

Gevolgen van verzuring, vermesting en verdroging en invloed van herstelbeheer op duinfauna

Basisdocument

Chris van Turnhout
Suzanne Stuijzand
Marijn Nijssen
Hans Esselink



landbouw, natuur en
voedselkwaliteit

© 2003 Expertisecentrum LNV, Ministerie van Landbouw, Natuur en Voedselkwaliteit

Rapport EC-LNV nr. 2003/153

Ede, 2003

ISBN: 90-80643-2-46

Teksten mogen alleen worden overgenomen met bronvermelding.

Dit rapport is samengesteld in opdracht van het Expertisecentrum LNV door Alterra, KUN, VOFF en Stichting Bargerveen.

Deze uitgave kan schriftelijk of per e-mail worden besteld bij het Expertisecentrum LNV onder vermelding van code 2003/153 en het aantal exemplaren.

Oplage	150 exemplaren
Samenstelling	Chris van Turnhout, Suzanne Stuijtzand, Marijn Nijssen & Hans Esselink
Foto omslag	H.M. van Steenwijk
Ontwerp omslag	Grafisch Atelier Wageningen
Druk omslag	Van Eck & Oosterink, Dodewaard
Druk	Ministerie van LNV, directie IFA/Bedrijfsuitgeverij
Productie	Expertisecentrum LNV Bedrijfsvoering/Vormgeving en Presentatie Bezoekadres : Horapark, Bennekomseweg 41 Postadres : Postbus 482, 6710 BL Ede Telefoon : 0318 822500 Fax : 0318 822550 E-mail : balie@eclnv.agro.nl

Voorwoord

Het voorliggende rapport is het resultaat van een omvangrijk stuk werk dat het karakter droeg van een inhaalslag. Nadat het heidelandschap was onderzocht, werd voor het duinlandschap in beeld gebracht hoe dieren te lijden hebben van verzuring, vermessing en verdroging, en vervolgens hoe effectgerichte maatregelen daaraan een einde kunnen maken.

Deze inhaalslag was nodig omdat het onderzoek naar en de uitvoering van de effectgerichte maatregelen tot voor kort vrijwel alleen was gericht op het verbeteren van de condities voor de vegetatie. Omdat het natuurbeleid nadrukkelijk ook is gericht op het behoud en het herstel van de faunistische biodiversiteit, lag een studie naar de fauna-aspecten voor de hand. Inmiddels blijkt dat veel diersoorten ten dele andere eisen stellen aan de gebiedscondities en de uitvoering van effectgerichte maatregelen dan plantensoorten. Het is daarom heel belangrijk dat deze inzichten beschikbaar komen voor beheerders en beleidsmakers. Dit rapport (waarvan de tekst overigens al enige tijd geleden werd afgesloten) is daarvoor een belangrijk begin. Het beter toegankelijk maken van deze kennis voor de praktijk moet nog verder vorm krijgen. Het is de bedoeling dat in het traject van de OBN-Kennistransfer daartoe een integratieslag met het abiotisch en vegetatiegerichte onderzoek aan duinen plaats zal vinden.

Zoals uit de tekst blijkt, zijn er ook nog veel vragen onvoldoende opgehelderd. Een onderzoeksachterstand van decennia valt natuurlijk in een paar jaar te halen. Het is daarom belangrijk dat de huidige bevindingen in de praktijk getoetst worden en dat belangrijke kennislacunes opgevuld worden. Dit rapport geeft daarvoor zeer veel aanknopingspunten.

Drs. R.P. van Brouwershaven
Directeur Expertisecentrum LNV

Dankwoord

De volgende deskundigen hebben hun kennis in het project 'Inhaalslag OBN-Fauna' ingebracht, door mee te werken aan enquêtes en brainstormsessies: Gert Baeyens (Gemeentelijke Waterleidingen Amsterdam), Frits Bink, Raymond Creemers (RAVON), Jeroen van Delft (RAVON), Lieuwe Dijkse (SOVON), Marijke Drees (VZZ), Axel Groenveld (RAVON), Bert Higler (Alterra), Vincent Kalkman (EIS), Robert Ketelaar (Vlinderstichting), Roy Kleukers (EIS), Hans Lucas (Duinwaterbedrijf Zuid-Holland), Bram Mabelis (Alterra), Frank van der Meer, Henk Moller Pilot, Jaap Mulder (VZZ), Theo Peeters (St. Bargerveen/EIS), Ivo Raemakers, Henk Siepel (Alterra), Rienk Slings (PWN Waterleidingbedrijf Noord-Holland), Henk Strijbosch, Peter Verbeek (Bureau Natuurbalans), Theo Verstraël (DWW-Rijkswaterstaat), Cees de Vries (PWN Waterleidingbedrijf Noord-Holland) en Michiel Wallis de Vries (Vlinderstichting). De 'Inhaalslag OBN-Fauna' is begeleid door het OBN-Deskundigenteam Fauna: Dick Bal, Aat Barendregt, Frits Bink, Tim v.d. Broek, Hans Esselink, Wim Geraedts, Bert Higler, Jan Holtland, Piet v.d. Munckhof, Henk Siepel, Henk Sierdsema en Theo Verstraël. Verder bedanken we alle betrokken medewerkers van Stichting Bargerveen voor het bijwonen van een of meerdere brainstormsessies.

Inhoudsopgave

Samenvatting	11
Inleiding, leeswijzer en methoden	13
1 Ecosysteem duinen	19
1.1 Landschap en gebruiksgeschiedenis	19
1.2 Karakteristieke diersoorten	21
1.3 De ongewervelde duinfauna	23
2 Effecten van ver-factoren en herstel-maatregelen op abiotiek en vegetatie: een overzicht	37
2.1 Natuurlijke ontwikkeling van duinvegetaties	37
2.1.1 Sturende processen in de duinen	37
2.1.2 Vegetatieontwikkeling in de droge duinen	39
2.1.3 Vegetatieontwikkeling in de vochtige duinen	41
2.1.4 Vegetatieontwikkeling in de binnenduinrand	43
2.2 Effecten van ver-factoren op abiotiek en vegetatie	43
2.2.1 Effecten van ver-factoren in de droge duinen	44
2.2.2 Effecten van ver-factoren in de vochtige duinen	47
2.2.3 Effecten van ver-factoren in de binnenduinrand	49
2.3 Effecten van herstelmaatregelen op abiotiek en vegetatie	49
2.3.1 Effecten van herstelmaatregelen in de droge duinen	49
2.3.2 Effecten van herstelmaatregelen in de vochtige duinen	54
2.3.3 Effecten van herstelmaatregelen in de binnenduinrand	55
3 Effecten van ver-factoren en herstel-maatregelen op duinfauna: een kennisoverzicht	57
3.1 Effecten van ver-factoren op de ongewervelde duinfauna	57
3.1.1 Vermesting	57
3.1.2 Verdroging	57
3.1.3 Verzuring	59
3.1.4 Verruiging: vergrassing, vermossing, verstruweling, afname van open plekken en vermindering van dynamiek	59
3.1.5 Vegetatiestructuur en microklimaat	65
3.1.6 Voedselaanbod	67
3.1.7 Voedselkwaliteit	68
3.1.8 Overige factoren	69
3.2 Effecten van ver-factoren op de gewervelde duinfauna	71

3.3	Samenvatting en discussie: effecten van ver-factoren op fauna	78
3.3.1	Droge duinen	79
3.3.2	Vochtige duinvalleien	85
3.3.3	Zwak gebufferde wateren	87
3.4	Effecten van herstelmaatregelen op de ongewervelde duinfauna	90
3.5	Effecten van herstelmaatregelen op de gewervelde duinfauna	99
3.6	Samenvatting en discussie: effecten van herstelmaatregelen op de duinfauna	101
4	Richtlijnen en monitoring	111
4.1	Richtlijnen voor uitvoering van herstelmaatregelen	111
4.1.1	Algemeen	112
4.1.2	Begrazing	113
4.1.3	Herstelbegrazing	115
4.1.4	Extensieve begrazing	116
4.1.5	Maaien en afvoeren	117
4.1.6	Plaggen	118
4.1.7	Verstuiven	119
4.1.8	Toevoegen van basische stoffen	120
4.1.9	Hydrologische maatregelen	120
4.1.10	Baggeren en opschonen oevers	121
4.1.11	Vrijstellen oevers van zwakgebufferde wateren	122
4.2	Monitoring	123
	Referenties	125
Bijlage 1:	Deskundigen-enquête inhaalslag OBN-fauna	135
Bijlage 2:	Dagvlinders	143
Bijlage 3:	Loopkevers	169
Bijlage 4:	Sprinkhanen	171
Bijlage 5:	Bijen	175
Bijlage 6:	Mieren	181
Bijlage 7:	Libellen	189
Bijlage 8:	Watermacrofauna	201
Bijlage 9:	Herpetofauna	211
Bijlage 10:	Broedvogels	225
Bijlage 11:	Zoogdieren	239
Bijlage 12:	Interview C. de Vries en R. Slings (PWN), 22 mei 2001	247

Bijlage 13:	Interview G. Baeyens (GWA), 24 april 2001	253
Bijlage 14:	Interview H. Lucas (DZH), 9 mei 2001	259
Bijlage 15:	Status en levenscycluskenmerken Dagvlinders	263
Bijlage 16:	Status en levenscyclus-kenmerken Libellen	268

Samenvatting

Om de negatieve invloed van verzuring, vermesting en verdroging ('ver-factoren') in kwetsbare natuurgebieden tegen te gaan, is het 'Overlevingsplan Bos en Natuur' (OBN) in het leven geroepen. De onderzoeksprogramma's in het kader van het Overlevingsplan Bos en Natuur (OBN) zijn tot op heden voornamelijk abiotisch en vegetatiekundig georiënteerd geweest. Daarom is besloten tot een inhaalslag op faunagebied. In dit rapport worden effecten op de fauna van het *duinlandschap* in kaart gebracht

De centrale doelstelling van dit project is het beschrijven van de aanwezige kennis met betrekking tot de effecten van verzuring, vermesting en verdroging op de duinfauna enerzijds, en van bestaande effectgerichte maatregelen tegen deze aantastende factoren anderzijds. Er worden concrete aanwijzingen voor terreinbeheerders gegeven met betrekking tot het uitvoeren van herstelmaatregelen, opdat in de toekomst zo goed mogelijk wordt omgegaan met de voorwaarden die dieren aan hun leefomgeving stellen.

Ver-factoren

De effecten van verzuring, vermesting en verdroging vormen een moeilijk te ontrafelen kluwen van oorzaak-gevolg relaties, die op elkaar ingrijpen en elkaar versterken. Het blijkt dan ook erg moeilijk om aan te geven welke processen de grootste invloed op dieren hebben. Het probleem bij het aanduiden van bottlenecks is voorts dat nog weinig wetenschappelijk is vastgelegd. Het aantal publicaties dat ingaat op achterliggende werkingsmechanismen van vermesting, verzuring en verdroging is erg beperkt. Ondanks deze beperkingen, kunnen de belangrijkste bottlenecks voor dieren in het duinlandschap als volgt worden samengevat. Afname van het watervolume en –oppervlak en toename van de frequentie van droogvallen als gevolg van verdroging vormen in natte habitats waarschijnlijk de belangrijkste bottlenecks voor dieren. In zwakgebufferde wateren vormen vereenvoudiging van de vegetatiestructuur, de ophoping van slib, en de afname van de kwaliteit daarvan, belangrijke aanvullende problemen. In droge duinen is de afname van de oppervlakte kaal zand waarschijnlijk de belangrijkste bottleneck voor veel xerothermofiele dieren, evenals de nivellering van het microklimaat. De afname van de verticale en horizontale variatie in vegetatiestructuur, de afname van kleinschalige mozaïekpatronen, goed ontwikkelde zoomvegetaties en geleidelijke overgangen naar andere landschappen, het verdwijnen van karakteristieke planten van schrale zwakgebufferde bodems en veranderingen in de voedselkwaliteit van planten zijn in alle duinecotopen belangrijke problemen.

Herstelbeheer

Onderzoek naar de effecten van beheersmaatregelen op duinfauna is schaars. De meeste publicaties zijn gebaseerd op professional judgement en veldervaringen en in mindere mate op correlatief veldonderzoek. Bijkomend probleem is dat uitvoeringsaspecten van beheersmaatregelen zelden gekwantificeerd worden en dat niet wordt ingegaan op de relatie met terreintype, productieniveau en beheersgeschiedenis. Daarom zullen conclusies zelden een algemene geldigheid hebben.

Ten aanzien van het heidelandschap gaven veel fauna-deskundigen aan dat juist een verkeerd uitgevoerd beheer een belangrijke oorzaak is voor de achteruitgang van veel

karacteristieke diersoorten. Dit wordt in de eerste plaats geweten aan de de grootschaligheid, intensiteit en snelheid waarmee herstelmaatregelen worden uitgevoerd. In de tweede plaats bleek ook de locatiekeuze en de timing van uitvoering van belang. Ten aanzien van het duinlandschap zijn de meningen van de fauna-deskundigen over het algemeen positiever voor wat betreft de effecten van de uitgevoerde maatregelen op de fauna. Hoewel de duinen vanwege hun hogere productieniveau in vergelijking met de heide een intensiever beheer zouden kunnen ‘verdragen’, blijkt dat het beheer vaak juist extensiever dan op de heide wordt uitgevoerd. Dit hangt deels samen met het feit dat de effecten van atmosferische depositie (bv. verzuring) in de duinen (zeker de kalkrijke) over het algemeen minder ernstig zijn dan op de heide, zodat rigoreus ingrijpen ook vanuit vegetatie-oogpunt minder noodzakelijk is. Bovendien zorgen de terreinomstandigheden in de duinen (veel reliëf) dat sommige maatregelen ook niet of nauwelijks grootschalig uitgevoerd kunnen worden (bv. maaien, plaggen). Daarnaast speelt versnippering in de duinen een minder belangrijke rol dan op de heide, waardoor herkolonisatie van dieren makkelijker plaatsvindt. Ook het feit dat veel karakteristieke duindieren meer zijn aangepast aan hoog dynamische omstandigheden, maakt dat ze minder gevoelig zijn voor verstoring als gevolg van herstelmaatregelen dan veel karakteristieke heidedieren. Op de achtergrond zou mee kunnen spelen dat het duinlandschap de afgelopen eeuwen door menselijk ingrijpen al zo sterk is veranderd dat veel karakteristieke dieren al lang geleden zijn verdwenen, en dat we veel positieve ontwikkelingen van de laatste tijd afzetten tegen een referentiesituatie die in feite al aangetast was.

Destructieve maatregelen als plaggen, in verstuiwing brengen en kappen elimineren op de plek van toepassing het merendeel van de aanwezige dieren. Elke maatregel heeft een eigen herstelsuccessie na de toepassing en het hangt af van de kwaliteit van de nieuwe vegetatie, het oppervlak dat ze beslaat en de configuratie in het landschap, of de fauna uiteindelijk positief reageert op de maatregel. De fauna zal snel reageren op de negatieve effecten bij de uitvoering van de maatregel, een positieve respons is meestal pas na vele jaren te verwachten. De toepassing van de maatregel in tijd en ruimte behoeft een nauwkeurige afstemming op eigenschappen van het terrein. Cruciaal is het onderkennen van de terreindelen waar de maatregel in geen geval uitgevoerd kan worden wil men geen risico’s nemen ten aanzien van het verlies van kwetsbare en karakteristieke soorten. In het algemeen zijn maatregelen die leiden tot een eenvormige vegetatiestructuur ongunstig. De meeste dieren zijn afhankelijk van kleinschalige variaties in vegetatiestructuur. Mits kleinschalig en gefaseerd uitgevoerd, zijn de meeste maatregelen naar verwachting positief voor dieren. Op lange termijn valt het meest te verwachten van het herstel van geomorfologische (verstuiwing) en hydrologische (vernatting) processen. Voor een duurzaam effect, is een grootschalige aanpak van verstuiwing vereist. Vernatting moet zeer geleidelijk worden gerealiseerd. Nader onderzoek is noodzakelijk om de mogelijk gunstige effecten van de volgende maatregelen in beeld te brengen:

- zeer extensieve (winter)begrazing (van grote oppervlakten);
- kortstondige intensieve begrazing (opeenvolgend in kleine uitgerasterde delen van het terrein; zwerfbegrazing);
- kleinschalig branden;
- kleinschalig plaggen in droge delen.

Inleiding, leeswijzer en methoden

Inleiding

In de afgelopen decennia is de druk op het milieu steeds meer toegenomen. Kwetsbare natuurgebieden raken verzuurd en geëutrofeerd door de niet aflatende atmosferische depositie van stoffen. Tevens treedt door ontwatering ernstige verdroging op. Om de negatieve invloed van verzuring, vermessing en verdroging ('ver-factoren') tegen te gaan, is het 'Overlevingsplan Bos en Natuur' (OBN) in het leven geroepen. Het OBN heeft als doelstelling: *'tijdelijke aanvullende beheers- en/of inrichtingsmaatregelen binnen bos en natuurterreinen, die gericht zijn op het bestrijden van de negatieve effecten van de bedreigingen verzuring, eutrofiëring en verdroging en die dienen ter instandhouding en herstel van levensgemeenschappen van bos en natuur. De maatregelen zullen nodig zijn tot het moment waarop de milieukwaliteit door uitvoering van brongerichte maatregelen voldoende verbeterd is om de duurzame instandhouding en ontwikkeling van bos- en natuurlijke ecosystemen te waarborgen.'*

De onderzoeksprogramma's in het kader van het Overlevingsplan Bos en Natuur (OBN) zijn tot op heden voornamelijk abiotisch en vegetatiekundig georiënteerd geweest. Onderzoek aan fauna binnen dit kader is nog maar sporadisch gedaan, waardoor de achterstand in kennis op faunistisch gebied ten opzichte van de flora erg groot is. Deze achterstand is onder andere te wijten aan een aantal factoren die het evalueren van effecten van ver-factoren op fauna extra bemoeilijken. In de eerste plaats is het aantal diersoorten vele malen groter dan het aantal plantensoorten, waardoor het lastiger is een overzicht van de effecten op 'de' fauna te verkrijgen. Daarnaast zijn diersoorten meer afhankelijk van ketens of netwerken van andere soorten dan dat plantensoorten dat zijn. In tegenstelling tot planten zijn dieren mobiel gedurende het grootste deel van hun levenscyclus. Hierbij maken ze gebruik van verschillende milieutypen, die op verschillende schaalniveaus van het landschap aanwezig moeten zijn: van microschaal (evertebraten) naar macroschaal (vertebraten). Niet alleen de kwantiteit (oppervlakte), maar ook de kwaliteit (bodem- en vegetatietypen, terreinheterogeniteit) van de biotopen is belang voor de fauna. Veel soorten hebben een eenjarige levenscyclus en doorlopen verschillende levensstadia waarbij de voorwaarden voor elk daarvan verschillend zijn. Verder zullen effecten van ver-factoren op dieren moeilijk aantoonbaar zijn, omdat ze voor een groot deel indirect zijn: effecten op habitat (bv. vegetatiestructuur) en voedsel (vegetatie en/of andere diersoorten) zullen doorwerken naar de gebruiker. Effecten zijn moeilijker aan te tonen naarmate de soort hoger in de voedselpiramide voorkomt. Ondanks de complexiteit met betrekking tot de fauna in relatie tot ver-factoren, is het essentieel inzicht te verkrijgen in deze problematiek. In het verleden ging men ervan uit dat herstel van flora vanzelf zou leiden tot herstel van fauna. Inmiddels is gebleken dat dit geenszins het geval hoeft te zijn; maatregelen die gunstig zijn voor de flora, zijn dat niet per se voor de fauna. Het beheer moet dus op beide gericht zijn. Daarom is besloten tot een inhaalslag op faunagebied.

De centrale doelstelling van dit project is het beschrijven van de aanwezige kennis met betrekking tot de effecten op de fauna van verzuring, vermessing en verdroging enerzijds, en van bestaande effectgerichte maatregelen tegen deze aantastende factoren anderzijds. Daarnaast worden concrete aanwijzingen voor terreinbeheerders gegeven met betrekking tot het uitvoeren van herstelmaatregelen, opdat in de toekomst zo goed mogelijk wordt omgegaan met de voorwaarden die dieren aan hun

leefomgeving stellen. Ook wordt aandacht besteed aan hoe de faunamonitoring van herstelmaatregelen vorm kan worden gegeven.

