeleid moest worden van de combinatie van zoveel mogelijk individuen.

Een min of meer algemeen patroon is dat een jonge vos vanaf augustus-september het gebied buiten het moeder-territorium gaat exploreren. Aanvankelijk maakt hij daarbij 'uitstapjes' waarbij elke dag wordt teruggekeerd naar het moederterritorium. Later voeren de tochtjes steeds verder en komt de vos niet meer elke nacht terug. Op een gegeven moment komt hij helemaal niet meer terug ('zwerven op grote schaal'). Lukt het hem niet om na enige tijd een territorium te vestigen, dan krimpt het gebied waarover de zwerftochten zich uitstrekken meestal weer in ('lokaal zwerven', bovengenoemde zwerfcategorie 2) en is er vaak sprake van een min of meer vast activiteitscentrum. Misschien moeten we zulk gedrag beschouwen als 'wachten', zich langdurig ophouden in een relatief beperkt gebied, drie tot zes territoria overziende, in de hoop dat zich daar op een bepaald moment een mogelijkheid voordoet om een territorium te vestigen of over te nemen.

Zo'n indeling in drie soorten 'juveniel' zwerfgedrag (uitstapjes, grote schaal, lokaal) is uiteraard enigszins kunstmatig. De verschillende gedragingen gaan meestal geleidelijk in elkaar over (zie paragraaf 4.4). Bovendien kan lang niet altijd op grond van de peilgegevens van zwervende vossen worden beslist in welke categorie een bepaalde vos thuishoort in een bepaalde periode. Veel vossen werden daarvoor te kort, te onregelmatig of niet intensief genoeg gevolgd. Ook kan er sprake zijn van een zekere vertekening in de verzamelde peilgegevens, omdat een vos die in een groot gebied rondzwerft minder snel gevonden wordt en wellicht vaak aan de aandacht ontsnapt, in tegenstelling tot een 'lokale' zwerver die altijd wel in een gebied ter grootte van enkele territoria kan worden ontdekt.

Voorbeelden van zwerfgedrag

Het variabele zwerfgedrag wordt hier geïllustreerd met enkele voorbeelden. Een voorbeeld van uitstapjes vanuit het moederterritorium zijn de eerste zwerftochten van het mannetje Gé, een jong uit 1997 van zendervos Sien. Tot 7 oktober van zijn geboortjaar werd hij niet buiten het moederterritorium gepeild. Tussen 7 oktober en begin januari maakte hij uitstapjes die hem tot twee km buiten het gebied van zijn moeder voerden. Hij ging daarbij vrijwel steeds naar het oosten toe. Op 9 januari werd hij op een wat verder tochtje betrapt, meer richting noordoost (tot zover: zie figuur 4.14). Vanaf dat moment zwierf hij over tamelijk grote afstanden heen en weer, tussen Scheveningen en De Pan van Persijn, een gebied met een lengte van 9.5 km en een oppervlakte van minstens 1300 ha (figuur 4.15). Nooit werd overigens geconstateerd dat hij het duin verliet. Dit type zwerven is wat hier wordt verstaan onder 'zwerven op grote schaal'. Gé bleef zo zwerven tot zijn dood (oorzaak onbekend), op twee-en-een-half jarige leeftijd.

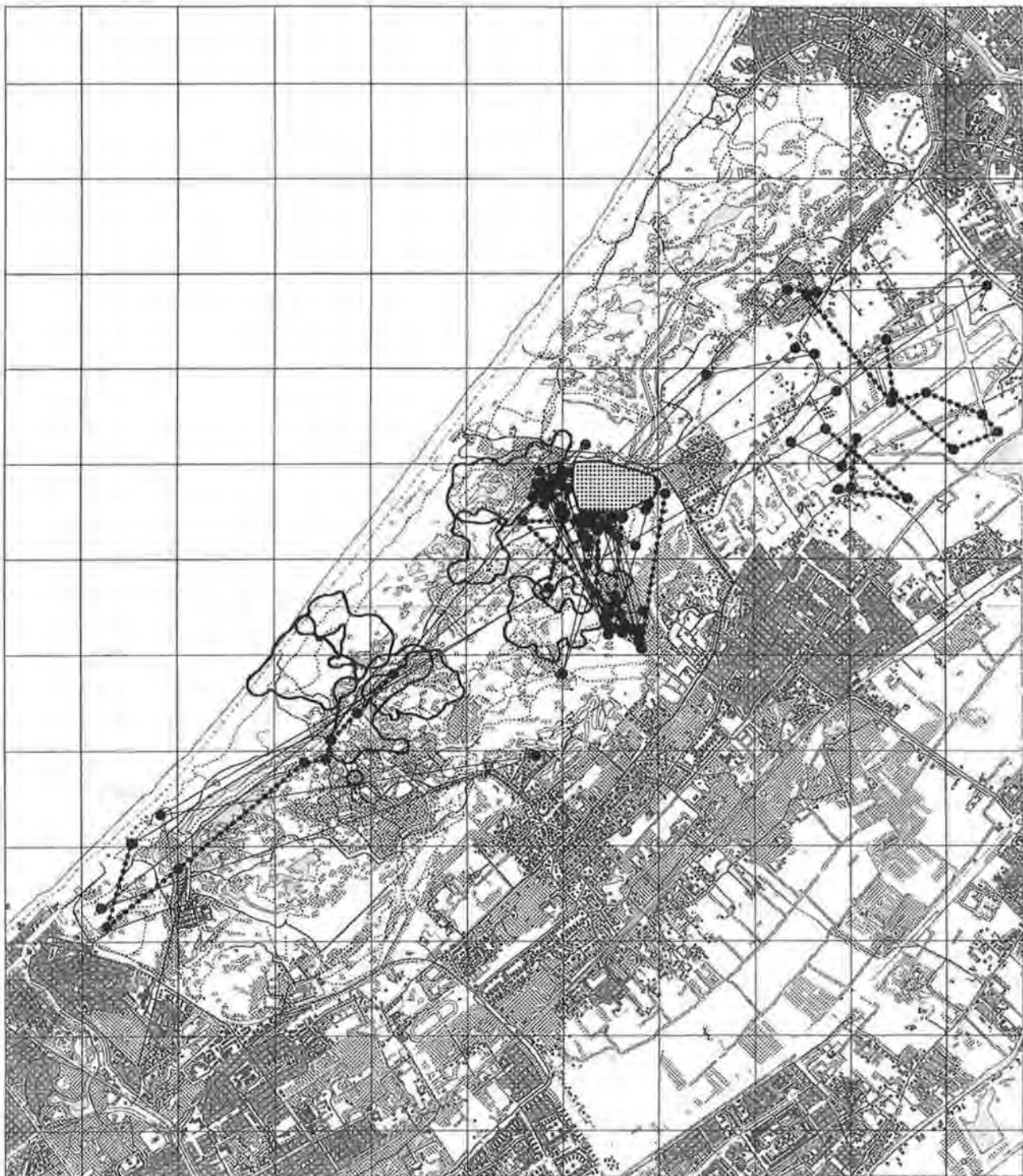
Een ander voorbeeld van 'zwerven op grote schaal' is het gedrag van Marleen, een jong uit 1997 van (waarschijnlijk) zendervos Eenoog. Begin oktober begon ze uitstapjes te maken uit haar moeders territorium, niet verder dan anderhalve kilometer erbuiten. Begin november volgden we haar voor het eerst op een groter tochtje, richting Scheveningen: maximale afstand van haar moederterritorium 7 kilometer. Dezelfde nacht nog keerde ze terug. Pas begin januari (1998) betraptten we haar op haar volgende tripjes, waarbij ze ook niet meer terugkeerde (figuur 4.16). Helaas verloren we half februari het contact met haar. Tot die tijd had ze op een oppervlakte van minstens 2100 ha rondgelopen.



Figuur 4.14. Eerste uitstapjes en omzwervingen van het jonge mannetje Gé (punten en lijnen) vanuit het moederterritorium, beginnend in oktober 1997 tot en met januari 1998. Het territorium van zijn moeder Sien staat gearceerd als MCP aangegeven, de overige ons bekende territoria als 90%KC. De dikke, geblokte lijnen die sommige peilpunten onderling verbinden, geven aan dat er minder dan twee uur verlopen is tussen de opeenvolgende peilingen; meestal is dat overigens minder dan een half uur. De dunne doorgetrokken lijnen die de punten onderling verbinden geven de volgorde aan van de peilpunten, maar het tussenliggende tijdsverloop kan zeer variabel zijn, van twee uur tot enkele weken. Het netwerk van vierkanten bestaat uit de kilometerhokken van de topografische kaarten.

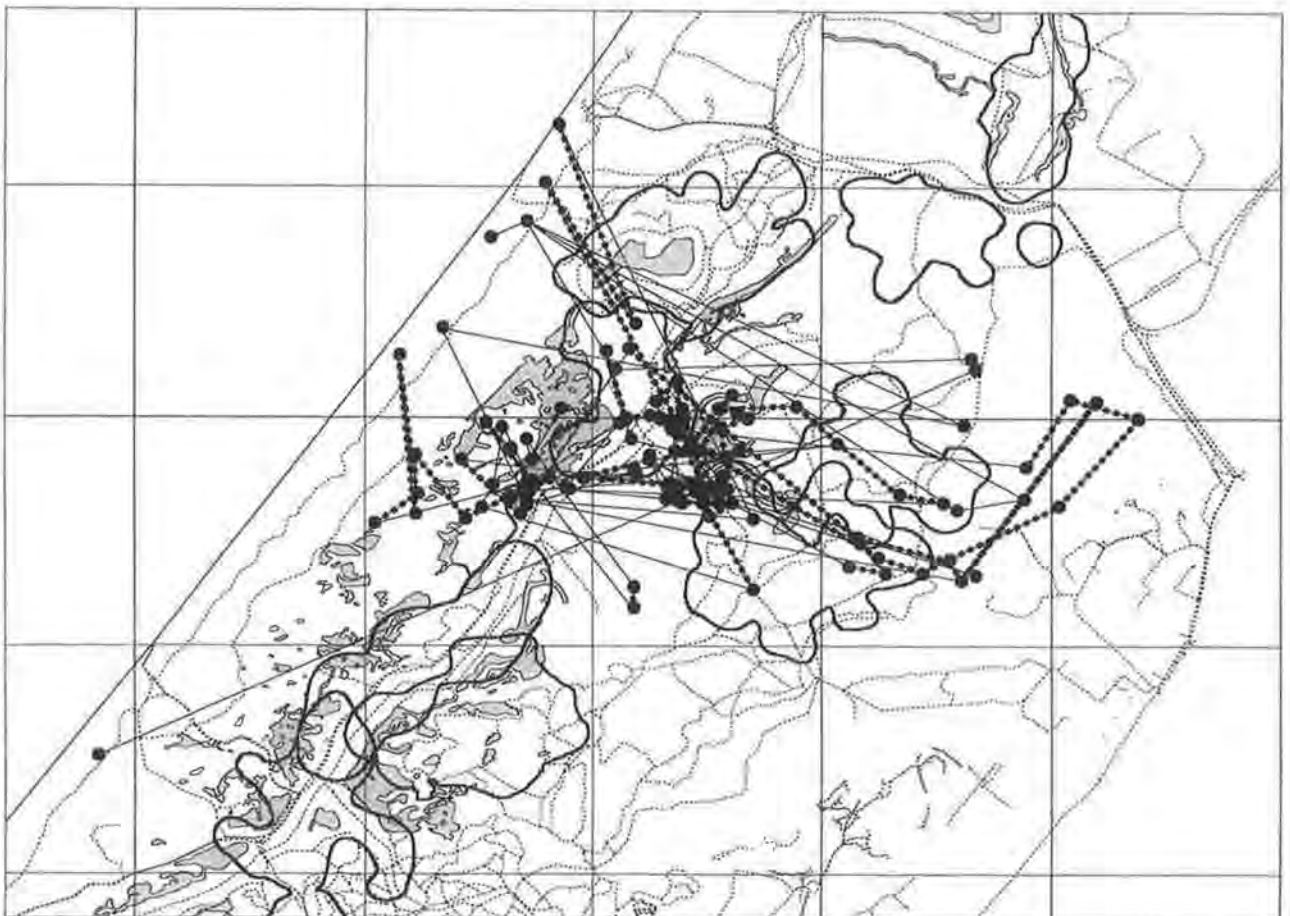


Figuur 4.15. Voorbeeld van 'zwerven op grote schaal': omzwervingen van vos Gé (punten en lijnen) in zijn tweede levensjaar, van februari tot oktober 1998 (Periode 3). De ons bekende territoria in die periode staan als 90%KC aangegeven. De dikke, geblokte lijnen die sommige peilpunten onderling verbinden, geven aan dat er minder dan twee uur verlopen is tussen de opeenvolgende peilingen; meestal is dat overigens minder dan een half uur. De dunne doorgetrokken lijnen die de punten onderling verbinden geven de volgorde aan van de peilpunten, maar het tussenliggende tijdsverloop kan zeer variabel zijn, van twee uur tot enkele weken. Het netwerk van vierkanten bestaat uit de kilometerhokken van de topografische kaarten.



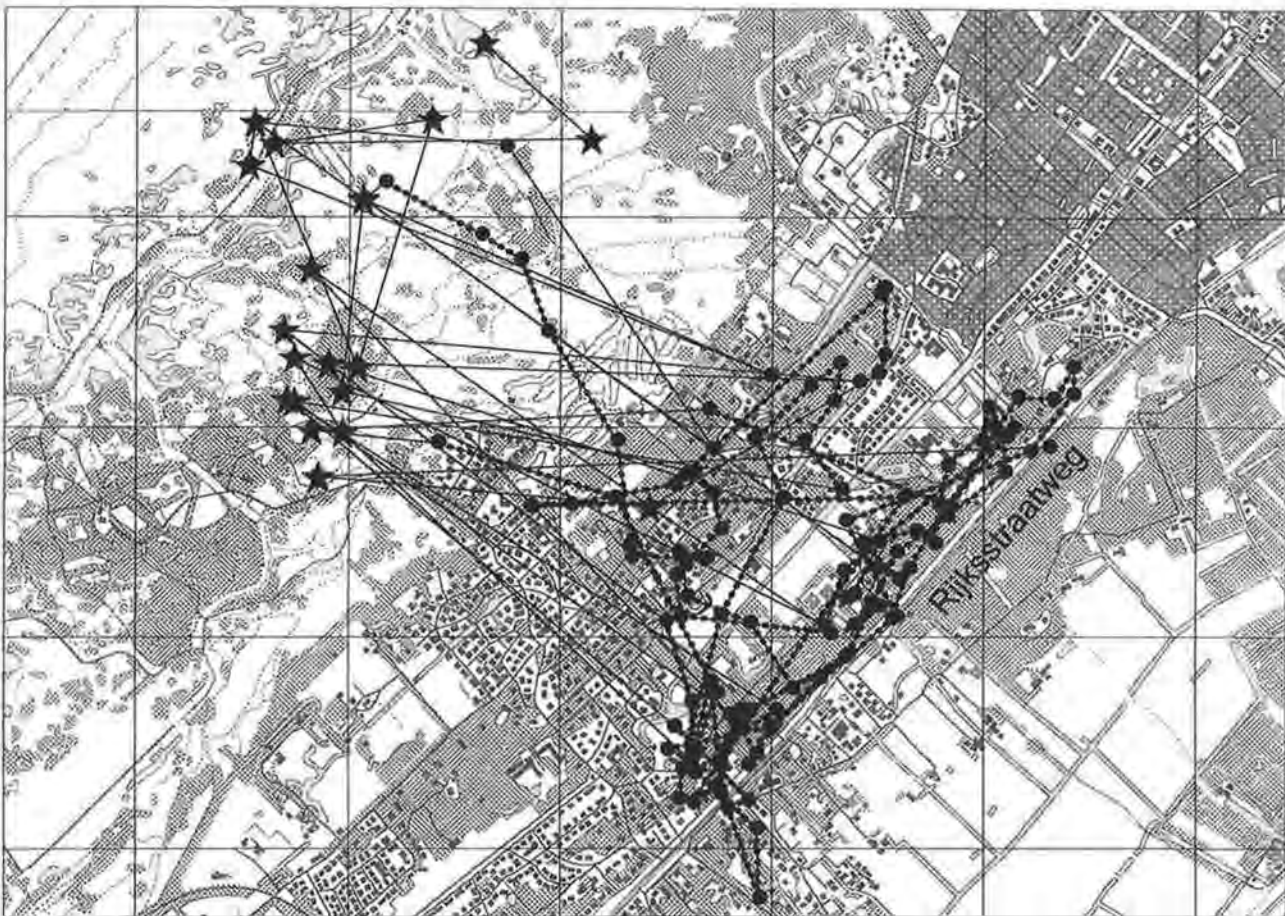
Figuur 4.16. Voorbeeld van 'zwerven op grote schaal': omzwervingen van vos Marleen (punten en lijnen) in haar eerste levensjaar, van juni 1997 tot februari 1998. Het territorium van haar moeder Eenoog staat gearceerd als MCP aangegeven. De overige ons bekende territoria staan als 90%KC aangegeven. De dikke, geblokte lijnen die sommige peilpunten onderling verbinden, geven aan dat er minder dan twee uur verlopen is tussen de opeenvolgende peilingen; meestal is dat overigens minder dan een half uur. De dunne doorgetrokken lijnen die de punten onderling verbinden geven de volgorde aan van de peilpunten, maar het tussenliggende tijdsverloop kan zeer variabel zijn, van twee uur tot enkele weken. Het netwerk van vierkanten bestaat uit de kilometerhokken van de topografische kaarten.

Zendervos Lies vertoonde na haar vangst in februari 1997 zwervgedrag 'op kleine schaal' (figuur 4.17). Ze was toen waarschijnlijk bijna drie jaar oud. Meestal was ze te vinden langs Sprang G, maar ze beliep in de zes maanden dat we haar volgden een gebied met een oppervlakte van ongeveer 425 ha. In oktober werd ze dood gevonden bij de Meijendelseslag, duidelijk ziek (leverproblemen). Een heel apart voorbeeld van een lokale zwerver was Ymke, een jong vrouwtje (geboren in 1996) dat we eind januari 1997 vingen. Aanvankelijk konden we het signaal van haar zender 's nachts nooit vinden, hoewel ze overdag altijd ergens in het duin sliep. Nadat ontdekt was dat ze 's nachts op de Wassenaarse landgoederen rondliep, konden we haar altijd vinden (figuur 4.18). Haar dagelijkse tocht van duin naar landgoederen verliep zo snel, dat we haar maar één keer redelijk konden volgen. Het duin gebruikte ze alleen om er te slapen. Ze stierf al in mei op de Rijksstraatweg, en had toen rondgelopen in een gebied van 880 ha.

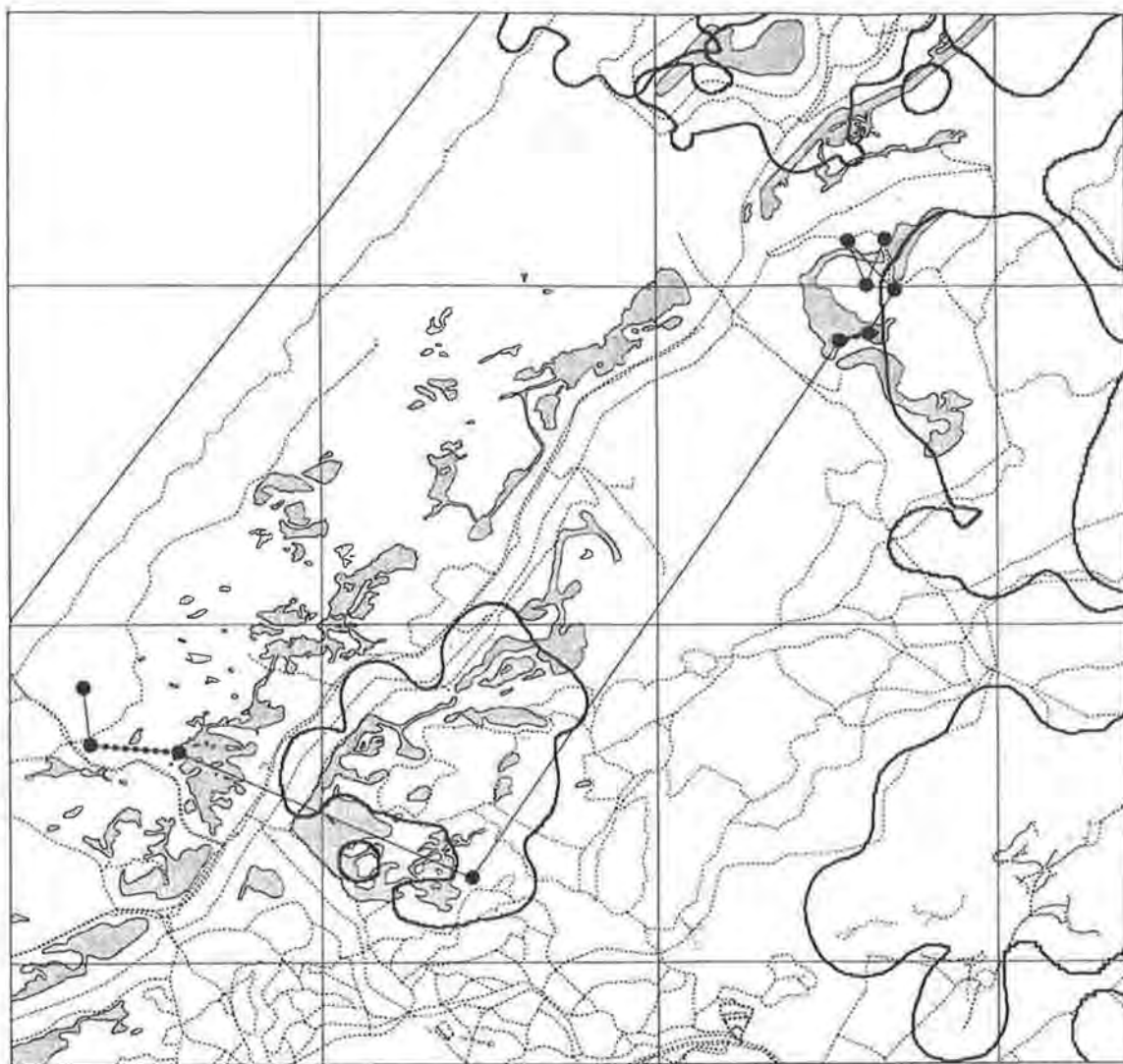


Figuur 4.17. Voorbeeld van 'zwerven op kleine schaal': de omzwervingen van vos Lies (punten en lijnen), waarschijnlijk drie jaar oud, voorjaar tot herfst 1997. Ze beliep een gebied ter grootte van ongeveer zeven territoria en verbleef vaak in de grensgebieden daarvan, min of meer tussen die territoria. Ze stierf zo'n twee kilometer daar vandaan. De ons bekende territoria staan als 90%KC aangegeven. De dikke, geblokte lijnen die sommige peilpunten onderling verbinden, geven aan dat er minder dan twee uur verlopen is tussen de opeenvolgende peilingen; meestal is dat overigens minder dan een half uur. De dunne doorgetrokken lijnen die de punten onderling verbinden geven de volgorde aan van de peilpunten, maar het tussenliggende tijdsverloop kan zeer variabel zijn, van twee uur tot enkele weken. Het netwerk van vierkanten bestaat uit de kilometerhokken van de topografische kaarten.

Tenslotte voorbeelden van zwervgedrag op oudere leeftijd, vermoedelijk steeds na een leven als territoriale vos. Het vrouwtje Neusje, zo genoemd omdat het grootste deel van haar zwarte neuspunt aan een dun stukje weefsel erbij hing, was zeven (of misschien acht) en een half jaar oud toen we haar vingen. Erg intensief hebben we haar niet gevolgd, maar het was duidelijk dat ze rondzwierf (figuur 4.19). Na vier weken stierf ze, ziek, mager en met lange nagels als gevolg van te weinig loopactiviteit. Opmerkelijk was dat ze datzelfde jaar drachtig was geweest van vier embryo's, gezien de littekens in haar baarmoeder. Twee andere oude vrouwtjes, Sien en Eefje, werden ieder gevangen bij hun jongen in juni 1997, resp. 6 en 9 jaar oud. Na verloop van enkele maanden begonnen ze afwijkend gedrag te vertonen; Sien was eerst nauwelijks meer actief, verliet na enige tijd haar territorium en ging ruim een kilometer verderop in de vallei Meijndel wonen waar ze korte tijd later stierf. Ook Eefje verliet haar territorium (in maart 1998), zwierf wat in de buurt rond, kroop in april weg in een hol in haar oude territorium en stierf.



Figuur 4.18. Eén van de zwervende vossen, het vrouwtje Ymke, 1 jaar oud, bleek in het voorjaar van 1997 steeds overdag in het duin te slapen (sterren) en 's nachts in de groene delen van Wassenaar rond te lopen, vooral in de landgoederen langs de Rijksstraatweg. Dit is de enige zendervos die zulk gedrag vertoonde. De dikke, geblokte lijnen die sommige peilpunten onderling verbinden, geven aan dat er minder dan twee uur verlopen is tussen de opeenvolgende peilingen; meestal is dat overigens minder dan een half uur. De dunne doorgetrokken lijnen die de punten onderling verbinden geven de volgorde aan van de peilpunten, maar het tussenliggende tijdsverloop kan zeer variabel zijn, van twee uur tot enkele weken. Het netwerk van vierkanten bestaat uit de kilometerhokken van de topografische kaarten.



Figuur 4.19. Voorbeeld van 'zwerven op latere leeftijd': de verplaatsingen van het oude vrouwtje Neusje in de herfst van 1998. De ons bekende territoria staan als 90%KC aangegeven. De dikke, geblokte lijnen die sommige peilpunten onderling verbinden, geven aan dat er minder dan twee uur verlopen is tussen de opeenvolgende peilingen; meestal is dat overigens minder dan een half uur. De dunne doorgetrokken lijnen die de punten onderling verbinden geven de volgorde aan van de peilpunten, maar het tussenliggende tijdsverloop kan zeer variabel zijn, van twee uur tot enkele weken. Het netwerk van vierkanten bestaat uit de kilometerhokken van de topografische kaarten.

Opvallend is, dat er bepaalde plekken in het terrein zijn waar zwervers blijkbaar graag komen en waar in de loop van de jaren veel verschillende individuen rustend werden aangetroffen. Dit was het duidelijkst het geval bij de Elleboogsprang, meer bepaald op en bij de dam die de twee infiltratieplassen scheidt plus de strook tussen Kruispunt en infiltratieplas. In dit gebied werden dan ook veel verschillende vossen (maar liefst 13!) gevangen, maar nooit eentje die daar zijn territorium had. In de reeds besproken figuren is de regelmatige aanwezigheid aldaar te zien bij de vossen Dorus (fig. 4.10A), Gé (fig. 4.15), Lies (fig. 4.17) en Neusje (fig. 4.19). Verder werden de vossen Jetje, Peter, Laura en Lia daar vaak aangetroffen. Twee andere plekken in het onderzoeksgebied waar regelmatig zwervers verbleven, waren rond het eind van de Verlengde hoofdader en direct

ten noorden van het begin van het Parnassiapad. Het betreft steeds plekken die tussen twee territoria liggen of tenminste nabij de grens van een territorium, nooit in het centrale deel ervan. Vermoedelijk vinden de zwervers hier enige rust van het altijd maar overal weggejaagd worden.

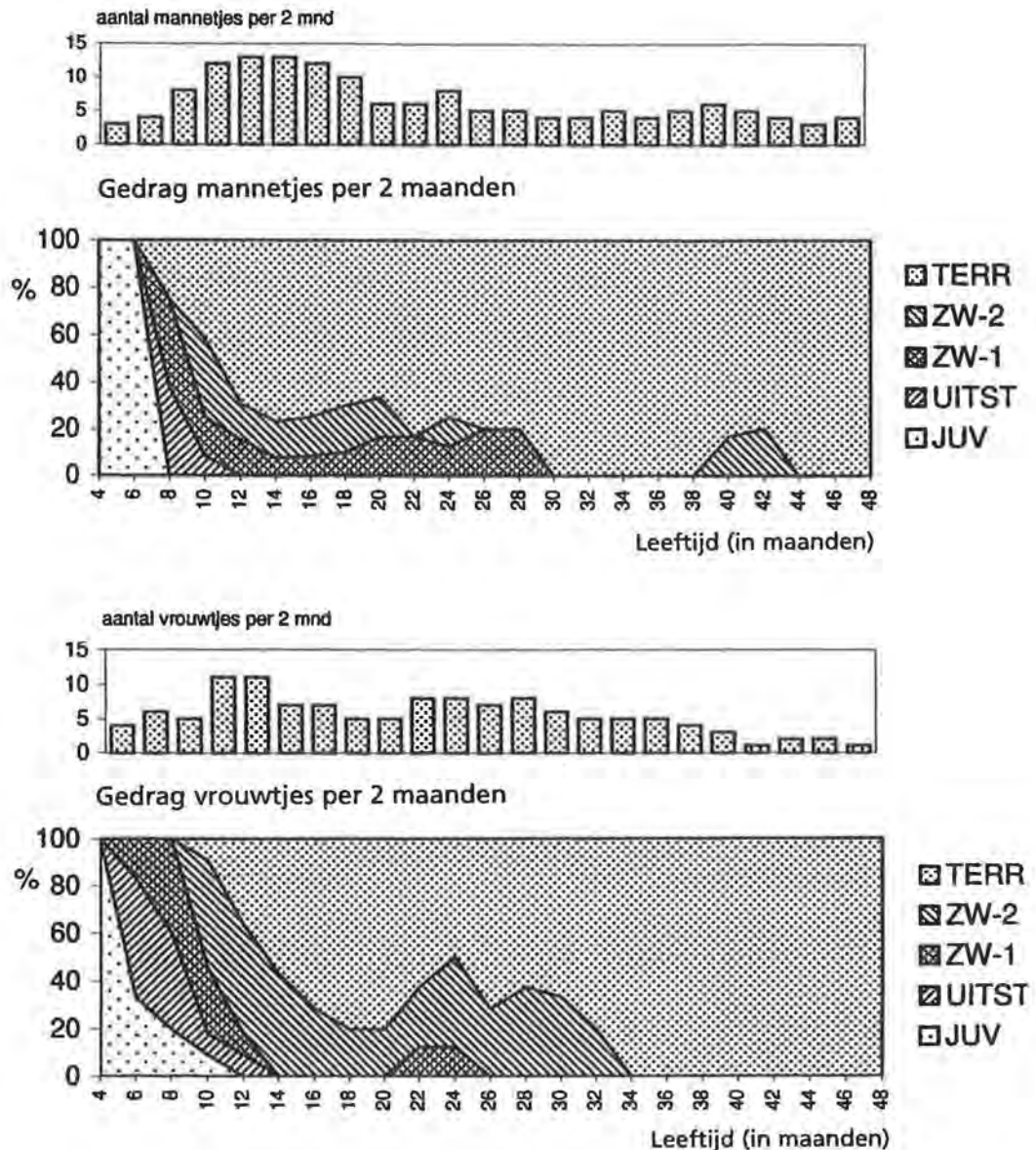
4.3.2. Ruimtelijk gedrag en leeftijd

Het ruimtelijk gedrag van de zendervossen kon, na leeftijdsbepaling achteraf (zie paragraaf 7.3.1), gerelateerd worden aan de leeftijd. Zes gedragscategorieën werden daarbij onderscheiden:

- juveniel, de zendervos verblijft nog geheel binnen de grenzen van het moederterritorium, dat daarmee dan ook min of meer accuraat beschreven kan worden (JUV).
- uitstapjes makend vanuit het moederterritorium en daar elke nacht weer naar terugkerend (UITST).
- zwerven op grote schaal, dat wil zeggen heen en weer lopend over afstanden van minstens enkele kilometers, niet (altijd) meer terugkerend naar het moederterritorium (ZW-1); deze laatste twee categorieën vormen samen situatie 1 uit paragraaf 4.3.
- zwerven op kleine schaal, dat wil zeggen heen en weer lopen in een gebied zo groot als drie tot zes territoria (ZW-2); situatie 2 uit paragraaf 4.3.
- territoriaal, (vrijwel) alle bewegingen spelen zich af binnen een oppervlak van meestal minder dan 100 ha (TERR).
- zwerven op oudere (na het vierde levensjaar) leeftijd, (vermoedelijk) na een leven als territoriumhouder (ZW-3), situatie 3 uit paragraaf 4.3.1.

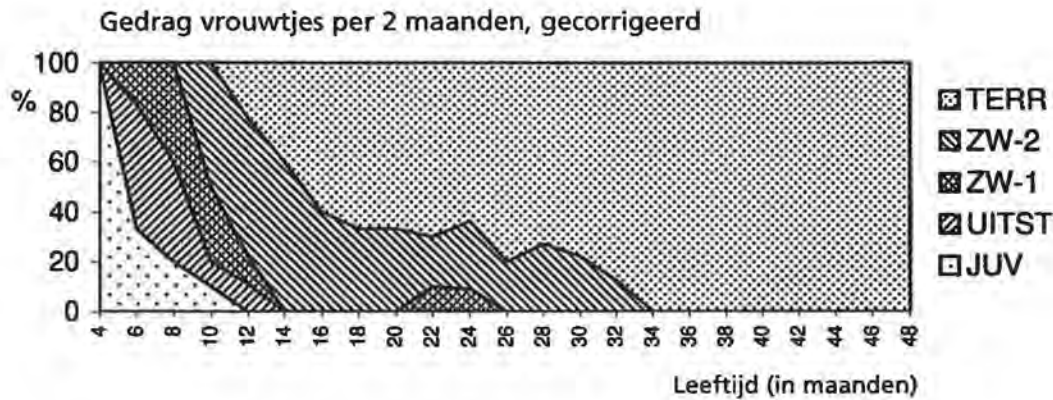
Figuur 4.20 geeft de onderlinge verhouding weer van vijf van de zes gedragscategorieën onder alle zendervossen, in elke periode van twee maanden vanaf juli in het eerste levensjaar (de vierde levensmaand) tot en met de 48^{ste} levensmaand. Het zwerven op oudere leeftijd komt in deze periode nog niet voor. Boven de grafieken staat het aantal vossen waarop de grafiek gebaseerd is, ook per twee maanden. Helaas kunnen individuele vossen zelden lang genoeg gevolgd worden om alle levensfasen van hetzelfde dier mee te maken. Meestal vormen de gegevens van een individuele vos slechts een momentopname van een paar maanden. Door het samenvoegen van alle gegevens ontstaat toch een beeld van de 'gemiddelde levensloop'. Van links naar rechts zien we de achtereenvolgende gedragscategorieën opkomen en weer verdwijnen. Het juveniele gedrag duurt maximaal tot de januari-februari van het tweede levensjaar (10^e levensmaand) en gaat over in het maken van uitstapjes buiten het moederterritorium. Sommige vossen vertonen al vanaf september in het eerste levensjaar het echte zwervgedrag (categorie ZW-1). In 1997 werd zelfs al op 26 augustus een geoormerkte jonge vos waargenomen ten noorden van Katwijk, die minstens 3,5 km van huis moet zijn geweest en daarbij de Rijn moet zijn overgestoken. Dat grootschalige zwervgedrag kan lang duren, tot op een leeftijd van 28 maanden, maar veel vossen schakelen na enige maanden over op een minder grootschalige manier van zwerven (ZW-2). Sommige zendervossen zwierven nog op een leeftijd van 40-43 maanden (3 1/2 jaar oud). Het merendeel (mannetjes 77 %, vrouwtjes 63 %) van de gevolgde vossen was echter reeds op een leeftijd van 14 maanden territoriaal. Het belangrijkste verschil tussen mannetjes en vrouwtjes is, dat vrouwtjes duidelijk vaker en langer zwerven op kleine schaal (ZW-2) dan mannetjes.