Nadat in een eerdere fase de fauna van het heidelandschap is onderzocht (Stuijtzand *et al.*, in druk), waarbij overigens ook veel andere systemen aan bod zijn gekomen, worden in het voorliggende rapport de effecten van ver-factoren en beheersmaatregelen op fauna van het *duinlandschap* in kaart gebracht. In principe worden alle terreintypen van zeereep tot binnenduinrand meegenomen (het strand wordt dus buiten beschouwing gelaten). Er is gekozen voor een dergelijke brede benadering van het duinlandschap omdat veel dieren juist afhankelijk zijn van een combinatie van biotopen of gradiënten daartussen. In het overzicht worden zowel de kalkrijke als de kalkarme duingebieden betrokken.

Schaalbenadering

De te onderzoeken faunagroepen verschillen sterk in de manier waarop ze van de beschikbare ruimte gebruik maken. Hierbij is sprake van een sterk glijdende schaal: van de taxonomisch lagere diergroepen die meer gebonden zijn aan één bepaald bodem- of vegetatietype (de standplaatsgebonden fauna; micro-schaal) tot de taxonomisch hogere diergroepen die afhankelijk zijn van combinaties van vegetatietypen (de landschapsgebonden fauna; macro-schaal). Faunagroepen van de meso-schaal nemen een tussenpositie in.

Bij de standplaatsgebonden fauna zullen oorzaak-gevolg relaties met procesvariabelen, abiotiek en vegetatie over het algemeen veel beter aan te geven zijn. Aan de andere kant worden bij deze groep de grootste kennislacunes verwacht, omdat van de autecologie vaak weinig bekend is. Bij de landschapsgebonden fauna spelen met name indirecte relaties. Zowel standplaats- als landschapsgebonden diergroepen worden meegenomen, om zodoende de 'ver-problematiek' binnen het hele duinlandschap in kaart te brengen.

Systeem-/procesbenadering

Binnen de *Inhaalslag OBN-Fauna* is gekozen voor een systeem- en procesbenadering. De basis van deze benadering vormen de binnen een ecosysteem of landschap aanwezige procesmatige factoren, zoals bv. de nutriëntenhuishouding en geomorfologische processen. Veranderingen in deze sturende processen, als gevolg van verzuring, vermessing en verdroging, brengen in het algemeen een keten van veranderingen teweeg in de abiotiek, vegetatie en fauna. Afhankelijk van de diergroep, zijn voor de fauna zowel veranderingen op micro- (standplaatsniveau), meso- en macro-schaal (landschapsniveau) van belang. Effectgerichte maatregelen kunnen op verschillende plaatsen in de keten van veranderingen aangrijpen: er zijn directe effecten op de fauna, maar ook indirecte effecten die een gevolg zijn van effecten op processen, de resulterende abiotiek en/of vegetatie.

Bottleneckbenadering

Er wordt een zgn. 'bottleneckbenadering' toegepast om de evaluatie van effecten op fauna hanteerbaar te maken. Ver-factoren zullen op verschillende manieren ingrijpen op het functioneren van dieren. Om toch om te kunnen gaan met deze complexe problematiek, wordt naar de limiterende factor gezocht: welke processen en de daarbij horende gevolgen zijn het meest bepalend voor de veranderingen in diersoorten? Omdat de eisen die één soort stelt aan zijn milieu sterk uiteen kunnen lopen per levensfase, worden de effecten op de verschillende levensstadia apart bekeken.

De volgende vragen staan centraal:

- Via welke mechanismen grijpen verzuring, vermessing en verdroging aan op fauna?
- Het gaat hierbij om het blootleggen van de processen en de (directe en indirecte) gevolgen hiervan die het *meest* bepalend zijn voor de geconstateerde

- veranderingen in het voorkomen van diersoorten: de processen die leiden tot zogenaamde *bottlenecks* voor diersoorten;
- Op welke wijze kunnen effectgerichte maatregelen deze bottlenecks voorkomen of opheffen, en op welke wijze creëren effectgerichte maatregelen in de praktijk juist nieuwe bottlenecks?

Leeswijzer

Dit rapport is als volgt ingedeeld:

Achtergrond

In **Hoofdstuk 1** wordt een beeld geschetst van de duinen en de veranderingen die in de afgelopen eeuwen hebben plaats gevonden. Tevens wordt een overzicht gegeven van dieren die karakteristiek zijn voor de duinen.

Kennisoverzicht

Hoofdstuk 2 geeft een overzicht van effecten van ver-factoren en beheersmaatregelen op abiotiek en vegetatie. Wat zijn de belangrijkste sturende processen in de bodem- en waterchemie, waterhuishouding etc.? Hoe beïnvloeden de ver-factoren de samenstelling en structuur van de vegetatie? Wat zijn de effecten van beheersmaatregelen op de vegetatie?

In **Hoofdstuk 3** wordt uitgebreid ingegaan op wat er in de literatuur bekend is over directe en indirecte effecten van ver-factoren op fauna. Hoe beïnvloeden veranderingen in abiotiek en vegetatie de faunasamenstelling? Welke effecten ondervindt de fauna als gevolg van het huidige beheer?

In de '**Samenvatting en discussie-paragrafen**' (3.3 en 3.6) worden de resultaten uit Hoofdstuk 3 (literatuur) en het expert judgement van faunadeskundigen (de resultaten van interviews en brainstormsessies; zie bijlagen) geïntegreerd. Zowel de belangrijkste effecten van ver-factoren als van maatregelen op de duinfauna worden besproken. Het lezen van deze paragrafen geeft een goed beeld van de effecten van ver-factor en herstelbeheer op heidefauna.

Richtlijnen- en monitoringprogramma

Om bij het beheer zo goed mogelijk met fauna rekening te kunnen houden, is het essentieel zo snel mogelijk concrete richtlijnen voor uitvoering aan te geven. Hiervoor is, buiten de eigenlijke Inhaalslag OBN Fauna om, het rapport: 'Effecten van herstelmaatregelen op diersoorten: "Eerste versie van Standaard Meetprotocol Fauna (SMPF) en Richtlijnenprogramma Uitvoering Herstelmaatregelen Fauna (RUHF)".' geschreven (Bosman *et al.*, 1999). In het voorliggende rapport is in **Hoofdstuk 4** een aangepaste versie van het Richtlijnenprogramma (RUHF) speciaal voor het duinlandschap opgenomen. Hierin staan vuistregels voor herstelbeheer; er wordt ingegaan op intensiteit, schaal, ruimtelijke en temporele aspecten van maatregelen. Tevens is een protocol noodzakelijk aan de hand waarvan toekomstige OBN-projecten gemonitord kunnen worden. Een eerste versie van een dergelijk protocol is opgesteld, waarin wordt ingegaan op wat, wanneer en hoe er gemeten moet worden en hoe de resultaten verzameld, opgeslagen, verwerkt en gerapporteerd moeten worden (Bosman *et al.* 1999). In **Hoofdstuk 4** worden aanvullingen en wijzigingen ten aanzien van dit protocol speciaal voor de duinen gegeven, aan de hand van aanwijzingen van faunadeskundigen.

Hoofdstuk 1 tot en met 3 zijn voor het grootste deel gebaseerd op gegevens uit de literatuur. Hoofdstuk 4 is grotendeels tot stand gekomen door de inbreng van faunadeskundigen en terreinbeheerders. Door middel van een enquête en brainstorm-sessies hebben deskundigen en terreinbeheerders hun inzichten aangaande bottlenecks voor de duinfauna gegeven (zie 'Methode'). De enquêtes en verslagen van de brainstorm zijn opgenomen in de **Bijlagen**.

Methoden

Literatuuroverzicht

Bij het zoeken naar wetenschappelijke artikelen heeft de nadruk gelegen op de publicaties van de afgelopen tien jaar. Enerzijds is deze keuze ingegeven door praktische overwegingen (referenties voor 1991 niet digitaal beschikbaar, beperkte tijd beschikbaar om overzicht te maken), anderzijds is het vooral de meest recente literatuur die inzicht geeft in de huidige stand van zaken.

Bij het zoeken naar grijze literatuur en wetenschappelijke rapporten is zo breed mogelijk gezocht. Omdat deze literatuur slecht toegankelijk is, zullen we geen volledig overzicht hebben.

De volgende literatuurbestanden zijn gebruikt:

- Winspirs (Biological Abstracts, 1990 t/m 2000);
- Agralin (bibliotheken landbouwinstituten, alle jaren);
- Bibliotheek Stichting Bargerveen (alle jaren).

Hieronder volgt een overzicht van de gebruikte zoektermen en het aantal gevonden referenties ('hits', exclusief de niet relevante hits die met extra zoektermen automatisch uitgeselecteerd zijn) in Winspirs en Agralin.

Winspirs:

dune* and (eutrophication or acidification or desiccation)	32
dune* and deposition and (nitrog* or atmospheric)	22
dune* and (nature conservation or restoration management)	23
dune and grazing	55
dune* and (mowing or sod cutting or burning or thinning)	23
invertebrat* and dune*	396
vertebrat* and dune*	415
invertebrat* and sand and (drift or dispersion)	40
foredun* not dune*	21
blowout* and sand*	13

(totaal 1040)

Agralin:

(acidification or eutrophication or desiccation or deposition or environmental impact) and dunes
(acidification or eutrophication or desiccation or deposition or environmental impact) and fauna
(acidification or eutrophication or desiccation or deposition or environmental impact) and animals
(acidification or eutrophication or desiccation or deposition or environmental impact) and invertebrates
(acidification or eutrophication or desiccation or deposition or environmental impact) and vertebrates

(nature conservation or management or restoration or grazing or sod cutting or mowing or thinning
or controlled burning or prescribed burning) and dunes

(nature conservation or management or restoration or grazing or sod cutting or mowing or thinning
or controlled burning or prescribed burning) and invertebrates

(nature conservation or management or restoration or grazing or sod cutting or mowing or thinning
or controlled burning or prescribed burning) and vertebrates

(nature conservation or management or restoration or grazing or sod cutting or mowing or thinning or controlled burning or prescribed burning) and animals and duin*

(nature conservation or management or restoration or grazing or sod cutting or mowing or thinning or controlled burning or prescribed burning) and fauna and duin*

verstuiv* and (fauna or invertebrates or animals)

verstuiv* and (nature conservation or management or rehabilitation or restoration)

(dunes or duin*) and (fauna or animals or invertebrates or vertebrates)

(dunes or duin*) and (Carabidae or Coleoptera or Odonata or Lepidoptera or Orthoptera or macrofauna or Apidae or Syrphidae or Hymenoptera)
(dunes or duin*) and (zoogdier or vogel or amfibie or reptiel or herpetofauna or mammalia or aves or amfibie or reptilia)

(totaal 482)

In totaal zijn 1522 referenties gevonden. Van de referenties in Winspurs zijn alle bijbehorende samenvattingen doorgenomen en op basis hiervan zijn de meest relevante met de hand geselecteerd voor verdere verwerking. De referenties in Agralin zijn op basis van de titel op relevantie beoordeeld en aangevraagd voor verdere verwerking.

Tenslotte is ook in oude jaargangen van De Levende Natuur (vanaf 1980) gezocht naar artikelen die ingingen op de relatie tussen dieren en ver-thematiek enerzijds en tussen dieren en beheersmaatregelen anderzijds, omdat we vooral met betrekking tot het laatste aspect substantiële aanvullende informatie verwachtten.

Expert judgement

Deskundigen zijn benaderd, om zodoende kennis aan te boren die (nog) niet gepubliceerd is, of slecht toegankelijk is. In de vorm van een *enquête* (zie bijlage 1) is gevraagd om hun inzichten aangaande verschillende aspecten, waarvan de belangrijkste zijn:

- Welke bottlenecks er bestaan voor duinfauna in relatie tot ver-thema's?
- Welke bottlenecks er bestaan voor duinfauna in relatie tot uitvoeringsaspecten van herstelmaatregelen?
- Welke prioritaire kennislacunes er bestaan binnen dit kader?

De enquête is voor de volgende diergroepen ingevuld: dagvlinders, loopkevers, sprinkhanen, bijen, mieren, libellen, watermacrofauna, broedvogels, reptielen en amfibieën (herpetofauna) en zoogdieren. Voor het invullen van een enquête waren 2-3 werkdagen per deskundige beschikbaar binnen het budget voor dit project.

Van een aantal diergroepen, te weten dagvlinders, libellen, watermacrofauna, broedvogels, reptielen en amfibieën, is volgend op deze 'enquête' een *brainstormsessie* gehouden. Doel hiervan was om de resultaten van de enquête en het literatuuronderzoek met nog een of enkele deskundigen te bespreken, om zodoende dieper in te kunnen gaan op onduidelijke en ontbrekende aspecten. Door deze werkwijze wordt ons inziens de maximale diepgang bereikt. Verder zijn deskundigen bij enkele duinbeherende instanties geraadpleegd. De enquête, de ingevulde enquêtes en de verslagen van de brainstormen en interviews zijn opgenomen in de bijlagen. De gegevens en inzichten die hiermee naar voren zijn gebracht, zijn tezamen met het literatuuroverzicht geïntegreerd in de 'Samenvatting en discussie' (hoofdstuk 3).

De volgende deskundigen zijn geraadpleegd:

dagvlinders:	Frits Bink*, Michiel Wallis de Vries* (Vlinderstichting)
loopkevers:	Henk Siepel* (Alterra)
sprinkhanen:	Roy Kleukers* (EIS)
bijen:	Theo Peeters (St. Bargerveen)*, Ivo Raemakers*, Frank van der Meer*
mieren:	Bram Mabelis (Alterra)
libellen:	Robert Ketelaar* (Vlinderstichting), Vincent Kalkman (EIS), Peter Verbeek (Bureau Natuurbalans)
watermacrofauna:	Bert Higler* (Alterra), Henk Moller Pilot
zoogdieren:	Marijke Drees*, Jaap Mulder*
broedvogels:	Lieuwe Dijkse* (SOVON), Theo Verstrael (DWW-RWS)
herpetofauna:	Axel Groenveld* (RAVON), Jeroen van Delft (RAVON), Raymond Creemers (RAVON), Henk Strijbosch

*heeft een enquête ingevuld

PWN Waterleidingbedrijf Noord-Holland:	Rienk Slings, Kees de Vries
Gemeentelijke Waterleidingen Amsterdam:	Gert Baeyens
Duinwaterbedrijf Zuid-Holland:	Hans Lucas

1 Ecosysteem duinen

1.1 Landschap en gebruiksgeschiedenis

Duingebieden zijn sterk dynamische milieus, met een intensieve wisselwerking tussen hydrologie, wind, moedermateriaal, bodemvorming, vegetatieontwikkeling en herbivoren. Een reden voor de grote vegetatievariatie van duinen is de aanwezigheid van zogenaamde 'shifting mosaics'. Dit zijn ruimtelijke patronen van successiestadia, waarbij elke plek zich in een ander ontwikkelingsstadium bevindt. Hierdoor kunnen veel soorten, elk kenmerkend voor een bepaald stadium of een combinatie daarvan, vlak naast elkaar voorkomen. Gekoppeld aan het feit dat allerlei typen successiereksen kunnen optreden (uitgaande van zoete, zoute, droge, natte, kalkarme of kalkrijke condities), leidt dit tot een uitzonderlijk hoge diversiteit aan soorten en levensgemeenschappen (Olff & Boersma 1998). Successie in de duinen kan opnieuw beginnen door grootschalige verstuingen, maar ook door lokale verstoringen als betreding (door mensen of dieren), graafactiviteit van dieren (vooral Konijnen) en de hierdoor geïnitieerde verstuing. Tijdens de daarop volgende successie treden belangrijke veranderingen in de bodem op, zoals ontkalking, ontzilting en toename van nutriëntenbeschikbaarheid door accumulatie van organische stof.

Daarnaast verandert de vegetatiestructuur doordat kleine, lage soorten vervangen worden door eerst grotere grassen en ruigtekruiden, dan struiken en vervolgens bomen. Alhoewel een dergelijke successie (en daarmee het verdwijnen van de soortenrijke vroege stadia) een natuurlijk proces is, vindt deze momenteel versneld plaats als gevolg van atmosferische depositie.

De duinen worden al eeuwenlang door de mens beïnvloed en hebben in die tijd grote gedaantewisselingen ondergaan. Al vanaf de middeleeuwen is sprake van een intensief gebruik. Van de 14^e tot de 16^e eeuw leidden grootschalig kappen, plaggen en beweiding tot totale ontbossing en het ontstaan van grootschalige verstuingen. Nadien richtte men zich juist op het behoud van de duinen als waterkering (tegengaan van verstuing door planten van Helm, verbod op beweiding, bestrijden Konijnen) (Klapwijk 1996; Arens *et al.* 2000). Voor de vastelandsduinen kunnen de ontwikkelingen in Berkheide model staan, zoals geschetst door Van Ommering & Verstrael (1987). Berkheide is vanaf haar ontstaan gekarakteriseerd geweest door een grote waterrijkdom en veel verstuingen. Deze verstuingen konden lange tijd niet worden beteugeld door beplantingen. Hierdoor bestond tot aan het begin van de 19^e eeuw ongeveer een derde deel van de duinen uit vochtige duinvalleien en duinmeren. Deze valleien waren voor een deel begroeid met bos (Berk, Els, Abeel). Vee wordt al eeuwenlang in de duinen geweid. Vanaf het eind van de 18^e eeuw werden hiervoor weiljes aangelegd in vochtige valleien. Tevens werden toen vele akkertjes aangelegd.



Duingebieden zijn sterk dynamische milieus die gekenmerkt worden door ruimtelijke patronen van successiestadia, waarbij elke plek zich in een ander ontwikkelingsstadium bevindt (foto: M. Nijssen).

Het waterpeil kon echter niet worden gereguleerd en er waren grote bemestingsproblemen (voedselarmoede). Het hoogtepunt van deze agrarische activiteiten werd rond 1850 bereikt. Vanaf het begin van de 19^e eeuw werd een verdroging geconstateerd, als gevolg van een verlaging van het waterpeil in de achterliggende polders, een sterkere neerslagopvang en verdamping door de toegenomen begroeiing, natuurlijke ophoging van het maaiveld door afgestorven plantenmateriaal, het langzaam volstuiven van duinpannen en het minder vaak ontstaan van nieuwe pannen door uitstuiving als gevolg van verbeterde vastlegging (Helmaanplant). Ook in de 19^e eeuw ontstonden echter nog regelmatig nieuwe vochtige valleien. Een tweede verdergaande verdroging zette eind 19^e eeuw in. Behalve de genoemde factoren en de toegenomen verdamping door dennenaanplant, hebben afzandingen aan de binnenduinrand en vooral duinwaterwinning (vanaf 1850) daar in belangrijke mate aan bijgedragen. De verdroging was begin 20^e eeuw zo volledig, dat de meeste karakteristieke plantensoorten van vochtige duinvalleien rond 1930 verdwenen waren. Vanaf 1940 werd daarom actief gebiedsvreemd rivierwater ingepompt, waardoor de opgedroogde valleien in één klap werden omgetoverd in infiltratieplassen. Struwelen en bossen verdronken hierdoor. Duinriet floreerde als gevolg van de hydrologische schok. De meststoffen in het ingelaten water hebben voor een ongekende overbemesting van de duinen gezorgd. Deze verruiging maakte een terugkeer van de oorspronkelijke vegetaties van natte duinvalleien onmogelijk. Vanaf de jaren '50 vond een reductie plaats van de begrazing door Konijnen als gevolg van het uitbreken van myxomatose, hetgeen een verruiging van de vegetatie tot gevolg had. De virusziekte VHS heeft sinds begin jaren '90 hetzelfde effect.

Het agrarisch gebruik van de vastelandsduinen leidde tot het ontstaan van het zogenaamde zeedorpenlandschap. Hier werd volop en intensief begraasd, gekapt, Helm getrokken, bemest met zeewier en geplagd. Dit gebeurde het meest intensief in perioden met slechte visvangst. Vanaf het begin van de 20^e eeuw nam het gebruik af, om rond de Tweede Wereldoorlog te verdwijnen. In de Waddenduinen ontbreekt het zeedorpenlandschap, omdat het agrarisch gebruik zich hier meer tegen de binnenduinrand concentreerde. Daarnaast werden de hier aanwezige duinheiden gebruikt voor het steken van plaggen en werd er begraasd. In de Waddenduinen heeft geen grootschalige waterwinning plaatsgevonden.

1.2 Karakteristieke diersoorten

De Bruyn (1996) heeft geprobeerd een beschrijving te geven van de ruimtelijke verdeling van diersoorten in de Hollandse duinen. Hij kwam tot de conclusie dat de vegetatiegradiënt en de afstand tot de zee samen voor meer dan 80% bijdragen aan de totale variantie van alle diersoorten bij elkaar. Het duinlandschap vertoont veel overeenkomsten met het binnenlandse heidelandschap. De onderscheiden vogelgemeenschappen lijken zelfs heel veel op elkaar. Net als op de heide moeten dieren van de duinen dus zijn aangepast aan een sterke dynamiek, extremen in het microklimaat, voedselarmoede, droogte (droge delen) of juist grote schommelingen in waterstanden (natte delen).

In deze paragraaf worden soorten genoemd die karakteristiek zijn voor de duinecotopen droge duinen, natte duinvalleien en zwakgebufferde wateren, wanneer die “in een goede staat” zijn. Hierbij moet worden aangetekend dat de omschrijving “in een goede staat” wellicht meer vragen oproept dan antwoorden geeft, omdat het noemen van (intacte) referentiesituaties voor de duinen bijna per definitie niet mogelijk is. Dit is afhankelijk van welke periode men als referentie kiest, de duinen veranderen als gevolg van menselijk ingrijpen immers voortdurend (zie 1.1). Bovendien verschillen duinen sterk van gebied tot gebied. Het (intacte) duinlandschap als zodanig bestaat dus niet en het noemen van karakteristieke soorten is betrekkelijk. Vooral bij soorten die op microschaal actief zijn (bv. loopkevers), maar ook bij een groot aantal soorten die op mesoschaal leven (veel dagvlinders en sprinkhanen), is er een duidelijke binding met een ecotoop; vaak voltooien zij hun hele levenscyclus binnen één ecotoop. Echter, een deel van deze soorten komt ook voor in, of is juist afhankelijk van, overgangen tussen verschillende ecotopen. Daar komt bij dat een indeling in ecotopen, zoals onderhavige, per definitie kunstmatig is en onvoldoende tegemoet komt aan de differentiatie die er in werkelijkheid is. Een onderscheid in de ecosystemen ‘zwakgebufferde wateren’ en ‘natte duinvalleien’ is arbitrair, en ook droge en natte delen komen vaak op kleine schaal door elkaar voor, als gevolg van kleine verschillen in hoogte. Soorten die op macroschaal actief zijn (b.v. vogels, zoogdieren) maken meestal gebruik van meerdere ecotopen en zijn als zodanig dan ook niet bij één ecotoop in te delen. Er is niet expliciet aangegeven of een soort in het hele Nederlandse duingebied voorkomt of voor hoort te komen, of in zijn voorkomen beperkt is tot alleen de vastelandsduinen of het Waddengebied. Voor sommige groepen is dit wel in de enquêtes terug te vinden.

Er zijn geen kwantitatieve criteria gehanteerd om systeemkarakteristieke soorten te selecteren. De indeling is gebaseerd op best professional judgement (enquêtes en brainstorms met faunadeskundigen) en een beperkte hoeveelheid literatuur. Hierdoor worden zowel soorten genoemd die beperkt zijn tot een bepaald ecotoop, als soorten die weliswaar hun optimum in het betreffende ecotoop bereiken, maar ook in andere ecotopen of landschappen voorkomen. Eurytope soorten en storingssoorten zijn zoveel mogelijk buiten beschouwing gelaten, in Nederland verdwenen soorten zijn wel opgenomen. Het moge echter duidelijk zijn dat elke indeling van karakteristieke soorten hierdoor voor discussie vatbaar is.

Van slechts een beperkt aantal taxonomische groepen worden de karakteristieke soorten genoemd. Daardoor blijven veel diergroepen onbelicht, terwijl die wel een belangrijke plaats in het duinlandschap innemen. Deze komen in de literatuuroverzichten wel aan bod.

Droge duinen

Zoogdieren: Konijn, Vos

Broedvogels: Barmisjs, Bergeend, Blauwe kiekendief, Bontbekplevier, Boomleeuwerik, Boompieper, Boomvalk, Geelgors, Grasmus, Graspieper, Grauwe klauwier, Griel, Kievit, Kleine plevier, Kneu, Nachtegaal, Nachtzwaluw, Paapje, Patrijs,

Roodborsttapuit, Scholekster, Sprinkhaanzanger, Steenuil, Tapuit, Veldleeuwerik, Velduil, Wulp, Zomertortel

Reptielen: Zandhagedis

Amfibieën: Rugstreeppad

Sprinkhanen: Blauwvleugelsprinkhaan, Bruine sprinkhaan, Duinsabelsprinkhaan, Knosprietje, Veldkrekel, Wrattenbijter

Dagvlinders: Aardbeivlinder, Bruin blauwtje, Bruine eikenpage, Bruine vuurvlinder, Duinparelmoervlinder, Duingentiaanblauwtje, Grote parelmoervlinder, Heideblauwtje, Heivlinder, Hooibeestje, Kleine parelmoervlinder, Kleine vuurvlinder, Kommavlinder, Rode vuurvlinder, Veldparelmoervlinder



De Grote parelmoervlinder is een karakteristieke vlindersoort van afwisselend duinlandschap (foto: F.A.Bink).

Loopkevers: *Amara curta*, *A. lucida*, *A. lunicollis*, *A. tibialis*, *Bradycellus distinctus*, *Calathus mollis*, *C. ambiguus*, *Cicindela maritima*, *C. hybrida hybrida*, *Cymindis macularis*, *C. axillaris*, *Demetrias monostigma*, *Harpalus melancholicus*, *H. servus*, *H. xanthopus*, *H. anxius*, *H. neglectus*, *H. smaragdinus*, *H. attenuatus*, *H. serripes*, *H. pumilus*, *Masoreus wetterhali*, *Notiophilus germinyi*, *Ophonus cordatus*, *Philorhizus notatus*

Bijen: *Osmia maritima*, *Colletes impunctatus*, *C. halophilus*, *Andrena apicata*, *Andrena argentata*, *Anthidium punctatum*, *Colletes cunicularius*, *Colletes marginatus*, *Lasioglossum tarsatum*, *Megachile circumcincta*, *Megachile leachella*, *Megachile maritima*, *Osmia aurulenta*, *Osmia spinulosa*, *Hylaeus spilotus*

Mieren: Stengelslankmier *Leptothorax albipennis*, Duinsteekmier *Myrmica specioides*, Duinrenmier *Formica lusatica*, Satermier *F. exsecta*, Gele veldmier *Lasius meridionalis*, Buntgrasmier *L. psammophilus*

Natte duinvalleien en oevers duinplassen

Zoogdieren: Vos, Waterspitsmuis

Broedvogels: Barmsijs, Bergeend, Blauwborst, Boomleeuwerik, Boompieper, Boomvalk, Bruine kiekendief, Eidereend, Geelgors, Grasmus, Graspieper, Grauwe kiekendief, Grauwe klauwier, Grutto, Kievit, Kleine mantelmeeuw, Kleine plevier, Kneu, Kokmeeuw, Nachtegaal, Paapje, Patrijs, Rietzanger, Roodborsttapuit, Roodmus, Scholekster, Snor, Sprinkhaanzanger, Stormmeeuw, Veldleeuwerik, Velduil, Visdief, Waterral, Watersnip, Wulp, Zilvermeeuw, Zomertortel

Reptielen: Levendbarende hagedis

Amfibieën: Heikikker, Rugstreeppad

Sprinkhanen: Zanddoortje, Gewoon doortje, Gewoon spitskopje, Grote groene sabelsprinkhaan

Dagvlinders: Aardbeivlinder, Grote Parelmoervlinder, Moerasparelmoervlinder, Zilveren maan

Loopkevers: *Dyschirius obscurus*, *D. politus*, *D. luedersi*, *Bembidion minimum*, *B. pallidipenne*, *B. quadrimaculatum*, *B. lunulatum*, *B. assimile*, *Acupalpus parvulus*, *Panageus cruxmajor*, *Omophron limbatus*, *Elaphrus uliginosus*, *Oodes helopioides*

Bijen: *Hylaeus pectoralis*

Zwakgebufferde en gebufferde wateren

Broedvogels: Bergeend, Dodaars, Geoorde fuut, Grutto, Kievit, Kuifeend, Slobeend, Tureluur, Watersnip, Wintertaling, Zwarte stern

Indien riet- of wilgenbegroeiing langs oevers aanwezig: Blauwborst, Bruine kiekendief, Grote karekiet, Lepelaar, Porseleinhoen, Rietzanger, Roerdomp, Snor, Waterral, Woudaapje

Amfibieën: Heikikker, Rugstreeppad

Libellen: Zwervende pantserjuffer, Geelvlekheidelibel, Gewone pantserjuffer, Gevlekte witsnuitlibel, Glassnijder, Vroege glazenmaker, Platbuik, Tenger grasjuffer

Watermacrofauna: *Hesperocorixa moesta*, *Corixa affinis*, *Coelambus confluens*, *Corixa panzeri*, *Notonecta lutea*, *Paracorixa concinna*, *Gerris thoracicus*, *Ochthebius marinus*, *Dytiscus semisulcatus*, *Limnephilus vittatus*, *Limnephilus affinis*, *Grammotaulius nigropunctatus*, *Arctocorisa germari*, *Sigara distincta*, *Sigara scotti*, *Notonecta viridis*

1.3 De ongewervelde duinfauna

In deze paragraaf wordt een uitgebreide beschrijving gegeven van de ongewervelde duinfauna. Een beeld wordt geschetst van welke soorten voorkomen, waar ze voorkomen en waarvan ze afhankelijk zijn. Dit uitgebreide deel is opgenomen omdat aan de hand hiervan een beter inzicht wordt verkregen in de habitateisen van veel soorten. Hierdoor is beter in te schatten hoe de duintypische fauna op veranderingen in het habitat reageert.

algemeen

Omdat de Nederlandse duinen zijn op te splitsen in kalkarme en kalkrijke gebieden, valt te verwachten dat de faunasamenstelling tussen deze regio's zal verschillen. Dit verschil lijkt voor veel diergroepen echter groter binnen een duingebied, gaande van zeereep naar het binnenduinrand. Hieronder wordt een beeld geschetst van hoe de fauna er per duinzone uitziet, uitgaande van een relatief 'ongestoorde' situatie.

In de paraboolduinzone heerst een relatief hoge dynamiek. Er is veel variatie in begroeiing en microklimaat, en er komen verschillende successiestadia direct naast elkaar voor. In de steile kanten van de stuifplekken nestelen graafwespen, spinnendoders, zand- en groefbijen. Op het open zand leven zandloopkevers en onder overhangende steile kanten zitten larven van mierenleeuwen.

In de open droge graslanden komen Blauwe duinsprinkhanen voor en duinspecifieke vlinders als Duinparelmoervlinder, Kleine parelmoervlinder, Bruin blauwtje en Heivlinder. Op noordhellingen worden grazige vegetaties afgewisseld met struweel en bosjes. De graslanden zijn zeer rijk aan insecten.

Tussen de paraboolduintoppen zijn duinvalleien uitgestoven. Deze floristisch waardevolle valleien zijn bijzonder rijk aan dagvlinders (Zilveren maan, Grote parelmoervlinder). In het water komen veel soorten waterkevers, watermijten en waterwantsen (Waterschorpioen en Staafwants) voor, terwijl boven het water libellen (bv. Vroege glazenmaker) en waterjuffers (bv. Zwarte pantserjuffer) vliegen (Bouman 1995). In de hoge en lage binnenduinen is de dynamiek al minder geworden. Stuifkuilen ontstaan plaatselijk uit kleine verstoringen (bv. door Konijnen), gevolgd door winderosie. Ook de binnenduinzone wordt gekenmerkt door een mozaïekstructuur. Op open plekken, waar bos en struweel elkaar afwisselen, komen veel vlinder- (bv. Kommavlinder, Duinparelmoervlinder) en loopkeversoorten voor. In de grote middenduinvalleien worden de Mei- en Junikever op loofbomen aangetroffen, terwijl de Julikever op naaldbomen te vinden is. In de struwelen zitten verschillende sprinkhanen (Struiksprinkhaan, Grote groene sabelsprinkhaan) (Bouman 1995).

Kenmerkend voor het min of meer dynamische karakter van de duinen zijn de periodiek optredende insectenplagen. Rupsen van de Jacobsvlinder vreten van Jacobskruiskruid, de Bastaardsatijnvlinder eet Duindoorn kaal, terwijl de Kardinaalsmuts wordt kaalgevreten door stippelmotten (Rijksinstituut voor Natuurbeheer 1984).

De condities waaronder dieren zich kunnen handhaven in een bepaald milieu luisteren voor veel soorten zeer nauw. Zo blijkt een groot deel van de ongewervelden in Meijendel sterk te reageren op kleine verschillen in begroeiing tussen open vegetatietypen. De afstand tot dwergstruweel/bosrand speelt hierbij een belangrijke rol, evenals een fijnschalige mozaïekstructuur. Ongeveer $\frac{2}{3}$ van het verspreidingspatroon van soorten wordt bepaald door landschapszoning (door een verschillende tolerantie of behoefte aan o.a. zout, kalk, humus) en vegetatiestructuur (Bouman & Van Hinsberg 1991).

Veel dieren kunnen niet tegen de dynamiek van (zoute) wind en zand die bij de zeereep heerst, vanwege gevaar op uitdroging of wegblazen. De aanvoer van zand zorgt ervoor dat dieren steeds worden begraven, en door de snelheid van verstuiving kan het zand fysieke schade aanrichten. Soorten met een zwakke carapax (zoals keverlarven of cicaden) kunnen hier waarschijnlijk niet tegen. Daarnaast is dit milieu ongunstig voor veel dieren omdat er geen of weinig geschikt voedsel is, en de afwezigheid van strooisel betekent ook een gebrek aan (vochtige) schuilplaatsen (Van Heerdt & Mörzer Bruyns 1960). Ook de temperatuur is voor een belangrijk deel bepalend voor het gedrag en het voorkomen van soorten. De temperatuur is direct van invloed op het metabolisme (ontwikkeling, gedrag) van dieren. Een ecologische studie aan duinsinsecten toonde aan dat er een klein verschil kan zijn in de temperatuur dat dieren actief of inactief zijn. Een verschil van 2°C was voldoende om de graafwesp *Chlorion* sp. van inactiviteit ('slaaptoestand') naar normale activiteit te brengen. Dieren hebben verschillende strategieën om zich aan hoge temperaturen aan te passen: van het hete zand wegvliegen, ingraven, en actief zijn tijdens gunstiger perioden (bv. knopwespen), of fysiek hogere temperaturen kunnen verdragen (Chapman *et al.* 1926). In de witte duinen kan de temperatuur van het zand boven de 50°C komen. Onder dezelfde condities is de temperatuur tussen Helm slechts 16°C. Zo kan op een heldere dag de temperatuur bij het open zand variëren van 4 tot 28°C, terwijl deze in een dichte helmvegetatie varieert tussen 12 en 16°C. De temperatuursverschillen zijn ook groot tussen noord- en zuidhellingen. Zand is overigens een veel slechtere warmtegeleider dan organische stof; dus de hitte dringt niet ver door in de bodem. Hier kunnen gravende dieren van profiteren; deze

ondervinden dus veel minder fluctuaties dan dieren die springen, vliegen of klimmen. Inventarisaties van arthropoden in de witte duinen laten zien dat de grootste groepen behoren tot de *Coleoptera*, *Homoptera*, *Heteroptera* en *Araneae*.

Over het algemeen kan vastgesteld worden dat, gaande van een onvoorspelbaar fluctuerend milieu (zeereep) naar een milieu waar de processen voorspelbaar verlopen (landinwaarts), het belang van dispersie (vliegen, lopen, drijven, graven) afneemt, terwijl aanpassingen ter instandhouding belangrijker worden (nestbouwen, overwinteren als ei, adaptatie van life history kenmerken) (Smit *et al.* 1981).

Hieronder wordt van een aantal diergroepen aangegeven welke soorten tot de 'karakteristieke duinfauna' kan worden gerekend, en waarvan deze soorten afhankelijk zijn.

- **dagvlinders**

Een aantal vlindersoorten behoort tot de typische Nederlandse duinfauna. De Kleine parelmoervlinder is echter de enige die alleen voorkomt in de duinen (Zumkehr 1995). Deze soort wordt aangetroffen in droge, warme terreinen waar mozaïeken van lage, open begroeiing voorkomen. Verschillende soorten viooltjes dienen als voedselplant voor de rupsen (Bink 1992).

Andere kenmerkende vlinders van de duinen zijn de Aardbeivlinder, Kommavlinder, Bruin blauwtje, Heivlinder, Duinparelmoervlinder en Grote parelmoervlinder. De meeste karakteristieke vlindersoorten die een eeuw terug voorkwamen in de duinen, zijn nog steeds aanwezig, zij het minder verspreid en in lagere aantallen. Een uitzondering hierop is het Duingentiaanblauwtje. Deze vlinder is sinds 1979 niet meer aangetroffen, en is waarschijnlijk door verruiging van de vegetatie uitgestorven. De Duin- en Grote parelmoervlinder zijn minder verspreid dan de Kleine parelmoervlinder. De Duinparelmoervlinder komt in de Zuid- en Noord-Hollandse duinen alleen nog in lage aantallen voor, terwijl de Grote parelmoervlinder tegenwoordig alleen op de Waddeneilanden (en soms in het Noordhollands Duinreservaat) wordt aangetroffen. Beide soorten hebben grote behoefte aan nectar. Vroeger werd genoeg nectar gevonden in de vochtige duinvalleien, tegenwoordig zijn het vooral gestoorde plekken waar distels groeien en langs paden waar Duinkruiskruid en andere nectarplanten staan, of bramen langs struweelranden. De waardplant (vooral Duinviooltje) staat juist op droge, open delen. Beide terreintypen moeten dus op relatief korte afstand van elkaar liggen voor de parelmoervlinders. Ook de Zilveren maan is sterk achteruitgegaan. Deze parelmoervlinder is in de duinen tegenwoordig alleen nog op Terschelling te vinden. Het Bruin blauwtje komt overal in de duinen voor. Deze vlinder kan grote afstanden afleggen, en kan dus makkelijk op zoek gaan naar nieuwe of weer geschikte leefgebieden. De waardplant (reigersbek) staat het liefst in droge, niet te ruige graslandvegetaties (Veling & Swaay 1994). De Kommavlinder is in de afgelopen eeuw sterk achteruit gegaan; hij komt ten zuiden van het Noordzeekanaal niet meer voor. In het Noord-Hollands Duinreservaat wordt hij echter regelmatig gesignaleerd. Deze soort leeft in zeer open graslanden, met kale plekken, mossen en korstmossen en losse polletjes Schapegras (waardplant). De Aardbeivlinder is sterk afgenomen, hij komt nu nog wel regelmatig voor bij Zuid-Kennemerland, Terschelling en Schiermonnikoog.

Belangrijke factoren die het voorkomen van vlinders bepalen zijn het microklimaat en de aanwezigheid en conditie van voedselplanten. Vanwege het open, zandige karakter heersen er in de duinen over het algemeen extreme condities. De echte 'duinbewoners' zijn in staat zich aan deze omstandigheden aan te passen. Vlinders hechten behalve aan voedselrijke omstandigheden ook aan bepaalde vegetatiestructuren, die ze gebruiken ter oriëntatie of beschutting.