Het (hier niet afgebeelde) zwerven op latere leeftijd (ZW-3) werd in totaal bij 2 (misschien 3) mannetjes en 4 (misschien 5) vrouwtjes vastgesteld. Overgangen van territoriaal naar zwervend werden met zekerheid waargenomen op leeftijden van 6 en 10 jaar (vrouwtjes, Sien en Eefje) en 6 jaar (een mannetje, Friks). Opvallend was dat de overgang bij deze drie vossen steeds in het vroege voorjaar viel en dat het zwerven nooit langer duurde dan twee maanden, waarna de dieren dood gingen. Ook drie andere vossen, die pas voor het eerst in het stadium van zwerven op oudere leeftijd gevangen werden, stierven na korte tijd: Semma, na twee maanden, herfst; Neusje na een maand, herfst/winter; Fred na drie maanden, zomer.



Figuur 4.20. Het verband tussen leeftijd en ruimtelijke gedrag gedurende de eerste vier levensjaren, bij de gevolgde zendervossen. Per twee levensmaanden is het percentage dieren weergegeven dat elk gedrag vertoonde. Het totaal aantal gevolgde individuen per tweemaandelijks periode staat als staafdiagram boven de grafiek aangegeven. JUV = blijft binnen het moederterritorium; UITST = maakt uitstapjes vanuit het moederterritorium; ZW-1 = zwervt op grote schaal; ZW-2 = zwervt op kleine schaal; TERR = is territoriaal.

Men zou verwachten dat het zwervgedrag in figuur 4.20 met opklimmende leeftijd geleidelijk vermindert om plaats te maken voor territoriaal gedrag. Het is dus een beetje vreemd dat er bij beide geslachten een toename te zien is in zwervgedrag na een leeftijd van 16 tot 20 maanden, ten koste van territoriaal gedrag. Het gaat hier zeer waarschijnlijk om een effect van een foutieve leeftijdschatting bij een klein aantal dieren, wat bij de kleine steekproefgrootte (zie bovenste grafiekjes) grote invloed kan hebben. Sommige gevangen vossen werden bij vangst waarschijnlijk ten onrechte beoordeeld als jonge dieren, van 1 jaar oud of jonger. Bij enkele dieren bleek dat



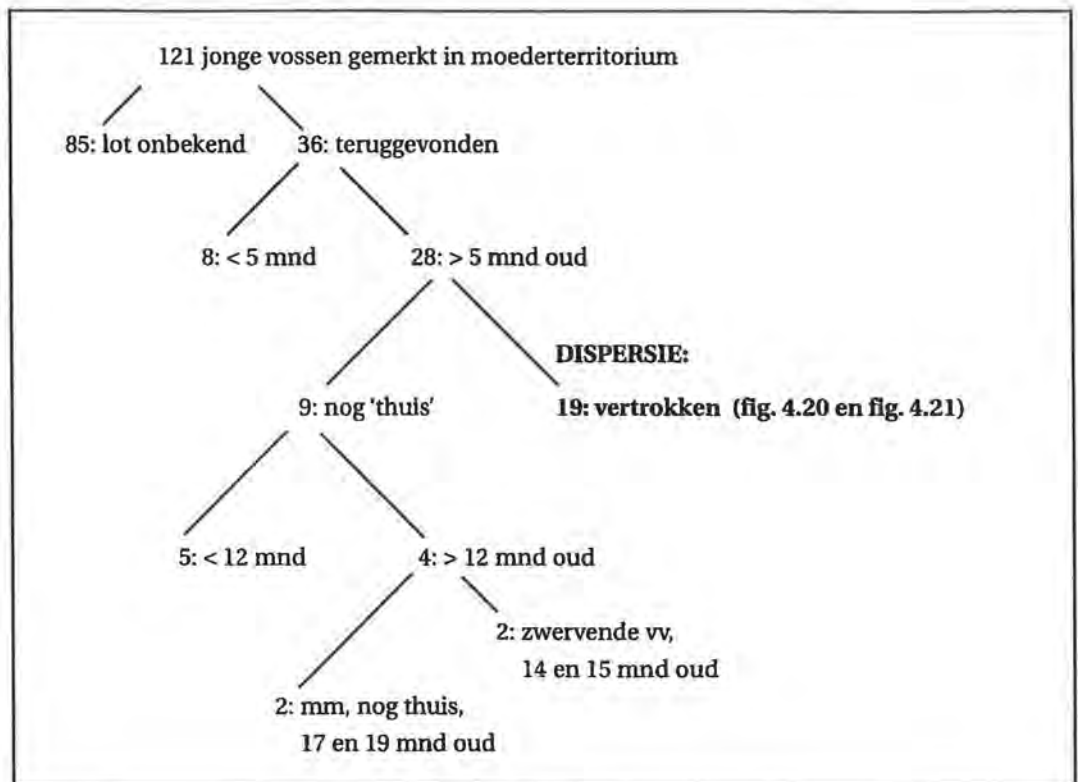
Figuur 4.21. Als figuur 4.20, vrouwtjes, maar gecorrigeerd voor een mogelijk verkeerde leeftijdsschatting bij drie individuen (zie paragraaf 4.3.2).

achteraf inderdaad zo te zijn, toen hun schedels beschikbaar kwamen voor een nauwkeurige leeftijdsbepaling. Als we ervan uitgaan dat in figuur 4.20B bijvoorbeeld drie territoriale vrouwtjes niet 1 maar 2 jaar oud waren, krijgen we al een verloop in de grafiek dat meer overeenstemt met de verwachtingen, een geleidelijke toename van het territoriale gedrag en afname van het zwervgedrag met de leeftijd (figuur 4.21).

4.3.3. Dispersie en vestiging

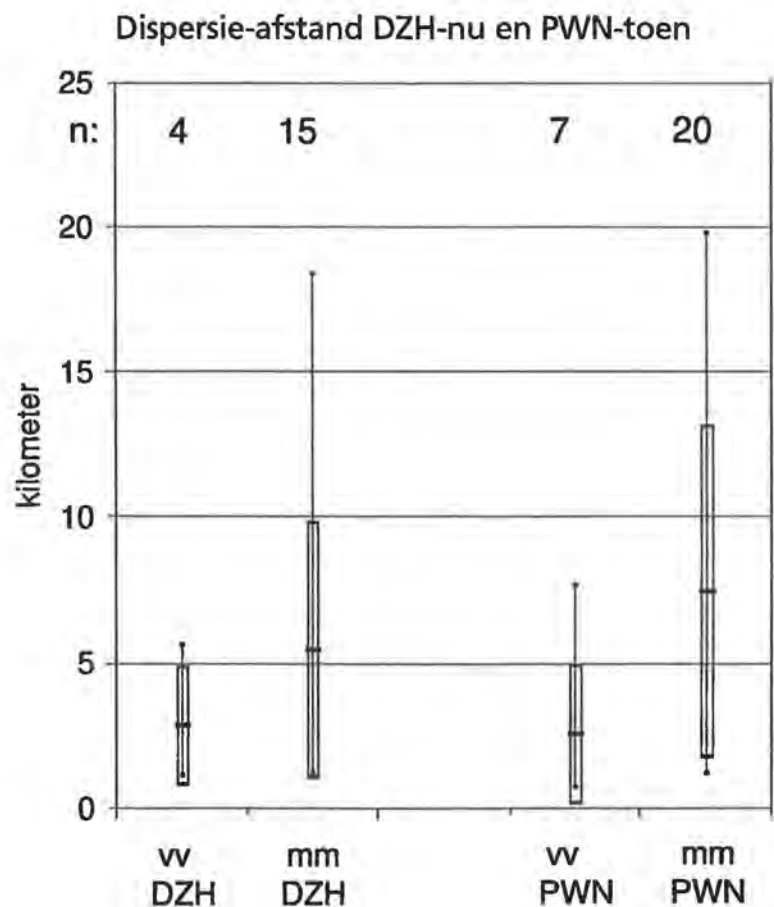
Dispersie is het ruimtelijke proces dat verloopt tussen geboorte en voortplanting: jonge vossen groeien op, worden zelfstandig, gaan (al of niet gedwongen) weg en op zoek naar een gebied waar ze zich kunnen voortplanten, vestigen zich en proberen zich te reproduceren. Het zwervgedrag, voor zover dat voorafgaat aan de voortplanting (dus niet het zwerven van oude vossen), is de manier waarop de dispersie tot stand komt; het zwervgedrag is uitvoerig beschreven in de vorige twee paragrafen, 4.3 en 4.4. Dispersie van een individu heeft een beginpunt (geboorteplaats) en een eindpunt (plaats van vestiging en reproductie). Bij de gegevens die we verzameld hebben over de vossendispersie is steeds uitgegaan van vossen waarvan we zeker wisten waar ze geboren waren. Het begin van de dispersie stond dus vast. Van het eindpunt van de dispersie in onze gegevens kon dat echter lang niet altijd gezegd worden. Alleen van enkele gezenderde vossen was bekend dat ze zich definitief (dus territoriaal) gevestigd hadden en zich daar voortgeplant hadden, of zich daar zouden hebben voortgeplant als ze langer geleefd hadden of langer door ons gevolgd waren. Veel vossen werden als verkeersslachtoffer of als geschoten teruggemeld, zonder dat iets over hun gedrag bekend was.

Van de 121 vossen die als klein jong in het territorium van hun moeder werden geormerkt (1997: 38 stuks; 1998: 40; 1999: 41; 2000: 2), werden er (tot 1 oktober 2000) 36 (30 %) teruggemeld door anderen of teruggevangen, gezenderd en gevolgd door ons (zie ook het schema in het kader). Van die 36 vossen waren er 8 nog niet ouder dan vijf maanden (gevonden vóór 15 augustus). Van 9 individuen was de vindplaats niet verder dan 700 m van de merkplaats verwijderd; deze vossen waren dus 'thuisgebleven'. Vijf daarvan waren nog niet ouder dan een jaar. De vier 'thuisgebleven' vossen die ouder waren dan een jaar bij terugmelding, waren allemaal zendervossen. Uiteindelijk blijven er 19 vossen over die zich méér dan 700 meter verplaatst hebben tussen merkplaats en vindplaats (of centrum van hun territorium bij afsluiting van het onderzoek), en wel 4 vrouwtjes en 15 mannetjes.



Overzicht van het lot van gemerkte jonge vossen

Figuur 4.22. Dispersie-afstanden van vrouwtjes en mannetjes in dit onderzoek (DZH) vergeleken met de dispersie-afstanden gevonden in het eerste vossenonderzoek in het Noord-Hollands Duinreservaat (PWN). Aangegeven zijn spreiding, gemiddelde, en gemiddelde plus en min standaardafwijking. Aantallen vossen staan bovenin de grafiek.

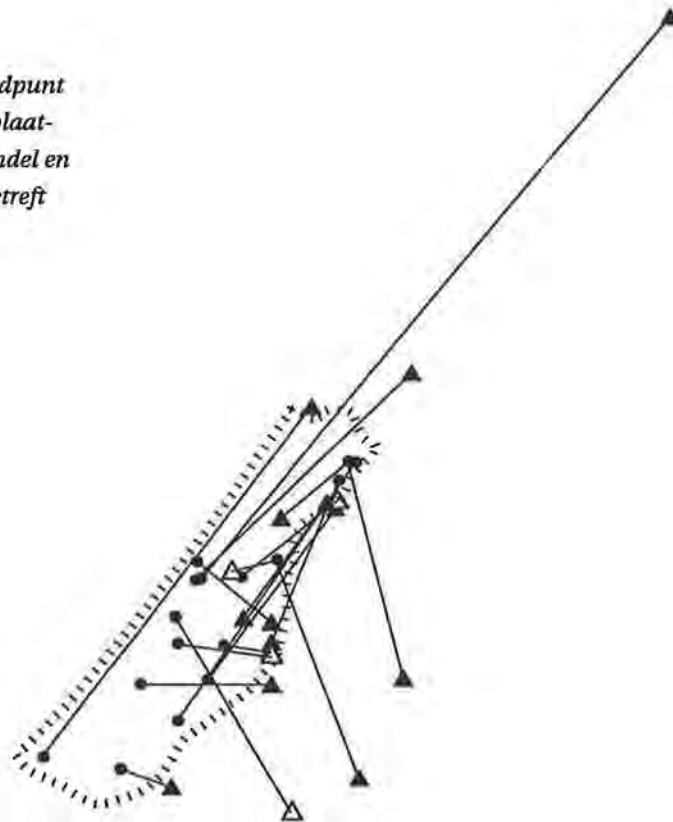


Figuur 4.22 geeft de afstanden aan die door deze 19 vossen werden afgelegd tussen merkplaats en vindplaats, in vergelijking tot de dispersie-afstanden gevonden bij het eerste vossenonderzoek in de duinstreek, begin jaren tachtig in het Noord-Hollands Duinreservaat (Mulder, 1988b). Bij de vrouwtjes zien we niet veel verschil tussen beide onderzoeken, in beide gaan ze gemiddeld ongeveer 2.8 kilometer ver weg. De gemiddelde dispersieafstand van de mannetjes in Meijendel en Berkheide is groter dan die van de vrouwtjes, zo'n 5.5 kilometer. Indertijd lag de dispersieafstand van de mannetjes in het Noord-Hollands Duinreservaat met 7.4 kilometer duidelijk nog wat hoger. Bij het berekenen van de gemiddelden werden de nul-waarden (jonge vossen die zich op hun geboorteplek vestigden, afstand dus nul) niet meegenomen.

Figuur 4.23 geeft de dispersie-bewegingen op kaart weer. Waarschijnlijk vindt er een vertekening plaats in de verhouding tussen de aantallen vossen die binnen en buiten het duin worden terug-gemeld, omdat de sterfte door mensenhand (afschot, verkeer) buiten het duin veel groter is; in het duin sterven ongetwijfeld veel gemerkte vossen een onopgemerkte dood. Toch zien we dat slechts vijf gemerkte vossen duidelijk buiten het duin werden teruggevonden, drie in de Wasse-naars-Voorschotense landgoederen, één ten noordoosten van Katwijk en eentje tussen Noord-wijkerhout en De Zilk. Jonge vossen lijken er dus een voorkeur voor te hebben om in het duin te blijven. Soms bereikten ons geruchten over doodgevonden (of bemachtigde) gezenderde vossen buiten het duin, die niet aan ons gemeld werden. Eén zo'n vos zou ten zuiden van Den Haag gevonden zijn.

Figuur 4.23. Begin(stip) en eindpunt (driehoek) van de dispersieverplaatsingen van 19 vossen uit Meijendel en Berkheide. Open driehoekjes betreft vrouwtjes.

0 1 2 3 4 5 km

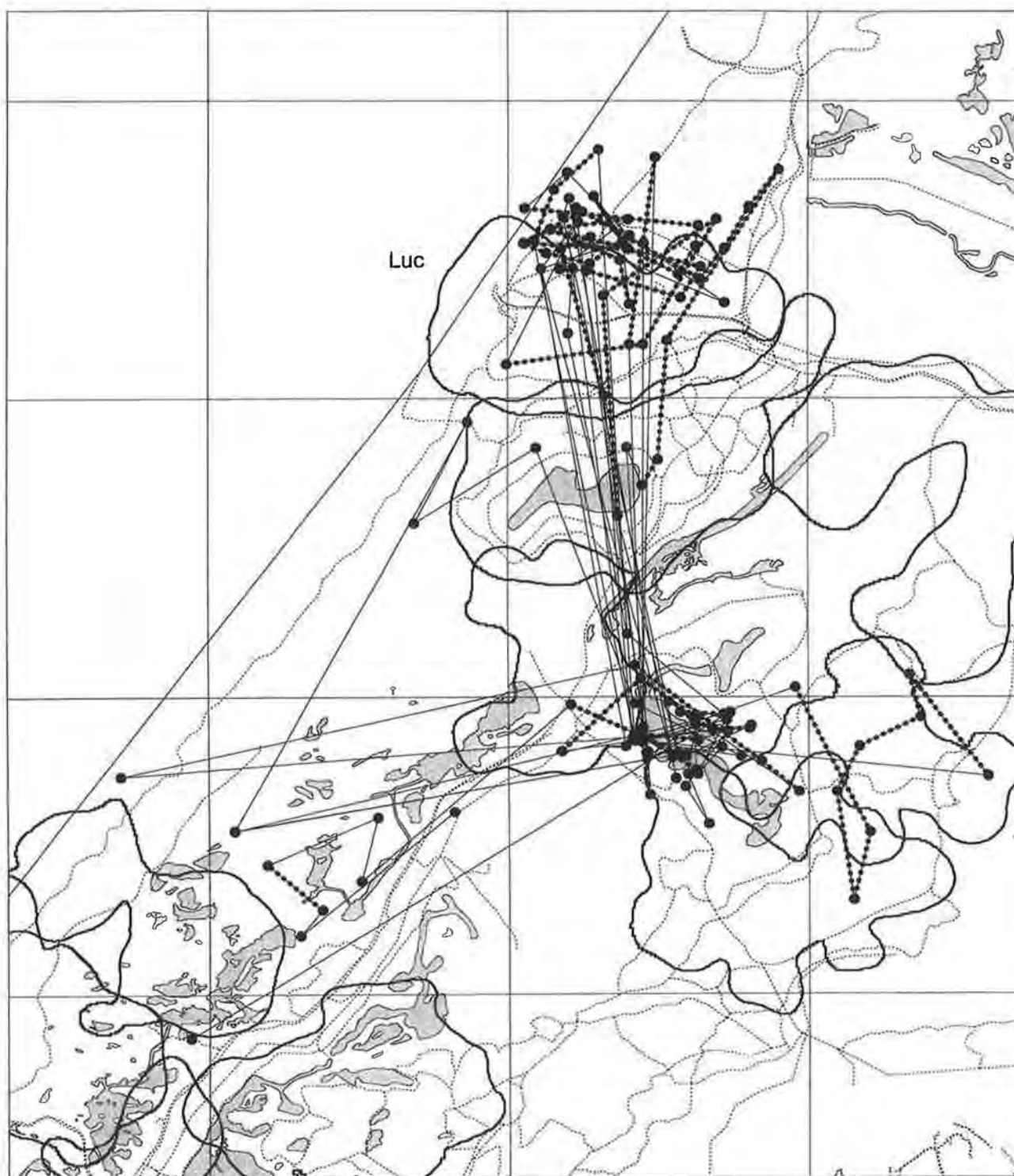


Van de 18 jonge vossen die al vroeg in het seizoen een buikzender ontvingen, waren er op 15 oktober van hun geboortjaar nog 12 over; 6 waren reeds gestorven. Van die 12 konden 5 niet worden teruggevangen, zodat ze na het uitvallen van de buikzender (die een korte levensduur heeft) niet verder gevolgd konden worden. De overige 7 kregen een halsbandzender. Drie van de vier vrouwtjes (Marleen, Sonja, Suzan) zwierven nog toen het contact verloren ging, op een leeftijd van 11 tot 15 maanden. Eén vrouwtje (Lia) had zich, toen ze ruim een jaar oud was, territoriaal gevestigd maar na twee jaar nog steeds niet voortgeplant. Twee van de drie mannetjes (Maarten, Bert) waren tot diep in hun tweede kalenderjaar in het moederterritorium gebleven, één daarvan (Maarten) had daar op eenjarige leeftijd zelf ook jongen gekregen (zie paragraaf 4.2.3). Het derde mannetje (Gé) zwierf op ruim tweejarige leeftijd nog steeds rond. (Deze resultaten maken ook onderdeel uit van de eerdere opsomming van het lot van de gemerkte jongen, zie kader). Aan de kennis van dispersie heeft de toepassing van buikzenders dus weinig bijgedragen, aan de kennis van vroege sterfte echter wel aanzienlijk.

Vestiging

Van negen vossen hebben we kunnen volgen hoe ze zich in een territorium vestigden, of een poging daartoe deden (in twee of drie gevallen). Van vijf dieren kenden we de geboorteplaats. Het voorbeeld van zendervos Johan, die op een leeftijd van 12 maanden van de een op de andere dag het juist vrijgekomen territorium van vos Casper overnam, op vier kilometer van zijn geboorteplek, is al in het voorafgaande beschreven (paragraaf 4.2.1). Twee mannetjes waarvan we eveneens de geboorteplaats kenden (Bert en Maarten), vestigden zich in hun geboorteterritorium. Het precieze tijdstip van die vestiging is in dit geval moeilijk vast te stellen, omdat er niet duidelijk sprake was van een periode van zwerven; Bert maakte wel kortdurende en (meestal) niet ver reikende uitstapjes tussen 7 oktober en 5 februari (leeftijd: 11 maanden) van zijn eerste winter, en daarna niet meer (tot de zender uitviel, begin september). Maarten kreeg in zijn tweede jaar al jongen en moet zich dus op zijn laatst al in de late winter territoriumhouder gevoeld hebben.

Sommige vossen lopen een tijd lang heen en weer tussen hun geboortegebied (of een tijdelijke vestiging) en de plek waar ze zich zullen gaan vestigen of dat althans proberen. Bij tenminste vier dieren hebben we zulk pendelgedrag waargenomen. Het mannetje Willem, zoon van zendervos Eefje, liep tussen 30 december en 10 februari van zijn eerste winter voortdurend heen en weer tussen zijn geboorteterritorium en de plaats, aan de rand van Wassenaar (afstand: 2.3 km), waar hij zich dat voorjaar zou vestigen op een leeftijd van 12 maanden. Zendervos Lia vestigde zich uiteindelijk, op een leeftijd van 14 maanden, min of meer in haar geboorteterritorium, maar liep twee maanden lang, in maart en april van haar twee levensjaar, heen en weer naar een gebiedje op 1.5 km afstand daarvan. Yvonne, een vrouwtje dat al twee jaar oud was toen we haar vingen, liep zelfs meer dan een half jaar lang regelmatig heen en weer tussen het terrein waar ze gevangen was (en ook geboren?) en waar ze zich begin januari (leeftijd: bijna drie jaar) vestigde en korte tijd later jongen kreeg, op 1.3 km afstand. Tenslotte pendelde een mannetje, vos Peter, ongeveer een maand lang heen en weer tussen de Elleboogsprang en het territorium van zendervos Luc direct ten noorden van de Wassenaarseslag, op 1.5 km afstand (figuur 4.24). Dat gebeurde in de maanden november en december, toen Peter al drie- of viereneenhalf jaar oud was. Zijn voorgeschiedenis was onbekend. Na die maand van pendelen ging hij door heel Berkheide en Meijndel zwerven; hij stierf in september van het daaropvolgende jaar. Zijn intensieve bezoek aan Luc's territorium leek ons een poging om dat over te nemen (Luc was toen vijf-en-een-half jaar oud), maar zeker is dat allerm minst, temeer daar Peter zelf ook al betrekkelijk oud was en best al een territorium gehad kon hebben voordat we hem als zwerver kenden. Gezien de positie van de meeste peilingen, rond de noordgrens van Luc's gebied (zie figuur 4.24), zou het ook kunnen zijn dat hij zich tussen twee territoria in wilde vestigen.



Figuur 4.24. Activiteiten van vos Peter, drie- of viereneenhalf jaar oud, in Periode 2. Een maandlang, in november-december, pendelde hij heen en weer tussen de Elleboogsprang (middenonder) en het territorium van Luc (boven), misschien in een poging zich er te vestigen. De ons bekende territoria staan als 90%KC aangegeven. De dikke, geblokte lijnen die sommige peilpunten onderling verbinden, geven aan dat er minder dan twee uur verlopen is tussen de opeenvolgende peilingen; meestal is dat overigens minder dan een half uur. De dunne doorgetrokken lijnen die de punten onderling verbinden geven de volgorde aan van de peilpunten, maar het tussenliggende tijdsverloop kan zeer variabel zijn, van twee uur tot enkele weken. Het netwerk van vierkanten bestaat uit de kilometerhokken van de topografische kaarten.

Dit pendelgedrag speelt zich dus steeds over betrekkelijk korte afstanden af, 1.3 tot 2.3 kilometer, maar kan wel lang duren, soms maanden. Wellicht is dat er een teken van, dat het in zulke gevallen niet gaat om het bezetten van een opengevallen plaats (bijvoorbeeld door de dood van het enige daar levende mannetje of vrouwtje), maar om aansluiting bij een bestaande familiegroep waarin al minstens één vos van hetzelfde geslacht aanwezig is, en waar een periode van wederzijdse gewenning voor nodig is.

Zich ergens vestigen kan echter ook snel gaan, zoals de gevallen van Johan (zie boven) en Tessa bewijzen. Deze laatste vestigde zich, op een leeftijd van 11 maanden, net buiten het duin op landgoed Duindigt en kreeg daar ook jongen. Voorafgaand aan die vestiging zwierf ze blijkbaar rond tussen de Klip en Den Haag, maar veel weten we daar niet van, omdat we haar nog maar net gevangen hadden (zie ook paragraaf 8.4).

Een poging tot het veroveren van een territorium maakten we waarschijnlijk mee bij vos Boris. Hij werd als zwerver gevangen toen hij acht maanden oud was. Tussen zijn zwerftochten door verbleef hij ruim twee weken lang, van 18 januari tot 4 februari (10 maanden oud), voortdurend in het voormalige territorium van zendervos Ruud in de Ganzenhoek. Die was in oktober gestorven. In november hadden we daar al een ander jong mannetje gevangen, Norman, maar diens zender viel na acht dagen al uit, waardoor het onduidelijk bleef of Norman de opengevallen plek van Ruud had ingenomen. Twee maanden later verscheen Boris daar dus tijdelijk (zie boven), en nog weer wat later, begin maart, bleek dat het voormalige territorium van Ruud was verdeeld onder Dorus (let op, niet *Boris*) en Kees (zie figuur 4.5 en 4.7).

Voor zover we getuige waren van geslaagde en niet-geslaagde vestigingspogingen, speelden die zich vooral af in de late winter of het vroege voorjaar; de vermoedelijke vestigingspoging van Peter viel wat eerder, in november-december, de vestiging van Lia wat later, eind april. Succesvolle vestigingen gebeurden op een leeftijd van 11 tot 14 maanden (zesmaal, 4 mannetjes, 2 vrouwtjes) en bijna drie jaar (eenmaal, vrouwtje).

4.3.4. Conclusies

Naast de territoriale vossen leven er in de duinen nog veel zwervende dieren. Naar schatting vormen ze een derde tot bijna de helft van de populatie volwassen vossen. De meeste jonge vossen gaan in hun eerste herfst en winter zwerven om te proberen ergens een plek te vinden waar ze zich territoriaal kunnen vestigen, zodat ze zich kunnen voortplanten. Soms is daar een periode van gewenning, van heen en weer lopen voor nodig. De afgelegde afstanden tussen geboorteplek en uiteindelijk territorium (of tenminste de terugmeld-plaats) zijn, voor zover vastgesteld, niet erg groot, bij de vrouwtjes gemiddeld 2.8 kilometer, bij de mannetjes 5.5 kilometer. Enkele jonge vossen blijven echter op hun geboorteplek leven; dit werd tenminste bij twee mannetjes en een vrouwtje vastgesteld. Het lijkt erop dat de zwervende vossen de neiging hebben vooral in het duin te blijven. Is na enige maanden nog geen territorium veroverd, dan vestigen ze zich vaak toch min of meer ergens, doordat ze hun zwerftochten beperken tot een betrekkelijk klein gebied van enkele honderden hectare. Dit komt het meest voor bij vrouwtjes. Op een leeftijd van ongeveer drie jaar zijn, op een enkele uitzondering na, alle (nog aanwezige) vossen territoriaal. Aan het eind van hun territoriale leven, na zes tot tien jaar, gaan veel (alle?) vossen weer zwerven tot ze na enkele maanden de dood vinden.

5. Reproductie

5.1. Algemeen

Vossen hebben een duidelijk begreemd voortplantingsseizoen met één worp per jaar, die meestal ter wereld komt tussen 1 maart en 1 april, na een draagtijd van ongeveer 55 dagen. Dienovereenkomstig valt de paartijd in januari en februari, onder invloed van het lengen der dagen. De strengheid van de winter heeft daar weinig invloed op en ook kan de vos zijn voortplanting niet echt aanpassen aan het tijdstip waarop het voorjaar werkelijk begint en het voedselaanbod (jonge konijnen bijvoorbeeld) beter wordt. Beide geslachten zijn al in hun tweede (kalender)jaar geslachtsrijp, op een leeftijd van tien maanden. Het vrouwtje is slechts een paar dagen in oestrus (loops), en wordt dan op de voet gevolgd door het mannetje, zodat andere mannetjes (buren, zwervers) geen kans krijgen haar te bevruchten. Er wordt tijdens die dagen een aantal keren gepaard, waarbij de twee vossen net als bij de hond het geval is soms langdurig aan elkaar 'vastzitten'. Dat kan een vreemde indruk maken: op 20 januari 1999 zagen twee politieagenten bij een nachtelijke patrouille in Wassenaar een 'siamese tweeling-vos' met twee koppen en twee voorlijven lopen, wat uitgebreid de (lokale) pers haalde...

De voortplantingstijd is de enige periode waarin de 'duinvossen', met name de vrouwtjes, stelselmatig gebruik maken van hollen. In de rest van het jaar slapen vossen vrijwel altijd bovengronds. In de winter beginnen de vrouwtjes her en der in hun territorium hollen van konijnen of eerder al door hen gebruikte hollen op te zoeken en verder uit te graven, zodat ze er enkele ter beschikking hebben tegen de tijd van de geboorte. De jongen worden echter meestal geboren in een zeer onopvallend hol waarin niet vers gegraven is, vaak met maar één ingang, waarbij soms zelfs niet te zien is dat er überhaupt een vos in past. Zoiets is alleen met behulp van zenders te ontdekken. Na een paar dagen tot enkele weken verhuist het vrouwtje dan met haar jongen naar een groter hol, waar de jongen de ruimte hebben en rustig kunnen opgroeien. Bij storing (soms is een voorzichtig bezoekje aan de omgeving van het hol al genoeg) kunnen de jongen versleept worden naar weer een ander beschikbaar hol, of zelfs verdeeld worden over twee hollen. Aanvankelijk worden de jongen daarbij één voor één in de bek gedragen, later lopen ze als groepje achter moeder aan naar de nieuwe plek.

Vanaf een week of vier na de geboorte gaan de ouders (en soms ook andere vossen in de 'familie') voedsel naar het hol te brengen. De hollen met jongen zijn dan aan de sporen erbuiten (voetspoortjes, speelplekken met platte vegetatie, prooi-resten) als zodanig te herkennen. De oppervlakte waarover de sporen van de jongen te vinden zijn wordt snel groter, de jongen gaan steeds meer apart van elkaar slapen, meer en meer ook bovengronds, en vanaf augustus worden ze steeds zelfstandiger. Ze kunnen nog minstens tot half juni bij de moeder drinken (een verkeersslachtoffer had op 15 juni nog ruim 100 gram melk in zijn maag). Vanaf september zijn de meeste jonge vossen zelfstandig en vaak op afstand niet meer als juveniel herkenbaar.

5.2. Methoden

Gegevens over reproductie werden verkregen uit diverse bronnen. Bij secties van dode vrouwtjes werd nagegaan of ze drachtig waren, of waren geweest: embryo's laten gepigmenteerde 'placentalittekens' achter in de baarmoeder (uterus), die ongeveer een jaar zichtbaar blijven. Ook werd

gekeken of ze melk gaven (lacterend). In het voorjaar werden met hulp van iedereen die in het veld kwam zoveel mogelijk worpen in kaart gebracht en werd geprobeerd de jongen te vangen met fuikkooitjes in de ingangen van de holen. Tenslotte werd nagegaan hoe de reproductie bij de gezenderde vouwtjes verliep.