In een aantal gevallen is het mogelijk een relatie te leggen tussen levenscycluskenmerken van een soort en de status van deze soort. Aan de hand van Bink (1992) is geprobeerd een overzicht te krijgen welke kenmerken verband kunnen houden met het succes van vlinders in het huidige duinlandschap (zie Bijlage 15). Hiertoe is een aantal kenmerken en het huidige voorkomen van soorten binnen een groep (soorten die zijn achteruit gegaan en soorten die het goed doen) met elkaar

vergeleken. Er lijken inderdaad bepaalde patronen te bestaan (zie Tabel 1.1). Binnen de meeste groepen blijken bedreigde of afgenomen vlinders meer honkvast te zijn dan soorten die het beter doen (bv. onder de dikkopjes: Kommavlinder vs. Zwartsprietdikkopje). Bij sommige groepen is er sprake van dat in aantal afgenomen soorten specifieker zijn in de keuze van de waardplant, plaats van ovipositie en habitat. Daarnaast hebben algemeen voorkomende soorten over het algemeen meer generaties per jaar, en daaraan gekoppeld, een langere vliegperiode (bv. Kleine parelmoervlinder vs. Duinparelmoervlinder). Meer generaties per jaar betekent een groter voortplantingsvermogen (Bink 1992). Soorten met meerdere generaties per jaar zijn aangepast aan verschillen in vegetatie- en waardplanttoestand die in de loop van de seizoenen optreden. Vaak moet er daarom overgestapt worden naar een andere waardplantsoort, die veelal in een ander terrein staat. Deze vlinders zullen dus over het algemeen niet erg honkvast zijn (Bink 1992). Uit het bovenstaande blijkt dat de meeste opvallende kenmerken van soorten die achteruit gaan, namelijk honkvastheid, klein aantal generaties per jaar, korte vliegperiode en specifieke waardplantkeuze sterk aan elkaar gekoppeld zijn. Behalve deze kenmerken spelen de eisen die het vrouwtje stelt aan de plaats van ovipositie (de mate van precisie) een rol. Het is duidelijk dat de soorten die achteruit zijn gegaan of verdwenen zijn, slecht bestand zijn tegen veranderingen in het milieu. Het is hierdoor voor te stellen dat deze soorten door een gebrek aan flexibiliteit de verdwijning of een verandering in voedselkwaliteit van specifieke plantensoorten (bijvoorbeeld door vermeting of verzuring) niet overleven. Hetzelfde gaat op voor veranderingen in vegetatiestructuren, waardoor niet aan de eisen voor de ovipositie voldaan kan worden.

Tabel 1.1: Bestaat er een relatie tussen levenscycluskenmerken en het succes van dagvlinders in het huidige duinlandschap? Soorten binnen groepen worden met elkaar vergeleken. Een '+' geeft aan dat er een relatie bestaat tussen een bepaald kenmerk en de status van vlinders binnen een groep. Deze gegevens zijn gebaseerd op Bijlage 15, en zijn ontleend aan Bink (1992).

	honkvast- heid	generaties	vlieg- periode	precisie vrouwtjes	waard- plant	habitat
parelmoervlinders:	+	+	+	+		
dikkopjes:	+			+	+	+
blauwtjes:	+	+	(+)		(+)	
vos:		+	+			
witje:	+	+	+			

• sprinkhanen

Er zijn niet veel sprinkhaansoorten die aan de duinen gebonden zijn. De enige soort die in Nederland echt beperkt is tot de duinen, is de Duinsabelsprinkhaan. Omdat deze soort in omringende landen (Duitsland, België) ook in droge en warme biotopen in het binnenland voorkomt, is het niet uitgesloten dat hij vroeger ook op de Hoge Veluwe te vinden was. Tot op heden gaat het in de duinen relatief goed met deze soort, waarschijnlijk zolang grotere oppervlakten met gevarieerde duinvegetaties behouden blijven (Kleukers *et al.* 1997; Müller & Zettel 1999; Nijssen *et al.* 2001a). De Duinsabelsprinkhaan is tot in de jongste duinen te vinden, met een voorkeur voor enigszins verstoorde plekken. Mannetjes zitten vaak in Duinriet, Helm of Duinroos te zingen (Kleukers *et al.* 1997).

Ook de Blauwe Duinsprinkhaan is een karakteristieke soort van de Nederlandse duinen. Deze soort komt ook in heideterreinen voor, maar doet het daar slechter dan in de duinen (Kleukers *et al.* 1997). De soort is op droge, vegetatiearme (<50%) terreinen aangewezen. Adulten zijn xerofiel, nimfen daarentegen mesofiel. Nimfen komen dan ook in dichtere vegetatie voor. Opmerkelijk is dat de soort in het buitenland ook op antropogene plekken wordt aangetroffen, zoals bij spoorlijnen, bruinkoolmijnen en grndkuilen (Hochkirch & Klugkist 1998). Het Knopsprietje is de

kleinste veldsprinkhaan van Nederland. Deze soort is gebonden aan zandgronden, en wordt gevonden op onbegroeide plekken in de duinen en op de heide. Favoriet zijn pas vastgelegde stuifzanden met mossen, korstmossen en hier en daar wat buntgras en schaapegras (Kleukers *et al.* 1997).



Vegetatiestructuur en het daaraan gekoppelde microklimaat zijn de belangrijkste sturende factoren voor sprinkhanen. Hier de Duinsabelsprinkhaan, de enige soort die in Nederland beperkt is tot de kustduinen (foto: R. Krekels).

Voor zover bekend, is er tegenwoordig geen sprinkhaansoort in de Nederlandse duinen die op het punt van uitsterven staat. Toch is de sprinkhaanfauna sterk achteruit gegaan. Vroeger kwamen sprinkhanen massaal voor, tegenwoordig is het aantal individuen veel lager. Vooral soorten die gedurende één of meer levensstadia afhankelijk zijn van open vegetaties, zijn sterk afgenomen. Hieronder vallen bijvoorbeeld het Knopsprietje, de Bruine sprinkhaan, maar ook de Grote groene sabelsprinkhaan. Van één sprinkhaansoort is bekend dat hij helemaal verdwenen is uit de duinen. De Wrattenbijter is een eeuw geleden voor het laatst gesignaleerd in de Nederlandse duinen. Deze sabelsprinkhaan werd vroeger vooral gevonden in droge heideterreinen, stuifzandgebieden, duinen en schrale graslanden (Kleukers *et al.* 1997). De Wrattenbijter is een grote soort met een lange ontwikkelingstijd, en stelt strenge eisen aan zijn habitat (grote oppervlakte, gevarieerde vegetatiestructuren, openheid, warm microklimaat, niet te lage grondwaterstand). Deze eigenschappen maken hem kwetsbaar voor de veranderingen die al decennia lang in de duinen plaats vinden (verruiging, verdroging).

Een soort die karakteristiek is voor de vochtige duinen, is het Zanddoortje. In Nederland kan men deze soort vooral in de kuststreek vinden op oevers van plasjes, kale strandvlakten en in laagten met schaarse begroeiing. Het Zanddoortje heeft een cyclus met een snelle eiontwikkeling, en is daarnaast een goede verbreider. Deze eigenschappen maken hem geschikt om te kunnen overleven in de instabiele vochtige duinen: geschikte, schaars begroeide gebieden raken snel begroeid, zodat de sprinkhaan steeds op zoek moet naar nieuwe geschikte plekken. Het Gewoon spitskopje komt verspreid door Nederland voor, maar wordt met name op de Waddeneilanden veel aangetroffen. De belangrijkste vindplaatsen in de duinen zijn oeverzones van duinplassen of vochtige duinvalleien, maar hij komt ook voor in drogere delen (Kleukers *et al.* 1997; Folger & Handelsmann 1999). De Kustsprinkhaan is ook een soort die in Nederland grotendeels tot de kuststreek beperkt is. Deze soort wordt met name in graslanden aangetroffen, en lijkt te profiteren van vergrassing met

Duinriet. Hij wordt in vrij dichte, halfhoge grazige vegetaties gevonden, en minder in de open, droge duinen (Kleukers *et al.* 1997). Onderzoek naar sprinkhanen (Knopsprietje, Ratelaar en Kustsprinkhaan) in de duinen van Voorne wees uit dat de vegetatiestructuur, en daaraan gekoppeld het microklimaat, de belangrijkste sturende factoren zijn in het voorkomen van deze dieren. De voorkeur voor vegetatiedichtheden is soortafhankelijk, maar varieert daarnaast gedurende de levenscyclus van een soort. De distributie van sprinkhanen wordt in eerste instantie door de plaats van ovipositie bepaald, gevolgd door de ontwikkeling van de vegetatietypen en het daaraan gebonden microklimaat. Over het algemeen treedt er van de lente tot de zomer een verplaatsing op van een minder dichte vegetatie naar een dichtere vegetatie. Voor de ovipositie is voor veel soorten open terrein nodig, maar er moeten dichtbij ook mogelijkheden zijn om in de schaduw te zitten: in grote stukken die geschikt zijn voor ovipositie, maar geen mogelijkheid bieden tot schaduw, komen vaak geen adulten voor (Lensink 1963). Voor sprinkhanen grijpt het microklimaat op meerdere aspecten aan tijdens de levenscyclus: relaties zijn aangetoond met thermoregulatie, ontwikkelingstijd en reproductiesucces. In Brits onderzoek in grazige heidevelden is gekeken naar de relatie tussen microklimaat en thermoregulatie van sprinkhanen. Sommige soorten (in dit geval Knopsprietje) zijn minder goed in staat hun lichaamstemperatuur te verhogen dan andere (Wekkertje), en komen daarom niet voor in hoog gras.



In een duinplas met een ondiepe overzone en een goed ontwikkelde oevervegetatie is vaak een rijke watermacrofauna te vinden. Hier de Giltjeplak op Terschelling (foto: M. Nijssen).

Het Wekkertje is weer minder in staat zijn lichaamstemperatuur te verlagen bij hogere temperaturen, en vermijdt daarom mogelijk korter gras omdat hij anders kans loopt oververhit te raken (Willott 1997). Uit dit onderzoek blijkt dat de gebondenheid van soorten aan een bepaald microklimaat sterk bepaald wordt door de capaciteit tot thermoregulatie. Daarnaast blijkt het microklimaat sterk bepalend te zijn voor de ontwikkelingstijd van eieren, en bij sommige soorten ook voor het reproductiesucces van sprinkhanen. Laboratoriumonderzoek aan sprinkhanen toonde aan dat de groei- en ontwikkelingssnelheid toeneemt met een toenemende temperatuur. Daarnaast neemt bij de Bruine sprinkhaan het gewicht en de grootte van adulten toe met toenemende temperatuur. Met een temperatuursdaling van 5°C nam bij alle onderzochte soorten de fitness af (Bruine sprinkhaan: 58%, Knopsprietje: 56%, Wekkertje: 27%). De onderzochte soorten zijn gespecialiseerd in hoge temperaturen. Het Wekkertje, de grootste generalist van deze soorten, is het meest verspreid in

voorkomen. De Bruine sprinkhaan is ook wat algemener, maar dit komt waarschijnlijk omdat deze soort flexibel is ten aanzien van ontwikkeling en reproductie, en efficiënt kan thermoreguleren. Het Knosprietje komt alleen in warmere habitats voor (Willott & Hassall 1998).

- **loopkevers**

Karakteristieke loopkeversoorten van de duinen zijn met name xerofiele soorten van de genera *Amara*, *Cicindela*, *Cymindis* en *Harpalus*. Sommige soorten zijn echt aan de kust gebonden: *Amara curta*, *A. lucida*, *Calathus mollis*, *Cicindela maritima*, *Demetrias monostigma*, *Harpalus melancholicus*, *H. servus*, *H. xanthopus* en *Ophonus cordatus*.

Voorals *Harpalus*-soorten worden als typische bewoners van duinen en stuifzanden beschouwd. Andere xerofiele soorten komen ook veel voor op de heiden. Hiertoe behoren o.a. *Bembidion nigricorne*, *Cicindela sylvatica*, *Cymindis macularis*, *Notiophilus germinyi*, *Cymindis axillaris* en *Poecilus punctulatus* (Turin 2000).

In de afgelopen halve eeuw zijn met name deze xerofiele soorten achteruit gegaan (50% van de soorten). De meeste hiervan behoren tot de geslachten *Amara*, *Harpalus* en *Cymindis*. Zoals hierboven vermeld zijn de laatste twee geslachten stenotope bewoners van heide, duinen en schrale graslanden. Tot het geslacht *Amara* behoren naast xerofiele soorten ook een groot aantal eurytope soorten. Ook in het geslacht *Carabus* zijn relatief veel bedreigde soorten (9 van de 17), dit zijn grote ongevleugelde predatoren, vaak gevoelige indicatoren voor de kwaliteit van (half-)natuurlijke habitats (Desender & Turin 1989).

Een complex aan factoren beïnvloedt de samenstelling van de loopkeverfauna. Voor het grootste deel wordt de grootte van populaties van typische duinsoorten gestuurd door het klimaat, zowel door het macro- als microklimaat (temperatuur en vochtgehalte). *Calathus mollis*, een echte duinsoort, geeft de voorkeur aan een temperatuur van 19 tot 28°C, en een hoge vochtigheidsgraad. *Phylan gibbus* prefereert juist hogere temperaturen (30-40°C) en een lage vochtigheidsgraad (Smit *et al.* 1981). Het lijkt er dus op dat xerofilie (droogteminnend) en thermofilie (warmteminnend) soortafhankelijk is onder de duinloopkevers.

Laboratoriumexperimenten met 15 *Harpalus*-soorten lijken echter uit te wijzen dat de meeste loopkeversoorten die op zandbodems leven eerder xerofiel dan thermofiel zijn. De korrelgrootte van het zand luistert zeer nauw voor loopkevers. Groffe korrels zand houden slecht water vast, en vormen dus een geschikt substraat voor xerofiele soorten. Fijne korrels zand houden beter water, en daardoor ook warmte, vast dan grof korrelig zand. Fijne korrels zijn dus beter geschikt voor thermofiele soorten. Veel van de psammofiele loopkevers ('zandsoorten'), zoals *Harpalus* en *Dyschirius*, zijn gravers. In dit opzicht lijkt fijn substraat beter voor de typische zandsoorten. Zo blijken *Harpalus anxius* en *H. smaragdinus* een sterke voorkeur te hebben voor fijn zand.

Alhoewel psammofilie voornamelijk gebaseerd is op een combinatie van microklimatische eisen van soorten, speelt de textuur van het zand dus ook een (directe) rol (Thiele 1977). Behalve vocht en temperatuur, heeft wind, en daaraan gekoppeld, de aanvoer van zand, ook een belangrijke invloed op het voorkomen van loopkevers (Smit *et al.* 1981).

Op de Waddeneilanden blijkt vliegcapaciteit geen voorwaarde voor de aanwezigheid van soorten; er werd geen verschil gevonden in het aandeel gevleugelde soorten van soorten die op de Waddeneilanden worden aangetroffen en die van het vasteland. De verdeling van soorten en de soortenaantallen op de eilanden worden voornamelijk bepaald door de aanwezigheid van geschikte habitats, en niet door verschillen in dispersiecapaciteit (Turin 1991).

Loopkevergemeenschappen zijn zeer veranderlijk; inventarisaties in duinen (van zeereep tot binnenduin) laten zien dat er een hoge turnover is van loopkeversoorten van jaar tot jaar, wat betekent dat veel soorten bij toeval gemigreerd zijn, of slechts tijdelijk aanwezig zijn. Hooguit 50% is continu aanwezig en reproduceert (Desender 1996). Dit maakt voorspellingen aan de hand van kortlopende inventarisaties moeilijk interpreteerbaar.

- **bijen**

Bijen maken een belangrijk deel uit van de karakteristieke duinfauna. Belangrijke biotopen vormen de droge duinen, waar het zand al enigszins is vastgelegd door soorten als Buntgras. In de schrale duingraslanden zijn belangrijke voedselbronnen: Zandblauwtje, Gewone rolklaver, Muurpeper, Muizenootje, Schermhavikskruid, Kruiwilg, Dauwbraam en Duinroosje. In latere successiestadia (kalkarme duinen) bezoeken de bijen Kraaiheide en Struikheide.

Veel van de bijen die in de duinen voorkomen nestelen in de grond. Hiertoe vinden zij goede nestmogelijkheden in het Buntgrasduin. Zo legt de Waddenmetselbij (*Osmia maritima*) hier haar nest in steilkantjes aan. De Schorzijdebij (*Colletes halophilus*) is te vinden in de zeereep, waar een hoge dynamiek heerst. Zij nestelt hier op het open zand, waar zelfs aanhoudende hoge waterstanden geen schade lijken toe te brengen aan de nesten.

Bijensoorten die in Nederland gebonden zijn aan de kust, en van internationale betekenis zijn, zijn: de Waddenmetselbij (*Osmia maritima*), de IJzijdebij (*Colletes impunctatus*) en de Schorzijdebij (*C. halophilus*). Er zijn ook soorten die gebonden zijn aan open duinvegetaties, maar ook in rivierduinen en binnenlandse stuifzandgebieden voorkomen: *Andrena apicata*, *A. argentata*, de Grote zijdebij (*Colletes cunicularius*), de Donkere zijdebij (*C. marginatus*), *Lasioglossum tarsatum*, *Megachile circumtata*, Zilveren fluitje (*M. leachella*) en de Kustbehangersbij (*M. maritima*).

Bovengenoemde soorten vertonen veel overeenkomsten in hun levenswijze. Met uitzondering van de Schorzijdebij (fourageert op *Aster tripolium*), de Donkere zijdebij (*Fabaceae*), de Grote zijdebij (*Salix*) en *Andrena apicata* (*Salix*) zijn alle bovenstaande bijensoorten polylectisch. Alle soorten nestelen in de zandgrond, soms geaggregeerd. Alleen *Megachile leachella* en *M. circumtata* willen daarnaast ook wel in bovengrondse holletjes nestelen. De bijen vliegen zowel in het voorjaar (Grote zijdebij, *Andrena apicata*), vroege zomer (*Lasioglossum tarsatum*, Waddenmetselbij) als in de zomer (*Megachile circumtata*, Zilveren fluitje, Kustbehangersbij, Donkere zijdebij). *Andrena argentata* is de enige bivoltiene soort en vliegt zowel in het voorjaar als in de zomer.

Hoewel de meeste 'duinbijen' gebonden zijn aan droge zandgrond, is de Rietsigaargalbij (*Hylaeus pectoralis*) een soort die juist optimaal voorkomt in natte duinvalleien en langs duinmeertjes. Ook dit is een polylectische, univoltine soort. Zoals de naam al zegt nestelt deze bij in oude *Lipara*-gallen in Riet (*Phragmites australis*). De nauw verwante Duinmaskerbij (*Hylaeus spilotus*) is gebonden aan duinstruwelen. Deze soort nestelt in holle stengels.

Met name de specialisten zijn kwetsbaar voor veranderingen in het milieu. In tegenstelling tot de generalisten zal een afname in voedings- of nestmogelijkheden direct leiden tot een (lokale) afname van individuen. Over het algemeen zullen soorten die in de grond nestelen sterker bedreigd zijn dan soorten die bovengronds nestelen, omdat hier de meeste verstoringen plaats vinden (vegetatiearme delen groeien dicht). Zoals gezegd komt in de duinen deze wijze van nestelen juist het meeste voor. Ook kunnen bijen gelimiteerd worden door de beschikbare voedselbronnen. In de regel zijn voedselspecialisten eerder bedreigd dan generalisten. In de duinen zijn de meeste soorten echter polylectisch (generalist). Toch kunnen ook deze soorten beperkt worden door de hoeveelheid beschikbaar voedsel. Veel soorten die afhankelijk zijn van bloemrijke schraalgraslanden, zijn bedreigd (Westrich 1989).

- **spinnen**

Ook voor spinnen geldt dat het voorkomen voor een groot deel bepaald wordt door vegetatiestructuur en microklimaat (Duffey 1968; Van der Aart 1973; Bonte *et al.* 2000). De verspreiding van spinnen is niet statisch: het voorkomen verandert met seizoenen, en met veranderingen in de vegetatie en microklimaat; de eisen aan het

milieu wisselen met het stadium waarin de spinnen verkeren (Duffey 1968; Bonte *et al.* 2000).

Diersoorten die karakteristiek zijn voor de duinen, zijn in staat om met de extreme omstandigheden die hier heersen (hoge temperaturen, veel wind) om te gaan. Uit onderzoek aan duinspinnen blijkt er geen correlatie te zijn tussen de grootte van een soort en zijn tolerantie voor hoge temperaturen (Almquist 1970) of uitdroging (Almquist 1971). Wel werd geconstateerd dat (binnen een soort) de nimfen gevoeliger voor uitdroging zijn dan adulten. Een hoge windsnelheid verlaagt de tolerantie voor uitdroging sterk. Spinnen die zich in de vegetatie ophouden zijn veel toleranter voor wind dan spinnen die in de grond leven (Almquist 1971). Kleine spinnen kunnen over het algemeen goed koloniseren door meevoering met de wind. Van grotere soorten zijn de vrouwtjes te zwaar, waardoor de kans veel kleiner is dat elders een populatie opgebouwd kan worden, alleen nimfen kunnen meegevoerd worden door de wind (Noordam 1996).

In de zeereep komen vooral hygrofiele (bv. *Gnathonarium dentatum*) en halofiele (bv. *Erigone arctica*) soorten voor. Eén van de meest algemene soorten is *Baryphyma maritima*. Karakteristieke soorten zijn: de Kustrenspin (*Philodromus fallax*), Kustspringspin (*Sitticus distinguendus*) (mogelijk komt deze niet meer voor) en de wolfspin *Arctosa perita* (Noordam 1996). In instabiele milieus als de zeereep (waar overspoeling af en toe plaats vindt) moeten soorten in staat zijn zich aan sterke fluctuaties aan te passen. De spin *Erigone arctica* wordt regelmatig aangetroffen op de Strandvlakte van Schiermonnikoog. Deze spin heeft een grote reproductiecapaciteit, en is daarnaast een goede verbreider (ballooning onvolwassen en jonge adulten, lopende vrouwtjes, verplaatsing van adulten en onvolwassenen door wind over het wateroppervlak). Adulte vrouwtjes kunnen zelfs een overspoeling van vijf weken overleven. Deze spin kan echter slecht tegen grote predatiedruk, parasieten en is waarschijnlijk ook niet concurrentiekrachtig. Succesvolle diersoorten in de zeereep behoren tot de r-strategen. Bij verdere successie wordt het habitat geschikter voor K-strategen, die goed bestand zijn tegen competitie en het ontwijken van predatoren (Smit *et al.* 1981).

In het hele duin komt de Zandspringspin (*Sitticus saltator*) voor. Deze soort is afhankelijk van veel kaal zand. Een karakteristieke soort van het open duin is de (Grote) Duinkrabspin (*Xysticus ninnii*). Vanaf de zeereep tot diep in het duin ligt vaak kaal zand met daarin pollen Helm. Hierin komen veel bijzondere soorten voor, die gebaat zijn bij het koelere microklimaat dat door Helm wordt geboden, zoals de Slanke mierspringspin (*Synageles venator*) en de springspin *Marpissa nivoyi*. In de mos/korstmosvlaktes met open Duinroosvegetaties met nog kaal zand heerst een zeer warm microklimaat. Onder collembolen komen alleen droogteresistente soorten (*Xenylla maritima*) voor, die pas in de herfst actief worden. Ook spinnen binnen dit ecotoop (die voor een groot deel zijn aangewezen op collembolen voor voedsel) zijn herfst/winteractief: bijvoorbeeld de dwergspinnen *Typhocrestus digitatus* en *Pelecopsis nemoraloides*. Ook komen er een paar grote wolfspinnen voor, waaronder de Grote panterspin (*Alopecosa fabrilis*), die de hitte ontlopen door woonbuizen in de grond te bouwen. In de dichter begroeide kruidvegetaties of kruipwilgstruwelen met humeuze bodem komen ook bijzondere soorten voor: de wolfspin *Arctosa lutetiana* en de Kaardespinnen (*Argenna subnigra*). Deze soorten worden niet gehinderd door Duinriet. Naarmate de struik- en boomlaag toeneemt wordt de spinnenfauna minder uniek (Noordam 1996).

• mierenleeuwen

Mierenleeuwen zijn typische duinbewoners, maar komen ook op binnenlandse heiden voor. De larven vereisen kale zandige plekken. Larven kunnen alleen in droog zand prooien (m.n. kevers, mieren, spinnen en pissebedden) vangen. Ze komen vaak voor bij kleine eikenbosjes, overhangend Duinriet, Zandzegge en andere planten die beschutting geven aan de trechters. Op zuidhellingen komen meer exemplaren voor, hoewel de aanwezigheid van open, wat uitgesleten duinen belangrijker is. Korrelgrootte en de kans op verstuiven zijn vermoedelijk beperkende factoren. Mierenleeuwen prefereren randen die beschutting tegen instuiven van zand en regen bieden (Struijk 1996). De dieren hebben een voorkeur voor mozaïeken van

heidevegetaties en zandige droge duinvegetaties (Gallio-Koelerion). Waarschijnlijk biedt heidevegetatie meer stabiliteit, dus een grotere overlevingskans. De ecotopen waar de mierenleeuwen voorkomen zijn dynamisch: als ergens een open plek ontstaat onder de vegetatie wordt het zand weggestoven, waardoor er afdakjes ontstaan. Mierenleeuwen ontbreken in de zeereep, in verruigde vegetaties en vrijwel in bossen. In Nederland komen twee (niet algemene) mierenleeuwensoorten voor: *Eoroleon nostras* en *Myrmeleon formicarius*. *E. nostras* zit in het hele duingebied, maar de verspreiding van *M. formicarius* is vrijwel beperkt tot de kalkarme duingebieden ten noorden van Bergen aan Zee. De soorten komen naast elkaar voor. *M. formicarius* wordt echter meestal op plekken die niet bedakt zijn aangetroffen, terwijl *E. nostras* meestal onder afdakjes te vinden is. Redenen waarom *M. formicarius* in veel lagere aantallen voorkomt in kalkrijke duinen kunnen zijn dat geschikte ecotopen ontbreken (heidevegetaties en zandige droge duinvegetaties), en dat onbegroeide stukjes zand sneller dichtgroeien dan in de kalkarme duinen (overlevingskansen zijn kleiner, ook gezien de lange levenscyclus van twee jaar). Verder komen in de kalkrijke duinen meer konijnen voor. Hoewel deze ervoor zorgen dat er open plekken ontstaan, worden bij een te grote dichtheid van konijnen de eventueel aanwezige trechtertjes te vaak verstoord. De larven worden dan ook vooral aangetroffen op plekken die gemeden worden door konijnen, met name steile duinhellingen, uitgeholde ruitpaden en duindoornstruweel (Boer 1999). Mogelijk heeft *E. nostras* minder last van bovengenoemde factoren die in de kalkrijke duinen spelen.

- **mieren**

Mieren die algemeen voorkomen in de duinen, maar elders in Nederland zeldzaam zijn, zijn de Gele veldmier (*Lasius meridionalis*), Buntgrasmier (*Lasius psammophilus*), de Satermier (*Formica exsecta*; boreale soort) en de Stengelslankmier (*Leptothorax albipennis*). De Gele veldmier bouwt zijn nest in het zand. Op deze plekken ontstaan grote zandheuvelds, die in de duinen geheel begroeid zijn met grassen. Het vrouwtje van de Gele veldmier sticht haar kolonie door binnen te dringen in de kolonie van de Buntgrasmier. Zoals de naam al zegt komt de Buntgrasmier vooral voor in Buntgrasvegetaties, en is hier de meest dominante soort. Toch komt hij ook wel voor in andere vegetaties met een groot aandeel zand, op speelweiden en langs paden. De Satermier is alleen te vinden in de kalkarme duinen. Hier bevindt hij zich in Struikheide- of Kraaiheidevegetaties, in vele (kleine) koepels bij elkaar. Ook de Stengelslankmier is te vinden in de heidevelden, en is hier zeer algemeen. De kolonies bevinden zich in afgestorven takjes van Struikheide. Deze mier is wijd verspreid over het hele duingebied, en komt o.a. voor in Duindoornstruweel en in open bossen (Boer & De Gruyter 1999).

De diversiteit van mierengemeenschappen (Jardan *et al.* 1993), en daarmee ook de interspecifieke concurrentie neemt toe met de voortschrijdende successie (Galle *et al.* 1998). Uit analyse van verspreidingsgegevens in de duinen van Schiermonnikoog blijkt dat het aantal mierensoorten en de totale diversiteit van de mierenfauna sterk positief gecorreleerd zijn met de ouderdom van de terreinen en de daarmee samenhangende structuurdiversiteit van bodem en vegetatie. De dichtheid van nesten en werksters van de pionierssoort *Lasius niger* (de Wegmier) bleek sterk af te nemen met een toenemende ontwikkeling van bodem en vegetatie in de oudere duinvaleien, mede door concurrentie met *Lasius flavus* (Gele weidemier).

Alhoewel de Wegmier overal in Nederland voorkomt, ontbreekt hij in gesloten vegetaties. Op de Strandvlakte (Schiermonnikoog) kwam deze soort vooral voor in open vegetaties op lage duintjes. De Rode steekmier (*Myrmica rubra*) en de Moerassteekmier (*M. scabrinodis*) werden gevonden in zodes van Rood zwenkgras. Deze zodes zijn aantrekkelijk omdat hier veel wortelluizen op zitten, en omdat er luchtballen in de zodes achterblijven tijdens overstroming. De Gele weidemier (*Lasius flavus*) komt voornamelijk voor in oudere duinvaleien. Deze soort kan veel slechter tegen overstroming dan de andere drie soorten. Daarnaast vestigt deze soort zich sowieso veel langzamer in nieuwe habitats. Ondanks het ogenschijnlijk massale karakter van bruidsvluchten is de afstand waarover de meeste koninginnen zich verplaatsen gering. Bruidsvluchten vinden alleen 's zomers plaats bij droog weer en weinig wind (Boomsma 1982). Kolonies bevinden zich meestal in zandige vegetaties

of kruidenvegetaties met een groot aandeel aan grassen of zeggen (Boer & De Gruyter 1999). In de kalkarmere heideduinen van Schiermonnikoog is de mierendiversiteit hoger dan in de graslanden die gedomineerd zijn door *L. flavus*. De mierengemeenschappen zijn sterk regionaal verschillend; op de andere, kalkarmere Waddeneilanden verloopt de mierenkolonisatie geheel anders (Verbeek 1983).

Onderzoeken in verschillende Europese landen (Finland, Hongarije, Polen) hebben aangetoond dat de verspreiding van mieren in de duinen grotendeels wordt bepaald door vegetatiestructuur en microklimaat. Het aantal en de conditie van dode twijgjes op de grond is hierbij een sturende factor, evenals de samenstelling van de bodemfauna (Galle 1992; Jordan *et al.* 1993; Galle *et al.* 1998). Van de Gele weidemier (*Lasius flavus*) is bekend dat de werksters het broed in het nest verplaatsen onder invloed van temperatuursveranderingen. Op warme dagen wordt het broed naar de noordkant gebracht, op koele dagen naar de zuidkant. Om thermoregulatie mogelijk te maken, mag het mierennest dus niet tussen te hoge vegetatie staan; bij voortdurende schaduw is de temperatuur te laag voor het broed. De Gele weidemier is voor een belangrijk deel afhankelijk van de aanwezigheid van wortelluizen als voedselbron (Dean *et al.* 1997).

Mieren vervullen een belangrijke rol binnen het duinlandschap. Zij dragen onder andere bij aan de variatie in de samenstelling en structuur van vegetaties. Door het opgraven van zand is de bodem rondom het mierennest beter gebufferd, en zijn de aanwezige nutriënten beter beschikbaar voor opname voor planten. De grond rond de mierennesten blijkt gunstig te zijn voor minder concurrentiekrachtige soorten als Struikheide, terwijl grassensoorten vrijwel niet kunnen profiteren. Waarschijnlijk is de grond voor vergrassers te droog (Dean *et al.* 1997).

- **terrestrische molluscen**

Gaande vanaf de zeereep naar het binnenland, neemt het aantal slakken toe. De meeste soorten worden aangetroffen bij de binnenduinrand. Soorten als de Grofgeribde grasslak, Mostonnetje (beide in pionier- of kruidenvegetaties te vinden tussen mos), Heideslak, Middelste agaathoren en Scheve jachthorenslak zijn vrijwel tot het duingebied beperkt. In de natte duinvalleien met Knopbies en Kruipwilg komt de zeldzame Barnsteenslak voor. Soorten die wat algemener voorkomen maar wel in de duinen thuishoren zijn bijvoorbeeld de Gewone tuinslak en de Ruwe korfslak (De Bruyne 1997; Rijkinstituut voor Natuurbeheer 1984).

- **bodemfauna**

De samenstelling van de bodemfauna in de duinen wordt grotendeels bepaald door de vegetatie. Met de successie van bodem en vegetatie (dus van stuifzand naar bos) ontwikkelt de nematodenfauna zich ook (Zoon *et al.* 1993; De Goede *et al.* 1993). Daarnaast blijkt de bodemfauna van duinen afhankelijk te zijn van ruimtelijke structuren, zoals de structuur van wortels en scheuten (Koehler 1999).

- **libellen**

De libellenfauna in duinplassen in de kalkarme en kalkrijke duinen verschilt nogal van elkaar. Oorspronkelijk zijn de plassen op de Waddeneilanden min of meer oligotroof. De duinplassen van het vasteland zijn over het algemeen eutrofer, mede doordat veel plassen zijn geïnfiltreerd met rivierwater. Soorten als de Zwervende pantserjuffer, Tengere pantserjuffer, Glassnijder, Smaragdlibel en Zwarte heidelibel zijn hier achteruit gegaan of zelfs verdwenen (Geijskes & Van Tol 1983). Tegenwoordig overheersen soorten als Gewone pantserjuffer, Houtpantserjuffer, Watersnuffel, Lantaarntje, Paardenbijter en Steenrode heidelibel.

Onderzoek in de vastelandsduinen van Zuid- en Noord-Holland toonde aan dat de volgende elementen belangrijk zijn voor een soortenrijke libellenfauna: Ten eerste blijkt de aanwezigheid van veel waterplanten in de drijfslag gunstig te zijn (essentieel voor o.a. eiafzet en territoriale activiteit). Verder is een zeer geringe diepte van het

water van belang; dit is thermisch gezien gunstig voor de ontwikkeling van libellenlarven. Een ondiepe oeverzone biedt mogelijkheden voor een uitgebreide oevervegetatie. Het wateroppervlak is gering, en er komt geen vis voor. De vegetatie van de oever is zeer structuurrijk en de oeverlijn is grillig, wat gunstig is voor adulten ten aanzien van microklimaat en beschutting. Verder is er regelmatig een ruige grazige vegetatie in de omgeving, wat een belangrijk fourageergebied kan zijn voor de adulten. De meeste libellensoorten fourageren voornamelijk boven land of kleine wateren; boven grote wateren is er weinig te halen. Met name kwelplassen herbergen een rijke libellenfauna (Anonymus 2000). Ook ander onderzoek in de Amsterdamse Waterleidingduinen laat zien dat de libellenfauna het rijkst is in kwelplassen. De kwelplassen hebben helder water van goede kwaliteit, de water- en oevervegetaties zijn rijk ontwikkeld, en de oevers lopen geleidelijk op (Van Velzen *et al.* 1998). Een soort die karakteristiek is voor goed ontwikkelde kwelplassen is bijvoorbeeld de Glassnijder (Wasscher 1999). De geulen en kanalen met uitsluitend rietoevers zijn minder interessant (Van Velzen *et al.* 1998).

Bij de vergelijking van levenscycluskenmerken tussen dieren die succesvol zijn en dieren die achteruit gaan, valt op dat larven van soorten die zijn achteruit gegaan zich vooral tussen levende planten ophouden, terwijl andere soorten zich vaak in de modder of tussen vergane planten bevinden (zie Bijlage 16). Een achteruitgang van de watervegetatie (a.g.v. bijvoorbeeld vermesting) zou dus een belangrijke oorzaak kunnen zijn voor de achteruitgang van bepaalde libellensoorten. Ook zal een verlaging van de waterspiegel eerder negatief zijn voor deze libellen dan voor larven van soorten die in de modder kruipen. Waterplanten hebben meerdere functies voor libellen. Zo biedt vegetatie bij het wateroppervlak de larven een mogelijkheid om te schuilen en om snel op te warmen. De meeste larven die tussen waterplanten leven zijn in staat hun kleur aan te passen aan die van de omgeving, waardoor ze minder opvallen voor predatoren, en ook voor prooien (Niemeijer 2001).

Het moge duidelijk zijn dat het succes van soorten afhankelijk is van meerdere factoren. Vermoed wordt dat ook concurrentie een belangrijke rol kan spelen. Zo vormt concurrentie met de Gewone pantserjuffer mogelijk een limiterende factor voor de Zwervende pantserjuffer (Stoks 1997). Daarnaast geldt over het algemeen dat een gevarieerde vegetatiestructuur belangrijk is. Voor libellen kunnen structuren dienen als ovipositieplaats, of om uit te kunnen sluipen. Verder zijn vegetatiestructuren belangrijk om predatie te voorkomen. Zo blijkt de overleving van larven van *Lestes sponsa* (Gewone pantserjuffer) in aanwezigheid van de predator *Aeshna cyanea* (Blauwe glazenmaker) hoger te zijn in een complex microhabitat dan in een 'simpel' microhabitat (Stoks 1999).

- **watermacrofauna**

De watermacrofauna van de Nederlandse duinplassen is per type plas verschillend. Karakteristieke soorten zijn vooral te vinden in ondiepe duinwateren. Deze kunnen permanent of droogvallend, kalkrijk, kalkarm of zwak zuur, en jong of oud zijn (zie Verdonchot & Janssen 2000). Veel kenmerkende plantensoorten zijn gebonden aan vlaklopende oevers van duinmeren, waar de fluctuerende waterstand de grond afwisselend nat en droog houdt. Hiertoe behoren bijvoorbeeld Oeverkruid, Waterpunge en Kleine waterweegbree. In kalkarme plassen (Waddeneilanden) groeit hier ook Veelstengelige waterbies, Pilvaren en Moerassmele. Op droogvallende, maar vochtig blijvende randen ontwikkelt zich vaak de Draadgentiaanassociatie (o.a. Draadgentiaan, Dwergglas, Dwerggras, Dwergbloem, Dwergbies, Bleekgele droogbloem) en Wilgenstruweel. Bij een dergelijke gevarieerde, weelderige plantengroei wordt een rijke macrofaunagemeenschap gevonden, bestaande uit verschillende soorten libellen, haften, watertorren, waterwantsen, slakken en erwtemosseltjes (Rijkinstituut voor Natuurbeheer 1984). Duinplassen ontstaan in primaire duivalleien door afsnoering (van bijv. strandvlakte), of in duinvalleien, die na uitstuiving worden gevormd. Deze plassen verdrogen vaak 's zomers en stuiven na verloop van tijd weer dicht. Soorten die in dit soort duinplassen

thuishoren, moeten dus in principe zijn aangepast aan dynamische milieus, en snel kunnen koloniseren. De volgende *Hemiptera* lijken kustwateren te prefereren: *Callicorixa concinna*, *Corixa affinis*, *C. panzeri*, *Gerris thoracicus*, *Hesperocorixa moesta*, *Notonecta viridis*, *Sigara lateralis*, *S. selecta* en *S. stagnalis*. De volgende *Coleoptera* zijn typisch voor duinplassen: *Coelambus parallellogrammus*, *Cymbiodyta marginella*, *Dytiscus semisulcatus*, *Gyrinus caspius* en *Haliplus apicalis*. *Hydroporus striola*, *Hygrotus decoratus* en *Porhydrus lineatus* komen zowel in brakke wateren als in duinplassen voor. Van de Molluscan is *Lymnaea peregra* de meest algemene soort in duinplassen, gevolgd door *Planorbis albus*, *P. crista*, *P. vortex* en *Physa fontinalis*. Voor de kolonisatiesnelheid van molluscan zijn zowel de afstand als lokale condities (vegetatiedichtheid, frequentie droogval) van belang (Leentvaar 1997). Uitdroging is een belangrijke factor die vooral van invloed is op taxa met een passieve verspreiding, zoals molluscan. Ook het calciumgehalte speelt hierin mee. Hetzelfde geldt voor *Crustacea*, *Hirudinea* en *Tricladida*, die naarmate de alkaliniteit daalt verdwijnen. In infiltratiewateren komen deze groepen duidelijk meer voor dan in overige duinwateren. Andere factoren die diergroepen van elkaar onderscheiden zijn: pH, dimensie, zuurstofverzadigingspercentage, nitraatgehalte en vegetatie (Van der Hammen 1992).

2 Effecten van ver-factoren en herstelmaatregelen op abiotiek en vegetatie: een overzicht

2.1 Natuurlijke ontwikkeling van duinvegetaties

Alvorens op de effecten van ver-factoren in te gaan, worden eerst de autonome vegetatie-ontwikkelingen in de duinen beschreven in afhankelijkheid van de belangrijkste sturende processen. Dit overzicht is voor een deel ontleend aan Nijssen *et al.* (2001).

2.1.1 Sturende processen in de duinen

In het duinlandschap spelen diverse sturende processen een rol. Sommige van deze processen versterken elkaar, andere werken elkaar tegen. Over het algemeen spelen de meeste processen zich loodrecht op de kustlijn af. De processen zijn in te delen in vijf groepen (naar Londo 1993):



Verstuiving is een belangrijk proces bij duinvorming. Het zorgt onder meer voor reliëf en daardoor voor een verscheidenheid aan standplaatscondities (foto: F.A. Bink).