Het resultaat van de worpgrootte-bepaling is afhankelijk van de gebruikte methode en het tijdstip. Wat we graag zouden *willen* weten is, hoeveel jongen de vrouwtjes gemiddeld werpen en hoeveel daarvan overleven tot zelfstandigheid. Wat we echter *kunnen* meten is:

- a. Het aantal embryo's dat dood ingezamelde vrouwtjes in het voorafgaande jaar in hun uterus gehad hebben, of bij hun dood bij zich dragen, te bepalen aan de hand van de littekens. Deze embryo's kunnen echter voor een deel, of zelfs allemaal, geresorbeerd zijn vóór de geboorte. Resorptie is het proces waarbij embryo's weer worden afgebroken en in het lichaam worden opgenomen. Het gemiddeld aantal littekens zou dus wat hoger kunnen liggen dan het gemiddeld aantal werkelijk geworpen jongen.
- b. Het aantal bij de burcht spelende jongen. Vanaf een leeftijd van vier weken kunnen de jongen buiten de burcht geobserveerd worden. Dit vereist goede omstandigheden (min of meer open ligging van de burcht en mogelijkheid tot observeren vanaf wat grotere afstand) en tijd. De wens om zoveel mogelijk jongen te vangen en te merken (o.a. voor gegevens over dispersie) conflicteerde met de wens om de worpgrootte te bepalen; de laatste wens kreeg meestal de laagste prioriteit. Aan het vaststellen van de worpgrootte bij de burcht kleven overigens veel onzekerheden. Men moet veel tijd aan observeren besteden, want soms blijkt pas na urenlang posten, als de moeder op komt draven om te zogen of met prooi, dat er nog een jong ergens onopgemerkt lag te slapen. Als de jongen wat groter zijn en verspreid in het terrein kunnen zitten, is aantalsbepaling nog een stuk moeilijker. Tenslotte zijn situaties waarbij jongen van twee worpen bij elkaar zitten niet altijd als zodanig herkenbaar, als het totaal aantal vosjes niet al te groot is en ze ongeveer dezelfde leeftijd hebben.
- c. Het aantal gevangen jongen. Vangen gebeurde door fuik-kooitjes in alle ingangen van het hol in te graven en deze net zo lang te laten staan tot 'alle' jongen gevangen waren. In uitzonderingsgevallen kan dat soms wel tien dagen duren, omdat er vaak veel prooien het hol in gesleept zijn. Een probleem bij deze vangmethode is, dat meestal onduidelijk is wat de situatie precies is op het moment dat de onderzoekers met de vangkooien bij de burcht arriveren. Vooral als de jongen al wat groter zijn, kunnen ze zich een eind van de burcht vandaan bevinden en bij onraad er vandaan wegllopen. Die kunnen met deze methode dus niet gevangen worden. Soms troffen we inderdaad verse kleine sporen aan in het zand rond de kooien, ten teken dat minstens één jong zich, niet-vangbaar, buiten de burcht bevond.

Het vaststellen van de worpgrootte is soms dus een arbitraire zaak. Worpen waarbij slechts 1 of 2 jongen werden gezien worden eerder als onvolledig bestempeld dan worpen waarbij met dezelfde inspanning 5 jongen zijn waargenomen. Nog problematischer is het bepalen van de *gemiddelde* worpgrootte, omdat worpen van 1 jong niet of nauwelijks te vinden zijn bij gebrek aan voldoende sporen en speelplekken. Zo hebben we wekenlang moeten zoeken naar de plaats waar het ene jong van vos Eenoog, in 1999, zich bevond, hoewel zijn moeder gezenderd was. Aan de andere kant ben je geneigd de hele grote worpen te zien als twee bij elkaar gebrachte worpen. Maar er is ook een geval waarbij we bijna zeker wisten dat vier bij elkaar zittende jongen, dat is ongeveer de gemiddelde worpgrootte, in feite van twee worpen afkomstig waren (zie paragraaf 4.2.3).

5.3. Resultaten

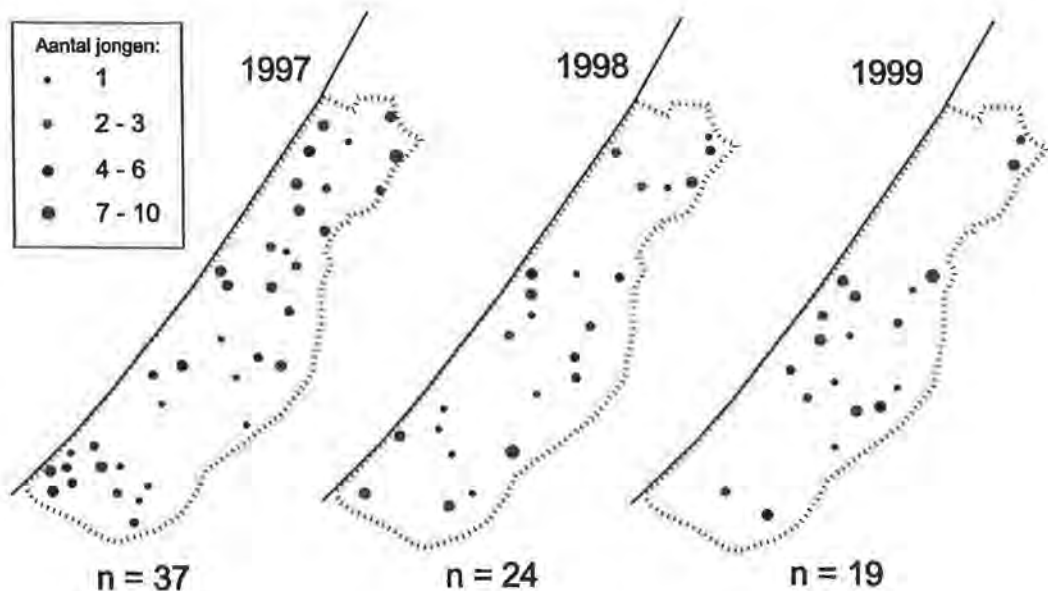
De resultaten van de secties wijzen uit dat bijna alle vrouwtjes in de populatie drachtig worden. Van de 36 geslachtsrijpe vrouwtjes waarvan de uterus onderzocht kon worden, vertoonden slechts zeven geen definitieve tekenen van voortplanting: ze waren niet drachtig of drachtig geweest. Vijf daarvan werden echter gedood in de paartijd, een moment waarop de eventuele placenta-littekens van embryo's uit het voorgaande jaar meestal verdwenen zijn en de nieuwe embryo's nog niet aanwezig zijn. Uiteindelijk kon dus slechts van twee onderzochte vrouwtjes gesteld worden dat ze niet drachtig (geweest) waren. Dit komt overeen met 6.5 % (2 van de 31) van de buiten de paartijd onderzochte vrouwtjes. Ook de oudere vrouwtjes die dood in het veld werden gevonden, hadden stevast placenta-littekens. De oudste waren de drie zendervossen Eefje, Neusje en Semma, die respectievelijk nog op 8-, 7- en 7-jarige leeftijd jongen kregen; van Eefje is bekend dat ze die ook echt grootbracht, van de andere twee weten we dat niet.

Dat bijna de hele vrouwelijke populatie drachtig wordt, betekent echter nog niet dat al die vrouwtjes ook jongen krijgen of grootbrengen. Bij de secties bleek namelijk dat embryo's regelmatig weer worden afgebroken (geresorbeerd) in de uterus, soms alle embryo's van een worp, soms slechts één of enkele. Bij 29 vrouwtjes met embryo's of placenta-littekens waren 3 gevallen (10.3 %) van zekere resorptie (tweemaal alle vier embryo's betreffend, eenmaal één van drie), 8 gevallen (27.6 %) van waarschijnlijke resorptie (bijvoorbeeld duidelijke intensiteitsverschillen tussen littekens) en 18 gevallen (62.1 %) zonder aanwijzingen voor resorptie van embryo's.

Ook als embryo's niet geresorbeerd worden maar uitgedragen, betekent dat nog niet dat ze als jong worden grootgebracht. Zo weten we (omdat ze gezenderd waren) van drie vrouwtjes die later placenta-littekens bleken te hebben, dat ze toch geen jongen hebben grootgebracht. Alle drie hadden geen territorium (Ymke, 1 jaar oud, Anne, 2 jaar oud en Lies, waarschijnlijk 3 jaar oud) en moeten hun jongen geaborteerd hebben of na de geboorte in de steek hebben gelaten of hebben opgegeten. Bij Ymke was waarschijnlijk ook nog één van de vier embryo's in een vroeg stadium geresorbeerd.

Resorptie van embryo's ('intra-uterine sterfte') en het aborteren en/of opeten ervan ('vroeg-infantiele sterfte') bieden het vrouwtje alsnog mogelijkheden om haar reproductie aan te passen aan de omstandigheden, bijvoorbeeld aan haar eigen conditie of het al of niet bezitten van een territorium. Dat aanpassen kan blijkbaar nog in een laat stadium gebeuren, zoals het voorbeeld van zendervos Tessa aantoonde. Dit vrouwtje werd, bijna een jaar oud, op 2 februari 1997 gevangen bij de Klip, maar werd daarna vooral in het zuiden van Meijendel en op landgoed Voorlinden gespeeld. Pas vanaf eind februari bezette ze een duidelijk territorium (op landgoed Duindigt) en sliep ze overdag in een hol, waar ze ook jongen kreeg. Bij haar dood in augustus bleek uit de littekens dat ze twee jongen geworpen had, die dus hoogstwaarschijnlijk niet van de mannelijke territoriumhouder aldaar waren! Was het haar niet gelukt op tijd een territorium (en dus een verzekerde voedsel-voorraad) te vinden, dan had ze haar jongen waarschijnlijk op het laatste moment geresorbeerd of geaborteerd. Tot nu toe is nooit waargenomen dat een zwervend vrouwtje succesvol jongen kreeg (Mulder 1988b; Niewold, 1976; dit onderzoek).

In figuur 5.1 is de verspreiding van de gevonden worpen in de drie onderzoeksjaren weergegeven, met een aanduiding van het aantal daarbij waargenomen of gevangen jongen. Dit aantal is niet synoniem met de worpgrootte; zo staan burchten waar alleen sporen werden gevonden met 1 jong aangeduid, en 'dubbele worpen' (jongen van twee vrouwtjes in één burcht) met het totaal aantal jongen. Het afnemende aantal per jaar gevonden worpen en de toenemende concentratie ervan in het onderzoeksgebied is te wijten aan het feit dat de inspanningen van de personeelsleden die niet direct bij het onderzoek betrokken waren, in de loop van de drie jaar afnamen.



Figuur 5.1. Verspreiding van de in Meijndel en Berkheide gevonden burchten met jonge vossen in de drie onderzoeksjaren, met een aanduiding van het aantal waargenomen jongen (stipgrootte, zie bijschrift; maar zie ook paragraaf 5.3). In elk van de onderzoeksjaren is er één worp met meer dan zes jongen; het ging daarbij om zogenaamde 'dubbele' worpen, bij elkaar gebrachte jongen van twee wijfjes.

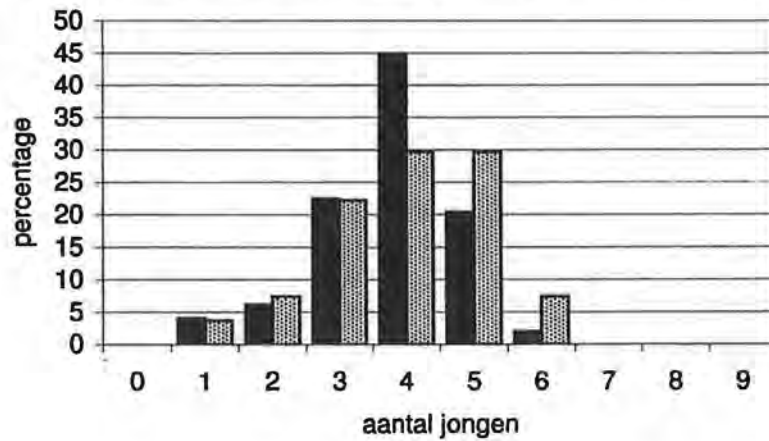
Worpgrootte

De verdeling van de waarnemingen naar worpgrootte is weergegeven in figuur 5.2. Daarbij zijn de twee gevallen van worpgrootte = 0 (secties, zie boven) weggelaten, omdat vergelijkbare gegevens bij de veldwaarnemingen uiteraard niet bestaan, en de drie gevallen van samengevoegde worpen gesplitst in twee 'oorspronkelijke' worpen. De gemiddelde ($\pm$ SD) worpgrootte bedroeg 3.78 ± 1.05 jongen (waarnemingen van 49 worpen in het veld) en 3.96 ± 1.22 jongen (embryo's en littekens ervan bij 27 vrouwtjes). Bij twee gezenderde vrouwtjes (Sien en Yvonne) werden zowel de jongen in het veld waargenomen als later de littekens in de baarmoeder geteld; er was geen verschil tussen beide waarnemingen, bij alle twee de vrouwtjes ging het om vier jongen en vier littekens. Bij de berekening van gemiddelde worpgrootte zijn van hen alleen de gegevens gebruikt van de veldwaarnemingen.

Opvallend is dat het verschil tussen aantal placenta-littekens en in het veld vastgestelde worpgrootte niet zo groot is. Gezien de mogelijkheden van resorptie van embryo's en sterfte van jongen tussen geboortetijdstip en het waarnemingstijdstip minstens vijf weken later, was de verwachting dat het gemiddeld aantal placenta-littekens een stuk hoger zou liggen dan de in het veld waargenomen worpgrootte. Omdat er duidelijk sprake blijkt te zijn van resorptie van embryo's (zie boven) en er op basis van de geslachtsverhouding bij de jonge dieren ook vroeg-infantiele sterfte moet zijn (zie hoofdstuk 6), kan het haast niet anders of het geringe verschil tussen secties en veldwaarnemingen is een effect van verschillende steekproef-herkomst. De veldwaarnemingen werden allemaal in het duin verzameld, terwijl het grootste deel (22 van de 26) van de placentalittekens afkomstig is van verkeersslachtoffers en geschoten dieren van buiten het duin (figuur 5.3). Dit zou kunnen betekenen dat de worpen buiten de duinen gemiddeld kleiner zijn dan de worpen

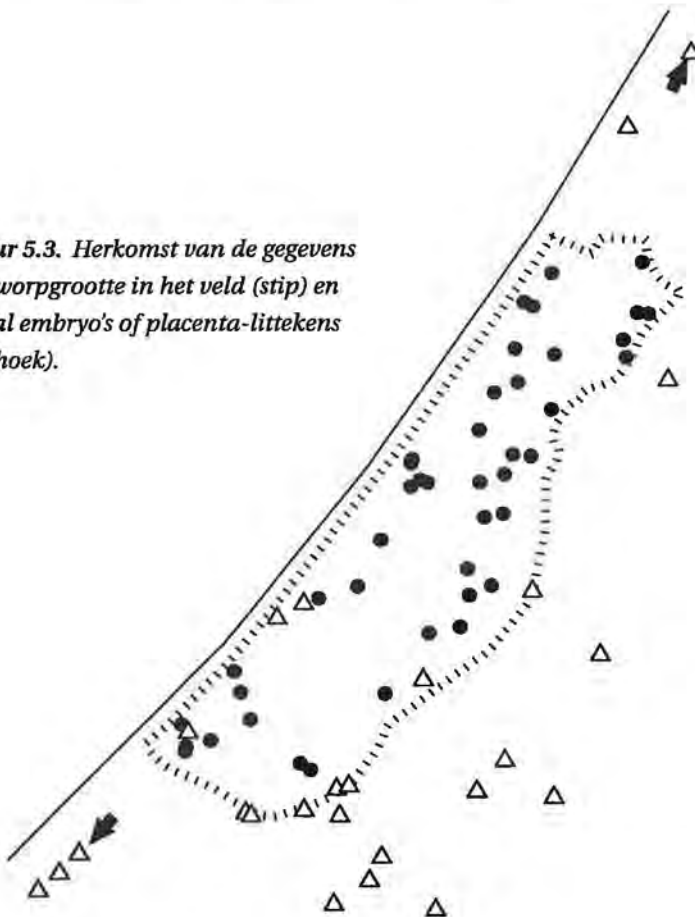
Worpgrootte DZH '97-'98

■ worpgrootte in het veld (n=49) ■ embryo's en littekens (n=27)

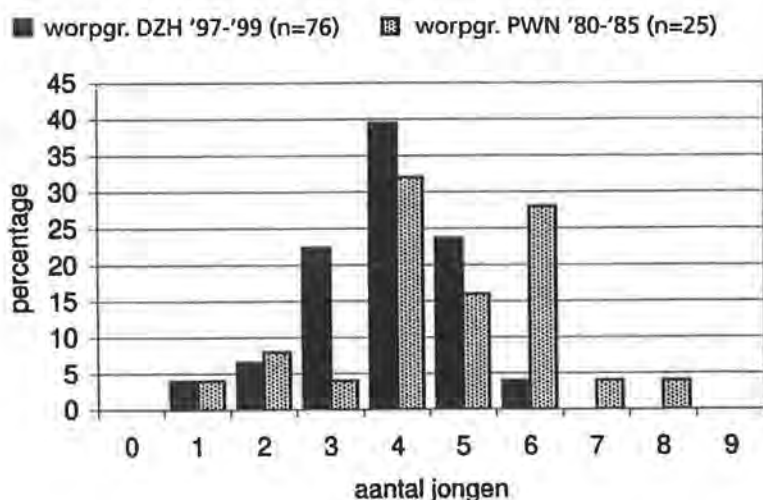


Figuur 5.2. De verdeling van het aantal jongen per worp, zoals in het veld waargenomen (zwarte balkjes) en zoals waargenomen aan de hand van de secties van dode dieren (grijze balkjes).

Figuur 5.3. Herkomst van de gegevens over worpgrootte in het veld (stip) en aantal embryo's of placenta-littekens (driehoek).



Vergelijking DZH nu en PWN toen



Figuur 5.4. Vergelijking van het aantal jongen per worp (gegevens uit het veld en van de secties gecombineerd) tussen het huidige onderzoek in Meijndel en Berkheide (DZH, zwarte balkjes) en het eerste onderzoek in het Noord-Holland Duinreservaat (PWN, grijze balkjes).

in het duin, of dat het verkeer een selectieve werking heeft: de onderzochte vrouwtjes van buiten het duin (voornamelijk verkeersslachtoffers) zouden kleinere worpen kunnen hebben (door een slechtere conditie bijvoorbeeld) dan de niet-doodgereden (en dus niet onderzochte) vrouwtjes aldaar.

Vergelijking met de voorlopige gegevens uit het recente PWN-onderzoek in het Noord-Hollands Duinreservaat leert dat de daar gevonden worpen gemiddeld nog wat kleiner zijn dan de worpen in Meijndel en Berkheide. Bijna twintig jaar geleden was de gemiddelde omvang van 25 worpen (20 veldwaarnemingen plus 5 tellingen van embryo's of littekens tijdens secties) in het Noord-Hollands Duinreservaat nog 4.68 ± 1.63 jong, dus bijna één jong per worp meer dan nu in Meijndel en Berkheide (Mulder 1988b; figuur 5.4; gegevens van veldwaarnemingen en secties samengevoegd). Waarnemingen bij burchten in de Amsterdamse Waterleidingduinen leveren de laatste jaren zelfs niet meer op dan ongeveer 2.5 jongen per burcht, en ook hier is duidelijke sprake geweest van een afname van de worpgrootte in de loop van de jaren (Baeyens et al., 2000).

Zendervossen

Van de geslachtsrijpe vrouwelijke zendervossen kon, voor zover ze tijdens het voorjaar werden gevolgd, in principe worden vastgesteld of ze met succes jongen kregen. Onder succes wordt hier verstaan dat ze tenminste één jong zo groot kregen dat we dat jong konden waarnemen, op een leeftijd van minimaal zes weken. Betrouwbare gegevens zijn voorhanden voor 30 'vrouw-voorjaren' van 21 verschillende vrouwtjes. Elf (van de dertig) waren (nog) niet territoriaal en brachten geen jongen groot, 15 waren territoriaal en brachten succesvol jongen groot en 4 waren territoriaal maar brachten géén jongen groot. Eén van deze vier gevallen is waarschijnlijk aan de onderzoeksactiviteiten te wijten, en blijft verder buiten beschouwing.

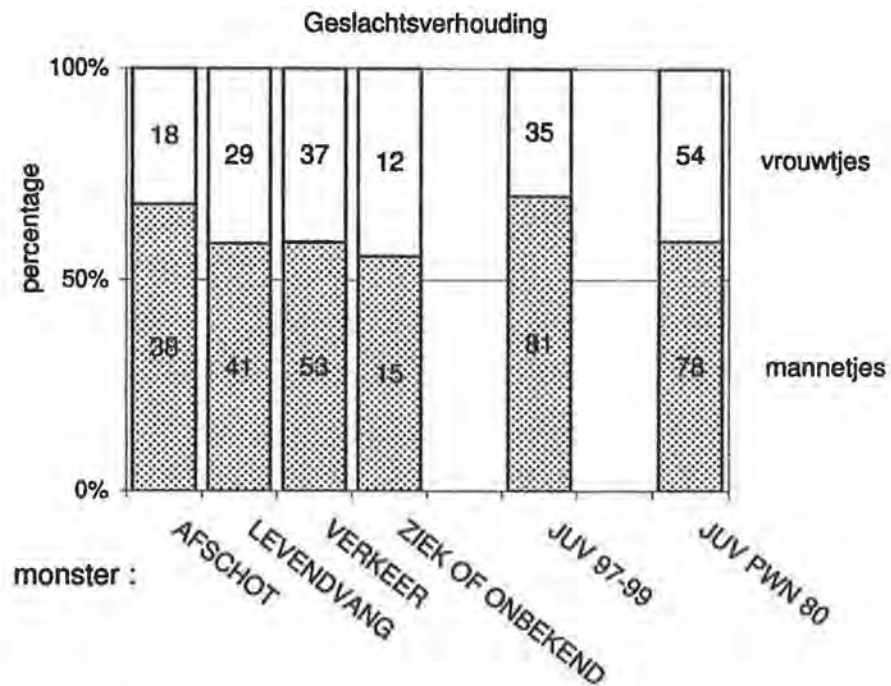
Territoriaal zijn betekent dus niet voor elk vrouwtje dat ze voortplantingssucces heeft, al wordt ze waarschijnlijk wel drachtig, gezien het resultaat van het onderzoek aan dode vossen. Drie van de 18 (16.7 %) territoriale vrouwtjes (resp. één, één, en twee jaar oud) bleven zonder voortplantingssucces. Twee van hen (Veerle en Line) kregen het jaar daarna, toen ze twee jaar oud waren, wel met succes jongen, van de derde (Lia) bleef dat onbekend. Voortplantingssucces hebben heeft ongetwijfeld te maken met de 'status' van het vrouwtje in het groepje vossen dat gezamenlijk een territorium heeft, waarbij het een uitzondering is dat een 'tweede' vrouwtje jongen groot brengt.

In dat geval worden de jongen van de twee worpen meestal na verloop van tijd bij elkaar gebracht, zodat een hol een 'dubbele' worp herbergt. Dat werd met zekerheid driemaal geconstateerd en waarschijnlijk nog een vierde keer, op een totaal van 49 worpen, ofwel in 6.7 tot 8.9 % van de territoria.

Hoewel de aanwijzingen voor intra-uterine sterfte (resorptie) vooral uit de secties van vossen van buiten de duinen stammen (zie figuur 5.3), is uit bovenstaande gegevens duidelijk dat het waarschijnlijk ook bij de duinvossen voorkomt, tenzij er steeds sprake was van sterfte kort na de geboorte: 11 niet-territoriale en zelfs 3 (van de 18) territoriale vrouwtjes kregen geen jongen groot. Bij tenminste drie niet-territoriale duinvossen (de al eerder genoemde Ymke, Anne en Lies) was er waarschijnlijk (vooral) sprake van sterfte kort na de geboorte.

5.4. Conclusies

In principe groeit er elk jaar in elk territorium een worp jongen op. Een enkele maal (in 7 tot 9 % van de territoria) is er sprake van twee (samengevoegde) worpen in één territorium, maar het komt ook wel eens voor (niet in cijfers uit te drukken) dat er geen jongen opgroeien. Bijna alle vrouwtjes (93.5 %) in de populatie worden drachtig, maar als ze geen territorium hebben brengen ze geen jongen groot; waarschijnlijk resorberen of aborteren ze hun jongen, of eten hen na de geboorte op. Uit de secties bleek dat bij 38 % van alle onderzochte vrouwtjes tekenen van resorptie van (delen van) de worp aanwezig waren. Maar ook niet alle territoriale vrouwtjes krijgen jongen groot; minstens 17 %, waarschijnlijk vooral de 'tweede' vrouwtjes in de familiegroep, lukt dat niet. De gemiddelde worpgrootte, zoals vastgesteld bij veldwaarnemingen en vangsten van jongen, bedroeg in 49 worpen 3.8 jongen. Voortplanting komt nog op hoge leeftijd voor; drie gezenderde vrouwtjes van 7 en 8 jaar oud kregen nog jongen.



Figuur 6.1. De verhouding tussen de percentages mannetjes en vrouwtjes in verschillende steekproeven van volwassen vossen (linker vier balken) en jonge vossen (rechter twee balken). Steeds overheerst het aantal mannetjes (grijze deel). Aantallen staan in de balken genoemd.

6. Geslachtsverhouding

In vossenpopulaties wordt vrijwel altijd een duidelijk mannenoverschot aangetroffen, welke steekproef er ook uit die populatie genomen wordt. Ook bij dit onderzoek was dat het geval (figuur 6.1) in alle steekproeven: afschot in de omgeving, eigen levendvang (voor zover het niet gericht terugvangen betrof), verkeersslachtoffers en doodgevonden dieren die ziek waren of waarvan de doodsoorzaak onbekend was. Het grootste verschil tussen aantal mannetjes en aantal vrouwtjes werd echter gevonden bij het vangen van jongen bij de burcht. Van de 116 gevangen jongen waren er maar liefst 81 (70 %) mannetjes, een significante afwijking van een geslachtsverhouding 1 : 1 ($p < 0.0005$, χ^2 -toets). Ook bij de jongen die recent in het PWN-terrein werden gevangen was het overschot aan mannetjes hoog, 67 % (Anoniem, 2000 b). Bijna twintig jaar geleden was het percentage mannetjes daar ook al significant hoger dan 50 %, maar bedroeg het nog slechts 59 %. De meest voor de hand liggende verklaring voor dit verschijnsel is vroege sterfte in de worpen (tussen geboorte en vangst), die dan voornamelijk de gemiddeld wat kleinere vrouwelijke jongen zou treffen. Bij de onderlinge competitie om melk en prooi is het voor de mannetjes uiteraard een voordeel om groot te zijn. Bij onderzoek aan de intra-uterine geslachtsverhouding vond men geen afwijking van de 1:1 geslachtsverhouding (o.a. Lloyd et al., 1976; Stubbe, 1980).

Als er echter zulke sterfte zou zijn in Meijendel, dan zouden we een tamelijk groot verschil tussen aantal placenta-littekens en worpgrootte verwachten (zie paragraaf 5.3). Zo'n groot verschil is er niet, al zijn daar wel duidelijke vraagtekens bij te zetten gezien de verschillende steekproef-herkomst. Als vroege sterfte de enige oorzaak van de scheve geslachtsverhouding is, dan zouden er in de door ons gevangen worpen minstens 46 jongen gestorven moeten zijn vóór het vangen, als het allemaal vrouwtjes waren. (Er werden namelijk 81 mannetjes gevangen, er zouden dan dus ook 81 vrouwtjes moeten zijn, maar er zijn er slechts 35.) Dat zou een vroege sterfte betekenen van minstens 28.4 % (46 van 162). De gemiddelde worpgrootte volgens de placenta-littekens zou dan ongeveer 4.85 moeten bedragen i.p.v. 3.96, en nog hoger als er ook mannetjes vroeg gestorven zijn.

Conclusies

Het veel hoger aantal jonge mannetjes dan vrouwtjes dat bij de burchten werd gevangen, duidt op sterfte onder de nestjongen, waarschijnlijk als gevolg van onderlinge competitie om de melk. Deze vroege sterfte zou wel 30 % van vooral de (kleinere) vrouwelijke jongen kunnen treffen. Ook in steekproeven uit de volwassen vossenpopulatie zitten meestal meer mannetjes, maar hier kan een deel van de verklaring gelegen zijn in gedragsverschillen tussen de geslachten, waardoor ze een verschillende kans lopen in die steekproeven terecht te komen.



Het geboren worden van dieren is altijd veel opvallender dan het sterven. Dode vossen langs de weg zie je wel liggen, maar de vele vossen die 'in het geniep' in de natuur sterven vallen niet op. Foto Jaap Mulder.

7. Sterfte en overleving

7.1. Sterfte van zendervossen

In paragraaf 5.3. en hoofdstuk 6 kwam de vroege sterfte van jonge vossen al aan de orde. Na het moment van vangen en voorafgaand aan de zelfstandigheid in augustus/september, vindt echter ook nog sterfte plaats. De omvang hiervan is moeilijk vast te stellen, maar het werken met de buikzendertjes gaf enige indicatie. Van de 18 jonge vosjes die in de maand mei ($n = 7$), juni ($n = 9$), juli ($n = 1$) of augustus ($n = 1$) een buikzender geïmplantéerd kregen, waren er half oktober reeds zes dood (33 %). Van drie andere was de zender voor die tijd al uitgevallen, maar de vosjes waren begin september ($n = 1$) of begin oktober ($n = 2$) nog in leven. Doodsoorzaken waren: afschot bij de 'buren' ($n = 1$), verkeer op de Wassenaarseslag ($n = 1$), vermoedelijk ziekte en honger ($n = 1$) en onbekend ($n = 3$). In deze laatste drie gevallen werd alleen de zender los gevonden, zonder een spoor van de restanten van de 'eigenaar'. Eén van die zenders bleek verstopt, op de manier waarop vossen een prooi begraven; mogelijk zijn de verdwenen vosjes dus na hun dood door andere vossen opgegeten. De natuurlijke sterfte in dit kleine groepje jonge vossen in deze periode was dus 22 % (vier van de achttien), de totale sterfte 33 % (zes van de achttien).

Van de 61 volwassen vossen die in de periode 1997-1999 een halsbandzender kregen, stierven er 23 vóór de afloop van het onderzoek (31-12-1999) en 2 in het jaar erna. Van 22 vossen (38 %) bleef het lot onbekend omdat de zender uitviel. Tabel 7.1 bevat de aantallen en percentages, onderverdeeld per doodsoorzaak.

Tabel 7.1. Sterfte van volwassen zendervossen.

Sterfte-oorzaak:	aantal	% (zonder zenderuitval)
afschot	4	10.3
verkeer	3	7.7
onderzoek	1	2.6
ziekte	6	15.4
onbekend	11	28.2
zenderuitval	(22)	
levend bij einde onderzoek	14	35.9
totaal	39	100

Drie zendervossen werden in een naburig duinterrein geschoten. De vierde geschoten vos, zendervos Friks, werd in een tuin in Wassenaar gedood, omdat hij zich 'ziek' gedroeg. Hij was tamelijk oud (6 jaar) en was zich in de loop van het voorjaar steeds meer als een zwerver gaan gedragen en daarbij steeds vaker en verder in Wassenaar doorgedrongen. Van de drie verkeersslachtoffers was er één een zwerver (Ymke, zie par. 4.3.1), één een territoriaal mannetje (Casper) die een uitstapje maakte buiten het duin en één een vrouwtje (Tessa, zie par. 8.4) waarvan het territorium grensde aan een drukke weg. Eén zendervos (Hans) stierf vermoedelijk als gevolg van het onderzoek. Na te zijn gevangen, gezenderd en losgelaten bleek hij zich niet duidelijk meer te verplaatsen; dat drong

wat langzaam tot ons door, en toen we hem opzochten was hij al zover heen dat de doodsoorzaak niet meer vast te stellen was. Het is mogelijk dat zijn hart het begeven had, omdat een van de stoffen waarmee hij verdoofd was geweest (Domitor) nadelige effecten op het hart kan hebben.

Bij zes zendervossen kon een natuurlijke doodsoorzaak worden vastgesteld. In vier gevallen speelde ouderdom daarbij een duidelijke rol, alle vier vrouwtjes met leeftijden van 6 tot 9 jaar. Eén jong (1.5 jaar oud) mannetje (Wytze) stierf aan een beenvliesontsteking, misschien na een beschadiging door een beet of trap van een ander dier; een tamelijk jong (2.5 jaar oud), nog zwervend vrouwtje (Lies) werd vers dood gevonden met een duidelijke leverziekte. De overige elf in het veld gestorven zendervossen (tabel 7.1, categorie onbekend) werden te laat gevonden om nog een doodsoorzaak vast te kunnen stellen, maar een natuurlijke doodsoorzaak is voor al die gevallen wel aannemelijk.

7.2. Onderzoek aan dode vossen

Geprobeerd werd om zoveel mogelijk dode vossen uit de wijde omgeving in te zamelen. Via eigen medewerkers, gemeenten en politie, maar vooral via de dierenambulances kwamen veel verkeersslachtoffers binnen; in totaal konden 90 dieren die in het verkeer omkwamen, worden onderzocht. Diverse jachtgerechtigden in de omgeving leverden geschoten vossen in. De opzet was om te proberen een zo volledig mogelijk beeld op te bouwen van het aantal, de leeftijd- en de geslachtsverhouding, het voedsel, de conditie enzovoort van de vossen die in de omgeving geschoten werden, om die gegevens te vergelijken met de 'levende' vossenpopulatie in het duin. Om jachtgerechtigden zo ver te krijgen dat ze alle geschoten vossen inleverden, werden waarborgen op papier gezet om anonimiteit te garanderen, en werd een (kleine) premie per vos uitgelooft. Desondanks verliep het overleg met diverse jachtgerechtigden moeizaam, soms werd helemaal niet gereageerd op onze voorstellen en onze vragen om overleg. Gezien de verhalen over de grote aantallen geschoten vossen in de omgeving, was het aantal ingeleverde geschoten vossen teleurstellend: in totaal slechts 45 in drie jaar tijd.

De derde belangrijke categorie dode vossen wordt gevormd door de in het veld doodgevonden vossen. De meeste ervan werden door eigen medewerkers verzameld, bijvoorbeeld de meeste gestorven gezenderde vossen. In totaal ging het om 32 in Meijndel en Berkheide gevonden vossen en 20 elders aangetroffen dode dieren. Soms waren zulke vossen nog vers, soms werd alleen een (deel van een) schedel aangetroffen. Tabel 7.2 geeft een overzicht van ingezamelde vossen en hun (vermoedelijke) doodsoorzaak.

Tabel 7.2. Overzicht van de ingezamelde dode vossen.

doodsoorzaak:	zeker	onzeker	samen
verkeer	86	4	90
afschot	51	1	52
gevonden: ziek	11	22	33
gevonden: predatie	6	1	7
gevonden: gif	0	3	3
gevonden: verdronken	7	1	8
gevonden: onderzoek	0	1	1
totaal	161	33	194

Dode vossen werden in de vriezer opgeslagen. Van tijd tot tijd werd de voorraad ontdooid en nader onderzocht. Secties werden verricht met wisselende hulp van medewerkers van de vossenploeg, studenten, Giselle Maaskamp, Sim Broekhuizen en in het laatste jaar vooral met hulp van Heike Weber, een diergeneeskundige. In moeilijke gevallen werden monsters van organen bewaard en naar de Faculteit Diergeneeskunde, afdeling Pathologie van Bijzondere Dieren, Universiteit van Utrecht, gebracht voor nader onderzoek. In enkele gevallen waar gedacht werd aan vergiftiging, werden monsters uit de maag naar het Instituut voor Diergeneeskunde (ID-dlo) te Lelystad gestuurd, overigens steeds met negatieve uitslag (geen vergiftiging vastgesteld). Schedels (en afwijkende skeletdelen) werden bewaard voor nader onderzoek naar leeftijd (zie paragraaf 7.3) en afwijkingen; de schedels zullen te zijner tijd worden opgenomen in de collectie van museum Naturalis te Leiden, afdeling Zoogdieren.