Duinvormende processen

Het belangrijkste proces bij duinvorming is verstuiving van zand door wind. Op sommige locaties vindt ophoping van zand plaats, meestal als gevolg van zandinvang door vegetatie. Op andere locaties vindt uitstuiving plaats. Bij uitstuiving van kuilen tot aan het grondwater ontstaan vochtige duinvalleien of duinplassen. Door verstuiving

ontstaat reliëf wat de basis vormt voor een verscheidenheid aan standplaatscondities. Vanaf de zeereep landinwaarts neemt de windkracht sterk af en neemt de vegetatiebedekking toe, waardoor verstuiving een steeds kleinere rol speelt. Kleinschalige verstuiving in de oude duinen is meestal een gevolg van graafactiviteit door Konijnen. Hierbij kan kalkrijk zand aan de oppervlakte komen, wat tot een plaatselijke buffering van de bodem leidt en diversiteit van het abiotische milieu vergroot. Een neveneffect van wind is de aanvoer van zout, de zogenaamde 'sea-spray'. Aangezien veel plantensoorten niet tegen hoge zoutgehaltes bestand zijn, heeft de sea-spray een behoorlijke invloed op de vegetatie.

Bodemprocessen

Regenwater zorgt voor uitspoeling van kalk en mineralen uit de bodem. Vanaf de zeereep landinwaarts worden de duinen ouder en hebben dus langer aan dit proces blootgestaan. De oudste duinen zijn daarom het verst uitgeloogd. Met name in de op zichzelf kalkarme duinen in het Waddengebied ontstaan zeer kalkarme bodems. Bij een toename van de vegetatie neemt het gehalte aan organische stof in de bodem toe en daarmee ook het waterhoudend vermogen. Een hoog kalkgehalte in de bodem bevordert de afbraak van organisch materiaal, een laag kalkgehalte heeft accumulatie van organisch materiaal tot gevolg. Door deze bodemprocessen ontstaan gradiënten in zuurgraad en nutriëntenaanbod van de bodem.

Hydrologische processen

Door het invangen van regenwater ontstaat er in een duinmassief een ondergrondse zoetwaterbel. Het oppervlak van de bel is lensvormig, waarbij de hoogte van de bel grotendeels afhankelijk is van de breedte van het duinmassief. Door de lensvorm vindt afstroming van zoet water plaats naar de randen van het duinmassief. Wanneer het regenwater langere tijd in de kalkrijkere lagen van de bodem verblijft lossen er kalkdeeltjes en mineralen in op. Wanneer dit kalkrijke water in duinvalleien of aan de binnenduinrand aan de oppervlakte komt, zorgt dit voor een verhoging van de abiotische diversiteit, met name op uitgeloogde bodems van de oude duinen. Op sommige plaatsen ontstaan er contactzones tussen de 'zoete' duinen en zout zeewater, bijvoorbeeld door het ontstaan van slufters bij het doorbreken van een duinenrij.

Biotische processen

Naast abiotische processen spelen ook biotische processen een rol in de ontwikkeling van duinvegetaties. De vegetatieontwikkeling zelf heeft een grote invloed op de abiotische condities. De ophoping van organisch materiaal in de bodem is reeds genoemd. Daarnaast beïnvloedt de vegetatie de plaatselijke hydrologie door een verhoogde verdamping. Ontwikkeling van bossen en struwelen zorgt voor luwte, waardoor verdere successie wordt gestimuleerd.

Invloed van de mens

De duinen van het vasteland en de Waddeneilanden zijn al sinds lange tijd door mensen bewoond. Menselijke activiteit heeft daarom een grote rol gespeeld in de vorming van het huidige duinlandschap. De invloed van de mens is met name in de 20^{ste} eeuw zodanig toegenomen dat men van aantasting kan spreken. Vóór die tijd was de invloed van de mens gering, maar groot genoeg om voor landschappelijke verrijking te zorgen (zie verder paragraaf 1.1). Door beweiding, lichte bemesting en hooien van schrale duingraslanden ontstaan vaak zeer soortenrijke, schrale tot matig voedselrijke graslanden.

Kalkrijke en kalkarme duinen

De Nederlandse duinen verschillen sterk in kalkgehalte; ten noorden van Bergen zijn de duinen kalkarm (Waddendistrict; gehalte aan verweerbare mineralen 6-8%), bezuiden daarvan kalkrijk (Renodunaal District; gehalte aan verweerbare mineralen

13-17%). In de kalkrijke duinen zijn de kwartskorrels in het zand omgeven door een dun laagje ijzeroxide, waardoor het zand een bruingele kleur heeft. In de kalkarme duinen van de Wadden ontbreekt dit; daar is het zand nagenoeg wit. IJzerhoudend zand is zwaarder en vochtiger, verkleit makkelijker en verstuift daarom minder snel onder invloed van wind. In de Wadden vindt dus van oorsprong meer verstuiwing plaats. Afwezigheid van kalk ten noorden van Bergen hangt samen met de herkomst van het zand (pleistocene afzettingen in Noordzee) en met een mindere aanspoeling van schelpenmateriaal (geen banken in omliggende zee en bovendien is de kustlijn in loop der tijd teruggeweken), met bovendien een andere soortensamenstelling (dikschalige Kokkel i.p.v. dunschalige, makkelijk verweerbare Strandschelpen). Ontkalking gaat op Waddeneilanden ook veel sneller. Ontkalking is een belangrijk vegetatiebepalend proces, want ook in de kalkarme duinen ligt het kalkgehalte aanvankelijk (in primair aanstuivend zand uit de zeereep en in jonge duinen) boven de 0,3%, de kritische grens voor kalkminnende vegetatietypen, zoals bv. het Duindoornstruweel. Als gevolg van verschillen in kalkgehalte zijn struwelen bijvoorbeeld veel beter ontwikkeld in de kalkrijke duinen, terwijl Kraaiheidevegetaties alleen in de kalkarme duinen voorkomen.

Het duinlandschap is grofweg in drie onderdelen op te splitsen, waarbij de hierboven beschreven processen in de verschillende onderdelen een belangrijke of juist ondergeschikte rol spelen. De droge duinen staan buiten de invloed van het grondwater. Verstuiwing en uitloging van de bodem spelen er een relatief grote rol. De natte duinen staan onder invloed van het grondwater, waardoor verstuiwing nauwelijks meer optreedt. Uitloging van de bodem wordt gedeeltelijk tenietgedaan door de bufferende werking van het grondwater. De binnenduintrand betreft zowel droge als natte terreindelen, maar wordt als gevolg van een kleinschalig reliëf en het optreden van kwelplekken gekenmerkt door een groot aantal gradiëtsituaties. Daarnaast is de invloed van de mens in de binnenduintrand groot.

Bij de beschrijving van de ontwikkeling en aantasting van de duinvegetaties zal de hierboven beschreven driedeling worden gehanteerd. De beschrijvingen zijn voor een belangrijk deel gebaseerd op Westhoff & Van Oosten (1991), Schaminée *et al.* (1995, 1996) en Van der Meulen *et al.* (1996).

2.1.2 Vegetatieontwikkeling in de droge duinen

Natuurlijke ontwikkeling

Duinvorming begint op de strandvlakte en wordt in gang gezet als aan vier voorwaarden wordt voldaan: voldoende aanvoer van zand, een groot oppervlak voor transport van zand, aanwezigheid van een overheersende windrichting en vastlegging van zand. Dit laatste gebeurt in de windschaduw van levende of levenloze objecten, waar kleine zandheuveltjes worden opgeworpen. Hier kan Biestarwegras *Elymus farctus* kiemen en vestigen. Met zijn oppervlakkige wortelstelsel maakt deze pionier gebruik van het weinige zoete water dat door de regen in de grond is gebracht. Verder gebruikt de plant mineralen in vers door de wind aangevoerd zand. Biestarwegras vangt het zand met haar spruitenbundels en doorgroeit het vervolgens snel met haar wortels, om daarna weer nieuwe spruiten aan te leggen. Zo vindt snel ophoging van de primaire duintjes plaats. Door capillaire werking van het zand en de zoete neerslag vormt er een zoetwaterbel onder het duintje. Dan zijn de omstandigheden ideaal voor de kieming en vestiging van Helm *Ammophila arenaria*. Deze soort is nog beter in staat om met de duintjes mee te groeien. Naarmate het opgebouwde jonge duintje hoger wordt, raakt Biestarwegras in de moeilijkheden met haar watervoorziening door haar ondiepe wortelstelsel. De zeer diep wortelende Helm neemt het dan volledig over. De groei van Helm stagneert wanneer het maaiveld van het duin niet meer door aanstuiving opgehoogd wordt. Dan ontstaat voedselgebrek (geen nitraten meer aangevoerd) en bovendien wordt het wortelstelsel dan aangetast door Nematoden, waarschijnlijk in samenwerking met bodemschimmels.

Meerdere primaire duintjes gaan vervolgens met elkaar versmelten, zodat een doorlopende duinenrij (zeereep) ontstaat. De duinenrij landinwaarts wordt dan de voormalige zeereep genoemd. De zeereep kan slechts een bepaalde hoogte bereiken (bv. 10m op Waddeneilanden), omdat daarboven de wind zo sterk wordt dat Helm het zand niet meer kan vasthouden. Wanneer de strandvlakte tussen de nieuwe zeereep en de voormalige zeereep niet geheel van de zeeïnvloeden wordt afgesloten, ontstaat er een nieuwe situatie waarbij processen als slibafzetting en uitstuiving een rol kunnen gaan spelen. Na begroeiing van dergelijke strandvlaktes spreken we van een 'groen strand'. Indien een deel van de voormalige strandvlakte tussen de nieuwe en voormalige zeereep volledig van de zee is afgesloten, ontstaat een verzoeting van het milieu. Doordat de duinen zich enige tientallen meters boven zeeniveau verheffen, is er een opbolling van het grondwater tot enkele meters boven zeeniveau. De mate van opbolling hangt af van neerslagoverschot en duinbreedte. Bij vorming van een nieuwe duinenrij zal het grondwater vooral in de dichtst bij zee gelegen valleien stijgen. Op deze plekken gaan zich vegetatiesuccessiereksen ontwikkelen. De 'hygroserie' in de lagere, natte en vochtige delen (primaire duinvalleien en duinplassen; zie paragraaf 2.1.3) en de 'xeroserie' in de hogere, droge delen (op de lijzijde van de duintjes waar minder zand wordt aangevoerd).

De eerste stadia van de xeroserie zijn de reeds besproken Biestarwegras- en Zandhaver-Helmgemeenschappen. Deze gaan over in de Duinzwenkgras-Helmgemeenschap en vervolgens, als beweiding uitblijft, in Duindoornstruweel. Bij verdere ontkalking is de expositie van de duinhelling van belang voor het verdere verloop van de successie. Op de rijkere, meer beschaduwde noord- en westhellingen van het Waddendistrict ontstaat de Eikvaren-Kraaiheidegemeenschap (pH=2,8-4,4), bij een iets kalkrijkere bodem het Eikvaren-Kruipwilgstruweel. Hierin zijn verschillende soorten mossen goed vertegenwoordigd. De schralere zuid- en oosthellingen zijn meer geëxponeerd; de temperaturen zijn hoger overdag en de afbraak van humus verloopt sneller. Hier ontwikkelt zich de Duinbuntgrasgemeenschap (Waddendistrict), bij een iets kalkrijkere bodem (pH=7) de Duinsterretjesgemeenschap (Waddendistrict en Renodunaal District), waarin veel korstmossen voorkomen. Het zand is dan nog humusarm of humusloos.



In oude Buntgrasvegetaties kan tussen de ijle grassen een enorme diversiteit aan korstmossen voorkomen (foto: M. Nijssen).

In het Waddendistrict kan de Duinbuntgrasgemeenschap zich verder ontwikkelen tot de droge duinheide, al dan niet met bosopslag. Vindt beweiding plaats dan dit hier nog een stadium tussen, dat van de Schapegras-Walstrogemeenschap. In het Renodunaal District ontwikkelt de Duinsterretjesgemeenschap zich tot gemeenschappen met een dichtere tot gesloten soortenrijkere begroeiing met veel kruiden, mossen en korstmossen: Duinpaardebloem-associatie (pH=5,6-6,7), Duinschapegras-associatie (pH=4,8-6,2) en de Wondklaver-Nachtsilene-associatie op de noordhellingen (pH=5,6-6,7). Verder gaande in de richting van de stabiele open binnenduinen wordt de kalkarme fase van de Duinschapegras-associatie aangetroffen, mits het humusprofiel goed ontwikkeld is. Is dat niet het geval, wordt het Buntgrasduin aangetroffen (beide pH=3,5-4,3). Plaatselijk kunnen zich dwergstruwelen van Kruipwilg of Wilde Liguster ontwikkelen.

Oorspronkelijke vegetatiestructuur en microklimaat

De Buntgrasvegetatie wordt gekenmerkt door meest laagblijvende planten en een goed ontwikkelde korstmoslaag. Door het open karakter en de ligging op zuidelijk geëxponeerde hellingen kent deze vegetatie een droog en warm microklimaat (Stoutjesdijk & Barkman 1987). Met name korstmossen warmen sterk op (Shreeve 1990) en regenwater dringt nauwelijks door in de bodem. De goed ontwikkelde droge duinheiden kennen een dichtere vegetatiestructuur, maar kale plekken en (korst)mosvegetaties komen voor. Het microklimaat is er warm en droog, maar minder extreem dan in Buntgrasvegetaties. Kraaiheide-Eikvaren vegetaties liggen op noordhellingen en hebben een dichte en vrij hoge vegetatiestructuur en een goed ontwikkelde moslaag, waardoor deze een vrij koel en gebufferd microklimaat kennen.

2.1.3 Vegetatieontwikkeling in de vochtige duinen

Natuurlijke ontwikkeling

De hygroserie begint bij het ontstaan van een duinvallei door het afsluiten van een strandvlakte door een nieuwe duinenrij of door het uitstuiven van een kuil tot grondwaterniveau. Bij een lage grondwaterstand kan een vallei dieper uitstuiven, waarna bij een verhoging van de grondwaterspiegel een duinplas ontstaat. In natte duinvalleien die jaarlijks niet of slechts korte tijd droogvallen, kan de hygroserie beginnen met verschillende plantengemeenschappen. In jonge duinplassen en primaire duinvalleien met wisselende waterstanden staat de Waterpunge-Oeverkruidgemeenschap. Deze kan zich bij verdere ontkalking en aanwezigheid van enige milieudynamiek op den duur ontwikkelen tot de gemeenschap van Veelstengelige waterbies en, na droogvallen in combinatie met betreding, tot de Draadgentiaan-gemeenschap. Als slib gaat ophopen gaan deze daarna over in de gemeenschap van Drienvrige en Zwarte zegge en uiteindelijk in de climaxvegetatie behorende tot de gemeenschap van Grauwe wilg en Kruipwilg. Is of wordt de duinplas dieper, bv. als gevolg van kustaangroei, dan komen watervegetaties voor. Aanvankelijk de gemeenschap van Ongelijkbladig fonteinkruid (met veel Kranswieren), daarna de Rietgemeenschap en eventueel het verbond der Grote Zeggen.

In vochtige duinvalleien die jaarlijks lange tijd droogvallen hangt de ontwikkeling van de hygroserie af van de snelheid van de successie. Is deze plotseling, bijvoorbeeld door kunstmatige afsnoering, dan raakt de bodem bedekt met Blauwwieren, die door actieve stikstoffixatie de bodem geschikt maken voor verdere vegetatie-ontwikkeling. Hetzelfde gebeurt als de successie geleidelijk is, maar het substraat veel organisch materiaal bevat. Bevat het substraat weinig organisch materiaal, dan ontwikkelt de gemeenschap van Strandduizendguldenkruid en Sierlijke vetmuur. Tenslotte kan in meer brakke omstandigheden de Parnassia-Duinrusgemeenschap ontwikkelen. Uiteindelijk gaan al deze gemeenschappen in principe over in de Knopbiesgemeenschap, waarin veel bijzondere plantensoorten voorkomen. Voor een succesvolle kieming van Knopbies moet aan twee voorwaarden worden voldaan: een grondwaterstand even boven het maaiveld in het late voorjaar en een weinig begroeide bodem (beter gezegd: een niet dichtgeslagen bodem als gevolg van

blauwwieren). De gemeenschap is bovendien afhankelijk van een kleine hoeveelheid kalk. Deze wordt door lokale kwel aangevoerd in primaire duinen en in de binnenduinrand. De verdere vegetatiesuccessie kan weer verschillen. De Knopbiesgemeenschap kan zich lang handhaven, mits inundaties en buffering aanwezig blijven. Bij verdrinking ontstaat de gemeenschap van Drienvrige en Zwarte zegge, bij lichte verzuring door verdere ontkalking de Wintergroen-Kruipwilgheide, bij verzuring en daardoor ophoping van organisch materiaal in een zwak brak milieu de Kraaiheide-Dopheidegemeenschap (natte duinheide) en bij overstuiving met zand (waardoor verdroging en mineralisatie optreedt) de Addertong-Duinrietgemeenschap. Bij verdere verdroging, verzuring en ophoping van organisch materiaal ontwikkelt de Kruipwilg-Kraaiheidegemeenschap. Soms kan Berkenbos opslaan.

De meeste hygroyten hebben zoveel water nodig dat een regelmatige toevoer uit het grondwater (via capillaire opstijging) van minimaal 2 mm/dag een vereiste is. In een verticaal traject van slechts ca. 10 cm neemt de aanvoer af van 4 mm/dag tot bijna nihil. Een geringe verlaging van de grondwaterstand (bv. van slechts 10 cm) kan al de genadeslag van plantengemeenschappen uit de hygroserie zijn. Het is ook de reden waarom de overgangen tussen de hygroserie en de xeroserie op hellingen zo scherp zijn en dat veranderingen snel kunnen plaatsvinden. Hiermee is duidelijk dat verdroging sterk negatieve effecten heeft.



Knopbiesgemeenschappen komen voor in vrij jonge kalkrijke duinvalleien. De gemeenschap is zeer rijk aan plantensoorten, waaronder veel orchideeën (foto: F.A. Bink)

Oorspronkelijke vegetatiestructuur en microklimaat

Pioniersituaties in duinvalleien hebben een zeer open vegetatiestructuur en een zandige bodem. Hierdoor kan het oppervlakkig sterk uitdrogen, maar vlak onder het oppervlak is de bodem vochtig. In de winter is het grondwaterpeil zodanig hoog dat grote delen van een duinvallei onder water staan, ook in latere successiestadia. Door successie van de vegetatie wordt de structuur dichter en vindt er ophoping van organisch materiaal plaats, waardoor het microklimaat koeler en vochtiger wordt. De pioniervegetaties van duinplassen zijn vrij open. De Riet- en Zeggemoerassen van verdere successiestadia hebben een vrij dichte tot zeer dichte vegetatiestructuur.

2.1.4 Vegetatieontwikkeling in de binnenduinrand

Natuurlijke ontwikkeling

De intacte binnenduinrand wordt gekenmerkt door een sterk gevarieerd patroon van plantengemeenschappen. De ontwikkeling van de verschillende gemeenschappen verloopt grotendeels zoals in de droge en natte duinen. Echter, als gevolg van kleinschalig reliëf, het optreden van kalkrijke kwel en contactzones met brak of zout water op de hoge kwelders van het Waddengebied, zijn de aanwezige gemeenschappen vaak soortenrijker dan in de duinen zelf. Hoewel vegetatiekundige gegevens grotendeels ontbreken, is er een redelijke inschatting te maken van de aanwezige plantengemeenschappen. In de lage delen komen, afhankelijk van de kwelsituaties, kalkrijke zeggenmoerassen (*Caricion davallinae*) en kalkarme zeggenmoerassen (*Caricion nigrae*) voor en in een verder ontwikkelingsstadium soortenrijke vochtige duinheiden (*Salici-Empetretum*, *Empetro-Ericetum*). Op plekken met iets meer dynamiek kwamen waarschijnlijk pioniergemeenschappen voor van het Dwergbiezenverbond (*Nanocyperion*). Op de droge plekken kwamen Buntgrasvegetaties en Kraaiheidevegetaties voor.



De vegetatie in een intacte binnenduinrand is vaak rijk ontwikkeld als gevolg van een kleinschalig reliëf, kalkrijke kwel en extensief agrarisch gebruik. Hier een situatie in Normandië (foto: F.A. Bink).

Structuur

De structuur van de cultuurgraslanden is over het algemeen gesloten, maar de hoogte en dichtheid van de vegetatie is met name afhankelijk van het beheer. Begrazing zorgt plaatselijk voor een open vegetatiestructuur, met name op hogere, droge delen. Bij hooibeheer verandert de vegetatiestructuur zeer abrupt. Vroeger werden echter nooit grote delen in één keer gemaaid, waardoor er in tijd en ruimte een grote verscheidenheid in structuur aanwezig was.

2.2 Effecten van ver-factoren op abiotiek en vegetatie

In deze paragraaf worden de effecten van vermesting, verzuring en verdroging op abiotiek en vegetatie besproken. In Nederland bestaat atmosferische depositie vooral uit $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ en NO_x -verbindingen. Deze stoffen zijn voornamelijk afkomstig van o.a. elektriciteitscentrales, verkeer, industrie en veehouderij. Het is lastig om de effecten

van deze stoffen te onderscheiden, omdat ze zowel verzurend als eutrofiërend kunnen werken. Verschillen in bodem- en watertype (buffercapaciteit, pH, vochtigheid) bepalen welk effect overheersend is.

2.2.1 Effecten van ver-factoren in de droge duinen

De vegetatie-ontwikkelingen in de Amsterdamse Waterleidingduinen kunnen model staan voor de veranderingen die zich in de 20^e eeuw hebben afgespeeld in de jonge kalkrijke duinen. Aan de hand van luchtfoto's uit 1938, 1958, 1968, 1979 en 1985 worden de vegetatiestructuurontwikkelingen beschreven (Ehrenburg *et al.* 1988; Appelman *et al.* 1990). Het oppervlak open zand nam af van resp. 4, 2, 1, 2, 2%. Vooral open kruid/mos-vegetaties namen af: resp. 50, 45, 18, 15, 14%. Dit gebeurde ten faveure van open, laag struweel: 35, 40, 56, 50, 50%. Ook hoge struwelen en bossen namen in bedekking toe. Tot 1958 was er dus vrij veel open vegetatie, daarna begon het open struweel toe te nemen, hetgeen vanaf 1968 ook dichter werd. De open vegetatie verdween waarschijnlijk door weggevallen Konijnenbegrazing, als gevolg van de myxomatose-uitbraak in 1954. Daarnaast is de grondwaterstand gestegen sinds de jaren vijftig. Bovendien werden verstuingen actief beteugeld, zodat Duindoornstruwelen opsloegen. De laatste decennia heeft ook atmosferische depositie aan de afname van open vegetaties bijgedragen. Deze vinden we nu vooral in de hoogste, meest geëxponeerde terreindelen. Hier hebben de Konijnen zich geconcentreerd na vernatting en verstruweling van de omliggende gronden. In het Voornes duin was oorspronkelijk veel meer open zand aanwezig: 22, 20, 5 en 4% in resp. 1934, 1959, 1972 en 1980. Open vegetaties namen af van 13, 18, 7, 6%, ten faveure van open laag struweel en vooral loofbos. Ook in het Noordhollands Duinreservaat kwam vroeger kaal zand veel meer voor dan tegenwoordig, vooral in kleinschalige mozaïekpatronen in de vegetatie (uit foto's van de eerste helft van de vorige eeuw blijkt dat duidelijk). Nu staat daar mos of gras (Rienk Slings, PWN). In de oude delen van de Amsterdamse Waterleidingduinen zijn relatief weinig vegetatiestructuurveranderingen opgetreden.



VER-factoren leiden meestal tot een homogene vegetatie. Wanneer deze factoren achterwege blijven, zoals hier op Fanø, kan de vegetatie zich ontwikkelen zonder eenvormig te worden (foto: M. Nijssen)

Er zijn in de Nederlandse kustduinen duidelijke verschillen in bodemchemische samenstelling, die met name de beschikbaarheid van fosfor beïnvloeden. Hierdoor

zijn er grote verschillen in gevoeligheid voor atmosferische depositie (leidend tot verzuring en vooral vermesting). In het kalk-, aluminium- en ijzerarme Waddendistrict is de fosforbeschikbaarheid relatief hoog, omdat het bij lage pH niet gefixeerd wordt als ijzer- en aluminiumfosfaat. Als gevolg hiervan zijn de kalkarme duinen stikstofgelimiteerd. Atmosferische depositie heeft hierdoor een duidelijke, stimulerende rol gehad in de vergrassing met Helm. Dit wordt versterkt door het negatieve verband tussen strooiselafbraak en stikstofmineralisatie, samen met de slechte afbraak van Helm. Hierdoor is de vastlegging van stikstof in micro-organismen vermoedelijk betrekkelijk gering en de beschikbaarheid voor de vegetatie hoog. Dit leidt tot een snelle recycling van nutriënten en daarmee tot verdere groeistimulatie en dominantie. De sterke koppeling tussen biomassa en stikstofmineralisatie betekent dat de kalkarme duinen sterk reageert op een lagere strooiselproductie als gevolg van herstelmaatregelen (Kooijman *et al.* 1998; Kooijman *et al. in press*).

In het ijzerrijke en van oorsprong kalkrijke Renodunaal district lijkt de fosforbeschikbaarheid de sleutelfactor voor de productiviteit van de vegetatie te zijn, terwijl stikstof deze volgt. In kalkhoudende bodems is de fosforbeschikbaarheid laag door de vastlegging als calciumfosfaat. De productie van de vegetatie en de strooiselinput worden hierdoor geremd. De stikstofmineralisatie wordt hierdoor ook geremd, en daarnaast vermoedelijk extra door de hoge biologische activiteit van stikstofimmobilisatie door micro-organismen. In ondiep ontkalkte bodems is de calciumfosfaat opgelost, waardoor de fosforbeschikbaarheid en productiviteit toenemen. De stikstofmineralisatie vertoont eveneens een optimum. In ontkalkte bodems wordt fosfor voor een deel vastgelegd in ijzer- en aluminiumfosfaat, waardoor de fosforbeschikbaarheid, productie en stikstofmineralisatie afnemen. De relatief zwakke koppeling tussen biomassa en stikstofmineralisatie in met name kalkhoudende bodems en de vermoedelijk hoge microbiële stikstofvastlegging betekenen mogelijk wel dat het effect van herstelmaatregelen op de stikstofmineralisatie en productiviteit betrekkelijk gering is. Door de microbiële activiteit bij een lagere strooiselinput lager is, kan een deel van de voorheen microbiële vastgelegde stikstof mogelijk alsnog vrijkomen voor de vegetatie, als een soort nalevering. De rol van atmosferische depositie in het Renodunaal district bestaat vooral uit het versnellen van de van nature aanwezige neiging tot verruiging in (deels) kalkhoudende bodems. Door verzuring wordt de fosforbeschikbaarheid vergroot, vermesting vergroot de stikstofbeschikbaarheid, terwijl de hogere productie ook nog tot verdere verzuring en hogere fosforbeschikbaarheid leidt. De belangrijkste aanzet voor vergrassing lijkt in het Renodunaal district echter een afname in begrazingsintensiteit te zijn (Kooijman *et al.* 1998; Kooijman *et al. in press*).

De gevolgen van vergrassing in droge duingraslanden zijn te vergelijken met de verschijnselen die zich in andere systemen, zoals kalkgraslanden en heiden, voordoen. In kalkarme duinen zijn Helm en Zandzegge de belangrijkste vergrassers, in de kalkrijke duinen zijn het Duinriet en Strandkweek (Van der Meulen *et al.* 1996). Zodra de vegetatie als gevolg van vergrassing hoger en dichter wordt, houdt waarschijnlijk ook de begrazing door Konijnen op. Dit versterkt het proces. In een experiment leidde het buitensluiten van Konijnen binnen twee jaar tot het volledig dichtgroeien van de vegetatie en de dominantie van Duinriet en andere ter plekke aanwezige grassen (Ten Harkel & Van der Meulen 1996; Ten Harkel 1998). De biomassa neemt toe, de lichtbeschikbaarheid af, de interceptie van stikstofdepositie neemt toe en de turnover en mineralisatie nemen toe, welke dan weer leiden tot een hogere biomassaproduktie. Deze positieve feedbacks dragen bij tot de instandhouding en versterking van de vergrassing. Karakteristieke lage grassen (bv. Buntgras), kruiden (bv. Duinpaardebloem, Muizenootje, Rolklaver, Grote thijm, Duinviooltje, Echt walstro, Zandblauwtje, Gewone vleugeltjesbloem, Kandelaartje, Maanvaren), mossen en korstmossen verdwijnen. In het Buntgrasduin zijn t.o.v. de historische referentie 10 van de 14 soorten korstmossen verdwenen, is de bedekking hiervan afgenomen van 50% tot 3%, zijn een beperkt aantal hogere planten verdwenen, is de bedekking met Helm en Duinriet toegenomen van 30% tot 90% en is de bedekking met Buntgras afgenomen. De bedekking met mossen is gelijkgebleven, maar er is nu dominantie van twee soorten waaronder Grijs Kronkelsteeltje (Veer *et al.* 1993; Veer 1998).



Onder andere doordat verstuiving actief werd bestreden, ontwikkelde zich in de kalkrijke duinen omvangrijke Duindoornstruwelen (foto: H.M. van Steenwijk).

Hierbij spelen concurrentie om licht bij volwassen overblijvende planten en remming van kieming bij annuëlen een bepalende rol, mogelijk ook de concurrentie om voedingsstoffen. Soortenrijke, grazige, lage duingraslanden veranderen in soortenarme, onbegraasde, dichte, hoge grasruigtes. Noordhellingen vergrassen sneller dan zuidhellingen. Ook de variatie in structuur neemt af. In de loop van de tijd verandert met de vegetatie ook het bodemprofiel. Er wordt meer biomassa geproduceerd en meer organisch materiaal in de bodem opgenomen; het humusprofiel ontwikkelt zich verder. De effecten van verzuring zijn waarschijnlijk vooral indirect: toxische effecten van vrijkomende aluminium-ionen, beschikbaarheid van fosfaat (gering bij $\text{pH} > 6,5$ of $\text{pH} < 4,5$) en vorm van beschikbare stikstof (nitraat bij hoge pH, ammonium bij lage pH). Het buffermechanisme tegen verzuring is in het Renodunaal district de carbonaatbuffer, in het Waddendistrict de silicaat- en kationomwisselingsbuffers (Van der Meulen *et al.* 1996).

Door de vastlegging van duinen (zowel door menselijk ingrijpen als door algemene verruiging) treedt er geen verstuiving meer op. Hierdoor verdwijnen karakteristieke soorten als Zandblauwtje en Hondsviooltje, die aan verstuiving zijn aangepast (Westhoff & Van Oosten 1991) en treedt er waarschijnlijk een versnelde ontkalking op van de bodem door het ontbreken van buffering door vers zand. Tenslotte kunnen Zandzegge en Duinriet sterk gaan woekeren in droogvallende duinvalleien, waarna ze vanuit de verdroogde vallei de omringende duingraslanden kunnen koloniseren (Weeda *et al.* 1994).

In sommige gebieden treedt geen vergrassing, maar vermossing op. Vermossing met Grijs Kronkelsteeltje vindt vooral plaats op kalkarme tot kalkloze substraten. De verandering van een korstmosrijke naar een mosrijke vegetatie gaat gepaard met een afname van de bodem-pH van 7.0 naar 3.6. Korstmosrijke vegetaties zijn beperkt tot een pH tussen 5.7 en 6.3 in de bovenste bodemlaag (Ketner-Oostra & Sykora 2000). In het Noordhollands Duinreservaat woekert Grijs Kronkelsteeltje vooral op met organisch materiaal vastgelegde stuifplekken, waar vroeger Buntgras- en korstmosvegetaties voorkwamen. Daarnaast lijkt de soort te profiteren als door verdroging de regenwaterinvloed in de bodem toeneemt (verzuring). Grijs Kronkelsteeltje verdwijnt na overstuiving met zand (niet noodzakelijk kalkhoudend zand). In het Noordhollands Duinreservaat was de bedekking eind jaren '80 het hoogst, sindsdien lijkt van een afname sprake (Rienk Slings, PWN). De bedekking is

het hoogst in het overgangsgebied van kalkarm naar kalkrijk duin, zelfs hoger dan in de kalkarme delen. Het overgangsduin was een actief stuivend gebied, waar veel organisch materiaal is opgebracht om delen vast te leggen.

Het oprollen van mostapijten kan gebeuren door vogels (op zoek naar larven van langpootmuggen), maar is vooral een spontaan proces wat optreedt onder invloed van wind en stromend water, als de moslaag een bepaalde dikte bereikt. Dit bevordert de concurrentiekracht van Grijs Kronkelsteeltje, omdat planten die door de moslaag heen groeien worden opgetild ('uprooting'). Bovendien kan de soort lange perioden van droogte overleven en kunnen losgemaakte mosfragmenten zich opnieuw vestigen, als geschikte kiemingsbodem (kaal zand) door brand of erosie beschikbaar komt (Equihua & Usher 1993).



Vergrassing met Duinriet en Zandzegge en verstruweling met Amerikaanse Vogelkers in een droge duinvallei op Vlieland (foto: M. Nijssen).

Door de hogere en dichtere vegetatiestructuur en door ophoping van strooisel in verruigde vegetaties is het microklimaat waarschijnlijk verschoven van zeer droog en warm naar gematigd koel en vochtig (Stoutjesdijk & Barkman 1987). Over microklimaat in met Grijs Kronkelsteeltje vermoste vegetaties is niets bekend. Vanwege de open structuur van de kruidlaag en vaak zuidelijke expositie heerst er een warm microklimaat. Dit microklimaat is waarschijnlijk vochtiger dan in intacte Buntgrasvegetaties, aangezien kaal zand en korstmossen oppervlakkig sterker uitdrogen dan mossen (Stoutjesdijk & Barkman 1987). In duinheiden is door de geringe verandering in vegetatiestructuur het microklimaat waarschijnlijk slechts weinig veranderd.

2.2.2 Effecten van ver-factoren in de vochtige duinen

In tegenstelling tot de hogere delen, zijn de duinvalleien nat of vochtig en door de invloed van het kalkrijke geworden grondwater ook beter gebufferd tegen verzuring. Vroeger besloegen de natte en vochtige duinvalleien waarschijnlijk ongeveer een derde van de totale duinoppervlakte. Valleien in enigszins oorspronkelijke toestand komen nu alleen nog voor op de Waddeneilanden, het Zwanewater en Voorne's duin (Van der Linden *et al.* 1994).

Eén van de belangrijkste aantastende factoren die in de duinen spelen, is de totale vastlegging van duingebieden. Hierdoor ontstaan er van nature geen nieuwe

duinvalleien meer. Het ontstaan van pioniersituaties is zodoende geheel afhankelijk van menselijk beheer. In oudere duinvalleien zijn zowel vermesting, verzuring als verdroging factoren die de vegetatiesuccessie beïnvloeden. Vaak zijn de gevolgen van deze factoren moeilijk te scheiden.

Een daling van de grondwaterstand leidt tot een afname van de watervoorziening voor planten. Vooral een- of tweejarige planten verdwijnen snel, langlevende soorten met wortelstokken overleven langer. Daarnaast leidt verdroging tot een betere bodemdoorluchting, wat in niet zure, organische duinvallei-bodems tot stimulering van de mineralisatie van opgehoopt organisch materiaal leidt. Hierdoor komen plotseling relatief grote hoeveelheden nutriënten beschikbaar, waarop de vegetatie verruigt met Kruipwilg, Duinriet, Pijpenstrootje en Biezenknoppen. De verminderde toevoer van kalkrijk water, gesterkt door de invloed van regen, leidt tot uitputting van het buffercomplex en dus tot verzuring. Dit heeft het verdwijnen van basofiele kruidachtige soorten in de natte heidevegetaties tot gevolg, zoals Verfbrem, Stekelbrem, Gevlekte orchis en Welriekende nachtorchis. Het uiteindelijk verdwijnen van Dopheide, Kraaiheide en minder gevoelige kruidachtige soorten als Tormentil is waarschijnlijk het gevolg van concurrentie om licht met snel groeiende grassen als Pijpenstrootje. Door verzuring wordt de mineralisatie geremd en hierdoor wordt slecht verteerd humus geaccumuleerd, waarop verdrogingsvegetaties zich ontwikkelen. Uiteindelijk ontstaat er een minder gevarieerde vegetatie met boom- en struweelopslag en dominantie van enkele, vaak hoogopgaande soorten (Van der Linden *et al.* 1994; De Graaf *et al.* 1997).



Vermossing met Grijs Kronkelsteeltje vindt plaats op kalkarm tot kalkloos substraat. Wanneer de moslaag dikker wordt breekt deze vaak open. Ook vogels pikken de moslaag open op zoek naar voedsel (foto: M. Nijssen).

In open duinwateren heeft vermesting vaak een achteruitgang van planten van voedselarme wateren tot gevolg (bijvoorbeeld Kranswieren) en een woekering van Klein kroos *Lemna minor* of, in combinatie met verdroging, Riet. Verzuring leidt tot een afname van plantensoorten van (zwak)gebufferde wateren, zoals Kranswieren en Ongelijkbladig fonteinkruid. Indien de verzuring voor langere tijd aanhoudt, verdwijnen ook andere soorten uit de Oeverkruidklasse, zoals Duizendknoopfonteinkruid en Witbloemige waterranonkel. Door verhoging van kooldioxide- en ammoniumgehaltes profiteert aanvankelijk Vlottende bies, en bij verdergaande verzuring Knolrus. Bij iets lagere gehalten gaan ondergedoken mossen domineren. In aanwezigheid van bicarbonaat gaan knolrus en veenmosses domineren. Isoëtide soorten met een boreale verspreiding zijn niet zozeer gevoelig

voor verzuring, maar verdwijnen nu uiteindelijk door lichtgebrek. De werkingsmechanismen zijn uitgebreid beschreven door Bellemakers *et al.* (1993) en Brouwer *et al.* (1996). Verzuring kan direct als gevolg van depositie van stikstof- en zwavelverbindingen ontstaan, of indirect door toestroming van door regen beïnvloed grondwater. Tevens kan na verdroging verzuring optreden, op twee manieren: ten eerste doordat bufferende kwelstromen wegvallen. Ten tweede zullen, doordat er nu aërobe condities heersen, opgeslagen ijzersulfiden oxideren tot zwavelzuur. Door verzuring van het oppervlaktewater worden afbraakprocessen geremd, waardoor organische, nutriëntrijke sliblagen ontstaan.

2.2.3 Effecten van ver-factoren in de binnenduinrand

De belangrijkste aantastingen van extensieve cultuurgraslanden in de binnenduinrand op de Waddeneilanden zijn bemesting, verdroging, overbeweiding en ontgroning (Westhoff & Van Oosten 1991). Door ontgroning zijn vaak grote stukken geëgaliseerd waardoor veel kleinschalige hoogtegradiënten zijn verdwenen. Juist deze gradiënten zijn mede verantwoordelijk voor de hoge soortenrijkdom van deze terreinen. Door bemesting zijn de meeste graslanden omgevormd tot hoge productiegraslanden, waarin plantensoorten van voedselarme condities niet kunnen voorkomen. De belangrijkste oorzaken van verdroging zijn drinkwaterwinning en afwatering van landbouwgebieden. Verdroging verkleint het oppervlak van vochtige graslanden en vermindert de aanvoer van kalk en mineralen vanuit het grondwater. Daarnaast kan bij verdroging interne vermesting optreden door een verhoogde mineralisatie van het in de bodem aanwezige organisch materiaal.

2.3 Effecten van herstelmaatregelen op abiotiek en vegetatie

2.3.1 Effecten van herstelmaatregelen in de droge duinen

De grootste bedreiging van de Nederlandse droge duinen wordt gevormd door vergrassing van de soortenrijke duingraslanden: de sterke toename in dominantie van enkele hoopopgaande gras- en zeggesoorten en het hiermee gepaard gaande verlies aan biodiversiteit van kleine kruiden, mossen en korstmossen (zie paragraaf 2.2.1). Herstelmaatregelen moeten dan ook vooral gericht zijn op het terugdringen van de vergrassing.