Ziekten en afwijkingen

Twee bekende, voor de mens schadelijke vossenziekten zijn hondsdoelheid (*rabies*) en de vossenlintworm. Hondsdolheid is een voor de mens dodelijke virusziekte die wordt overgedragen via speeksel, bij een beet door een 'hondsdol' dier. Deze ziekte was in de middeleeuwen wijd verspreid in Europa, vooral bij honden maar ook bij wilde dieren als wolf, vos en das. In recente eeuwen trad hondsdoelheid in golven op, meer en meer als een ziekte onder wilde dieren. De laatste golf begon in 1939 in Polen en reikte tweemaal tot juist over onze grenzen in Oost-Groningen (1974; 1983), Oost-Overijssel en Drenthe (1975) en Zuid-Limburg (1976-77; 1983-84). Hondsdolheid is door de toepassing van orale immunisatie, het op grote schaal uitleggen van aas waarin een capsule met vaccin zit, sinds 1978 in Europa zeer sterk op zijn retour (Stap, 1984) en zal in de nabije toekomst nergens meer een groot probleem vormen. Momenteel zijn er betrekkelijk dichtbij, in Duitsland, echter nog enkele geïsoleerde 'pockets' van hondsdoelheid bij de vos, zelfs na zo'n vijftien jaar bestrijding met vaccin in uitgelegd aas. De dichtstbijzijnde haard ligt in Nordrhein-Westfalen, waar in 1999 nog 30 gevallen van hondsdoelheid werden vastgesteld, het meest westelijke op ongeveer 60 km afstand van de oostgrens van Zuid-Limburg. Er wordt hier hard gewerkt om de ziekte uit te roeien (Anoniem, 2000). Uit België lijkt de hondsdoelheid langzamerhand geheel verdwenen door orale vaccinatie. De kans dat hondsdoelheid nog eens in Nederland opduikt via de vos, lijkt dus uiterst gering; in de duinstreek is al helemaal geen kans op hondsdoelheid bij de vos.

De vossenlintworm *Echinococcus multilocularis*, een enkele millimeters grote parasiet bij de vos, kan bij de mens soms op de lange duur (vijftien jaar) tot de dood leiden, doordat de lever langzaam overwoekerd wordt door cysten (Vos, 1991). Het is onbekend hoe de besmetting van de mens kan plaatsvinden; wellicht kunnen de microscopisch kleine eitjes zelfs ingeademd worden tijdens een boswandeling. Het is dan ook moeilijk om maatregelen te treffen die besmetting ten allen tijde kunnen voorkomen. In gebieden waar de vossenlintworm van oudsher voorkomt, zoals in centraal Europa, is de besmettingsgraad bij de mens echter zeer gering; per jaar komen er per 1 miljoen inwoners 0.2 tot 14 patiënten bij, gemiddeld 1.85 (mediaan van acht onderzoeken in diverse landen; meded. Ad Vos). Om na te gaan of ook in de duinen een gevaar voor besmetting bestaat, zijn op onze aandrang ook darmen van 41 vossen uit Meijendel en omgeving onderzocht op het voorkomen van de lintworm, meeliftend met het landelijk onderzoek door het RIVM. In geen van de onderzochte vossen werd de vossenlintworm aangetroffen, zodat de kans dat hij hier voorkomt uiterst gering is. Ook bij 58 vossen uit het Noord-Hollands Duinreservaat en omgeving werd de vossenlintworm niet aangetroffen. Wel werd hij langs de Nederlandse oostgrenzen gevonden, namelijk bij 5 van de 285 onderzochte dieren uit Oost-Groningen en Zuid-Limburg (van der Giessen et al., 1998).

Tabel 7.3 bevat een opsomming van de bij secties aangetroffen ziektes en afwijkingen, om een idee te geven van wat er zoal mogelijk is. Er kunnen uit deze cijfers geen conclusies getrokken

worden over de mate van voorkomen van de diverse kwalen in de populatie, omdat de afwijking ertoe kan hebben bijgedragen dat het dier in onze handen kwam. Ook bij levende vossen werden soms afwijkingen vastgesteld. De opvallendste was het blind zijn aan één oog. Van de 64 gevangen volwassen vossen waren er drie blind aan een oog, overigens alle drie succesvolle territoriale vossen die elk jaar jongen kregen: Eenooog (v), Luc en Kees. Verder werd 's nachts bij pompstation Scheveningen een keer een vos gezien die blind was aan een oog. Misschien zijn de scherpe stekels van de overal groeiende duindoorn de oorzaak van dit opvallende verschijnsel.

Tabel 7.3. Afwijkingen en ziektes bij onderzochte dode vossen, in kolommen gesorteerd naar doodsoorzaak. De ziektes of afwijkingen in de kolom 'oud, ziek of onbekend' werden in de meeste gevallen als de doodsoorzaak beschouwd. Sommige individuen hadden meer dan één afwijking.

doodsoorzaak:	verkeer	afschot + gif	oud, ziek, onbekend	predatie	totaal
afwijking, ziekte:					
kreupel (ontstoken pootgewrichten, geheelde breuken e.d.)	5		1	1	7
beenvliesontsteking			1		1
pootinfecties na beschadiging (beet, verkeer)			2		2
kaalgelikte liezen (na beten?)	1			1	2
liesbreuk	1				1
gat in middenrif met darmlus en leverkwab erdoorheen			1		1
longontsteking (eenmaal met abcessen)			2		2
hondenziekte	1				1
ontstoken hart	1				1
ernstig leverprobleem (bv cirrhose)		1	4		5
zeer grote gele lever + groot geel gezwel			1		1
lever met witte vlekjes	3	4			7
darmontsteking, of darm met zeer veel trematoden			3		3
darminvaginatie (= omstulping)			1		1
één nier afwezig of zeer klein		2			2

7.3. Leeftijdsopbouw en overleving

Om te weten te komen hoeveel plaatsen er jaarlijks in de populatie 'vrijkomen' voor jonge vossen, is het nodig inzicht te hebben in de leeftijdsopbouw van de populatie en de sterftekans per leeftijdsklasse. Idealiter zouden we de leeftijd van alle vossen in het onderzoeksgebied moeten weten, liefst ook nog voor elk seizoen, plus het tijdstip waarop ze dood gaan. De duur van het onderzoek is echter begrensd en korter dan de levensverwachting van de gemiddelde vos die zijn tweede jaar heeft gehaald, zodat we zijn aangewezen op moment-opnames, in de vorm van steekproeven (monsters). Elk type steekproef (geschoten, gevangen, doodgevonden dieren en

verkeersslachtoffers) heeft zijn eigen vertekening (misschien is het bijvoorbeeld gemakkelijker om jonge vossen te vangen of te schieten dan oude), maar vergelijking van de verschillende monsters kan wel inzicht geven in de samenstelling van de levende populatie.

7.3.1. Methoden

Hoe bepaalt men nu de leeftijd van een vos? Bij jonge dieren is het duidelijk, vossen worden maar in een korte periode van het jaar geboren en men kan een standaard-geboortetijdstip aannemen, bijvoorbeeld 15 maart. Levend gevangen vossen zijn echter vanaf augustus soms al niet meer op het eerste gezicht te scheiden in eerstejaars (geboren in hetzelfde jaar) en oudere dieren. Inspectie van het gebit geeft dan uitkomst: de kiezen zijn allemaal nog scherp gepunt en de hoektanden nog relatief kort. Naarmate het jaar vordert wordt het onderscheid moeilijker, en tegen het voorjaar kan zelfs een ervaren vossenvanger al fouten maken bij de beoordeling of een vos het voorafgaande jaar geboren is, vooral als het dier weigert zijn bek open te doen. Dan kan men de slijtage van de kiezen niet goed beoordelen. In de loop van het leven, dat in het wild

Eerste levensjaar

maand	april	mei	juni	juli	aug	sept	okt	nov	dec	jan	feb	mrt
leeftijd (mnd)	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
cement-1												
dentine												

Tweede levensjaar

maand	april	mei	juni	juli	aug	sept	okt	nov	dec	jan	feb	mrt
leeftijd (mnd)	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
cement-2												
cement-1												
dentine												

Derde levensjaar

maand	april	mei	juni	juli	aug	sept	okt	nov	dec	jan	feb	mrt
leeftijd (mnd)	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35
cement-3												
cement-2												
cement-1												
dentine												

Figuur 7.1. Schematische weergave van de aangroei van laagjes cement rond het dentine van de tandwortel bij de vos. In het tweede levensjaar (en in alle volgende jaren) kan het nieuwe laagje cement (grijs) beginnen te groeien vanaf half augustus; in maart is die laag voltooid en begint de vorming van het afsluitende lijnvormige laagje (zwart). Uiteraard zit er van individu tot individu een behoorlijke variatie in de genoemde tijdstippen. Naar Grue & Jensen (1979).

maximaal zo'n twaalf jaar kan duren, slijt het gebit steeds verder, en bij vossen ouder dan vier jaar springt de 'ouderdom' aan de staat van het gebit meestal in het oog. De snijtanden zijn half weggesleten, de hoektanden missen vaak de punt of zijn zelfs helemaal afgebroken, en de kiezen achterin de bek worden steeds vlakker. Toch is het moeilijk om de leeftijd van een oudere vos bij benadering te schatten aan de staat van het gebit, want veel hangt af van het voedsel dat gegeten wordt. Als dat voornamelijk muizen en wormen zijn blijft het gebit een stuk gaver dan wanneer de voornaamste prooi grover gebouwd zijn, bijvoorbeeld in het geval van konijnen.

De enige betrouwbare en nauwkeurige leeftijdsbepaling die tot nu toe bekend is, is het onderzoeken van de cementlaagjes die in de loop van het leven rond de wortels van de tanden en kiezen gevormd worden. Elk jaar wordt tussen september en april een relatief dik laagje cement tegen de wortel afgezet, dat tussen april en september wordt afgesloten met een dunne laag van een andere samenstelling. Samen maken deze elkaar afwisselende laagjes de indruk van 'jaarringen', en dat zijn het ongeveer ook. Als men rekening houdt met de tijd van het jaar, dan kan men aan het patroon precies bepalen hoe oud de vos is. Figuur 7.1 geeft de groei van de cementlaag weer gedurende de eerste drie jaar. Het enige probleem dat zich bij de leeftijdsbepaling op basis van cement-aangroei zou kunnen voordoen, bij gebruik van ongekleurde tandcoupes (waardoor de lijnvormige tussenlaagjes niet goed zichtbaar zijn), is het onderscheid tussen eerste- en tweedejaars in de periode augustus/september. Dan is rond de eerstejaarskies al een laagje gevormd en rond de tweedejaarskies de aanleg van het tweede laagje soms nog niet begonnen. Beide kiezen lijken dan maar één cementlaagje te hebben. Uitkomst geeft dan een beoordeling van de gehele schedel, waarbij bijvoorbeeld gelet kan worden op mate van verbening, mate van vergroeiing van schedelnaden (vooral bij de neus) en mate van loszitten van de kiezen. Een tweedejaars-schedel is steviger en witter, de 'echte' kiezen (molaren) zitten nauwelijks meer los en het 'zijneusbeen' (*os incisivum*) is nauwelijks meer los te trekken uit de schedel. Soms is ook al enige slijtage aan het gebit waar te nemen.

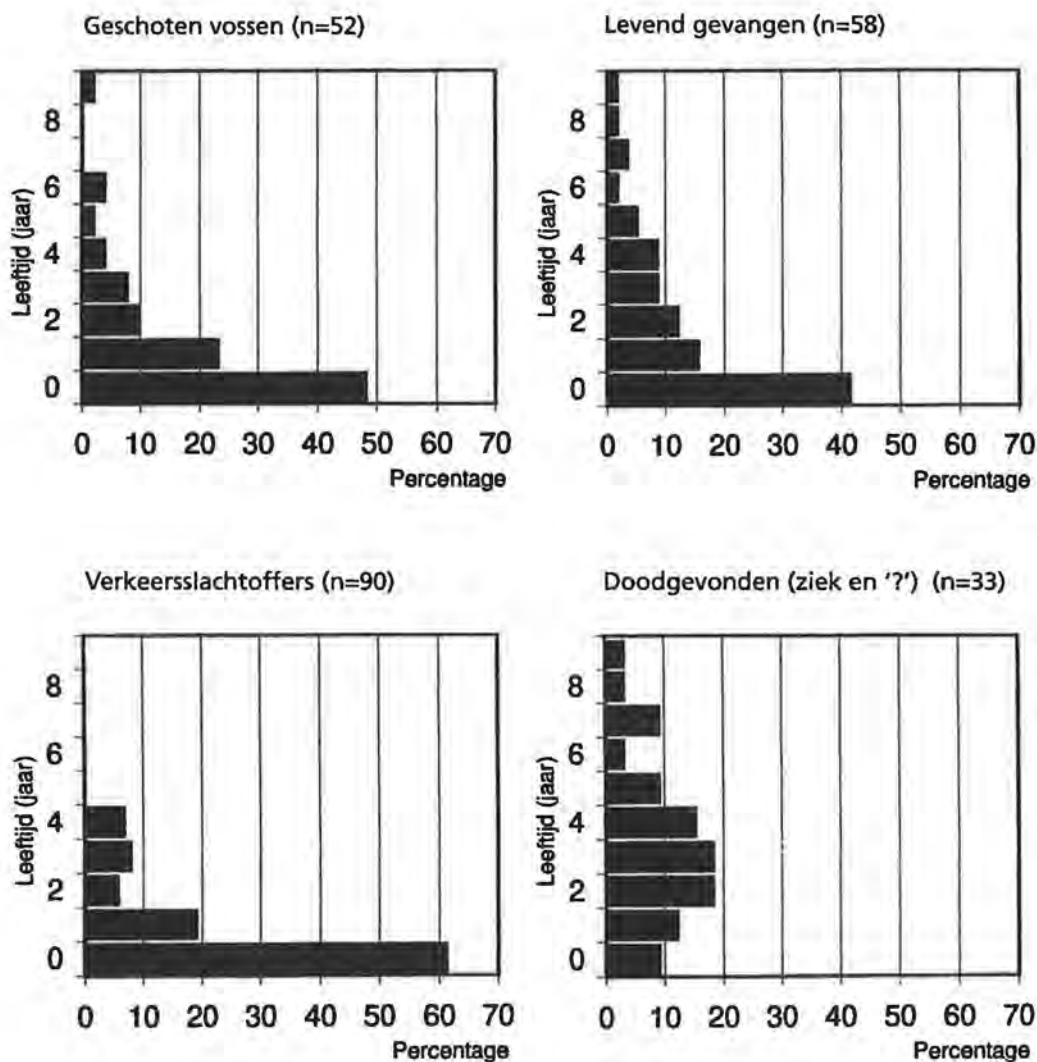
Ten behoeve van de leeftijdsbepaling werd van dode vossen na het prepareren van de schedel (een week tot tien dagen in water van 80°C met een eetlepel Persil Groen-korrels) één of meer van de hoektanden (*canini*) uitgenomen en in een Isomet zaagapparaat (type 11-1180, Buehler Ltd, Illinois, USA; geleend van het ITZ, UvA) gemonteerd. Met een diamantzaag van 0.3 mm dikte werden vervolgens uit de wortel twee tot vier plakjes gezaagd met een dikte van ongeveer 0.15 mm. Deze coupes werden onder een binoculaire microscoop bekeken bij een vergroting van 20-50 x. Met horizontaal, dwars invallend licht waren dan de cementlaagjes meestal goed te onderscheiden. Na het bekijken van vele coupes, waaronder een aantal coupes van dieren met bekende leeftijd, kon de leeftijd van 130 vossen nauwkeurig bepaald worden, van 14 vossen met een onnauwkeurigheid van een jaar en van 2 vossen met een onnauwkeurigheid van twee jaar. Van 44 dode vossen was de leeftijd met zekerheid bekend, bijvoorbeeld doordat ze als jong werden doodgevonden, of als jong waren gevangen en gemerkt. Van de overige 7 onderzochte dode vossen bleef de leeftijd onbekend omdat de schedel 'zoekgeraakt' was door het verloren gaan van de etiketten, toen de vriezers per ongeluk ontdooiden en de inhoud ervan bedierf.

Bij gevangen volwassen vossen werd het gebit zo goed mogelijk beoordeeld; soms wilden de dieren echter hun kaken niet van elkaar doen. Als vossen ouder leken te zijn dan een jaar, werd de kleinste premolaar (P1, voorste 'valse kiesje') uit de bovenkaak getrokken. De verzamelde premolaren werden aan het eind van het onderzoek bij de Veterinaire Faculteit van de Universiteit Utrecht verwerkt tot microscopische preparaten (ontkalken, invriezen, 12-15 µ dikke plakjes snijden met de vriesmicrotoom, kleuren met haematoxyline). De cementlaagjes rond de kleine premolaren zijn bij die kleine premolaren namelijk te dun voor de hierboven beschreven methode van plakjes zagen. Bij vergrotingen van 100 tot 400 x zijn de cementlaagjes (roze) en de lijnen

ertussen (blauw) goed te zien. Achteraf, als ook schedels beschikbaar kwamen van eerder gevangen vossen, bleek het onderscheid tussen eenjarige en oudere dieren niet steeds goed gemaakt te zijn. Enkele dieren die als eerstejaars waren beoordeeld, bleken achteraf twee jaar oud geweest te zijn (zie ook paragraaf 4.4). Bij 18 van de 64 (gezenderd: 15 van de 61) als volgroeide dieren gevangen vossen berust de leeftijdsbepaling (als één jaar oud) louter op de visuele beoordeling van het gebit, en kan dus een fout van een jaar gemaakt zijn bij de leeftijdsbepaling.

7.3.2. Leeftijdsopbouw

De leeftijdsopbouw in de vier belangrijkste monsters staat afgebeeld in figuur 7.2. In leeftijdsklasse '0' zitten alle vossen die nog geen 12 maanden oud zijn, in klasse '1' de vossen die 12-23 maanden oud zijn, enzovoort. Opvallend is, dat in drie van de vier monsters veel relatief oude vossen voorkomen, in vergelijking met (bejaagde) vossenpopulaties elders. Van de geschoten vossen is 5.8 % ouder dan 5 jaar, bij de gevangen vossen 8.6 % en bij de doodgevonden vossen zelfs 18.2 %.



Figuur 7.2. Leeftijdsverdeling (percentages) in verschillende steekproeven. Jaarklasse '0' bevat vossen met een leeftijd t/m 11 maanden, jaarklasse '1' vossen van 12 t/m 23 maanden oud, enzovoort.

Bij elders geschoten vossen, in zulke uiteenlopende streken als Zwitserland, Wisconsin (VS) en Hokkaido (Japan) was slechts 1.6 - 3.1 % ouder dan 5 jaar (Kappeler, 1985), en in sterk bejaagde vossenpopulaties in het voormalige Oost-Duitsland zelfs slechts 0.9 % (Ansorge, 1994). Bij dode stadsvossen uit Bristol, waarvan de helft stierf als verkeersslachtoffer, was ook slechts 3 % ouder dan 5 jaar (Harris, 1986).

Op het eerste gezicht lijken de leeftijdsopbouw bij de levend gevangen vossen en die bij de geschoten vossen erg op elkaar (figuur 7.2A en B). Toch is er een verschil, want het aandeel eerste- plus tweede-jaars vossen is bij de geschoten vossen groter dan bij de gevangen vossen, respectievelijk 71.2 en 56.9 %. Dit verschil is overigens statistisch niet significant (χ^2 -toets, $p > 0.1$). Wellicht vormt het een aanwijzing dat jonge vossen zich makkelijker laten schieten dan zich laten vangen met onze vangmiddelen. Maar ook moeten we niet vergeten dat beide steekproeven uit verschillende populaties (kunnen) zijn: de meeste geschoten vossen kwamen van buiten het duingebied, terwijl de gevangen vossen juist in het duin bemachtigd werden.

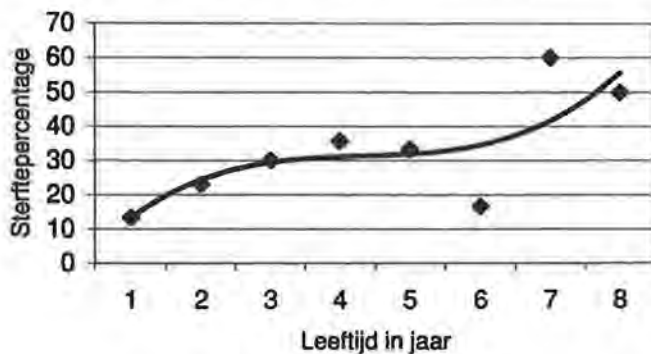
In het verkeer sneuvelden vooral de jongere vossen, 80 % was jonger dan twee jaar (figuur 7.2C). Bij de wat oudere vossen in dit monster ($n = 18$) bleken opvallend veel ($n = 3$) dieren te zitten die kreupel waren door gewrichtsinfecties of eerdere breuken: van de in totaal 7 kreupel vossen bij de onderzochte vossen zaten er 5 bij de verkeersslachtoffers; 2 daarvan waren één of twee jaar oud, 3 waren ouder dan twee jaar. Maar ook bij dit plaatje van populatie-opbouw is de kanttekening nodig dat vrijwel alle verkeersslachtoffers afkomstig waren van buiten het duin.

Het meest interessant is wellicht de leeftijdsopbouw in de steekproef van dood in het veld gevonden vossen (figuur 7.2D). Bij 11 van de 33 vossen was aantoonbaar sprake van ziektes, bij de overige was dat niet meer te constateren omdat ze te laat gevonden werden. Soms werd bijvoorbeeld alleen een schedel gevonden. Maar omdat al deze vossen in het duin werden verzameld, kunnen we er van uitgaan dat ze hoogstwaarschijnlijk een natuurlijke dood gestorven zijn. Opvallend is de hoge leeftijd van veel vossen in dit monster en het grotendeels ontbreken van de eerste twee leeftijdsklassen, in vergelijking met de andere monsters. We gaan er van uit deze leeftijdsopbouw een afspiegeling is van de leeftijd waarop de vossen een natuurlijke dood sterven, en dat de leeftijdsopbouw van het monster 'gevangen vossen' die van de levende populatie benadert.

Als we figuur 7.2D als uitgangspunt nemen voor de sterfte in de duinpopulatie, kunnen we de sterfte per jaarklasse uitrekenen. Hierbij wordt voor elke jaarklasse in de leeftijdsverdeling nagegaan hoe groot hij is ten opzichte van de som van die jaarklasse en de resterende (= hogere) jaarklassen. Bijvoorbeeld: in jaarklasse 8 en 9 zit steeds één vos, en daarboven niets meer; de relatieve sterfte in jaarklasse 8 is dan 50 %, namelijk 1 van 2, en in jaarklasse 9 bedraagt hij 100 %, namelijk 1 van 1. De sterfte in de hoogste jaarklasse is uiteraard altijd 100 %. De sterfte per jaarklasse staat afgebeeld in figuur 7.3, behalve die in de hoogste klasse (die van 100 %). We zien dat de sterftekans langzaam toeneemt met de leeftijd. Ongetwijfeld klopt dit beeld niet voor de sterfte in het eerste jaar, omdat jonge vossen die doodgaan een veel kleinere vindkans hebben dan volwassen vossen: ze zijn kleiner, ze kunnen door hun broertjes en zusjes of kraaien bijvoorbeeld opgegeten worden, hun schedels vallen uiteen en verteren snel, ze kunnen ondergronds sterven, enzovoort. In paragrafen 6 en 7.1 wordt aandacht besteed aan jongensterfte. Vanaf jaarklasse 1 is er echter geen reden om te veronderstellen dat er een grove vertekening optreedt, behalve misschien door de niet al te grote steekproef-omvang.

Als we er vanuit gaan dat de sterfte van territoriale vossen het gemiddelde is van de sterfte van de 3 tot 6 jaar oude vossen (zie ook paragraaf 4.4), dan sterft jaarlijks 29 % van de territoriale vossen, daarmee ruimte scheppend voor even zovele nieuwkomers.

Sterfte per jaarklasse vanaf 1 jaar
(op basis van doodgevonden dieren)



***Figuur 7.3.** Jaarlijkse sterftepercentage in elke leeftijds-klasse, berekend aan de hand van de leeftijdsverdeling van de doodgevonden vossen, die vermoedelijk alle door natuurlijke oorzaken stierven. De sterfte in het eerste levensjaar (jaarklasse '0') is buiten beschouwing gelaten vanwege de geringere vindkans van jonge vossen.*

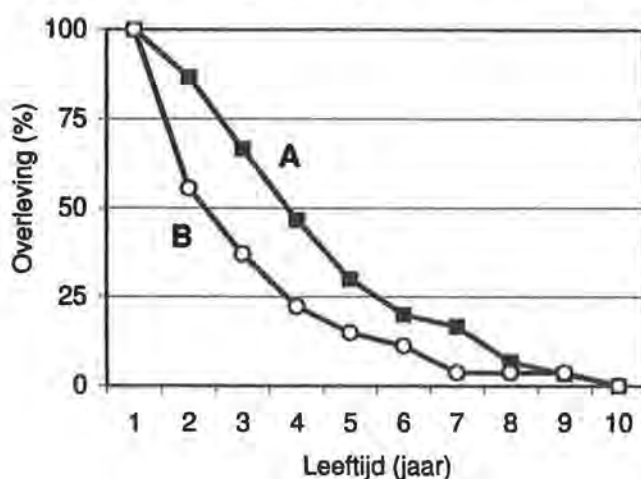
Van de overige doodsoorzaken waren te weinig vossen voorhanden voor een zinvolle analyse van de leeftijdsopbouw. Acht vossen verdronken in beschoeide wateren, meestal buiten het duin (eenmaal in de verzamelkom Scheveningen), alle maximaal twaalf maanden oud. Deze doodsoorzaak heeft wellicht met onervarenheid te maken. Zeven vossen kwamen door 'predatie' om het leven; één daarvan, een jong van 3 maanden oud, werd waarschijnlijk (half-)dood getrappt door een Gallowayrund, de rest werd doodgebeten door een hond of door andere vossen. Van deze zes vossen was er 1 vijf jaar oud (met een dik, vastgegroeid kniegewricht), 1 één jaar en de rest nog geen jaar. Drie vossen kwamen mogelijk door vergiftiging om, hoewel het bewijs niet geleverd kon worden: resp. 0, 3 en 4 jaar oud. Tenslotte stierf een vos vermoedelijk als gevolg van het onderzoek, 4 jaar oud.

7.3.3. Overleving

De levensverwachting van vossen die het eerste jaar overleefd hebben kunnen we nu ook inzichtelijk maken, door hun overleving (bij alleen natuurlijke doodsoorzaken) weer te geven als de afname door de jaren heen van honderd 1e-jaarsvossen (figuur 7.4A). Vóór het tweede jaar sterft 13 %, voor het derde jaar 33 %, enzovoort. De gemiddelde levensverwachting van een vos die 1 jaar oud is, is dan dus nog ongeveer 3.3 jaar (de grafiek snijdt de 50 % bij 4.3 jaar). Als we ter vergelijking de overleving zo weergeven op basis van de leeftijdsopbouw bij de *geschoten* vossen, krijgen we een heel ander beeld (figuur 7.4B): dan sterft vóór het derde jaar al 63 % van alle vossen die het eerste jaar overleefd hebben! De gemiddelde levensverwachting van een eenjarige vos is dan nog slechts 1.8 jaar.

De overlevingskans van gezenderde volwassen vossen kan met de methode van Mayfield berekend worden, een methode die ontwikkeld is om de overleving van nesten van vogels te berekenen (zie Beintema et al., 1995). Daarbij wordt van alle gezenderde vossen de periode dat ze gevolgd werden bij elkaar opgeteld, en dan gekeken hoeveel dieren er in die totale tijd doodgingen. Tabel 7.4 bevat de resultaten, voor alle vossen bij elkaar maar ook uitgesplitst voor aparte groepen. De kans dat een 'gemiddelde zendervos' een heel jaar overleeft bedroeg in dit onderzoek 0.650, oftewel 65 %. Andersom geredeneerd is er dus 35 % kans per jaar dat hij sterft. Als we alleen kijken naar de natuurlijke sterfte (dus geen verkeer en afschot), dan is de gemiddelde overlevingskans 74 %. Mannetjes lijken iets gunstiger af te zijn dan vrouwtjes. (Dit is in tegenspraak met het verschil in geslachtsverhouding bij de jonge vossen en bij de volwassen vossen (zie figuur 6.1), waar we zien dat het overschot aan mannetjes afgenomen is bij de volwassen vossen, bijvoorbeeld door juist een hogere sterfte van de mannetjes. Deze tegenstelling is wellicht te

Overleving van 1-jaar oude vossen



Figuur 7.4. De overleving van een populatie vossen met uitsluitend natuurlijke doodsoorzaken (A) en een populatie waar de dieren uitsluitend sterven door afschot (B), beginnend met dieren van 1 jaar oud.

verklaren door niet sterfte, maar emigratie (van vooral mannetjes) als oorzaak voor de gewijzigde geslachtsverhouding bij hogere leeftijd aan te nemen.) Er is vooral veel verschil in overlevingskansen tussen territoriale en zwervende vossen. Zwervers hebben een jaarlijkse overlevingskans van slechts 47 %, territoriale dieren van 75 %! Dit laatste cijfer komt aardig overeen met de 29 % sterfte die we op grond van de leeftijdsopbouw berekenden (vorige paragraaf). De steekproef van zwervende vossen is wat aan de kleine kant (in totaal 745 weken gevolgd), maar dat komt natuurlijk ook omdat ze zo vlug sterven! Die hoge sterftetekans wordt vooral veroorzaakt doordat een deel van de zwervers aan het eind van hun leven is; uitgesplitst over jong (jonger dan vier jaar) en oud, blijkt dat jonge zwervers net zo goed overleven als de 'gemiddelde' zendervos; hun jaarlijkse overlevingskans is maar 9 % lager dan die van territoriale vossen. De oude zwervers daarentegen hebben (uiteraard) een heel lage jaarlijkse overlevingskans, al is de steekproef nu wel erg klein (6 individuen en 128 weken gevolgd). Ze hebben nog geen 10 % kans om nog een heel jaar in leven te blijven.

Tabel 7.4. Overlevingskans aan de hand van het lot van de zendervossen

groep	overlevingskans per jaar	aantal individuen	aantal weken onder controle
ALLE VOSSSEN	0.650	60	2770
alleen natuurlijke sterfte	0.740	52	2584
mannetjes	0.676	31	1454
vrouwtjes	0.624	29	1316
territoriale vossen	0.747	32	1954
zwervende vossen	0.466	24	745
zwervers - jong	0.657	18	616
zwervers - oud	0.093	6	128

7.3.4. Totale sterfte

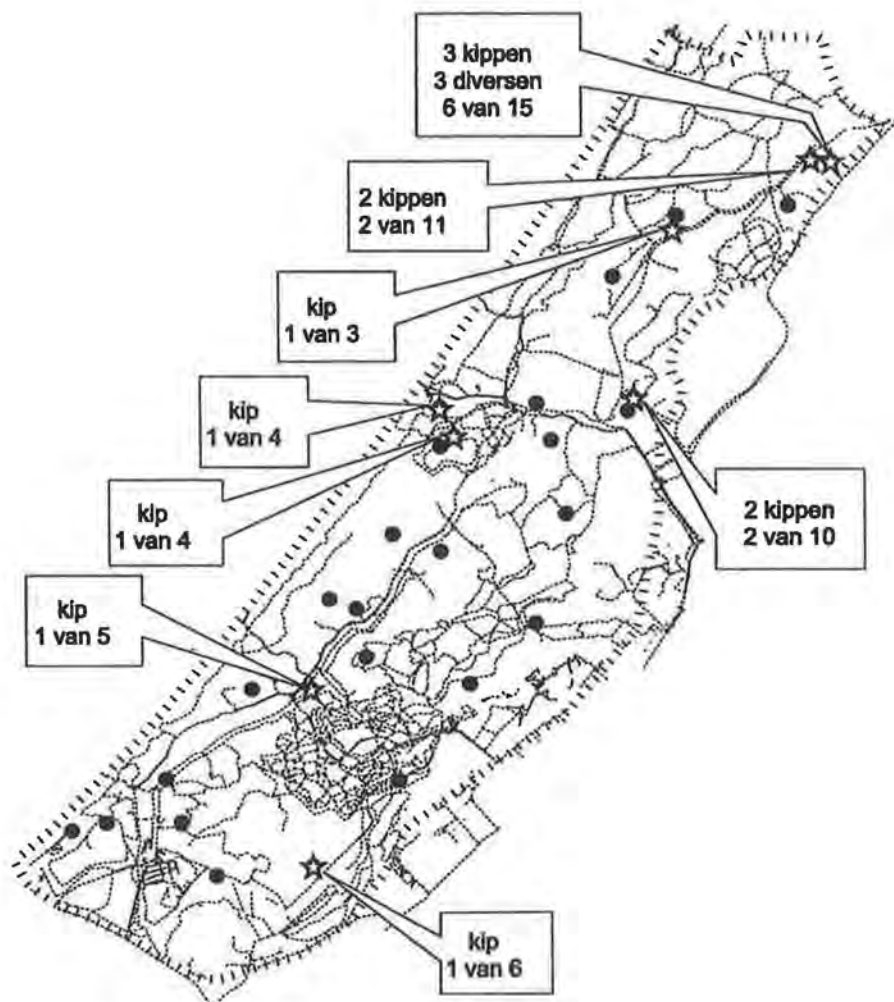
Uit het aantal binnengekregen dode vossen en een inschatting van de percentages 'gemiste' dieren werd een poging gedaan de totale jaarlijkse sterfte in Meijendel en Berkheide en de omgeving ervan te bepalen. De 'omgeving' werd gedefinieerd als de zone rond het duingebied waarvan we denken een goede indruk te hebben van de mate waarin we de (gevonden of geschoten) dode vossen ontvingen. Deze zone was één tot twee kilometer breed, en had samen met het duingebied een oppervlakte van 6500 hectare. Van de in het veld gevonden dode vossen werd aangenomen dat driekwart (75 %) *niet* gevonden werd. In het duin zal dat minder zijn geweest, buiten het duin meer. De totale natuurlijke sterfte per 100 hectare per jaar komt dan uit op 0.92 individuen. Van de verkeersslachtoffers werd aangenomen dat de helft niet binnengebracht werd, omdat ze bijvoorbeeld geheel platgereden werden of weggeslingerd. In de drie jaar van het onderzoek kwam van zeven verkeersslachtoffers vast te staan dat we ze niet in handen kregen: er waren betrouwbare meldingen maar de dieren konden niet gevonden worden, blijkbaar waren ze door anderen meegenomen. De totale sterfte door verkeer werd ingeschat op 0.80 individuen per 100 hectare (1 km²) per jaar.

Voor wat betreft het afschot is het moeilijk om aan te geven welk deel van de geschoten vossen uit het duin en de zone er om heen aan ons werd overgedragen, hoewel deze sterftefactor in principe het betrouwbaarst vast te stellen zou moeten zijn, omdat de mens er de hand in heeft. Maar als geschoten vossen niet worden ingeleverd, kun je ze niet tellen. Uit de gegevens, beschikbaar gesteld door de gemeente Wassenaar, blijkt dat wij slechts 8 van de 59 opgegeven (in opdracht van hen) geschoten vossen in handen kregen. Onder andere op basis van dit gegeven is het aantal gemiste geschoten dieren geschat op 75 tot 90 %, variërend per jachthouder. De totale sterfte door afschot komt in het duingebied en directe omgeving dan op 0.97 individuen per 100 hectare per jaar.

De totale vossensterfte in het duin en omgeving zou volgens bovenstaande berekeningen uitkomen op 2.7 individuen per 100 hectare per jaar.

7.4. Conclusies

De populatie in het duin levende vossen is aan natuurlijke en onnatuurlijke sterfte onderhevig. De natuurlijke sterfte onder nestjongen moet, gezien de scheve geslachtsverhouding, aanzienlijk zijn, mogelijk 30 %. Vóór de leeftijd van zelfstandigheid (zeven maanden) sterft naar schatting nog eens 20 tot 30 % van de jongen die de neststerfte hebben overleefd, wat in totaal een sterfte van ongeveer 45 tot 50 % van alle geboren jongen betekent. Volwassen vossen (gerekend vanaf oktober van hun eerste jaar) hebben in Meijendel en Berkheide een jaarlijkse sterftekans van 35 % (natuurlijke en onnatuurlijke oorzaken samen). Op basis van de leeftijdsopbouw bij in het veld doodgevonden volwassen vossen (waarschijnlijk uitsluitend natuurlijke doodsoorzaken) bedraagt de jaarlijkse sterfte ongeveer 30 %, terwijl de natuurlijke sterfte van zendervossen nog wat lager uitkomt, op 26 %. De onnatuurlijke sterfte van duinvossen is dus niet zo hoog en komt voor rekening van het verkeer (Wassenaarseslag en tijdens uitstapjes van duinvossen naar buiten) en afschot (in door anderen beheerde terreinen aan de rand van het duin en tijdens uitstapjes buiten het duin). Territoriale vossen overleven beter (jaarlijkse totale sterftekans 25 %) dan zwervende vossen (53 %). Een deel van deze zwervers is zes jaar of ouder en heeft een jaarlijkse sterftekans van meer dan 90 %; de jonge zwervers doen het beter met een jaarlijkse sterftekans van 34 %.



Figuur 8.1. Burchten met jonge vossen in 1997-1999 waar prooiresten werden geregistreerd, met alleen wilde prooien (zwarte stip) en met deels huisdieren (ster). De labels geven de soort(en) weer en het aantal ervan ten opzichte van het totaal aantal prooien.

8. Relaties tussen duin en achterland

8.1. Algemeen

De duinen van Zuid-Holland vormen, gezien de snelle ontwikkeling van de populatie en de momenteel relatief hoge dichtheid, een uitstekend leefgebied voor vossen. Hoe geschikt en hoe natuurlijk van karakter de duinen ook zijn, ze zijn slechts een paar kilometer breed en liggen ingeklemd tussen de zee en 'de mensen'. Voor dieren als vossen, met hun hoge mobiliteit, ligt de leefomgeving van de mens dus voortdurend binnen handbereik. De vraag is in hoeverre het leven van de vossen en de dichtheid en structuur van de populatie beïnvloed wordt door de nabijheid van de mens en zijn activiteiten.

Zonder uitpuittend te willen zijn, hebben de mogelijke invloeden van de 'buitenwereld', het 'achterland', de volgende oorzaken:

- Het voedselaanbod in de omgeving van de mens verschilt van dat in het duin, wat aantrekkelijk zou kunnen zijn voor (een deel van) de vossen. In de menselijke omgeving komen bijvoorbeeld kleine huisdieren voor die zich bij gebrek aan ervaring met predatoren gemakkelijk laten vangen: kippen, tamme eenden en ander pluimvee, tamme konijnen, enzovoort. Resten van door de mens genuttigde maaltijden en 'tussendoortjes' zijn overal bij woningen (composthoppen!) en langs wegen (lunchpakketten, patat, kauwgom, snoep e.d.) te vinden. Langs de wegen liggen her en der verkeersslachtoffers voor het oprapen. Kort gehouden grasvelden en gazons betekenen voor de vos een belangrijke voedselbron in de vorm van 's nachts eenvoudig en in grote hoeveelheden op te pikken regenwormen. Soms wordt van akkers gegeten, bijvoorbeeld wortels.
- Buiten de duinen is de sterfte onder vossen hoger, door afschot, verkeer en wellicht soms ook opzettelijke vergiftiging.
- Buiten de duinen bevindt zich vaak ook heel geschikt woongebied voor vossen. Met name in de gemeente Wassenaar is de overgang tussen 'natuurgebied' een 'cultuurgebied' niet scherp en soms zelfs geheel afwezig. De grote tuinen van sommige ambassades en de meeste landgoederen bijvoorbeeld vormen vanuit het oogpunt van de vos een prima leefgebied. Er vindt dan ook op vele plaatsen voortplanting plaats, ten teken dat vossen er hun vaste territoria hebben.

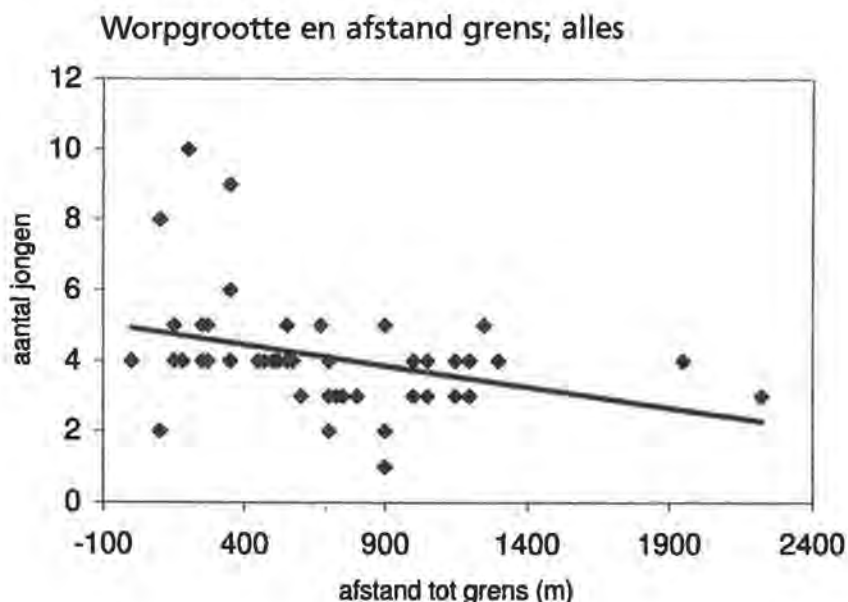
8.2. Invloeden van het achterland

In hoeverre zijn invloeden van het achterland bespeurbaar bij de populatie in de duinen? De resultaten van het keutelonderzoek geven geen aanleiding te denken dat een substantieel deel van het jaarvoedsel van de vos afkomstig is van buiten het duin. Alleen de prooiresten, in het voorjaar gevonden bij de burchten met jongen, bewijzen dat vossen soms kleine huisdieren van buiten halen. In drie jaar tijd werden bij 8 van de 31 (26 %) onderzochte burchten kleine huisdieren gevonden (figuur 8.1), vooral bij de burchten die dicht bij de duinzoom liggen. De kip die bij de vallei Meijendel gevonden werd, was overigens afkomstig van de pannenkoekenboerderij aldaar. De kippen die bij burchten aan het eind van de Wassenaarseslag werden aangetroffen, komen vermoedelijk uit de wijk Rijksdorp aan het begin van die Wassenaarseslag. Juist in het voorjaar hoort men elke keer weer van de overlast die mensen van vossen hebben. Blijkbaar nemen vossen vooral in de tijd dat ze jongen hebben het risico om een gemakkelijk te pakken prooi bij de mensen weg te halen. Elk jaar worden wel enkele zogende vrouwtjes doodgereden op de wegen die pal langs het duin lopen.

De vossen buiten het duin eten veel minder konijnen (12 %) dan die in het duin (84 %). Vooral vogels (waaronder pluimvee) met 30 tot 40 %, en eetbaar afval (composthopen!) plus appels, met 22 %, maken de bulk uit van het vossenvoedsel buiten het duin. Bij de gegeten vogels zitten ongetwijfeld veel verkeersslachtoffers, tuinvogels (merels!) en postduiven (ringen!).

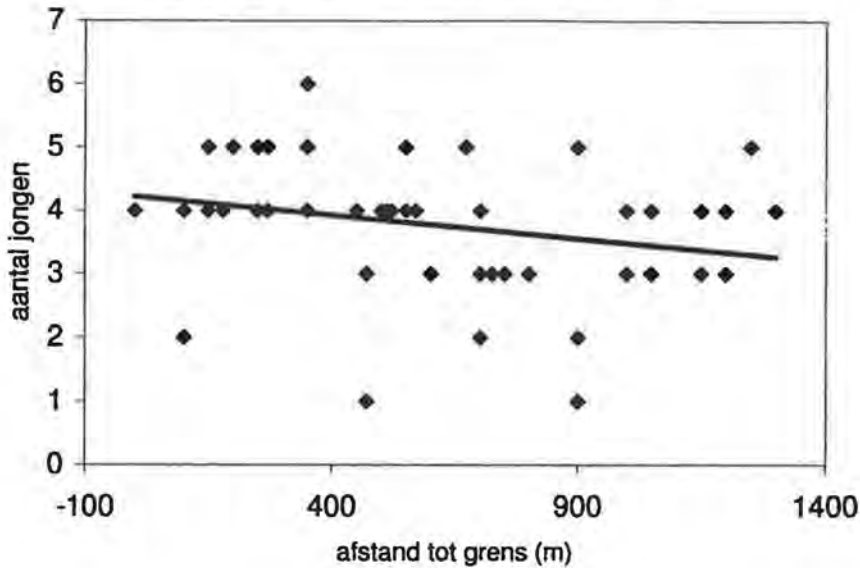
Het andere (en mogelijk hogere) voedselaanbod buiten het duin zou ertoe kunnen leiden dat vossen aan de binnenduintrand (hier gedefinieerd als de 'ecologische' duingrens, dus onafhankelijk van eigendomsgrenzen) meer jongen grootbrengen dan dieper in het duin. Figuur 8.2 geeft de relatie tussen de worpgrootte en de kortste afstand van de worp tot ofwel de binnenduintrand, de camping bij Katwijk of de intensief door de mens gebruikte delen van het strand, met strandtenten (bij Wassenaarseslag en Scheveningen). Hierbij zijn de vier bekende 'dubbele worpen' (met respectievelijk 10, 9, 8 en 4 jongen) als één geteld, zodat de figuur eigenlijk de reproductie per territorium weergeeft in relatie tot de 'buitenwereld'. Er is een duidelijke relatie: hoe verder van de duintrand hoe kleiner de worp ($r^2 = 0.117$, $p = 0.021$). Zelfs als we de dubbele worpen elk opsplitsen in twee enkele worpen en bovendien de twee extreme afstanden (meer dan 1900 m van de duintrand) weglaten om een meer uniforme steekproef te krijgen, lijkt er nog sprake te zijn van een afname van de worpgrootte (figuur 8.3), al is die niet statistisch significant ($r^2 = 0.044$, $p = 0.137$). Opvallend is, dat de grotere 'dubbele' worpen (acht jongen of meer) alle drie dichtbij de binnenduintrand lagen, in elk van de onderzoeksjaren één (figuur 5.1), wat suggereert dat alleen extra voedselbronnen buiten het duin soms de reproductie mogelijk maken van twee vrouwtjes per territorium. Bij twee van die dubbele worpen, in Berkheide, lagen inderdaad ook prooiresten van huisdieren.

Als de vossen aan de binnenduintrand hun voedsel voor een deel van buiten het duin halen, is te verwachten dat het territorium dat ze in het duin bezetten kleiner is dan het gemiddelde. Figuur 8.4 geeft de relatie weer tussen de territoriumgrootte (op basis van 90%KC) en de kortste afstand



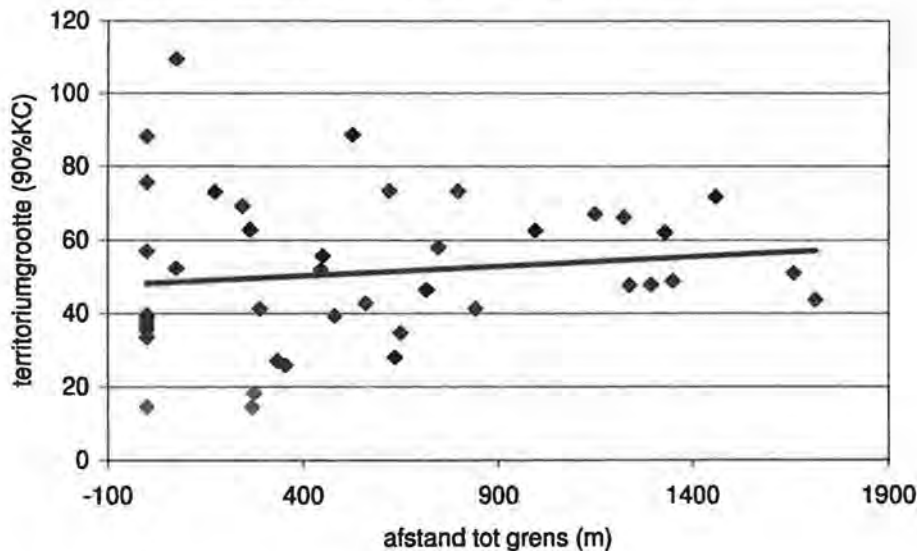
Figuur 8.2. Relatie tussen de worpgrootte en de afstand van de worp tot 'menselijke activiteit' (bewoning, strandpaviljoens), hier als 'grens' aangeduid. Alle gegevens zijn hierin verwerkt, de dubbele worpen (met resp. 10, 9, 8 en 4 jongen) zijn elk als één worp opgenomen. De gemiddelde worpgrootte (eigenlijk dus de gemiddelde reproductie per territorium) neemt af naarmate de worp verder van de duingrens af gevonden werd.

Worpgrootte en afstand grens; bewerkt



Figuur 8.3. Als in figuur 8.2, maar de dubbele worpen zijn gesplitst in twee worpen en de twee uitbijters op meer dan 1900 meter van de grens zijn buiten beschouwing gelaten. De gemiddelde worpgrootte lijkt nog steeds af te nemen met toenemende afstand tot de grens, maar de afname is niet meer statistisch significant.

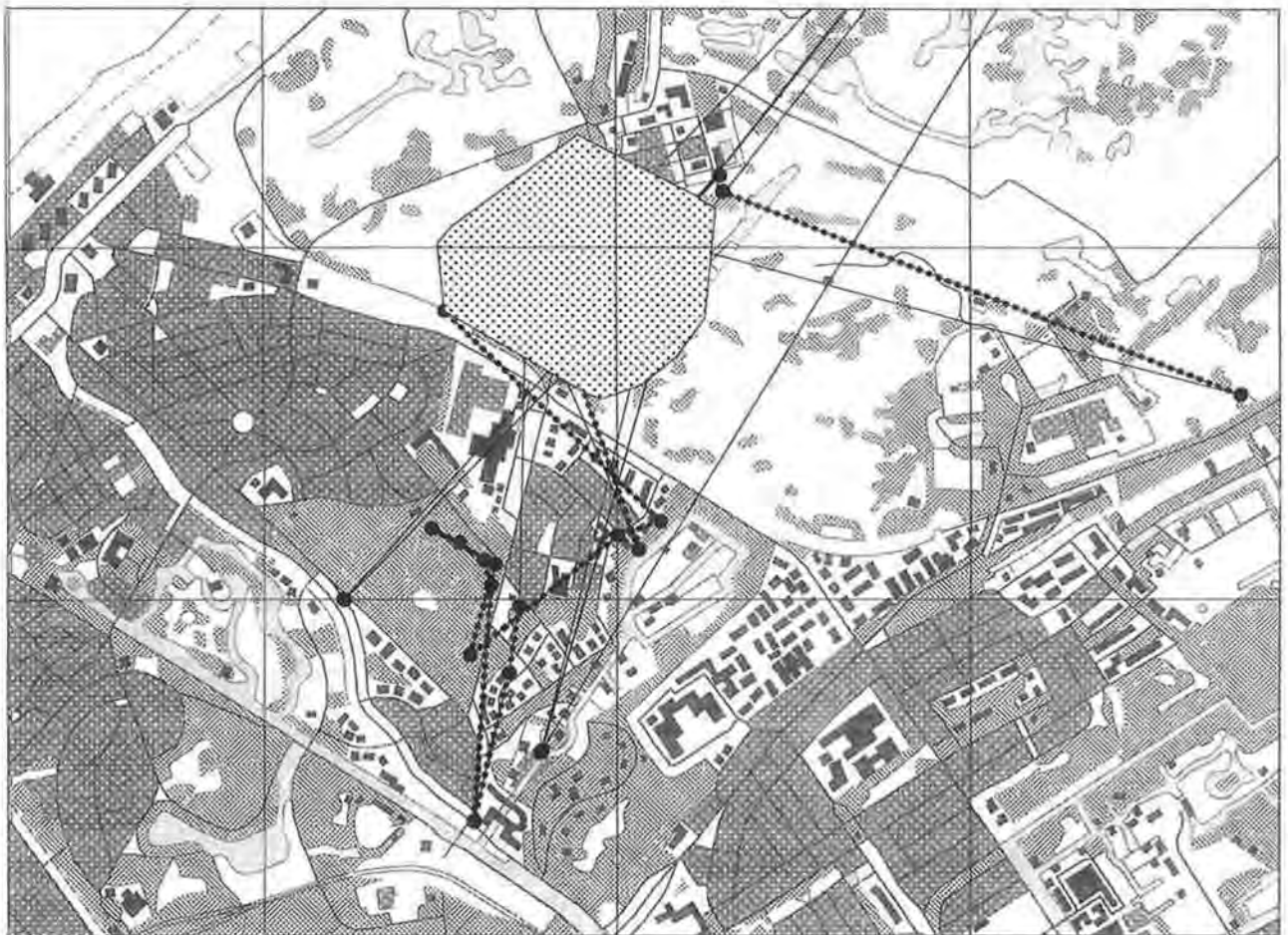
Territoriumgrootte en afstand tot grens



Figuur 8.4. Het verband tussen territoriumgrootte (90%KC) en de afstand van de territoriumrand tot 'menselijke activiteit' (bewoning, strandpaviljoens), hier als 'grens' aangeduid. Er is geen sprake van een statistische significante toename van de territoriumgrootte, maar wel is de variatie in territoriumgrootte significant groter dichtbij de grens dan verder (meer dan 800 m) er van af.

tussen de 90%KC en de duinrand (zoals hierboven gedefinieerd). Er blijkt echter geen sprake te zijn van kleinere territoria aan de duinrand ($r^2 = 0.043$, $p = 0.183$). Wat wel opvalt in figuur 8.4 is de significant veel grotere spreiding in de territoriumomvang dichtbij de duinrand, ten opzichte van de territoria meer binnenwaarts, verder dan 800 meter van de rand (Levene's test, $p = 0.006$). Een verklaring hiervoor kan zijn, dat enerzijds de extra voedselbronnen daar soms een kleiner territorium mogelijk maken, maar dat anderzijds de hogere sterfte aan de rand van (en buiten) het duin (tijdelijk) ook juist grotere territoria mogelijk maakt, door het wegvallen van burens. Meer in het centrum van het duin zou het territoriale systeem dan wat stabielere zijn door minder hoge sterfte. Een voorbeeld van zo'n wisselende territorium-omvang dichtbij de duingrens is al gegeven in figuur 4.11, de geschiedenis van Johan.

Uit figuur 5.1, de verspreiding van de worpen, kan de indruk verkregen worden dat de 'worp-dichtheid' in de buurt van Scheveningen in 1997 erg hoog was, wat kan duiden op kleine territoria aldaar. Bij nadere beschouwing van de gegevens, waarbij enerzijds rekening is gehouden met de

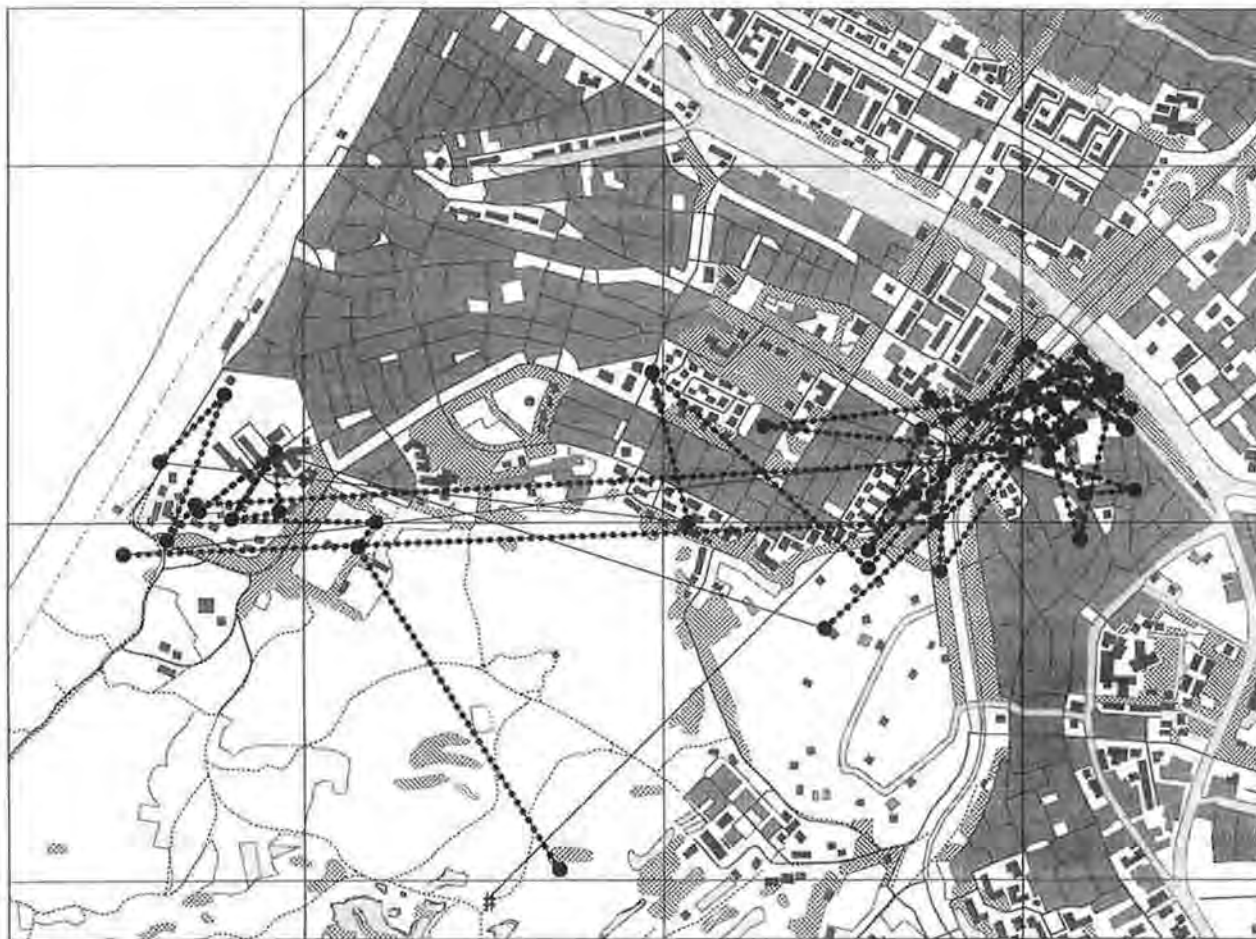


Figuur 8.5. Territorium van vos Ricardo (MCP, gestippeld) aan de rand van Scheveningen en zijn uitstapjes de stad in, waarbij hij voornamelijk 'groene' plaatsen bezocht. De dikke, geblokte lijnen die sommige peilpunten onderling verbinden, geven aan dat er minder dan twee uur verlopen is tussen de opeenvolgende peilingen; meestal is dat overigens minder dan een half uur. De dunne doorgetrokken lijnen die de punten onderling verbinden geven de volgorde aan van de peilpunten, maar het tussenliggende tijdsverloop kan zeer variabel zijn, van twee uur tot enkele weken. Het netwerk van vierkanten bestaat uit de kilometerhokken van de topografische kaarten.

mogelijkheid van twee- of driemaal vinden van (delen van) dezelfde worp, en anderzijds met goed afgezochte terreindelen waar géén worpen gevonden konden worden, blijkt deze hoge dichtheid wel mee te vallen: 1 worp per 42 tot 52 hectare, wat niet veel minder is dan de gemiddelde territoriumgrootte. Het territorium van vos Ricardo aldaar, tussen de watertoren en Scheveningen, bedroeg twee jaar lang ongeveer 40 ha (tabel 4.1).

8.3. Hoe vaak gaan duinvossen op stap buiten het duin?

Van de territoriale vossen in het duin kon slechts de helft ($n = 16$) wel eens worden betrap op een uitstapje buiten het territorium. Vijf van die 16 territoriale vossen (16 %) verlieten daarbij ook wel eens het duin. Drie van die vijf vossen (Friks, Ricardo en Niels) leefden pal langs de duinzoom, twee andere (Casper en Ruud) meer binnenwaarts. Friks ging op zijn tochten allengs dieper het eigenlijke dorp Wassenaar in, maar zijn gedrag ging in die periode over van 'territoriaal' in 'zwerven'



Figuur 8.6. Activiteiten van de 'zwerver op kleine schaal' Jelle (bijna twee jaar oud), in en aan de rand van Katwijk, van half november tot eind december 1999. De dikke, geblokte lijnen die sommige peilpunten onderling verbinden, geven aan dat er minder dan twee uur verlopen is tussen de opeenvolgende peilingen; meestal is dat overigens minder dan een half uur. De dunne doorgetrokken lijnen die de punten onderling verbinden geven de volgorde aan van de peilpunten, maar het tussenliggende tijdsverloop kan zeer variabel zijn, van twee uur tot enkele weken. Het netwerk van vierkanten bestaat uit de kilometerhokken van de topografische kaarten.

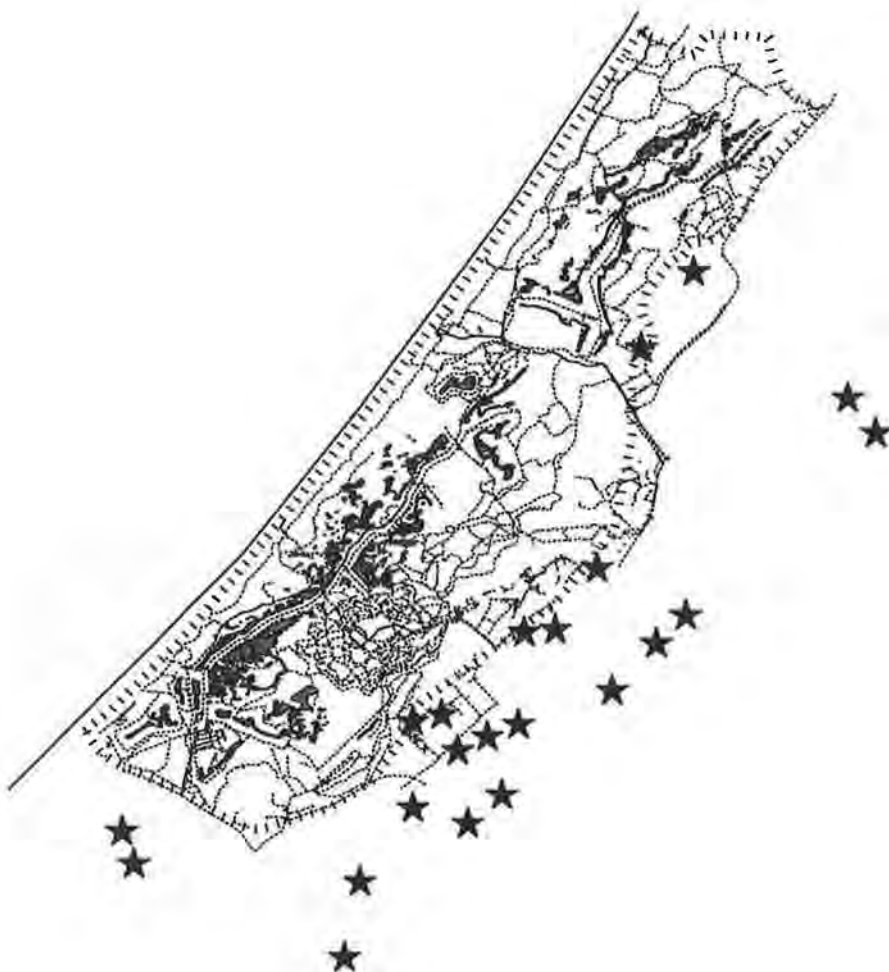
(zie paragraaf 4.4). Ricardo stak van tijd tot tijd de van Alkemadelaan over naar Scheveningen en Klein Zwitserland, waarbij hij zich maximaal tot ongeveer een kilometer van het duin verwijderde en elke nacht terugkeerde (figuur 8.5). Tussen oktober en december 1999 werd hij gedurende twaalf nachten gevolgd, tijdens welke hij tweemaal het duin verliet (17 % van de nachten). De overige drie territoriale vossen drongen nooit meer dan honderd meter de (door mensen) bewoonde wereld in, tijdens de nachten dat ze gevolgd werden.

Bij de zwervende vossen kwam het vaker voor dat ze het duin verlieten, hoewel het ook nog niet erg vaak gebeurde: 8 van de 22 zwervers (36 %) kwamen tijdens het volgen tenminste eenmaal buiten de duinen terecht. De meeste zwervers hebben echter sterk de neiging binnen het duin te blijven. In de fasen van het 'jeugdige' zwerven (ZW-1 en ZW-2, zie paragraaf 4.4) besteden sommige vossen meer en meer tijd buiten het duin, wellicht in een poging zich er te vestigen; dit was het geval bij Ymke (figuur 4.18), Marleen (figuur 4.16), Jelle (figuur 8.6) en Alex. Ook oude vossen die weer zijn gaan zwerven na een territoriaal leven (ZW-3) komen soms buiten het duin terecht. Zes tot acht van de 22 zwervers waren zulke oude vossen; van hen ging mannetje Friks steeds meer in het dorp Wassenaar 'wonen', waar hij na enige tijd in een tuin geschoten werd, en werd Fred in een parkje in Den Haag doodgevonden nadat hij een maand door het duin had gezworven. Semma werd doodgevonden in het duin ten noorden van Noordwijk, en moet dus Katwijk en Noordwijk gepasseerd hebben. De overige (drie tot vijf) oude zwervers verlieten Meijndel/Berkheide niet.

8.4. De vossenpopulatie van Wassenaar

Hoewel er geen mogelijkheden waren om buiten het DZH-gebied echt onderzoek naar vossen te doen, is er wel enige informatie over ingewonnen, bijvoorbeeld door een aantal ingewijden te interviewen en de gegevens te gebruiken die bij de gemeente Wassenaar berusten. Maar ook bleken sommige vossen die in het duin gevangen werden, erbuiten te leven of zich er later te vestigen. Vrij snel na de komst van de vos in Meijndel werd hij ook op de Wassenaarse landgoederen gespeurd of gezien. In woonwijken aan de rand van het duin begon de vos vanaf eind jaren 80 kippen weg te halen. Dit leidde tot het instellen van gericht afschot van vossen in opdracht van de gemeente, vanaf begin jaren 90. Per jaar werden in opdracht van de gemeente minimaal 25-35 volwassen vossen geschoten; toen het vossenonderzoek begon zouden er in heel Wassenaar vanwege de gemeente en door particulieren gezamenlijk zo'n 80 vossen per jaar geschoten zijn (mond. meded.). Het aantal geschoten vossen nam vanaf 1998 echter sterk af omdat de vergunningen niet meer zo gemakkelijk werden verstrekt door de provincie. Overigens neemt het aantal klachten van burgers de laatste jaren duidelijk af. Dit zou verschillende oorzaken kunnen hebben: de kippen zijn 'op', ze hebben hun gedrag aangepast of ze worden beter opgehoofd, er treedt gewinning op bij de mensen en/of er zijn minder vossen dan voorheen (mond. meded. W.T. Westgeest, gemeente Wassenaar).

Ondanks afschot werden op steeds meer plaatsen ook burchten met jongen buiten de duinen gevonden. Uit binnengebrachte dode kleine jonge vossen en zogende vrouwtjes (en uit de verhalen) bleek dat ook in Scheveningen en Den Haag op diverse plaatsen in de grotere parken voortplanting plaatsvindt. De ons ter beschikking staande gegevens staan in figuur 8.7, waarmee vooral voor Den Haag en Scheveningen ongetwijfeld geen compleet beeld geschetst is. In de figuur zijn gegevens van een periode van zes jaar (1994 tot 1999) weergegeven, wat uiteraard een vertekend beeld geeft van de intensiteit van de reproductie van de vos in Wassenaar. Reproductie op de landgoederen ten oosten van de Rijksweg (De Horsten, Duivenvoorde) is ons niet bekend, daar werden vossen vanaf het begin intensief bestreden.



Figuur 8.7. Plaatsen buiten het duin waar in de periode 1994-1999 burchten met jonge vossen gevonden zijn. Gegevens van de gemeente Wassenaar en van eigen onderzoek.

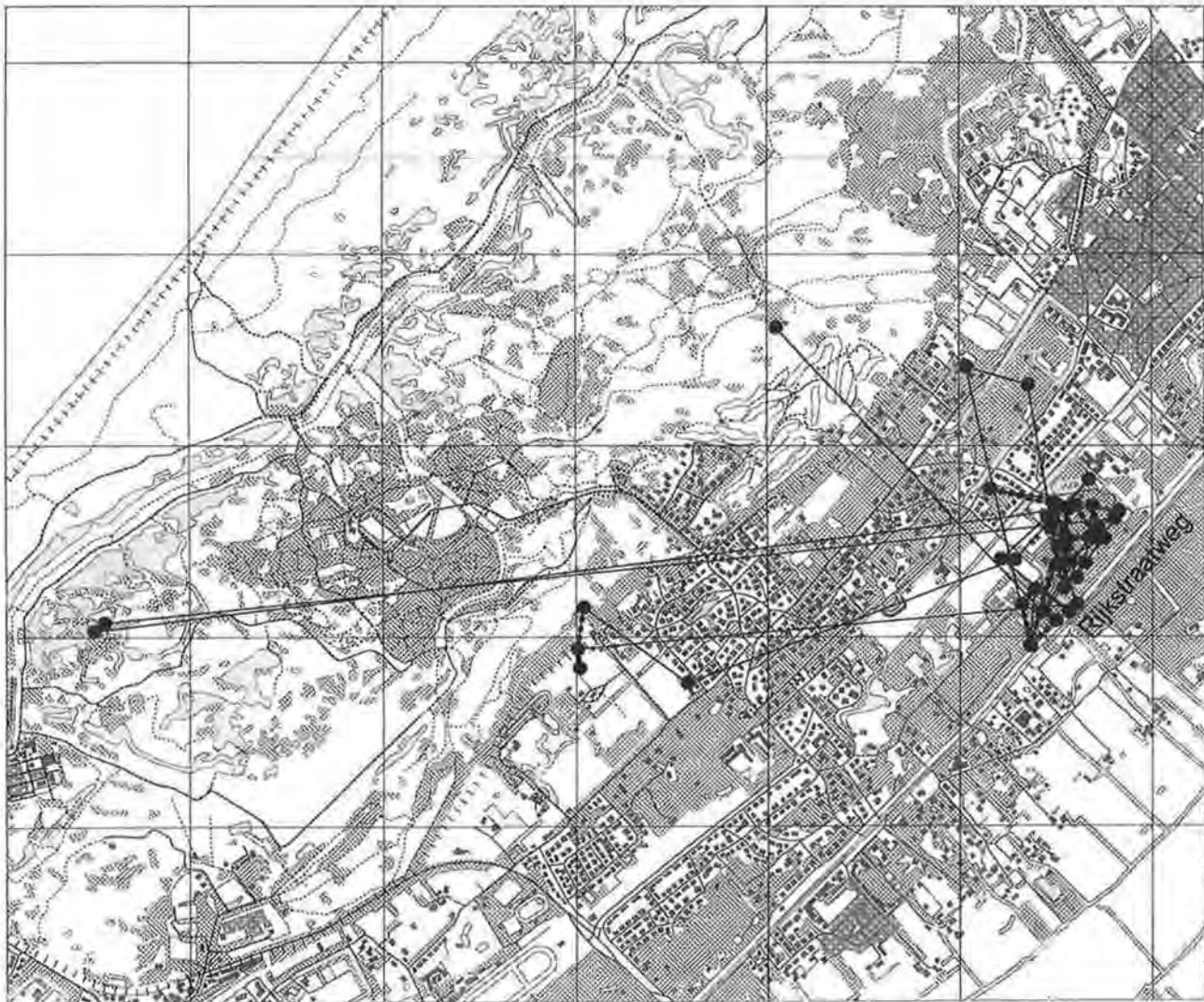
Het gaat in Wassenaar (en Den Haag/Scheveningen) dus al lang niet meer (uitsluitend) om vossen die vanuit de duinen een nachtelijk bezoek brengen, maar om een aldaar gevestigde populatie, die ongetwijfeld één geheel vormt met de duinpopulatie. Daarmee wordt bedoeld dat vossen de overgang tussen duin en achterland niet als een barrière beschouwen, over en weer in contact met elkaar staan en regelmatig genen uitwisselen. Omdat er buiten het duin geen vossen werden gevangen, ontstaat uit onze gegevens al snel het beeld van eenrichtingsverkeer: vossen gaan vanuit het duin naar buiten voor voedsel of om er zich te vestigen. Het omgekeerde komt ongetwijfeld ook voor en het kan best zijn dat we drie van de vier vossen die we met zenders buiten de duinen konden volgen, tijdens een uitstapje ('instapje'...) in het duin gevangen hebben. Dat vossen in Wassenaar ook territoria bezetten, blijkt uit onze (overigens wat gebrekkige) gegevens van zender-vossen Ruben, Nicky, Tessa en Willem. Vos Ruben werd begin februari 1998 (paartijd) als volwassen vos, twee jaar of ouder, gevangen op de Hertekamp, net nog in het duin. De volgende nacht zat hij daar weer en ook nog wat dieper in het duin, maar daarna werd hij alleen nog maar buiten het duin gepeild. Helaas ging zijn zender snel ernstig haperen, zodat we in twee jaar tijd (tot het einde van het onderzoek in december 1999) slechts een veertigtal, meest losse peilingen hebben kunnen verzamelen (figuur 8.8). Uit alles blijkt echter dat hij plaatsrouw was en een flink gebied

(tenminste 175 ha, dus driemaal zoveel als de gemiddelde vos in het duin) bewoonde ten zuiden van het eigenlijke dorp, met als kernen de landgoederen Backershagen, Rust & Vreugd en Terveken. Waarschijnlijk deelde hij zijn territorium met het vrouwtje Nicky, dat in dezelfde tijd als hij gevangen werd, iets ten westen van de golfbaan, twee jaar oud. Meestal werd zij gelokaliseerd in Wassenaar, vooral tussen Backershagen en Rust & Vreugd in, maar af en toe was zij diep in het duin of ten zuiden van de wijk De Kieviet te vinden (figuur 8.9). Die uitstapjes suggereren dat ze in dat jaar geen jongen had. In juni '98 viel haar zender al uit. Toevallig werd ze begin 2000 doodgevonden door Henk Verhoorck, in hetzelfde gebied, wat er op wijst dat ze daar echt gevestigd was en er in 1999 nog leefde.



Figuur 8.8. Peilingen van vos Ruben (geboren in 1996 of eerder) in Wassenaar, tussen februari 1998 en november 1999. De dikke, geblokte lijnen die sommige peilpunten onderling verbinden, geven aan dat er minder dan twee uur verlopen is tussen de opeenvolgende peilingen; meestal is dat overigens minder dan een half uur. De dunne doorgetrokken lijnen die de punten onderling verbinden geven de volgorde aan van de peilpunten, maar het tussenliggende tijdsverloop kan zeer variabel zijn, van twee uur tot enkele weken. Het netwerk van vierkanten bestaat uit de kilometerhokken van de topografische kaarten.

Van vos Tessa hebben we de vestiging buiten het duin min of meer kunnen volgen. Ze werd begin februari 1997 als eenjarig vosje gevangen bij de Klip, maar sliep vervolgens bij de aalscholverkolonie, helemaal in het zuiden van Meijendel. In de nacht van 6 op 7 februari liep ze rond op de landgoederen Voorlinden en Duindigt. In de volgende dagen was ze daar meestal ook te vinden. Tussendoor, op 17 en 25 februari, sliep ze echter ook nog af en toe bij de aalscholvers, zo'n anderhalve kilometer duininwaarts. Daarna echter bleef ze buiten het duin, ten zuiden van de Landscheidingsweg, bezette een territorium op Duindigt (MCP 68 ha), kreeg er jongen, maar werd nog hetzelfde jaar, in augustus, doodgereden op de Landscheidingsweg (zie ook paragraaf 4.5 en 5.3).



Figuur 8.9. Peilingen van vrouwtje Nicky (twee jaar oud) in Wassenaar, tussen februari en juli 1998. De dikke, geblokte lijnen die sommige peilpunten onderling verbinden, geven aan dat er minder dan twee uur verlopen is tussen de opeenvolgende peilingen; meestal is dat overigens minder dan een half uur. De dunne doorgetrokken lijnen die de punten onderling verbinden geven de volgorde aan van de peilpunten, maar het tussenliggende tijdsverloop kan zeer variabel zijn, van twee uur tot enkele weken. Het netwerk van vierkanten bestaat uit de kilometerhokken van de topografische kaarten.

Ook vos Willem (geboren bij de Vinkenbaan als zoon van Eefje) tenslotte vestigde zich als één jaar oude vos in Wassenaar, aan de rand van het duin ter hoogte van de golfbaan (zie paragraaf 4.5), waar hij echter te weinig werd gevolgd om een goede indruk van de grootte van zijn territorium te verkrijgen, omdat ook hij al snel stierf.

8.5. Conclusies

De vossenpopulatie in de duinen lijkt door de bank genomen slechts weinig voor- en nadelen te ondervinden van de omringende 'mensenwereld'. Mogelijk valt alleen de reproductie van de 'duinzoom-vossen' een beetje hoger uit dan gemiddeld, door een lokaal gunstiger voedselsituatie. Ook lijken er langs de rand van het duin wat meer verschuivingen in het territoriaal systeem voor te komen door de hogere sterfte buiten het duin, echter zonder consequenties voor de gemiddelde dichtheid van de populatie langs de rand. De frequentie waarmee 'duinvossen' het duin verlaten is betrekkelijk laag. Meestal gaat het om kort (maximaal enkele uren) durende tripjes, vaak in het voorjaar om snel voedsel voor de jongen te halen. Alleen sommige jonge vossen exploreren in hun zwerffase de door de mens bewoonde wereld intensiever en vestigen zich er soms ook. Waar zich voldoende rust en gunstige omstandigheden voordoen, leven en reproduceren vossen ook buiten de duinen, in Wassenaar en Den Haag/Scheveningen.

9. Dichtheidsschattingen

Van de diverse methoden waarmee getracht is de populatiedichtheid in het voorjaar, voorafgaand aan de reproductie, te bepalen, zijn er slechts twee min of meer vruchtbaar gebleken: vangen, merken en telemetrie, en observaties van gezenderde en ongezenderde vossen. Deze laatste methode is een simpele Lincoln-index, je weet hoeveel gezenderde vossen er rondlopen en je bepaalt de verhouding tussen waarnemingen van gezenderde en ongezenderde vossen; dan is ook het aantal ongezenderde vossen bekend. De medewerkers van het onderzoek en de overige DZH-personeelsleden die in het onderzoeksgebied actief waren, werd gevraagd al hun toevallige vossenwaarnemingen op kaart te zetten, voor zover men goed had kunnen waarnemen of de dieren gezenderd waren of niet. Tabel 9.1 bevat de resultaten. Volgens de observaties waren er in het voorjaar van 1998 in het onderzoeksgebied 7.2 tot 9.4 volwassen vossen per 100 ha aanwezig, en in 1999 tussen de 7.6 en 11.7. De marges worden veroorzaakt doordat van een aantal vossen de zender was uitgevallen, zodat niet met zekerheid bekend was of ze nog in het onderzoeksgebied rondliepen. Gezien het grotere aantal waarnemingen wordt de schatting van 1998 betrouwbaarder geacht dan die van 1999.

Tabel 9.1. Schatting van de populatiedichtheid op basis van waarnemingen (Lincoln-index).

februari-mei	Aantal aanwezige gezenderde vossen	Waargenomen		Geschat aantal/100 ha	
		zonder zender	met zender	minimaal	maximaal
1998	18-23	81	23	7.2	9.4
1999	15-23	35	17	7.6	11.7

Uitgaande van de territoriumomvang, de groepsgrootte en de verhouding tussen territoriale en zwervende dieren is ook een benadering van de populatiedichtheid mogelijk. De combinatie van territoriumgrootte en mate van overlap tussen territoria levert op dat er gemiddeld 2.1 territoria per 100 hectare zijn (paragraaf 4.2.2). Als we uitgaan van een minimale gemiddelde groepsgrootte van 2.13 (een mannetje en een vrouwtje plus in 13 % van de territoria een extra dier) dan zijn er 4.5 volwassen territoriale vossen per 100 hectare aanwezig; bij een gemiddelde groepsgrootte van 3 (een mannetje, twee vrouwtjes) zijn er 6.3 volwassen territoriale vossen per 100 hectare.

Daarbij opgeteld dienen de niet-territoriale vossen. Als er 0.75 niet-territoriale vossen zijn per territoriale vos (aanneمة van het maximum, zie paragraaf 4.3), dan zijn er 7.8 tot 11.0 adulte vossen per 100 hectare. Indien er op elke territoriale vos slechts 0.5 niet-territoriale vossen rondlopen, dan zouden er 6.7 tot 9.4 volwassen vossen per 100 hectare zijn. De schatting op basis van territoria komt dus neer op 6.7 tot 11.0 volwassen vossen per 100 hectare, en lijkt daarmee sterk op de uitkomst van de Lincoln-index.

Vanaf mei zou men daar nog het aantal juveniele vossen bij op kunnen tellen: per territorium 3.7, dus per 100 hectare 7.8. Dat aantal neemt vervolgens sterk af (zie paragrafen 5, 6, 7.1).

De nu in Meijndel aangetroffen dichtheid behoort tot de hoogste die met onderzoek zijn vastgesteld. Alleen in stedelijke gebieden worden nog hogere dichtheden gevonden.



*De hamvraag is natuurlijk: moet de vos 'actief beheerd' worden?
Foto Jaap Mulder.*

10. Synthese

Vanaf eind jaren zeventig leven er vossen in het duingebied van Meijndel en Berkheide. Hun herkomst is wat onzeker. Enerzijds zijn er een of meer dieren uit gevangenschap ontsnapt in Den Haag of Scheveningen, getuige enkele vroege waarnemingen van vossen met een halsband. Anderzijds verspreidde de vos zich in dezelfde tijd vanuit het noorden, waar de eerste vossen zich al eind jaren zestig hadden laten zien. Hoe het ook zij, door reproductie nam het aantal vossen toe, wat leidde tot grote veranderingen in het duin. De 'eeuwig' aanwezige meeuwenkolonies verdwenen door predatie en verontrusting door de vos in korte tijd geheel uit het duin en het voortplantingssucces van de eenden en andere grondbroeders nam af. Aanvankelijk (tot 1990) werden de vossen bejaagd in het deel van Meijndel dat onder het Koninklijk Jachtdepartement viel, en in Berkheide, maar dat verhinderde hun toename niet. Omdat de vossen in de duingebieden ten zuiden van het Noordzeekanaal overal veel overdag actief zijn, werden ze regelmatig waargenomen door duinwachters, duinwerkers en bezoekers. De indruk van veel waarnemers is, dat het aantal vossen een hoogtepunt bereikte tegen het einde van de 'meeuwentijd', rond 1994. Daarna zou het aantal langzaam wat gedaald zijn en mogelijk is het de laatste jaren min of meer stabiel. Gedurende het onderzoek, van 1997 t/m 1999, kon geen stijging of daling van de populatie-omvang worden vastgesteld.

Als uitgesproken generalist eet de duinvos alles wat in zijn leefgebied te vinden is, van insecten en bessen tot konijnen en (wellicht) reekalfjes. Hij heeft echter wel een paar voorkeuren, bijvoorbeeld voor konijn. Ongeveer 84 % van het voedsel van de vos bestaat uit konijn, hoewel het aantal konijnen nu veel lager is dan enkele jaren geleden. Elke volwassen vos eet per jaar ongeveer 150 konijnen (volwassen en jonge konijnen samen). De voorkeur van de vos voor konijnen is wellicht zó groot, dat hij mogelijk in staat is te verhinderen dat de konijnenpopulatie weer opklimt naar het hogere niveau van vóór de myxomatose en de VHS.

Bij afwezigheid van bejaging en ook overigens een geringe mate van onnatuurlijke sterfte (door verkeer bijvoorbeeld), zoals momenteel in Meijndel en Berkheide het geval is, stelt uiteindelijk de beschikbaarheid van voedsel grenzen aan het aantal vossen. Die beschikbaarheid zelf is nauwelijks te meten, maar uit het onderzoek en de waarnemingen van de DZH-medewerkers lijkt de conclusie gerechtvaardigd dat de vossenpopulatie momenteel min of meer stabiel is en dus in evenwicht moet verkeren met de voedselbeschikbaarheid. Het aantal volwassen vossen per 100 ha (1 km²) ligt daarbij ergens tussen de 7 en 10 individuen, een dichtheid die in vergelijking met de meeste andere onderzoeksgebieden relatief hoog is. De populatie vertoont dan ook allerlei kenmerken van natuurlijke aantalsregulatie. Slechts ruim de helft van de volwassen vossen bezet een territorium en kan zich in principe voortplanten, de overigen zwerven, soms jarenlang, door het gebied op zoek naar een mogelijkheid zich als territoriaal dier te vestigen. Er is sprake van een hoge natuurlijke sterfte, die al begint bij de nestjongen. De gemiddelde worpgrootte van 3.8 jongen op een leeftijd van zes weken is dan ook relatief laag. In het eerste (kalender)jaar sterft in totaal ongeveer 50 % van alle jongen die geboren worden. Zolang ze blijven zwerven hebben (relatief) jonge vossen een hoge jaarlijkse sterftেকans, namelijk 34 %. De (grotendeels natuurlijke) sterfte onder territoriale vossen is ook aanzienlijk, jaarlijks gaat 30 % dood, daarmee ruimte scheppend voor de jeugd. Als tenslotte de territoriumhouders zo oud zijn, dat ze uit hun territorium worden gezet door de jongere garde, zwerven ze hooguit nog enkele maanden en gaan dan dood, op een leeftijd van 6 tot 10 jaar.

Ook de reproductie van de territoriale vossen in deze populatie is niet maximaal. Een deel van de territoriale vrouwtjes (16.7 %) heeft helemaal geen voortplantingssucces (oorzaak onbekend), een ander deel verliest waarschijnlijk reeds vóór de geboorte een deel van de jongen door resorptie (afbraak) van embryo's. Daar staat tegenover dat in een klein aantal territoria twee worpen groot komen, mogelijk vooral als gevolg van extra voedselaanbod in het aangrenzende 'achterland'. Als het zo is dat niet-reproducere van territoriale vrouwtjes samenhangt met hun status als 'tweede' vrouwtje in een territorium, dan zouden er in de populatie minstens $16.7 + 6.7 = 23.4$ % 'tweede' vrouwtjes aanwezig zijn, respectievelijk niet-reproducerend en wel-reproducerend. Op basis van de (gebrekkige) gegevens over de grootte van familiegroepen was geconcludeerd dat in minimaal 13 % van de territoria tenminste drie volwassen vossen leven (paragraaf 4.2.3). De gegevens over voortplanting en sterfte, waaruit te berekenen valt dat er bij het begin van de winter ongeveer anderhalfmaal zoveel vossen in het duin zijn als aan het eind van de winter en kort voor de voortplanting, komen goed overeen met de eerste resultaten van de sporentellingen. In de late herfst werden 1.45-maal zoveel sporen geteld als in het voorjaar.

Beheer of niet, een gedachte-experiment

De komst van een 'nieuwe' predator in een gebied brengt altijd veranderingen met zich mee. Het ecosysteem was voorafgaand aan de komst van die predator in een zeker evenwicht, en moet nu een nieuw evenwicht vinden. Aan de veranderingen die dat met zich mee brengt, moet de mens wennen. Zijn visie op bepaalde elementen in de natuur moet hij opeens wijzigen, of hij moet proberen de nieuwe ontwikkelingen tegen te gaan. In Meijndel verdwenen na de komst van de vos in korte tijd de meeuwenkolonies, wat veel vogelliefhebbers jammer vonden. Daarmee verdween echter ook de sterke bemesting in de duingedeelten waar de meeuwen zaten, wat veel plantenliefhebbers juist prettig vonden.

In Meijndel lijkt inmiddels sprake te zijn van zo'n nieuw evenwicht, wat zou kunnen blijken uit het feit dat de aantallen vossen, konijnen en broedvogels momenteel niet meer aan grote veranderingen onderhevig lijken te zijn. Dat alles is gebeurd door natuurlijke processen, en vanuit de beheersvisie is er dan geen reden tot ingrijpen. Men zou echter, bijvoorbeeld met het doel om een eventuele invloed ('schade', 'overlast') van de 'duinvossen' *buiten* het duin te voorkomen, kunnen proberen het aantal vossen *in* het duin door afschot te verminderen. De vraag is dan, hoeveel vossen je in de huidige situatie moet schieten om effect te bereiken. Om dat te weten te komen, doen we een gedachte-experiment. Voor de hier volgende redeneringen gaan we er van uit, dat het duingebied een gesloten systeem is waar geen immigratie en emigratie plaatsvindt. Of, wat op hetzelfde neer komt, dat het schieten van vossen over heel grote oppervlakten plaatsvindt, ook ver buiten het duin, om immigratie van vossen uit naburige populaties tegen te gaan.

Uitgaande van afschot van volgroeide vossen zou allereerst het kennelijke 'surplus' van de populatie, de niet-territoriale vossen, weggenomen worden, hetzij direct door afschot van zwervers, hetzij indirect door afschot van territoriale dieren waarvan de plekken worden opgevuld door zwervers. Tijdens dat proces vermindert de druk op het territoriale systeem, waardoor de territoria langzamerhand gemiddeld wat groter zullen worden. Dat brengt een gunstiger situatie voor de reproductie met zich mee: de worpen worden groter (misschien nog niet bij de geboorte, maar wel doordat meer jongen met succes opgroeien) en mogelijk zijn meer 'tweede' vrouwtjes in staat jongen groot te brengen. Intensivering van het afschot leidt er uiteindelijk toe dat het aantal vossen per territorium afneemt tot twee, het 'basispaar', zonder dat de reproductie per territorium afneemt. Verdere intensivering van afschot zal leiden tot nog grotere territoria en nog wat meer opgroeiende jongen per territorium. Tijdens dit hele proces zou de 'succesvolle' territoriumhouder

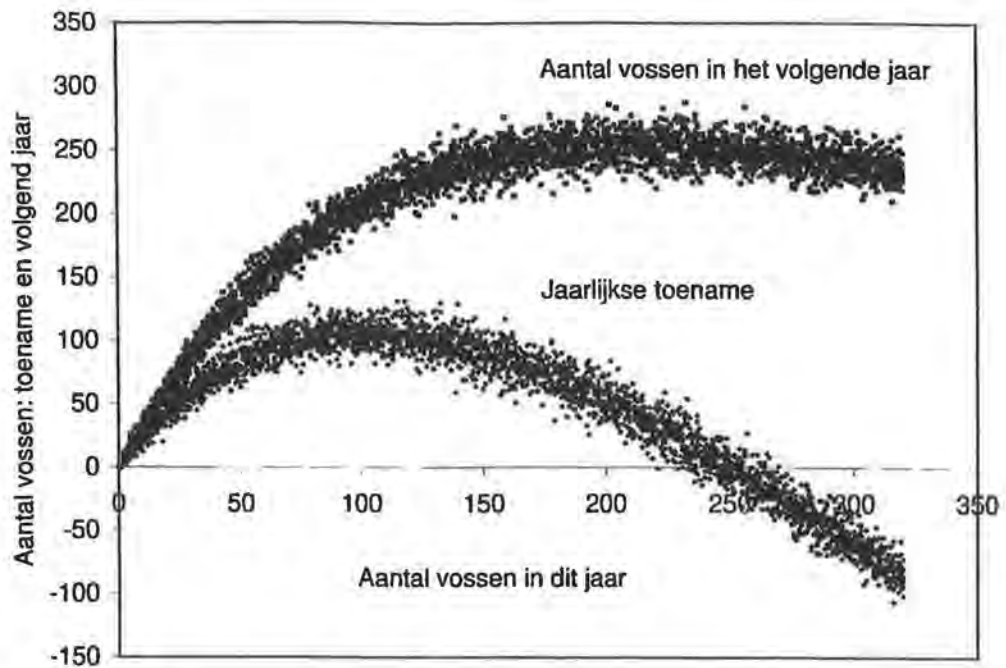
in principe ouder kunnen worden dan nu, want door beter voedselaanbod (minder concurrentie) is hij gezonder, de jaarlijkse natuurlijke sterfte zal dalen. Daar staat tegenover dat zijn onnatuurlijke sterftেকans (afschot) toeneemt, waardoor, afhankelijk van de intensiteit van het afschot, de gemiddelde leeftijd van territoriumhoudende vossen waarschijnlijk juist zal dalen. De *turnover* in de populatie, de achtereenvolgende afwisseling van individuen, neemt dan duidelijk toe.

Bij elke intensiteit van afschot, mits jarenlang volgehouden, zal er een evenwicht ontstaan in de populatie, behalve bij een zo hoog afschot dat de populatie uitsterft. De vraag is nu bij welke intensiteit van afschot een bepaald effect bereikt wordt. Als we willen voorkomen dat vossen meer dan incidenteel het gebied buiten de duinen bezoeken (helemaal voorkomen kunnen we zulke bezoekjes niet, want jonge vossen zullen altijd ook het gebied buiten de duinen willen verkennen), dan moeten we elke individuele vos voldoende ruimte (en voedsel) binnen de duinen geven, en voorkomen dat er nog zwervers zijn. Zo'n 'ideale' situatie zou bijvoorbeeld tot stand gekomen kunnen zijn als de gemiddeld territoriumgrootte 150 hectare is en er slechts twee volwassen vossen per territorium zijn. In die gunstige situatie zou het voortplantingssucces per territorium bijvoorbeeld 5 opgegroeide jongen kunnen bedragen (in november) en de jaarlijkse natuurlijke sterfte van volwassen vossen slechts 10 % zijn.

Om zo'n situatie in één klap te bereiken vanuit de huidige situatie, aannemende dat er nu 8 volwassen vossen per 100 ha zijn, via afschot in de maanden december en januari (zodat de reproductie zich op tijd kan voegen naar de gunstiger omstandigheden), zouden per 100 hectare gemiddeld 6.7 vossen geschoten moeten worden. In de daaropvolgende jaren zouden, om de bereikte situatie zo te houden, alle jonge vossen die in december nog niet territoriaal gevestigd zijn, geschoten moeten worden: 3.2 exemplaren per 100 ha. Aangezien de oppervlakte 'duin' (ongeacht eigenaar) tussen Katwijk en Scheveningen ongeveer 3000 ha bedraagt, zou dat neerkomen op een aanvankelijk afschot van 200 vossen en een jaarlijks terugkerend afschot van 96 dieren. Zouden er momenteel 11 vossen per 100 ha leven, dan zou het aanvankelijke afschot 290 vossen moeten bedragen. Wordt zo'n aanvankelijk afschot van 200-300 vossen in een tweetal wintermaanden niet bereikt, dan is het effect een stuk minder en moet het jaarlijks daarna te plegen afschot veel hoger zijn dan zo'n 100 dieren om het beoogde effect alsnog te bereiken. Worden het gehele jaar door vossen afgeschoten, dan moet het aantal geschoten vossen ook hoger zijn dan het hierboven berekende, omdat men dan ook vossen schiet die anders nog op natuurlijke wijze gestorven zouden zijn voor het volgende voorjaar.

Modelmatige benadering

Bovenstaande redenering geeft één situatie weer. Om in allerlei verschillende situaties na te gaan wat er bij ingrepen in de populatie gebeurt, is het gemakkelijker om een rekenkundig model te gebruiken waarmee die situaties gesimuleerd kunnen worden. Wolf Mooij van het Nederlands Instituut voor Oecologisch Onderzoek heeft zo'n model ontwikkeld en toegepast op de vossenpopulatie van Meijndel en Berkheide. In Bijlage 3 wordt dit populatiemodel, toepasselijk Reinaerd genoemd, uitgebreid behandeld. Met behulp van het model kan in beeld gebracht worden hoe de populatie zich in een bepaald jaar zal ontwikkelen, bij een gegeven aantal vossen aan het begin van het voortplantingsseizoen van dat jaar. De resultaten van deze analyse zijn in figuur 10.1 weergegeven. De grafiek lijkt op het eerste gezicht de groei van de populatie in de tijd weer te geven, maar dat is schijn. Op de x-as (horizontale as) van de grafiek staat namelijk niet het tijdsverloop, maar het aantal vossen, net als op de y-as. In de figuur zijn zowel het aantal vossen in het volgende jaar weergegeven (bovenste punten-lijn) als de toe- of afname in het aantal vossen dat deze verandering veroorzaakt heeft (onderste punten-lijn). Demografische stochasticiteit



Figuur 10.1. Aantal vossen in Meijndel en Berkheide ten opzichte van het aantal in het voorafgaande jaar, volgens het populatiemodel 'Reinaerd'.

(variatie door toevallige processen) is meegenomen in de analyse, wat tot een bepaalde bandbreedte in de voorspellingen leidt.

De grafiek kan als volgt 'gelezen' worden. Bij aanwezigheid van 100 vossen (aflezen op de horizontale x-as) komen er gemiddeld ongeveer 105 bij (hoogte van onderste puntenlijn bij 100 op de x-as, aflezen op y-as) en zijn er dus in het jaar erna $100 + 105 = 205$ vossen (bovenste puntenlijn op die plaats, aflezen op y-as). Als er het volgend jaar 205 vossen zijn (x-as), dan komen er nog maar ongeveer 45 bij (onderste puntenlijn) en zijn er dus een jaar later 250. Bij 250 vossen komen er geen nieuwe meer bij, de onderste puntenlijn is daar nul. Geboorte en sterfte houden elkaar dan in evenwicht. Dit omslagpunt van groei naar afname van de populatie bij 250 vossen is in feite het directe gevolg van de keuze van de in het model ingevoerde waarden van de parameters, de waarden zoals die nu ongeveer in Meijndel en Berkheide zijn bij de vossenpopulatie. Wat van belang is om hier op te merken, is de grote 'weerstand' die de populatie biedt aan veranderingen in de populatiedichtheid. Uitgangsdichtheden van tussen de 150 en 320 vossen leiden in het volgende jaar telkens tot de evenwichtsdichtheid van ongeveer 250 vossen. Zelfs wanneer de populatie om een of andere reden (bijvoorbeeld een eenmalige afschot van 150 vossen) tot 100 vossen is gereduceerd, zullen er in het volgende jaar ongeveer 200 vossen zijn en in het jaar daarop weer 250 vossen (zie rekenvoorbeeld hierboven). Deze weerstand is het gevolg van de respons van het geboorte- en sterftecijfer op veranderende dichtheden: bij lagere dichtheid een hoger geboortecijfer en lagere sterfte, bij hoge dichtheid een laag geboortecijfer en een hoge sterfte. Hoewel sterk geschematiseerd en vereenvoudigd in het model weergegeven, gaat het hier om een fundamentele populatie-dynamische respons waarvan verwacht kan worden dat deze in werkelijkheid ook optreedt.

Voor een eventueel beheer van de huidige vossenpopulatie betekenen deze resultaten, dat een grote en voortdurend terugkerende inspanning vereist is om een werkelijk effect te bereiken, dat wil zeggen om de populatiedichtheid structureel te verminderen.

Dankwoord

Allereerst en bovenal gaat mijn dank uit naar de harde kern van de zogenaamde 'vossenploeg': Annelies 't Hooft, Hans Frederiks ('Friks') en Bert van der Krogt. Met zijn drieën verzamelden zij verreweg de meeste gegevens, waarmee ze mij in staat stelden dit dikke rapport te schrijven. Hun tronieën zijn op het kaft te vinden. Drie jaar lang deelden wij veel lief en leed. Tijdens lange (en soms saaie) nachten en in weer en wind, volgden vooral zij de vossen door het duin en erbuiten. Nooit waren ze te beroerd om buiten de afgesproken werktijden op te komen draven als er plotseling iets moest gebeuren, bijvoorbeeld de auto van de projectleider uit het zand trekken of assisteren bij het 'afwerken' van een gevangen vos. Gelukkig konden de lange maanden met uitsluitend nachtwerk in het voorjaar worden afgewisseld met werken overdag. Intussen zijn ze terug in hun gewone werk bij het duinbeheer en al lang weer aan een normaal dag-nacht-ritme gewend.

Bovengenoemde dank geldt ook voor Hans Lucas, Theo Verhoorck, Loek Verhoorck, Ab van Leeuwen en Ruud Nelemans, die voor een groter of kleiner deel van de tijd bij het veldwerk van de vossenploeg meedraaiden. Theo maakte ook alle vangkooitjes voor jonge vossen. Ab van Leeuwen trad vaak eveneens op als 'regelneef', benodigde spullen of mankracht werden altijd prompt 'geleverd'. Ward Huininga en zijn mannen construeerden allerlei hulpmiddelen; zo bouwden zij een prachtige hoogzit die bleef staan terwijl de helft van de boom omwaalde. Voor de toenmalige afdeling Uitvoering Terreinbeheer betekende de inzet van zoveel medewerkers in het vossenonderzoek een aderlating. Voor drijfjachten met netten kwam vaak zelfs iedereen opdaven. Voor die soepele opstelling ben ik Hilbrand Hofman en Dick van Leeuwen heel dankbaar. Ook op de toenmalige afdeling Duinbewaking en Uitvoering Wildbeheer konden we altijd rekenen voor hulp (en leuke discussies), vooral bij het vangen van vossen, het zoeken van burchten met jongen en het ophalen van dode vossen. Ton van den Bos regelde als contactman een groot aantal zaken, bracht zijn kennis en ervaring in bij het 'vossen-werkoverleg', stelde prikkelende vragen en bemiddelde bij de jachtgerechtigden in de omgeving. Velen hielpen mee de voerplekken te onderhouden (waar we achteraf gezien helaas weinig resultaat mee geboekt hebben) en de vangmiddelen te controleren (met meer resultaat!). Zonder de bijdragen van de anderen te kort te willen doen, wil ik toch enkele actieve en geïnteresseerde duinwachters met name noemen: Jan Dros, Johan Fokke, Hans van Engeldorp, Willem Hoogewerf en Rinus van Oostaijen.

Een speciaal woord van dank gaat uit naar Hans Lucas, hierboven al genoemd voor zijn werk in het veld. Al jaren voor de start van dit project was hij bezig met de voorbereiding ervan en het 'rijp maken van de geesten'. Zonder zijn inzet en enthousiasme was het er nooit gekomen. Ik kwam in een gespreid bedje. De organisatie was rond en de spullen waren er. Zo konden we een vliegende start maken en de eerste vossen al binnen een maand 'in de lucht' hebben. Ook zorgde hij voor veel contacten naar buiten toe. Zijn grenzeloze enthousiasme en humor werkten heel stimulerend. Maar dat hij kon verdwalen in zijn 'eigen' terrein, wist ik niet... Op kantoor zorgde hij ook voor allerlei achtergrondgegevens voor deze rapportage, zoals over het beheer in het verleden en de konijnentellingen.

Ook de overige collega's op kantoor bedank ik, voor de goede sfeer, de hulp ('Karin, de computer doetet weer niet'), de anekdotes, de koekjes ('Anky, de trommel is bijna leeg hoor!'), de feestjes in de huizen waar ik tijdelijk mocht wonen en waarvan beslist afscheid genomen moest worden als ze achter mijn rug werden afgebroken of verkocht, en voor de warmte die ik van jullie allen bleef ondervinden, ook al leek mijn rapport maar niet op te schieten. Bij de uitwerking van de gegevens kreeg ik veel hulp van Herman van der Meer, die mij ook leerde omgaan met Arcview. Allerlei computer-klassen kon ik met een gerust hart aan hem overlaten. Hij werkte ook de gegevens van de broedvogelinventarisaties en de eerste vossenwaarnemingen uit. Ook Timo van der Niet leverde en bewerkte een deel van de broedvogelgegevens. Rob Kramer richtte een tentoonstelling in, schreef verhalen voor Duin & Water en nam van tijd tot tijd foto's. Zijn dochter Merlijn voerde snel en heel precies het overgrote deel van de peilgegevens in, tijdens twee perioden van vakantiewerk.

Het onderzoek heeft erg geprofiteerd van de studenten en stagiaires die er in meedraaiden voor korte of langere tijd, en ik ben hen veel dank verschuldigd. Aletta Bakker deed enkele maanden mee met het veldwerk en het verzamelen van bloed en lymfeklieren voor het genetisch onderzoek, dat ze daarna in Leiden uitvoerde. Anika van Oijen volgde een aantal zwervende vossen intensief. Esther van der Werf en Harald Beets deden mee met alles wat er moest gebeuren en genoten vooral van het vangen van vossen. Jasja Dekker bewerkte veel peilgegevens (voerde er ook veel in) en zocht onder andere uit hoe je het meest effectief kon peilen. Jan Engelenburg tenslotte was

een heel aparte student, die na een carrière als huisarts het biologen-handwerk ging leren en in het holst van de nacht onvermoeibaar vossen volgde die hun geluk in dorp en stad gingen zoeken. Floor van der Vliet werd ingehuurd om zijn uitgebreide kennis en ervaring met het analyseren van vossenkeutels ook in dit project ten nutte te maken; hij onderzocht consciëntieus alle 900 verzamelde keutels en meer dan honderd magen.

Een waterleidingbedrijf is eigenlijk een verzameling van allerlei aparte bedrijfjes. Dat komt voor een vossenonderzoek, met zoveel uiteenlopende praktische aspecten, heel goed uit. Zo leverde het laboratorium een vriezer, een koelkast, een stoof, chemicaliën, witte jassen en werkruimte voor Floor, portier Piet Koorn een leren bankstel ('vammèn schaummoedâh') voor de noodzakelijke middagdutjes, de afdeling BCU allerlei afgedankt kantoormeubilair, de IT-afdeling een paar computers en een printer voor in het veldlab, de afdeling Voorlichting een mooie folder om belangstellende, maar vaak wat storende duinbezoekers mee af te poeieren en zocht Nico Dijsselbloem (bibliotheek) in alle uithoeken van het land naar artikeltjes over vossen. Dolf Moerkens hielp met een computerprogramma. Leen van der Ree maakte een videofilm voor de tentoonstelling. Zonder Oran Oztas, de garagehouder, was het onderzoek in deze vorm niet mogelijk geweest: problemen met de door ons intensief gebruikte peilauto's werden altijd prompt opgelost. De werkplaats maakte allerlei onderdelen en aanpassingen aan apparatuur. Op elektronisch gebied was Hildo Mostert onze vraagbaak en inventieve hulp: hij paste onder andere de piekmeters aan waarmee we de aanwezigheid van zendervossen in hun hol permanent konden registreren en assisteerde bij de installatie van de automatische video-apparatuur. Gert Stemmer hielp bij de keuze en aanschaf ervan.

Voor de vele hulp van buiten het bedrijf ben ik ook erg dankbaar. De dierenambulances van Oegstgeest, Wassenaar, Den Haag en Den Haag Zuid verzamelden heel veel dode vossen, evenals de gemeente Katwijk en de politiecursus in de regio. Diverse jachtgerechtigden uit de omgeving van Berkheide en Meijndel gaven ons geschoten vossen. G. Twigt was ons in de beginfase erg behulpzaam bij de verkenning van en de introductie in de 'Wassenaarse wereld'. Wim Westgeest (gemeente Wassenaar) hielp ons aan gegevens. Dierenarts Sonja Frantzen leerde ons bloed prikken en tanden trekken, leverde stoffen en materialen en stond op soms onmogelijke uren voor ons klaar om buikzenders te implanteren of gewonde en zieke vossen op te lappen (of in te laten slapen). Diverse mensen assisteerden bij de secties op dode vossen; extra veel dank ben ik verschuldigd aan Heike Weber, een dierenarts die vele vrije dagen opofferde om mij te helpen met de secties, of beter gezegd, om

mij de secties uit handen te nemen! Ook hield ze zich intensief bezig met de leeftijdsbepaling aan de hand van de tanden.

De afdeling Pathologie Bijzonder Dieren (met name Marein van der Hage en Maja Kik) van de Veterinaire Faculteit van de Universiteit van Utrecht hielp ons bij een aantal secties en nader onderzoek van organen, en maakte histologische preparaten van de getrokken kiezen. Het Instituut voor Taxonomische Zoölogie van de Universiteit van Amsterdam leende ons de 'tandenzaag'. Naturalis beloofde de verzamelde vossenschedels in de collectie op te nemen en leverde alvast de doosjes. Een speciaal woord van dank gaat naar de Sectie Plantenecologie van het Instituut voor Evolutionaire en Ecologische Wetenschappen van de Universiteit van Leiden, waar het genetisch onderzoek plaatsvond, verricht door Aletta Bakker onder leiding van Klaas Vrieling. Wolf Mooij van het Nederlands Instituut voor Oecologisch Onderzoek leverde een belangrijke bijdrage met de ontwikkeling van het computermodel Reinaerd, waarmee het effect van vossenbeheer inzichtelijk gemaakt kan worden. De Vliegclub Zuid-Holland stond altijd klaar om weggelopen vossen te zoeken met hun mooie oude 'two-seater'. Diverse vogelaars en andere bezoekers gaven tips en waarnemingen door. Jan Jonker uit Katwijk 'trainde' al ver voor de aanvang van het onderzoek een vos in Berkheide om bij roepen en fluiten op hem af te komen voor een snoepje en een lap vlees, zodat wij van die 'natuurlijke' vossenfoto's konden maken en onze gasten even snel een vos konden laten zien.

De Commissie Advies Duinbeheer en enkele collega's, met name Georgette Leltz, Karin Rood, Hans Lucas, Herman van der Meer en Harrie van der Hagen, leverden kritisch en stimulerend commentaar bij eerdere versies van (delen van) deze rapportage. Gerrit Jan de Bruyn en Theo Verstrael gaven mij goede raad en deelden hun kennis met me. Chris Pool hielp als proefdierdeskundige met de vergunningen en rapportages in het kader van de wet op de dierproeven en prikkelde mij nog beter na te denken over de behandeling van gevangen vossen.

Last but not least bedank ik het Natuurbedrijf van DZH, met name Georgette Leltz en Theo Bakker. Ze schonken mij hun vertrouwen en een mooie en leerzame periode, plus een 'warme' en stimulerende werkomgeving. In deze tijd, waarin het natuuronderzoek in Nederland steeds meer is gaan lijden aan oppervlakkigheid en geldgebrek, is het voorwaar een dapper daad van hen om, ten behoeve van de kwaliteit van het natuurbeheer, het initiatief en de verantwoordelijkheid te nemen voor een zo diepgravend onderzoek. Anderen zullen hiervan weer de gemakkelijke vruchten gaan plukken.

Literatuur

- Andersen, R., P. Duncan & J.D.C. Linnell (eds), 1998. The european roe deer: the biology of success. Scandinavian University Press.
- Anoniem, 1987. Notitie meeuwen en vossen. Duinwaterleiding van 's-Gravenhage, Hoofdafdeling Terreinbeheer, november 1987.
- Anoniem, 2000a. Fuchssymposium: 'Actuelle Probleme der Populationsbiologie beim Fuchs aus epidemiologischer Sicht'. Wusterhausen, 1./2. März 2000.
- Anoniem, 2000b. Vossen in het Noord-Hollands Duinreservaat en omgeving in de periode 1995-1998. Alterra-rapport 197.
- Ansorge, H., 1994. Intrapopular skull variability in the red fox, *Vulpes vulpes* (Mammalia: Carnivora: Canidae). Zoologische Abhandlungen, Staatl. Mus. Tierk., Desden, 49(6):103-123.
- Artois, M., M. Lemaire, J. George, J.M. Demerson & J. Jacquemet, 1987. Les fèces du Renard (*Vulpes vulpes*) comme indice de consommation ou de préférence alimentaire et d'activité. Cahiers d'Ethologie appliquée 7:275-286.
- Baeyens, G., L. van Breukelen & M. Bajramovic, 2000. Twintig jaar vossenmonitoring in de Amsterdamse Waterleidingduinen. Zoogdier 11(2):2-9.
- Beintema, A., O. Moedt & D. Ellinger, 1995. Ecologische atlas van de Nederlandse weidevogels. Schuyt & Co, Haarlem.
- Bouman, A.E., 1995. Nota faunabeheer voor het duingebied Meijndel. Rapport DZH.
- Bouman, A.E., G.J. de Bruijn, A. van Hinsberg, P. Sevenster, E.A.J. Wanders & R.M. Wanders, 1991. Meeuwen. Opkomst en ondergang van een meeuwenkolonie. Wetenschappelijke Mededeling KNNV nr. 204.
- Cavallini, P., 1996. Variation in the social system of the red fox. *Ethology Ecology & Evolution* 8:323-342.
- Clason, A.T., 1967. Animal and man in Holland's past. Wolters, Groningen.
- Frank, L.G., 1979. Selective predation and seasonal variation in the diet of the fox (*Vulpes vulpes*) in N.E.Scotland. *J.Zool.*, London 189:526-532.
- Giessen, J.W.B. van der, Y. Rombout, L. Limper, A. van der Veen, C. Moolenbeek, H. Franchimont & W. Homan, 1998. The presence of *Echinococcus multilocularis* in the red fox (*Vulpes vulpes*) in the Netherlands. RIVM report 258725 001, Bilthoven.
- Goszcynski, J., 1974. Studies on the food of foxes. *Acta Theriologica* 19:1-18.
- Grue, H. & B. Jensen, 1979. Review of the formation of incremental lines in tooth cementum of terrestrial mammals. *Danish Review of Game Biology* 11(3):1-48.
- Harris, S., 1986. Urban foxes. Whittet Books, London.
- Hofman, H. 1992. Wildbeheer in de duinen. De Nederlandse Jager 97(8):261-263.
- Hooze, P.N. & B. Eichenlaub, 1997. Animal movement extension to Arcview. Ver. 1.1. Alaska Biological Science Center, U.S. Geological Survey, Anchorage, AK, USA.
- Leeuw, J. de, J.L. Hoogenboom, G. van Ommering & J.C. van Reisen, 2000. Broedvogelmonitoring Berkheide 1996/1997. Holland's Duinen 37: 7-30.
- Lloyd, H.G., B. Jensen, J.L. van Haaften, F.J.J. Niewold, A. Wandeler, K. Bögel & A.A. Arata, 1976. Annual turnover of fox populations in Europe. *Zentralblatt für Veterinärmedizin, Reihe B*, 23:580-589.
- Lockie, J.D., 1959. The estimation of the food of foxes. *J. Wildl. Manage.* 23:224-227.
- Louwe Kooijmans, L.P., 1985. Sporen in het land - De Nederlandse delta in de prehistorie. Meulenhoff, Amsterdam.
- Marrewijk, A. van, 1994. De vos, inheems of niet in onze duinen? *Duin* 17(1):14-17.
- Meer, H.P. van der, 1996. Atlas van broedvogels tussen Katwijk en Scheveningen. Rapport DZH.
- Meijden, E. van der, 1986. Vijftig jaar geleden: de vos in Meijndel. *Meijndel Mededelingen* 18:45-47.
- Mulder, J.L., 1988a. De vos in het Noordhollands Duinreservaat. Deel 2: Het voedsel. RIN-rapport 88/42.
- Mulder, J.L., 1988b. De vos in het Noordhollands Duinreservaat. Deel 3: De vossenpopulatie. RIN-rapport 88/43.
- Mulder, J.L., 1990a. The stoat *Mustela erminea* in the Dutch dune region, its local extinction, and a possible cause: the arrival of the fox *Vulpes vulpes*. *Lutra* 33:1-21.
- Mulder, J.L., 1990b. Erfelijke kaakafwijking bij Noordhollandse vossen. *Zoogdier* 1(4):19-22.
- Mulder, J.L., 1992. *Vos vulpes vulpes* (L., 1758). In: S. Broekhuizen et al. (eds), *Atlas van Nederlandse zoogdieren*, p. 126-132. Stichting Uitgeverij KNNV, Utrecht.
- Niewold, F.J.J., 1976. De bestudering van de ecologie van de vos (*Vulpes vulpes*) in verband met zijn rol bij de verspreiding van rabies. Intern rapport Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Arnhem.

- Niewold, F.J.J., 1980. Aspects of the social structure of red fox populations: a summary. In: *Biogeographica* 18, The Red Fox, ed. E. Zimen: pp 185-193.
- Niewold, F.J.J. & D.A. Jonkers, 1999. Ruim baan voor de vos. Gevolgen voor grote natuurgebieden en het landelijk gebied. IBN-rapport 447.
- Oloff, H. & S.F. Boersma, 1998. Lange termijn veranderingen in de konijnenstand van Nederlandse duingebieden. Rapport Landbouwuniversiteit Wageningen.
- Ommering, G. van & T. Verstrael, 1987. Vogels van Berkheide. Leiden, Werkgroep Berkheide, Stichting Publikatiefonds Duinen.
- Ommering, G. van & J.N.C. van der Salm, 1990. Ontwikkelingen in de broedvogelbevolking van Meijndel. Meded. Meijndel Comité, Nieuwe Serie no. 115.
- Pannekoek, J. & A. van Strien, 1998. TRIM 2.0 for Windows. CBS, Voorburg.
- Schierbeek, A., 1927. Het Meijndelonderzoek in 1926. De Levende Natuur 32:132-140.
- Schreur, G., 1993. Inventarisatie faunagegevens Meijndel. Rapport DZH.
- Silverman, B.W., 1986. Density estimation for statistics and data analysis. Chapman & Hall, London.
- Snow, B. & D. Snow, 1988. Birds and berries. A study of an ecological interaction. Poyser, Carlton.
- Stahl, P., 1990. Influence of age-related changes in prey consumption on correction factors established for important prey of the red fox (*Vulpes vulpes*). *Gibier Faune Sauvage* 7:107-125.
- Stap, J.M., 1984. Vossen en rabies. Studentenverslag Vrije Universiteit.
- Stubbe, M., 1980. Population ecology of the red fox (*Vulpes vulpes* L., 1758) in the G.D.R.; pp. 71-96. In: E. Zimen (ed.), The red fox. *Biogeographica*, Volume 18. Junk Publishers, The Hague.
- Swaen, A.E.H., 1948. Jacht-bedrijff. Leiden
- Vliet, F. van der & G. Baeyens, 1995. Voedsel van vossen in de duinen: variatie in ruimte en tijd. Gemeentewaterleidingen Amsterdam. VZZ-rapport.
- Vos, A., 1991. De vos en *Echinococcus multilocularis*. Voor de mens gevaarlijke lintworm bij vossen. *Zoogdier* 2(4): 13-16.
- Wanders, H., 1992. Meeuwentellingen in Meijndel. Jaarverslag 1991. Intern rapport DZH.

Summary

The foxes of the coastal sand dunes in the Dutch province of Zuid-Holland

The fox population in the sand dunes along the coast of the province of Zuid-Holland (The Netherlands) was studied from 1997 to 2000. The study area is a nature reserve and at the same time used for producing drinking water from introduced river-water. There is no game control, except in some private properties at the border of the dune area. The fox's diet (as studied from faeces) consists mainly of rabbits: 84 % by live weight; birds and small mammals make up 5.5 and 4.5 % respectively of the consumed food. In the dunes the amount of human related waste in the diet is negligible; a limited sample of stomachs from the human occupied areas around the dunes (the village of Wassenaar and the town of The Hague) however, contained 13 % digestible refuse (mainly from compost heaps) and 8 % indigestible refuse (plastics, food-wrappers, etceteras). Through predation and disturbance by foxes the colonies of breeding gulls (four species) all rapidly disappeared after the establishment of the fox population, from 1978 onwards. Several relatively large ground nesting species, i.e. pheasant, curlew, lapwing, woodcock and shelduck, have decreased in numbers since the arrival of the fox. All other breeding bird species however do not seem to have been affected in their numbers (chapter 3).

Fox society was studied by radio-telemetry (chapter 4). A total of 60 adult and 18 juvenile foxes were radio-tracked for periods up to almost three years. Throughout the seasons the majority of the foxes live in almost non-overlapping territories. Average territory size is about 55 hectares. Most territories are occupied by two or three adult foxes, usually one male and one or two females; in two instances two males were present in the same family group. One third to almost half of the number of adult foxes in the area live a non-territorial life, most of them young individuals in search of a territory, i.e. an opportunity to reproduce. At first they roam over relatively large areas, some of them also exploring the human inhabited surroundings of the dunes. Most of these itinerant foxes restrict their activities to an area of 400 to 600 hectares after several months of unsuccessful wanderings, apparently waiting for an 'opportunity' there. Some individuals are still roaming when three or

four years of age, and die early without ever having been territorial. Old territorial foxes, 6 to 10 years of age, often start to wander again, after which they die within weeks or months. The age of live foxes was determined by examining an extracted tooth, the first upper premolar.

Average litter size at an age of 6-8 weeks is 3.8 cubs (chapter 5). The very skewed sex ratio, in favour of males, suggests a high nest mortality rate among female cubs (chapter 6). Before independence at an age of 7 months, about 50 % of all cubs have died. Yearly mortality rate among roaming subadults is about 35 %, among territorial foxes between 25 and 30 %. Adult foxes die from diseases, affecting lungs, liver and intestines, and from infected bite-wounds and other injuries; some are killed on the road or shot during short trips to areas outside the dunes and some drown in water with steep concrete or wooden sides. The fox tapeworm *Echinococcus multilocularis* is absent from this population (chapter 7).

The human inhabited areas around the dunes only slightly influence the dune fox population. Reproduction in the border zone seems to be somewhat higher, possibly due to extra food sources outside the dunes (compost heaps, chickens, and road-killed animals). Near the border the variation in territory size is higher than more inwards, presumably because on the one hand territories can be smaller (extra food sources) but on the other hand can temporarily be larger when neighbouring foxes have been killed (on roads or shot) outside the dunes. The neighbouring village of Wassenaar and the town of The Hague harbour their own fox populations; cubs are born in many of their estates and parks (chapter 8).

Population density (just before reproduction) is estimated to be somewhere between 7 and 11 foxes per km²; higher fox densities have only been found in urban areas in Great Britain (chapter 9). The low reproduction rate, the high mortality rate and the high proportion of roaming foxes all suggest that the population size is limited by natural causes. This means that the population will show a high resilience against possible attempts to limit the number of foxes artificially, compensating for the losses by an increased reproduction rate, a decreased (natural) mortality rate and more opportunities for roaming adult foxes. A population model ('Reinaerd') was developed to demonstrate this population resilience (chapter 10).

Kogte samevatting voâh Hagenaars

De vos in Mèjendel en Berkhède

In de jare 1997-2000 verichte ut Dùinwategbedrêf Zùid-Holland in ège beiheâh ondegzoek naah de vossepâhpulasie in Mèjendel en Berkhède. De vosse ète hieâh voâhnamelijk kâhnèn (84 %), verder vâhgels (5.5 %) en mùize (4.5 %). Dùinvosse ète nâhweelijks afval. De mage van een beperk aantal vosse van bâhte ut dùin bevatte wel afval: 13 % veteâhbaah en 8 % onveiteâhbaah afval. Doâh de koms van de vos zèn de mèuwenkâhlâhnies ùit ut dùin vedwène; mâhgelèk hep de vos bègedrage an de achterùitgang van enkele grâhte grondbroedars, maah bè verèweg de mèste broedvâhgels is gèn invloed van de vos bespuiâhbaah.

De vossepâhpulasie in de dùine veitâhnt een dùideiljke rùimteiljke structuâh, waarbè ut dùin as een puzzel is opgedèld in tegritâhria van gemiddeld 50-60 hectare grâht, waarin mèstal twè of drie volwasse vosse lève en jaarlijks een worrep van gemiddeld 3.8 jonge gebâhre wog. Een dâhde dèl tot de hellef van de volwasse vosse lèdt echtâh een zwegrevend bestaan; de mèste zèn op zoek naah een tegritâhrium, om zich voâh te kunne plante. Enkele zwegreve omdat ze an ut ènd van hun lève zèn, op 6- tot 10-jarige lèftèd. Van de jonge vosse stegref ongeveâh de hellef vóór de lèftèd van zellefstandaghèd. Daarna hebbe ze, zwegrevend, een kans van ongeiveâh 35 % per jaah om te stegreve. As ze een tegritâhrium hebbe veimindâh hun stegrefteikans tot 25-30% per jaah.

De vosse in de dùine ondegrevinde slechts wèinig voâh- of nadele van de omringende mensewè-reld. Mâhgelèk is allèn de reprâhduksie van de dùinzâhm-vosse een bètje hâhgâh dan gemiddeld. Dùinvosse veilate ut dùin nie vaak; mèstal gaat ut dan om kog (maximaal enkele ure) durende trippies, vaak in ut voâhjaah om snel voedsel voâh de jonge te hale. Allèn sommige jonge vosse explâhrère in hun zwegreffase de doâh de mens bewâhnde wèrld intensievâh en vestage zich r soms âhk. Waah zich voldoende rus en gunstage omstandaghede voâhdoen, lève en reprâhducere vosse âhk bâhte de dùine, in Wassenaah en De Haag/Schèveninge.

De pâhpulasiedichhèd kog voâh de voâhtplanting weg geschat op ongeveâh 7 tot 11 vosse per 100 hectare (1 km²). Dèze pâhpulasiedichhèd behoâh tot de hâhgste die met ondegzoek zèn vast-gesteld; allèn in stèdelijke gebiede vindt men soms hâhgere dichhede. De vossepâhpulasie veitâhnt alleglè kenmerke van netuâhlijke aantalsregulasie een lage voâhtplanting, een hâhge stegrefte en vèl zwegrevers op zoek naah een tegritâhrium. Dat betekent dat èvetuèl afschot, om effecte op prâhidiere te veimindeire, of om ut aantal vosse te veilage dat ut dùin (tèdeilijk of dèfinitief) veilaat om egbâhte lèfrùimte en voedsel te zoeke, erg hâhg mot zèn om effectief te zèn.

BIJLAGEN

Bijlage 1 A. Tabellen met resultaten van het voedselonderzoek. Hoeveelheden onverteerde resten in keutels, in grammen (zie paragraaf 3.1.3).

Uitgespoeld drooggewicht in grammen

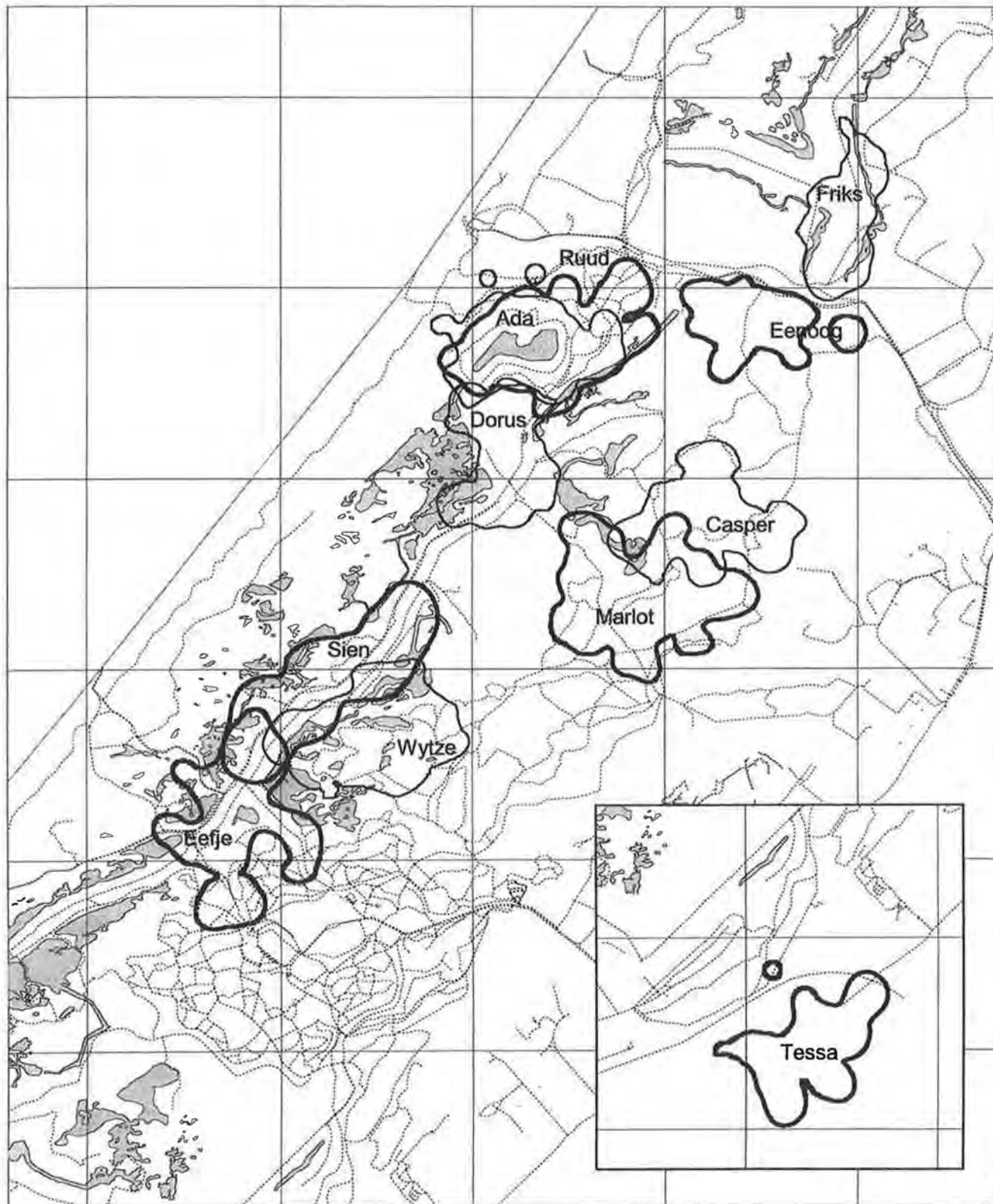
	Konijn	Vogels	muis	vrucht	insekt	ei	ov-zoogd	plant	Paddenstoel	Z.hagedis	strand	slak	afval	overig	TOTAL
De Klip															
dec/jan	135	10	14	1	2	0		2		0	0	7	1	2	173
feb/mrt	72	6	9	0	1	0	2	7					3	0	100
apr/mei	64	4	11	0	18	0	1	20		0		1	2	0	120
jun/jul	63	3	28	2	18	0		1		0			4		119
aug/sep	39	2	16	215	4		0	0		0		0			276
okt/nov	119	4	5	2	0			1					0	0	131
	492	28	83	220	42	0	3	31	0	1	0	8	10	2	920
Kleine pan															
dec/jan	109	1	4	0	1			4							118
feb/mrt	102	5	17	0	0		2	2				0			129
apr/mei	82	4	7	3	1	0	1	2	15	0			0	0	115
jun/jul	62	1	12	2	5	0	4	1		0	0	0		1	88
aug/sep	107	0	6	17	2			2					0	0	134
okt/nov	112	1	3	1	0			0							117
	574	12	49	23	9	0	7	12	15	0	0	0	0	1	701
Helmslag															
dec/jan	190	4	12	4	0			1						0	211
feb/mrt	106	15	4	0	0			2			3		3		134
apr/mei	48	6	10	0	1	0		3	1	0	6	0	0		76
jun/jul	46	7	3	1	7	0		2		1	0				68
aug/sep	65	2	2	6	2			1			0			0	78
okt/nov	100	21	2	1		0		0					0		124
	555	55	34	12	10	1	0	9	1	1	9	0	4	0	692
Totaal	1621	95	166	255	61	1	10	52	16	2	10	8	14	3	2313

Bijlage 1 B. Tabellen met resultaten van het voedselonderzoek. Hoeveelheden onverteerde resten in keutels, in percentages (zie paragraaf 3.1.3).

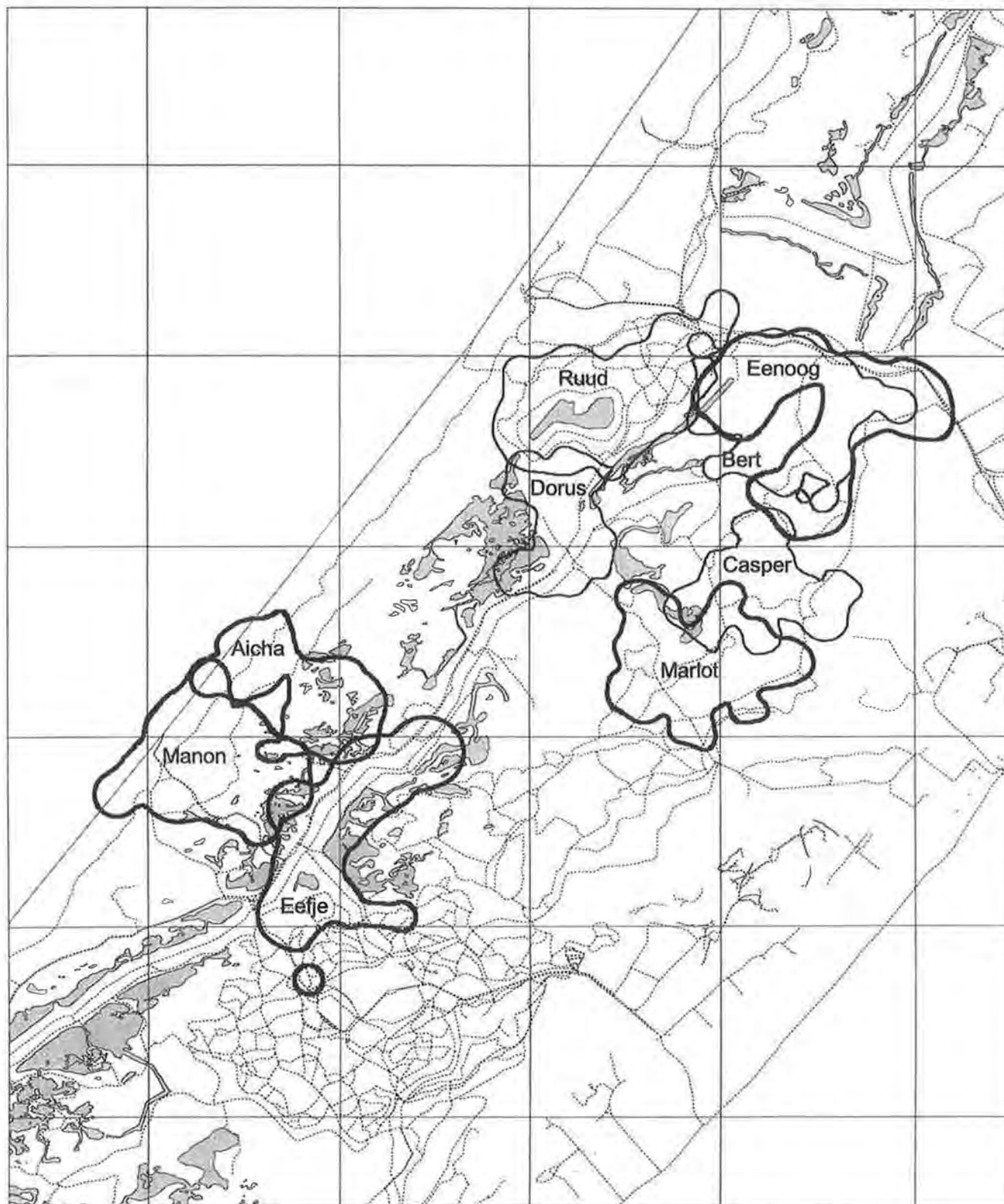
Percentage van het uitgespoeld drooggewicht

	Konijn	Vogels	muis	vrucht	insekt	ei	ov-zoogd	plant	Paddestoel	Z. hagedis	strand	slak	afval	overig	TOTAL
De Klip															
dec/jan	78	6	8	0	1	0		1		0	0	4	1	1	100
feb/mrt	72	6	9	0	1	0	2	7					3	0	100
apr/mei	53	3	9	0	15	0	1	17		0		1	2	0	100
jun/jul	53	2	24	1	15	0		1		0			3		100
aug/sep	14	1	6	78	1		0	0		0		0			100
okt/nov	91	3	4	2	0			1					0	0	100
	53.5	3.0	9.0	23.9	4.6	0.0	0.3	3.4	0.0	0.1	0.0	0.8	1.1	0.2	
Kleine pan															
dec/jan	92	1	3	0	0			3							100
feb/mrt	79	4	13	0	0		1	2				0			100
apr/mei	71	4	6	2	1	0	1	2	13	0			0	0	100
jun/jul	70	1	14	3	5	0	5	1		0	0	0		1	100
aug/sep	80	0	5	12	2			2					0	0	100
okt/nov	96	1	3	0	0			0							100
	81.8	1.7	7.0	3.2	1.2	0.0	1.0	1.7	2.1	0.0	0.0	0.1	0.0	0.1	
Helmslag															
dec/jan	90	2	6	2	0			0					0		100
feb/mrt	79	11	3	0	0			2			2		2		100
apr/mei	63	9	13	1	1	1		4	1	0	8	0	0		100
jun/jul	67	10	5	2	11	0		3		1	0				100
aug/sep	84	2	3	8	2			1			0			0	100
okt/nov	80	17	2	1		0		0					0		100
	80.3	8.0	4.9	1.8	1.5	0.1	0.0	1.3	0.1	0.1	1.4	0.0	0.5	0.0	
Totaal	70.1	4.1	7.2	11.0	2.6	0.0	0.4	2.2	0.7	0.1	0.4	0.4	0.6	0.1	100

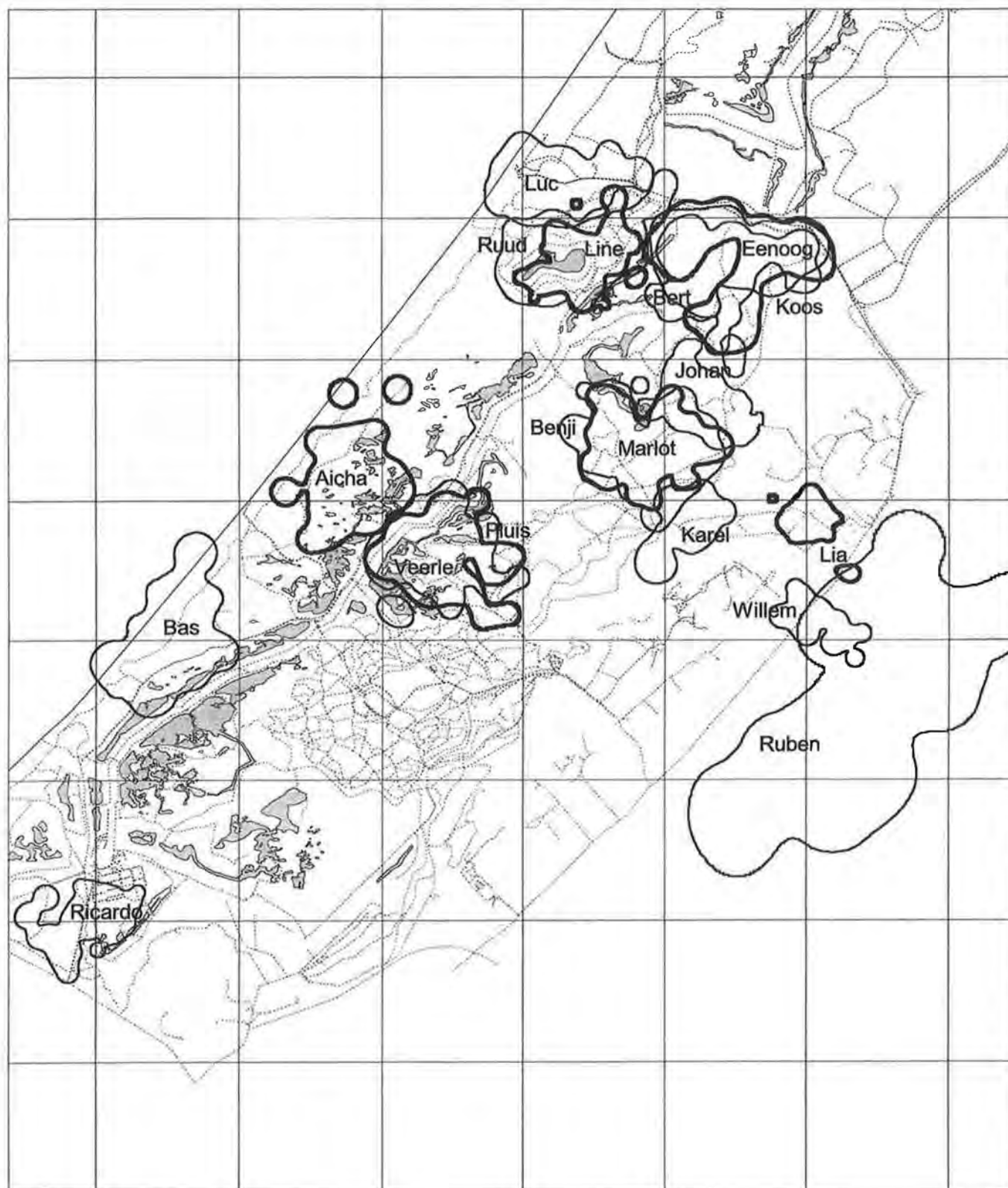
Bijlage 2 A. Ligging van de ons bekende vossenterritoria (90%KC) in Periode 1, januari t/m september 1997.



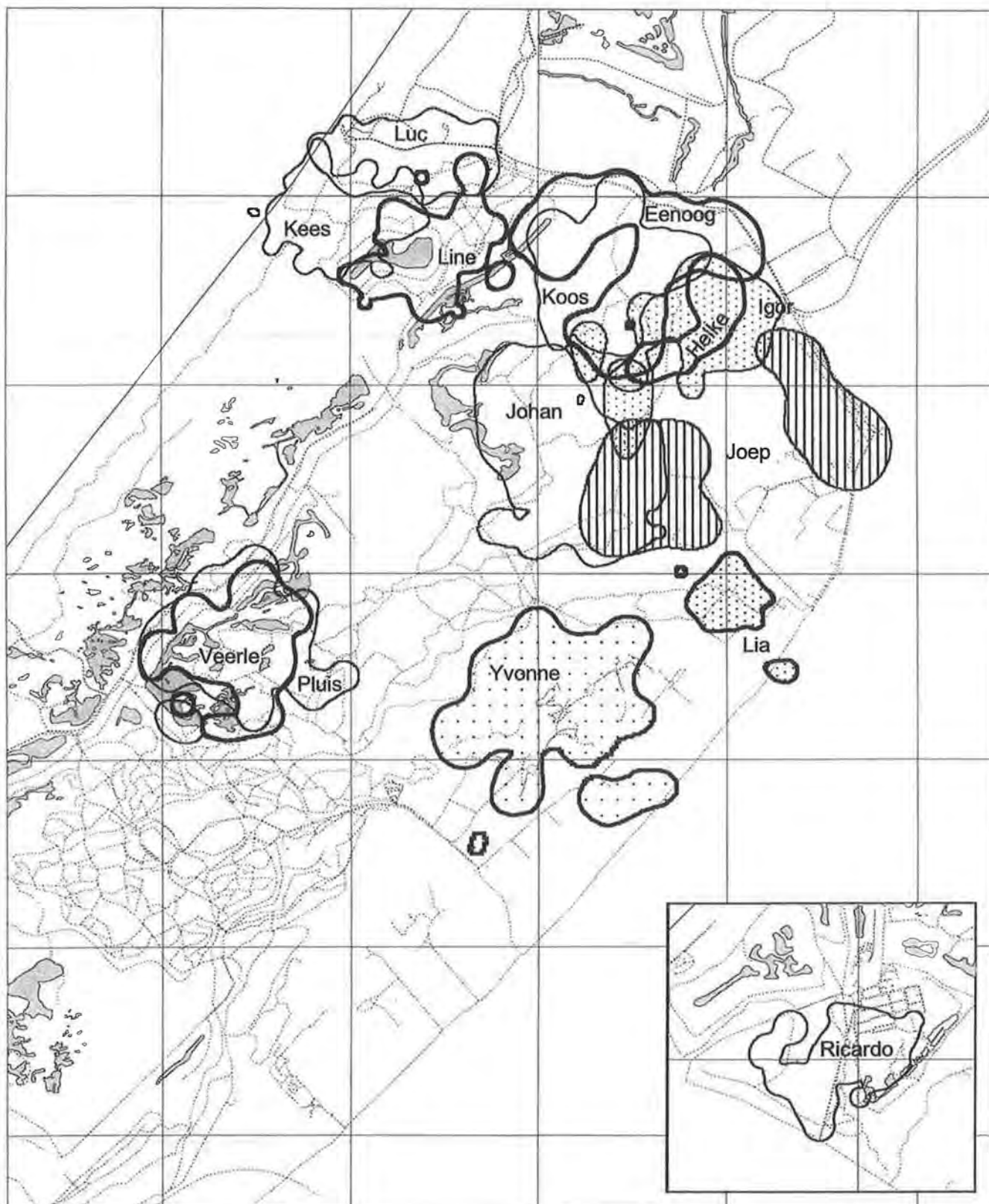
Bijlage 2 B. Ligging van de ons bekende vossenterritoria (90%KC) in Periode 2, oktober 1997 t/m januari 1998.



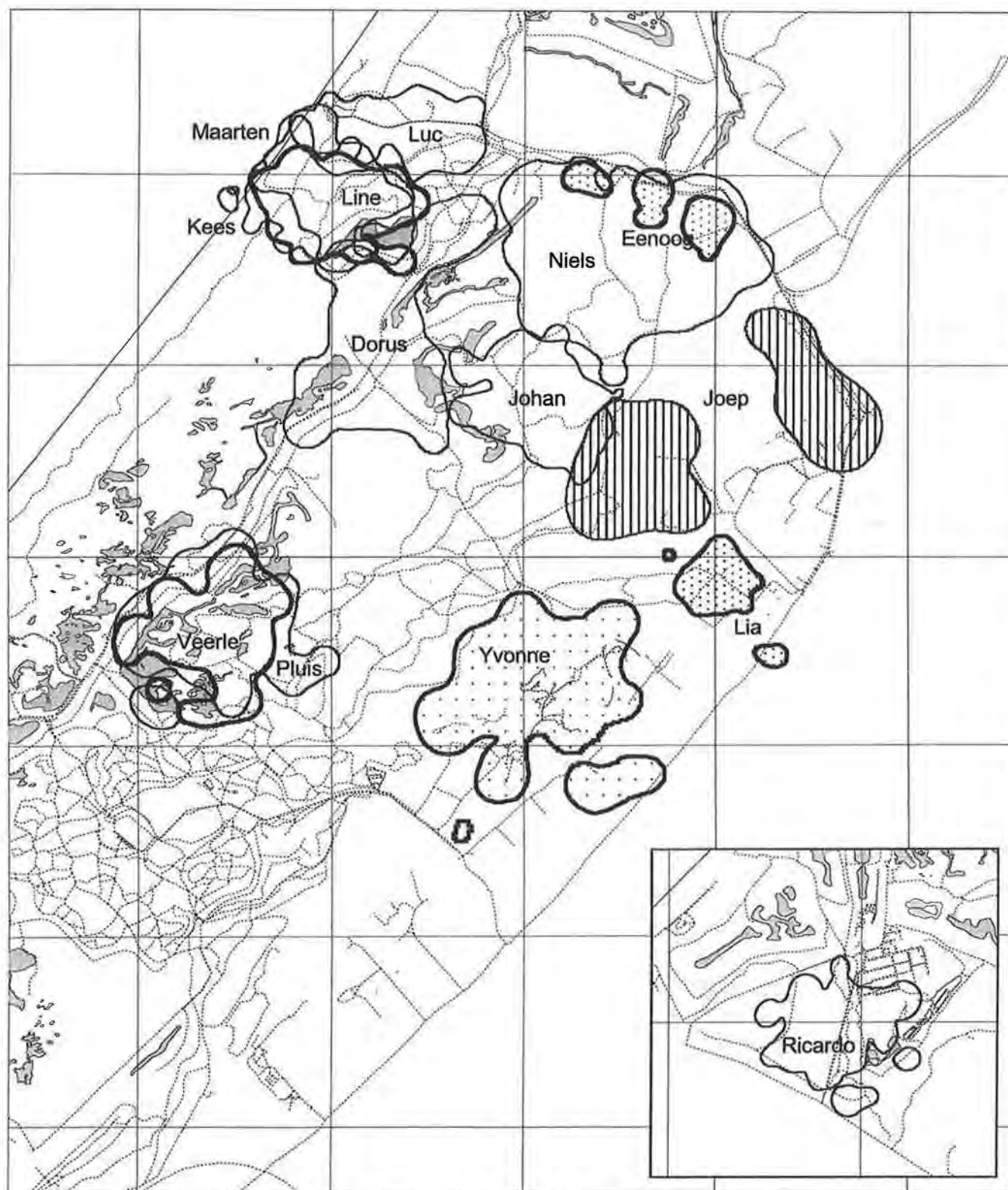
Bijlage 2 C. Ligging van de ons bekende vossenterritoria (90%KC) in Periode 3, februari t/m oktober 1998.



Bijlage 2 D. Ligging van de ons bekende vossenterritoria (90%KC) in Periode 4, november 1998 t/m februari 1999.



Bijlage 2 E. Ligging van de ons bekende vossenterritoria (90%KC) in Periode 5, maart t/m oktober (soms december) 1999.



REINAERD: een vossenmodel toegepast op Meijendel en Berkheide

Wolf M. Mooij, Nederlands Instituut voor Oecologisch Onderzoek

Doelstelling

Het simulatiemodel REINAERD (versie 1.05) beschrijft de aantalsontwikkeling van een vossenpopulatie. Centrale begrippen in het model zijn (1) het aantal territoriale vossen, (2) het aantal niet-territoriale (zwerende) vossen en (3) het aantal vossen dat in een jaar afgeschoten wordt. Het model doet op grond van de in het veldonderzoek verkregen kennis een voorspelling hoe het aantal territoriale en het aantal niet-territoriale vossen zich in de tijd zullen ontwikkelen bij een opgegeven aantal jaarlijks geschoten vossen.

Modelstructuur

Aan de berekening van het verloop van het aantal vossen liggen een aantal basale demografische processen ten grondslag:

- 1: het aantal jonge vossen dat in een jaar geboren wordt
- 2: het aantal jonge vossen dat in het eerste jaar sterft anders dan door afschot
- 3: het aantal territoriale vossen dat jaarlijks sterft anders dan door afschot
- 4: het aantal niet-territoriale vossen dat jaarlijks sterft anders dan door afschot
- 5: het aantal vossen dat jaarlijks sterft door afschot

Het spreekt vanzelf dat de populatie in evenwicht komt wanneer het aantal vossen dat geboren wordt (proces 1) gelijk is aan de totale sterfte (processen 2-5).

In het model wordt het aantal jonge vossen (1) berekend door het gemiddeld aantal jonge vossen per territoriale vos (een in te voeren gegeven) te vermenigvuldigen met het aantal reeds aanwezige territoriale vossen. De sterfte van de jonge vossen (2), van de territoriale vossen (3) en van de niet-territoriale vossen (4) wordt berekend door de beschikbare (= reeds aanwezige) aantallen te vermenigvuldigen met een opgegeven relatieve sterfte. Het beoogde aantal geschoten vossen moet als absoluut aantal opgegeven worden. Er wordt van uitgegaan dat het afschot in een korte periode plaatsvindt (idealiter op één dag), voorafgaand aan de voortplanting, en wel op een zodanig tijdstip (bijvoorbeeld op 31 december) dat de voortplanting 'reageert' op de nieuwe, na afschot ontstane populatie-dichtheid. Uiteraard kan het werkelijke aantal geschoten vossen nooit het totale aantal vossen overstijgen. In deze situatie zal er slechts een door de gebruiker opgegeven deel (bv. 90 %) van het totale aantal vossen afgeschoten worden. Afgezien van deze uitzonderingssituatie laten de berekeningen zich als volgt samenvatten:

- 1: aantal geboren jonge vossen = aantal geboren jonge vossen per territoriale vos * aantal aanwezige territoriale vossen
- 2: aantal gestorven jonge vossen = relatieve sterfte van jonge vossen * aantal aanwezige jonge vossen
- 3: aantal gestorven territoriale vossen = relatieve sterfte van territoriale vossen * aantal aanwezige territoriale vossen
- 4: aantal gestorven niet-territoriale vossen = relatieve sterfte van niet-territoriale vossen * aantal aanwezige niet territoriale vossen
- 5: toename van het aantal vossen van dit jaar naar volgend jaar = aantal geboren jonge vossen minus aantal gestorven jonge vossen minus aantal gestorven territoriale vossen minus aantal gestorven niet-territoriale vossen.

Een essentieel aspect van het model is dat de vier centrale demografische parameters (aantal jonge vossen per territoriale vos, relatieve sterfte van jonge vossen, relatieve sterfte van territoriale vossen en relatieve sterfte van niet-territoriale vossen) geen constante waarde hebben maar afhankelijk zijn van het totale aantal aanwezige vossen. Bij toenemende dichtheid aan vossen neemt het geboortecijfer af en neemt de sterfte toe. Om het model te 'voeden' met de juiste waarden voor bovengenoemde parameters is uitgegaan van twee situaties. Enerzijds is er de exponentiële groeifase van de populatie. Deze groei zal optreden wanneer er een nieuw gebied gekoloniseerd wordt en de populatiedichtheid heel laag is. Anderzijds is er de dichtheidsafhankelijke fase, die optreedt wanneer na een aantal jaren de populatiedichtheid hoog is en geboorte- en sterfecijfer met elkaar in evenwicht komen; de situatie zoals die nu in Meijndel en Berkheide is. Voor beide situaties moeten ieder van de vier bovengenoemde demografische parameters aan het model opgegeven worden. De waarde van de parameters in de tussenliggende situaties berekent het model zelf door lineaire interpolatie: hoe dichter de populatiedichtheid bij een van de uiterste situaties is, hoe dichter de parameter-waarde die van de uiterste situatie benadert.

De verdeling van het totale aantal vossen over een groep territoriale vossen en een groep niet-territoriale vossen vindt plaats aan de hand van een wiskundige functie. Deze functie heeft als eigenschap dat bij lage dichtheden alle vossen territoriaal zijn, terwijl bij hoge dichtheden een verzadiging van het aantal territoriale vossen optreedt. Het verloop van deze functie wordt door het model zelf bepaald aan de hand van de op te geven verhouding tussen territoriale en niet-territoriale vossen in de evenwichtssituatie.

In het model worden alle berekende aantallen afgerond op gehele getallen. In de natuur komt niet in elke gelijksoortige situatie dezelfde populatiedichtheid tot stand, omdat bij geboorte en sterfte in werkelijkheid ook allerlei toevallige factoren een rol spelen. Het model biedt de mogelijkheid om de gevolgen van dit toevalsproces, zogenaamde demografische stochasticiteit, op de populatie-dichtheid van de vos en op het effect van het afschot mee te nemen.

Technische aspecten

Het model is geprogrammeerd als toepassing van het raamwerk voor individu-gebaseerde modellen OSIRIS (gepubliceerd in *Ecological Modelling* 93:139-153, 1996). Gebruik van dit raamwerk maakt het mogelijk de C++ code te beperken tot ongeveer 275 regels, inclusief ongeveer 50 regels commentaar. In- en uitvoer verlopen via voorbewerkte EXCEL-werkbladen. De werkbladen bevatten ook de besturingsknoppen waarmee het model gedraaid kan worden. Documentatie van het model vindt eveneens plaats in de werkbladen door middel van aan de cellen gehechte commentaarregels.

Voeding van het model met getallen

Op grond van de kennis, opgedaan in het vossenproject van DZH, zijn de volgende waarden gekozen voor de modelparameters:

oppervlakte gebied, ongeveer de grootte van Meijndel + Berkheide (km):	30
aantal territoriale vossen per km ² (evenwichtsfase):	5
aantal niet-territoriale vossen per km ² (evenwichtsfase):	3.33
aantal jonge vossen per territoriale vos (exponentiële fase):	3.0
aantal jonge vossen per territoriale vos (evenwichtsfase):	1.6
relatieve sterfte jonge vossen (exponentiële fase):	0.167
relatieve sterfte jonge vossen (evenwichtsfase):	0.667
relatieve sterfte territoriale vossen (exponentiële fase):	0.1
relatieve sterfte territoriale vossen (evenwichtsfase):	0.32
relatieve sterfte niet-territoriale vossen (exponentiële fase):	0.1
relatieve sterfte niet-territoriale vossen (evenwichtsfase):	0.32

Een eenvoudige berekening laat zien dat de opgegeven demografische parameters voor de evenwichtssituatie inderdaad groei noch afname van de populatie laten zien.

Gevoeligheidsanalyse

Alvorens tot modelberekeningen over te gaan is er een gevoeligheidsanalyse uitgevoerd. Deze analyse, waarvan de resultaten hier niet gepresenteerd zullen worden, laat zien dat de uitkomsten van het model niet extra sterk veranderen bij wijziging van de waarde van één of enkele van de parameters en dat het model dus voor geen van de parameters meer dan proportioneel gevoelig is.

Modelberekening 1: de huidige situatie zonder afschot

Met behulp van het model en bovenstaande parameters kan in beeld gebracht worden hoe de populatie zich in een bepaald jaar zal ontwikkelen, bij een gegeven aantal vossen aan het begin van het voortplantingsseizoen van dat jaar. De resultaten van deze analyse zijn in figuur 1 weergegeven. De grafiek lijkt op het eerste gezicht de groei van de populatie in de tijd weer te geven, maar dat is schijn. Op de x-as van de grafiek staat namelijk niet het tijdverloop, maar het aantal vossen, net als op de y-as. In de figuur zijn zowel het aantal vossen in het volgende jaar weergegeven (bovenste punten-lijn) als de toe- of afname in het aantal vossen dat deze verandering veroorzaakt heeft (onderste punten-lijn). Demografische stochasticiteit (variatie door toevallige processen) is meegenomen in de analyse, wat tot een bepaalde bandbreedte in de voorspellingen leidt.

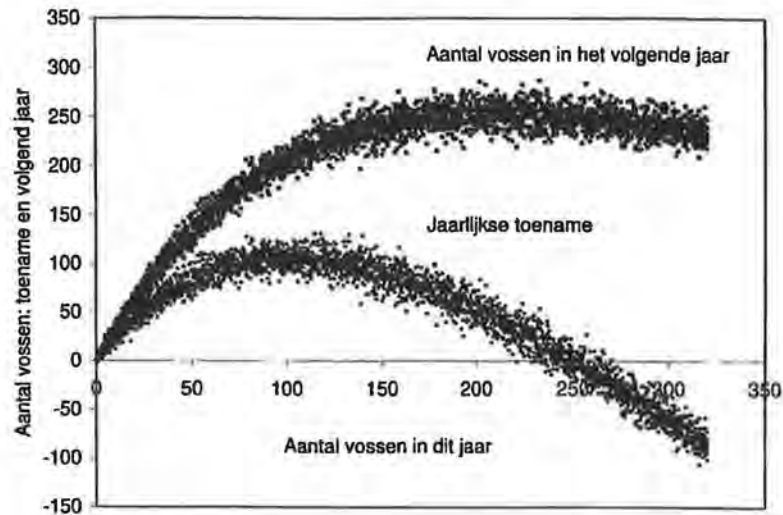
De grafiek kan als volgt 'gelezen' worden. Bij aanwezigheid van 100 vossen (aflezen op x-as) komen er gemiddeld ongeveer 105 bij (hoogte van onderste punten-lijn bij 100 op de x-as, aflezen op y-as) en zijn er dus in het jaar erna $100 + 105 = 205$ vossen (bovenste punten-lijn op die plaats, aflezen op y-as). Als er het volgende jaar 205 vossen zijn (x-as), dan komen er nog maar ongeveer 45 bij (onderste punten-lijn) en zijn er dus een jaar later 250. Bij 250 vossen komen er geen nieuwe meer bij, de onderste punten-lijn is daar nul. Geboorte en sterfte houden elkaar dan in evenwicht. Dit omslagpunt van groei naar afname van de populatie bij 250 vossen is in feite het directe gevolg van de keuze van de in het model ingevoerde waarden van de parameters. Minder triviaal (hoewel natuurlijk ook het directe gevolg van het gekozen model en de gekozen waarden) is de grote 'weerstand' die de populatie biedt aan veranderingen in de populatiedichtheid. Uitgangsdichtheden van tussen de 150 en 320 vossen leiden in het volgende jaar telkens tot de evenwichtsdichtheid van ongeveer 250 vossen. Zelfs wanneer de populatie om een of andere reden (bijvoorbeeld een eenmalige afschot van 150 vossen) tot 100 vossen is gereduceerd, zullen er in het volgende jaar ongeveer 200 vossen zijn en in het jaar daarop weer 250 vossen (zie rekenvoorbeeld hierboven). Deze weerstand is het gevolg van de respons van het geboorte- en sterfte-cijfer op veranderende dichtheden: bij lagere dichtheid een hoger geboortecijfer en lagere sterfte, bij hoge dichtheid een laag geboortecijfer en een hoge sterfte. Hoewel sterk geschematiseerd en vereenvoudigd in het model weergegeven, gaat het hier om een fundamentele populatie-dynamische respons waarvan verwacht kan worden dat deze in werkelijkheid ook optreedt.

Modelberekening 2: Jaarlijks afschot

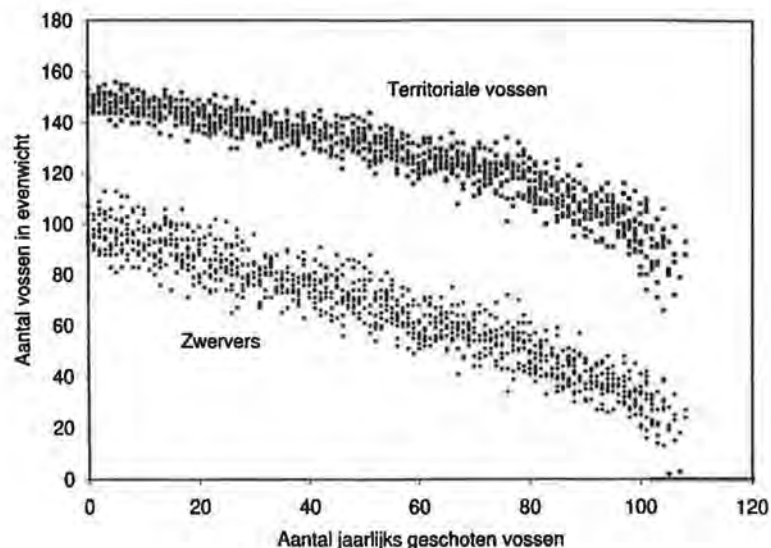
In een tweede serie analyses met het model zijn de effecten van een jaarlijks afschot (op één moment, kort voor de paartijd) gesimuleerd. Bij elke intensiteit van afschot, mits jarenlang volgehouden, ontstaat een evenwicht in het aantal vossen dat overblijft voor de voortplanting. De resultaten van deze analyse zijn in figuur 2 weergegeven. In deze figuur zijn de aantallen territoriale en zwervende (niet-territoriale) vossen weergegeven die zullen optreden bij een opgegeven jaarlijks terugkerend afschot, op het moment dat er evenwicht is ontstaan in de populatie. Zoals ook al uit figuur 1 af te leiden was, is de maximale jaarlijkse toename van het aantal vossen (op de hier gekozen oppervlakte) gelijk aan 100. Dit is dus ook het maximale aantal dat geschoten kan worden zonder dat de populatie op den duur uitsterft. Ook in de afschotsscenario's is rekening gehouden

met demografische stochastiteit, hetgeen weer tot een bandbreedte in de voorspellingen leidt. Opvallend is dat de *crash* van de populatie plaatsvindt op het moment dat door afschot de 'voorraad' niet-territoriale vossen uitgeput is. Relatief gezien wordt het aantal territoriale vossen weinig beïnvloed door het aantal geschoten vossen. Bij een maximaal haalbaar jaarlijks afschot van 100 vossen is het voorspelde aantal territoriale vossen ongeveer gelijk aan 100, terwijl dit aantal slechts 50 hoger is in afwezigheid van afschot. Ook hier geldt dat, zij het zeer geschematiseerd, een dergelijke respons een fundamentele eigenschap is van een (over)geëxploiteerde populatie en dus ook in het veld zal optreden.

Figuur 1: De populatiegroei en het aantal vossen in een volgend jaar, uitgaande van een bepaald aantal vossen aan het begin van het voortplantingsseizoen.



Figuur 2: Het aantal territoriale en niet-territoriale vossen aan het begin van het voortplantingsseizoen, bij diverse aantallen elk jaar weer geschoten vossen.



Suggesties voor verder onderzoek

1. Nu er in twintig jaar tijd drie uitgebreide onderzoeken zijn geweest naar de vossen van de duinen, twee in het PWN-gebied en een in het DZH-gebied, is het zinnig om de resultaten ervan eenduidig met elkaar te vergelijken. Daartoe dienen de verzamelde gegevens op dezelfde manier te worden uitgewerkt; nu is dat op drie verschillende manieren gedaan. Dit zal leiden tot een beter inzicht in de verschillen in populatiedichtheid, reproductie, sterfte en voedsel, in relatie tot de 'leeftijd' en dus de ontwikkeling van de populatie. Gegevens over voedsel en reproductie zijn ook nog in het gebied van de GWA verzameld. Het geheel zou, samen met de resultaten van het onder punt 2 genoemde onderzoek, ook de basis kunnen vormen voor een mooi populair-wetenschappelijk boek over de vos in de duinstreek, of zelfs over de vos in Nederland in het algemeen. Mooie foto's zijn er genoeg, doordat de duinvossen zoveel overdag actief zijn. In elk geval zou er gelegenheid moeten zijn om de resultaten in wetenschappelijke, deels Engelstalige publicaties te vervatten.

2. De komst van de vos in de duinen heeft veel effecten gehad op andere diersoorten, voornamelijk op broedvogels. Een deel van die effecten is in dit rapport aan de orde gekomen. Door de trends in broedvogelaantallen in veel meer terreinen naast elkaar te zetten en te analyseren in relatie tot de vossenpopulatie-ontwikkeling, wordt het mogelijk de rol van de vos bij die aantalsveranderingen beter te beschrijven en te begrijpen. Daarbij kunnen ook duinterreinen met (Meijndel tot en met NDH, Noord-Hollands Duinreservaat) en zonder vossen (Voorne, Goeree, Zeeland, Texel) en met een bejaagde vossenpopulatie (Zwanewater) met elkaar vergeleken worden, en met landelijke trends bij broedvogels.

3. Verder genetisch onderzoek (het huidige onderzoek was beperkt van opzet) aan reeds verzamelde weefselmonsters en wellicht aan nog te verzamelen materiaal van geschoten dieren of van nog ingevroren dieren uit het PWN-onderzoek, kan meer licht werpen op de genetische verschillen tussen de drie populaties (ten noorden en ten zuiden van het Noordzeekanaal en in de rest van Nederland) en daarmee op hun geschiedenis. Anderzijds kunnen daarmee nog een aantal zaken rond individuele verwantschappen van vossen opgehelderd worden, waarmee de sociale structuur van de populatie in Meijndel (en NHD?) inzichtelijker wordt.

4. Min of meer met hetzelfde doel, verschillen vaststellen tussen populaties, zou onderzoek van de verzamelde vossenschedels nuttig zijn. Voor de genetisch-ecologische theorievorming is daarbij vooral de ontwikkeling in het Noord-Hollands Duinreservaat interessant, waar vroeger, bij een nog lage selectiedruk, een hoge frequentie van een bepaalde schedelafwijking voorkwam. Hoe is dat nu, bijna twintig jaar (en generaties) later? In het algemeen lijken er veel meer schedelafwijkingen voor te komen in de duinen dan 'normaal'.

5. Een zwak punt (te weinig gegevens verzameld) in het onderzoek dat nu verricht is in Meijndel en Berkheide, is de bepaling van het aantal volwassen vossen per territorium. Dit maakt de schatting van de populatiedichtheid nogal onnauwkeurig. De hoge activiteit van vossen tijdens daglichturen en de grote variatie in uiterlijk van individuen, moet het mogelijk maken om met weinig technische middelen alsnog zulke gegevens te verzamelen, door langdurige observaties bij burchten met jonge vossen te verrichten op plekken die zich daartoe lenen. Dit zou in korte student-onderwerpen gedaan kunnen worden gedurende twee of drie voortplantingsseizoenen, waarbij uiteraard tevens de diverse bijdragen van de territoriale vossen bij het grootbrengen van de jongen bestudeerd kunnen worden. Hoe eerder dat gebeurt, hoe groter de kans dat er nog duidelijk herkenbaar gemerkte individuen rondlopen in het onderzoeksgebied.

6. De relatie tussen vos en konijn is in de duinen interessant en vooralsnog onbekend. Nu het relatieve aantal vossen in Meijndel gevolgd wordt (monitoring door sporentellingen) zouden pogingen gedaan kunnen worden

om in enkele deelgebieden de konijnenpopulatie zo absoluut mogelijk te bepalen en die te relateren aan de aantallen vossen(sporen) in de buurt. Ook de sporen van konijnen worden geteld op dezelfde trajecten, maar men zou proefvlaksgewijs ook belopen konijnenholen kunnen tellen (in de late winter) en meer globaal de verspreiding van de 'konijnenkolonies' kunnen karteren, en mogelijk via waarneming 's nachts de konijnen zelf kunnen tellen. Hiermee zou men tevens de systematische konijntellingen met de auto (zie figuur 3.7) kunnen proberen te relateren aan absolute aantallen konijnen.

7. Nu de vos in Wassenaar en Den Haag een duidelijke voet aan de grond heeft, en er misschien voor het eerst in Nederland sprake lijkt te zijn van een echte stadsvossenpopulatie (in Den Haag), verdient het aanbeveling daar met de in Engeland ontwikkelde methodieken onderzoek naar te doen, ook met het oog op de eventuele komst van voor de mens gevaarlijke ziekten: hoeveel vossen zitten er, wat is hun actieradius, hoeveel worden er geboren (en waar) en hoeveel sterven er, wat eten ze, wat is hun relatie met huisdieren van de mens (katten, honden), enzovoort.

8. Nog niet uitgewerkte gegevens van dit onderzoek:

- Frequentie en periodiciteit van 'uitstapjes' uit territoria en uit het duin ('waarom maken vossen zulke uitstapjes?').
- Automatische registratie van de aanwezigheid van drachtige vrouwtjes en vrouwtjes met kleine jongen, in hollen ('hoe gedragen vrouwtjes zich rond het tijdstip van geboorte, en zijn ze dan afhankelijk van de voedsel-aanvoer door een mannetje?').
- Groeisnelheid van jonge vossen.
- Grootte en conditie van levende en dode volwassen vossen.