Maaïen

Eenmalig maaïen blijkt weinig zin te hebben. Jaarlijks maaïen en afvoeren daarentegen leidt tot een significante verbetering in soortensamenstelling, waarbij het aantal soorten 65-85% van de referentie bedraagt, zij het vaak in lagere bedekking en frequentie. De biomassa neemt af met 75% na twee jaar en 80% na zeven jaar. De bedekking van de vergrasser neemt gestaag af en is na zeven jaar nog een paar procent. De lichtbeschikbaarheid neemt toe. In de kalkhoudende duinen zijn er geen aanwijzingen dat de nutriëntbeschikbaarheid door maaïen sterk afneemt. De daling in biomassa zou mede veroorzaakt kunnen zijn door vraat door Konijnen in de voor hen aantrekkelijker vegetatie. In de ontkalkte duinen is de afname in biomassa vermoedelijk het gevolg van de sterke stikstoflimitatie die zich heeft ontwikkeld. Jaarlijks maaïen heeft een vertragend effect op de daling van de pH als gevolg van bodemverzuring in (deels) kalkhoudende bodems. Maaïen lijkt vooral op kleine schaal toepasbaar, aangezien het op grote schaal maaïen van een onregelmatig duinterrein op praktische problemen stuit. Mogelijk is dit voor specifieke situaties als soortenrijke noordhellingen een optie. Deze conclusies zijn gebaseerd op onderzoek in vier locaties in het Renodunaal district (Kooijman *et al. in press*).



Begrazing leidt vrijwel altijd tot een afname van de bedekking, hoogte en biomassa van hoge grassen (foto: F.A. Bink).

Plaggen

Plaggen in ont kalkte duinen leidt na zeven jaar tot een hoger aantal en meer karakteristieke soorten dan niets doen. In de (deels) kalkhoudende locaties is het aantal soorten min of meer gelijk aan de blanco, maar twee locaties hebben zich wel van een aanvankelijke dip hersteld. De vestiging betreft in het algemeen karakteristieke soorten an open duingrasland, maar in kalkhoudende bodems is de opslag van Duindoorn mogelijk een probleem, en in de ondiep ont kalkte bodems de vestiging van soorten van zuurdere standplaatsen, waardoor soorten van kalkhoudende bodems mogelijk versneld verdwijnen. Na zeven jaar is de biomassa toegenomen tot ongeveer het niveau van jaarlijks maaïen. Bij afwezigheid van Konijnen zal dit verder omhoog gaan. In een van de kalkhoudende locaties zou fosforlimitatie een rol kunnen spelen. Dit is mogelijk het gevolg van de hogere pH en sterkere fosforvastlegging, maar de opslag van de stikstofbinder Duindoorn zal zeker ook een rol spelen. De (ondiep) ont kalkte gebieden krijgen bij plaggen juist te maken met een sterke stikstoflimitatie. Deze conclusies zijn gebaseerd op onderzoek in vier locaties in het Renodunaal district (Kooijman *et al. in press*). Bij plaggen in kalkarme situaties is er ook verhoging van de pH zichtbaar, doordat kalkrijk zand aan de oppervlakte komt (Van der Meulen *et al.* 1996). Ook Roelofs *et al.* (1996) melden dat plaggen, eventueel in combinatie met bekalken weer geschikte bodemcondities oplevert voor karakteristieke plantensoorten van voedselarme, zwakgebufferde bodems. Hoewel karakteristieke soorten terugkeren, lijkt plaggen nog niet te leiden tot soortenrijke duingraslanden. Met name Buntgrasvegetaties op kalkarme duinen blijken moeilijk te herstellen. Terugkeer van karakteristieke plantensoorten na herstelmaatregelen blijft vaak achterwege. Aangezien de zaadbank van plantengemeenschappen van droge biotopen slechts kort kiemkrachtig is (meestal minder dan 5 jaar) moet er een bronpopulatie van karakteristieke soorten in de buurt zijn voor succesvol herstel (Bakker *et al.* 1996). Waarschijnlijk hebben maatregelen direct naast een nog (redelijk) intacte vegetatie daarom de meeste kans van slagen.

Ketner-Oostra & Sykora (2000) concluderen dat het handmatig afplaggen van een door Grijs Kronkelsteeltje gedomineerde vegetatie op Terschelling (200m², tot op de minerale laag) niet resulteert in een herstel van korstmosvegetaties. Een te sterke bodemverzuring door uitloging was hiervan de belangrijkste oorzaak. Alleen diep

plaggen tot op kalkrijke bodemlagen heeft mogelijk resultaat. Het reactiveren van voormalige stuifkuilen of het creëren van dynamische voorduinen is echter zinvoller.

Branden

Branden is een mogelijke maatregel voor het herstellen van verruigde duingraslanden en droge duinheiden. Droge duinheidevegetaties werden vroeger gebrand of gemaaid. Voor Kraaiheide is branden funest en lijkt maaien of kleinschalig plaggen een betere beheersmaatregel. Bij branden wordt biomassa vernietigd en werkt de as bufferend op de bodem. Er is echter nog weinig ervaring met branden als beheersmaatregel. Van te voren moet goed worden bepaald hoe lang, hoe heftig en wanneer gebrand moet worden voor een optimaal effect. Ook de werking van brand op een eventueel aanwezige zaadbank is niet duidelijk, maar waarschijnlijk vermindert de kiemkracht van veel zaden bij te hoge temperaturen.



Het konijn is in de duinen de belangrijkste grazer. Sinds de konijnenpopulaties door myxomatose en VHS zijn gedecimeerd, neemt de vergrassing en verstruweling van open vegetaties toe (foto: <http://www.db.uac.pt/vertebrados/vertprojm.html>).

Begrazing

Begrazing leidt in zowel open duingrasland, vergraste vegetaties als duinheide tot een afname van hoge grassen (bedekking, hoogte en biomassa) en strooisel en tot een toename van de moslaag en de lichtbeschikbaarheid. Een toename van het aantal soorten vindt echter vrijwel alleen plaats in de vergraste vegetaties. Het maakt hierbij uit in welke duinzone begrazing plaatsvindt. In het Zwanenwater (Waddendistrict) leidt begrazing tot een toename van het aantal karakteristieke soorten en hier is begrazing eveneens in staat de vergrassing tegen te gaan en voor een uitbreiding van de oppervlakte aan open duingrasland te zorgen. In de ondiep ontkalkte locatie Duin en Kruidberg (Renodunaal district) leidt begrazing echter niet tot een hoger aantal soorten en is begrazing ook niet in staat de verruiging (in dit geval vooral verstruweling) tegen te gaan. De verschillende respons op begrazing wordt veroorzaakt door een verschillende regulatie van nutriëntbeschikbaarheid. In de zure bodems van het Waddendistrict is er een sterke koppeling tussen biomassaproductie en stikstofmineralisatie, vermoedelijk door een relatief hoge beschikbaarheid voor de vegetatie en betrekkelijk lage stikstofvastlegging door micro-organismen. Hierdoor leidt afname van de strooiselininput door begrazing tot een forse reductie van zowel stikstofmineralisatie en biomassaproductie. In de (deels) kalkhoudende bodems van het Renodunaal district is de koppeling tussen biomassaproductie en

stikstofmineralisatie zwak, vermoedelijk door een relatief hoge stikstofvastlegging in micro-organismen en lage stikstofbeschikbaarheid voor de vegetatie. Begrazing leidt hier niet tot een verlaging van stikstofmineralisatie en biomassaproductie. Bij lagere strooiselininput als gevolg van begrazing neemt de activiteit van micro-organismen vermoedelijk af, waardoor een deel van de oorspronkelijke microbieel vastgelegd stikstof mogelijk alsnog beschikbaar kan komen voor de vegetatie, als een soort nalevering. Deze conclusies zijn gebaseerd op onderzoek in 12 locaties verdeeld over zowel de kalkrijke als kalkarme duinen, waarbij gewerkt is met begrazingsdichtheden variërend van 5 tot 91 GVE/100 ha/jaar. Hierbij werd vooral met runderen begraasd, in mindere mate ook met schapen en paarden (Kooijman *et al. in press*).

Vergelijkbare resultaten worden beschreven door Ehrenburg *et al.* (1995) en De Bonte *et al.* (1999). Runderbegrazing in het zeedorpenlandschap van de Amsterdamse Waterleidingduinen (30 stuks jongvee op 130 ha van mei tot december) leidde na vier jaar tot een afname van hoge grasvegetaties ten faveure van lage kruidenvegetaties. De bedekking met Duindoornstruweel veranderde echter nauwelijks. De oppervlakte kaal zand nam licht toe, vooral bij drinkpompen. Karakteristieke planten namen nauwelijks in bedekking toe. Het is dus vooral de vegetatiestructuur die verandert onder invloed van begrazing en niet de vegetatiesamenstelling. Een evaluatie van vijf jaar begrazing in Meijndel gaf aan dat vooral storingssoorten als gevolg van begrazing toenamen, maar ook het totale aantal plantensoorten. Duinriet en Zandzegge werden teruggedrongen, terwijl de oppervlakte open zand met mossen en korstmossen was toegenomen. Bovendien waren meer mozaïekvegetaties aanwezig.

Begrazing van nog (redelijk) intacte Buntgrasvegetaties is waarschijnlijk geen goede maatregel. De kans is groot dat deze vegetaties bij begrazing overgaan in een Duinstruisgrasvegetatie (Westhoff & Van Oosten, 1991), waardoor ook de laatste Buntgrasvegetaties verloren kunnen gaan. Bij extensief begrazingsbeheer kunnen deze meest intacte plekken waarschijnlijk beter uitgerasterd worden. In sterk verruigde vegetaties is begrazing met runderen en paarden waarschijnlijk effectiever dan schapenbegrazing, aangezien schapen een aantal grassoorten, zoals Duinriet en Zandzegge nauwelijks blijken te eten (Weeda *et al.* 1994). Daarnaast trappen grotere dieren de bodem meer open, waardoor plaatselijk verstuiving kan ontstaan. Onduidelijk is nog in welke periode grazers het meest effectief zijn, in verband met verschillen in eiwitgehalte van grassoorten door het jaar heen. De meeste grote grassoorten, zoals Duinriet, zijn enkel in het voorjaar en de vroege zomer geschikt als voedselbron en worden vervolgens niet meer gegeten.

Begrazingsonderzoek in 48 duingebieden in Engeland indiceerde dat in de open vegetaties van de 'gele duinen' begrazing door vee nauwelijks nodig of zelfs ongewenst is. In duingraslanden is lichte begrazing wel nodig om de diversiteit te behouden. Koeien creëren een mozaïek van hoge en lage vegetaties, schapen een uniforme korte grasmat. Overbegrazing heeft echter zeer nadelige effecten. Duinheide is erg gevoelig voor overbegrazing en dichtheden zijn snel te hoog, maar grazen of plaggen is wel nodig om het in stand te houden. Het Konijn is in de duinen de belangrijkste begrazer; effecten zijn in 70% van de onderzochte kwadranten aangetoond (Boorman 1989). Ook Everts *et al.* (2000) concluderen dat Konijnenbegrazing in de Amsterdamse Waterleidingduinen meer bijdraagt aan de diversiteitsvergroting dan vee. Konijnen grazen voornamelijk op laaggrazige vegetaties, vee heeft een voorkeur voor hogere vegetaties. Veebegrazing lijkt voorwaarden te scheppen voor Konijnenbegrazing, doordat Kruipwilgstruweel, ruigten en vochtige vegetaties opener en lager worden. In de eerste helft van de meetperiode hielden Konijnen vergrassing in pionier- en mosvegetaties en duingrasland tegen, maar door een afname van de Konijnenpopulatie neemt de vergrassing en verstruweling sinds begin jaren '90 weer toe.

Verstuiving

Gereactiveerde stuifkuilen (afgegraven tot op blonde zand) blijven min of meer actief, maar breiden zich op de schaal van het landschap ook in ca. twintig jaar nauwelijks

uit. De vastlegging van stuivend zand wordt vermoedelijk versterkt door de huidige stikstofdepositie, vooral in het Waddendistrict, waardoor de kans op het uit de hand lopen van verstuivingen kleiner is dan vroeger. De activiteit van stuifkuilen is nog niet precies te voorspellen, maar lijkt zowel afhankelijk van de vorm van de kuilen en de ligging in het landschap, als van het weer, waarbij natte jaren mogelijk tot extra vastligging leiden en hoge stormactiviteit tot extra verstuiving (Kooijman *et al. in press*). In de Kennemerduinen is een paraboolduin over een oppervlakte van 12 ha helemaal kaal gemaakt. Dit heeft zich nu tot een lopend duin ontwikkeld. Het vrijmaken van een dergelijk grote oppervlakte is nodig om de verstuiving langdurig (tientallen jaren) zonder hernieuwd ingrijpen aan de gang te houden. Er vindt uitstuiving plaats tot op het grondwater, waardoor nieuwe duinplassen en natte duinvalleien ontstaan. De uitgangssituatie voor afplaggen was landbouwgrond met weinig natuurwaarden (Rienk Slings, PWN).

Verstuiving heeft zowel positieve als negatieve effecten van de vegetatie. Door de vorming van een nieuwe uitgangssituatie worden pioniervegetaties gestimuleerd. In het Renodunaal district zet de ontwikkeling naar duingrasland wel in, maar leidt op een termijn van twintig jaar echter niet tot soortenrijke duingraslanden, mede door de continue aanvoer van zand. Verstuiving leidt verder tot een afname van duingrasland door de omvorming in pioniersituaties en voortschrijdende vergrassing en verstruweling. Lichte overstuiving heeft door het tegengaan van verzuring weer wel een positief effect op in de buurt liggende, reeds aanwezige duingraslanden wat betreft het handhaven van soorten van kalkhoudende bodems en het tegengaan van versnelde successie. Ook in het Waddendistrict leidt verstuiving tot het tegengaan van verzuring en meer kleine kruiden. Een mogelijk nadeel van verstuiving in het Waddendistrict is echter dat dit een stimulering van Helm, de grote vergrasser, tot gevolg kan hebben. Deze conclusies zijn gebaseerd op onderzoek in vier locaties in zowel het Renodunaal als het Waddendistrict (Kooijman *et al. in press*). Het instuiven van neutraal of subneutraal licht-kalkhoudend en basenrijk zand afkomstig van 'blowouts' of uit de voorduinen bleek een belangrijke factor voor het instandhouden van de korstmosrijke eerste stadia van het *Violo-Corynephorum* op Terschelling, en het tegengaan van Grijs Kronkelsteeltje. Een hele lichte overstuiving lijkt hiervoor voldoende (Ketner-Oostra & Sykora 2000).

Samenvattend

Kooijman *et al. (in press)* doen op basis van hun onderzoek de volgende aanbevelingen voor herstelbeheer:

- In de kalkhoudende delen van het Renodunaal district hebben soortenrijke duingraslanden waarschijnlijk een goede kans, gezien de geringe productiviteit en de natuurlijke begrazing door Konijnen. Jaarlijks maaien en afvoeren is een goede optie voor duingraslanden op kleine schaal. Plaggen lijkt niet zo'n goede maatregel, vanwege de opslag van Duindoorn. Begrazing lijkt wel een goede maatregel, hoewel verschraling uitblijft. Verstuiving moet alleen op kleine schaal worden toegepast, omdat grootschalig verstuiven leidt tot het verdwijnen van duingraslanden ten gunste van pioniersituaties.
- In de ondiep-ontkalkte delen van het Renodunaal district zijn duingraslanden zeldzaam, maar door het overgangsmilieus in principe zeer soortenrijk. Er is een sterke neiging tot vergrassing en verstruweling. Jaarlijks maaien is waarschijnlijk een goede maatregel. Plaggen is minder geschikt, omdat het leidt tot de vestiging van zuurtolerante mossen en het verdwijnen van soorten van zwakgebufferde milieus. Begrazing kan bestaande duingraslanden in stand houden, maar leidt niet tot het terugdringen van verruiging. Ook verstuiving kan vergrassing en verstruweling niet tegengaan. Grootschalige verruiging is hier dus met geen enkele maatregel geheel tegen te gaan.
- In de diep-ontkalkte bodems van het Renodunaal district zijn maatregelen wellicht minder noodzakelijk, tenminste wanneer het geen voormalige landbouwgrond betreft. Begrazing levert goede resultaten op, maar gewaakt moet worden voor overbegrazing. Op voormalige landbouwgrond zijn jaarlijks maaien en plaggen goede maatregelen. Verstuiving is vooral geschikt om de verzuring tegen te gaan.

- Het Waddendistrict blijkt het meest gevoelig voor atmosferische depositie en heeft sterk te leiden gehad van Helmvergrassing. Maaien en plaggen zijn niet onderzocht, maar leveren vermoedelijk goede resultaten op. Begrazing heeft tot gunstige gevolgen gehad. Verstuiving leidt tot stimulering van Helm, maar heeft positieve effecten op de pH en soortensamenstelling.

2.3.2 Effecten van herstelmaatregelen in de vochtige duinen

Herstel van pioniervegetaties van vochtige en natte locaties met behulp van plaggen of baggeren blijkt op sommige locaties succesvol. De karakteristieke plantengemeenschappen van duinplassen en -valleien zijn afhankelijk van (matig) voedselarme, zwakgebufferde omstandigheden. Deze omstandigheden lijken in ieder geval op korte termijn realiseerbaar, omdat vergaande verzuring vaak nog niet heeft plaatsgevonden in de duinen. Naast veel algemene soorten verschijnen ook karakteristieke, zeldzame soorten, zoals Draadgentiaan, Dwergbloem, Ondergedoken moerasscherm en Ongelijkbladig fonteinkruid. Zelfs op terreinen die vele jaren agrarisch zijn gebruikt, blijkt herstel van deze pioniervegetaties haalbaar. Een kiemkrachtige zaadbank blijkt in vrijwel alle gevallen nog aanwezig. Hoewel soortenrijke en karakteristieke pioniervegetaties vaak goed hersteld kunnen worden is het de vraag in hoeverre de effecten op de lange duur positief zijn. Een natuurlijke successie naar plantengemeenschappen van grote zegen duurt ongeveer 60 jaar (Westhoff & Van Oosten 1991). Bij de huidige aantasting als gevolg van atmosferische depositie en verdroging is het noodzakelijk om regelmatig beheersmaatregelen uit te voeren.



Het herstellen van pioniervegetaties op vochtige en natte locaties in de duinen is vrijwel altijd succesvol, mits de grondwaterstand hoog genoeg is (foto: M. Geertsma).

Als alleen vernattingsmaatregelen worden uitgevoerd in verdroogde duinvalleien, leidt dit niet tot de terugkeer van karakteristieke soorten. Aanvullende maatregelen zijn nodig om de vermessing terug te dringen. Ondanks dat de zaadbank grotendeels verwijderd wordt, blijken afgraven, verstuiven en afplaggen gunstig voor de flora. Verwijdering van de zaadbank blijkt alleen voor pionierssoorten gevolgen te hebben; de meeste andere soorten van latere successiestadia zijn van andere verspreidingsmechanismen afhankelijk. Waarschijnlijk zal met name de vestiging van soorten van kalkrijke natte duinvalleien een probleem vormen, omdat juist op hun groeiplaatsen de organische laag geheel verwijderd moeten worden voor herstel van standplaatsomstandigheden (Van der Linden *et al.* 1994).

Mogelijkheden van herstelbeheer in natte duinvalleien, zoals aangegeven door Van der Linden *et al.* (1994):

- Oorzaak: grondwaterstandsaling
 - Wegnemen externe oorzaken:
 - vermindering waterwinning
 - vermindering wegzijging door opzetten polderpeilen
 - vermindering wegzijging door plaatsen kwelschermen
 - Wegnemen interne oorzaken:
 - meer neerslagoverschot door verwijdering naaldbos of omzetting naar loofbos; toename oppervlakte kaal zand
 - afdammen ontwateringssloten
 - Aanvullend beheer, vooral noodzakelijk in delen met kalkhoudend grondwater:
 - verwijderen organische toplaag door afgraven (indien dikke organische laag) of plaggen (indien dunne organische laag)
 - Indien grondwaterstandsstijging niet mogelijk of onvoldoende is:
 - afgraven maaiveld
 - uitstuiving nieuwe valleien
 - Oorzaak: inlaat gebiedsvreemd water
 - winning stoppen en/of vervanging door diepte-infiltratie of ultra-infiltratie
 - verkleinen nutriëntenvoorraad door afgraven/plaggen/maaien
- Indien het grondwaterpeil na stopzetten inlaat te laag is, dan bovenstaande of handhaven inlaat en voorzuiveren inlaatwater.

De vochtige tot natte duinheiden op de Waddeneilanden blijken moeilijk te herstellen. Op veel geplagde vochtige duinheiden domineren heidesoorten, maar veel kruidachtige, basofiele kruidensoorten zoals Heidekartelblad, Gevlekte orchis en Stekelbrem verschijnen niet na plagmaatregelen. Het is niet duidelijk of het ontbreken van deze soorten een gevolg is van een gebrek aan kiemkrachtig zaad. Waarschijnlijk is echter een herstel van de oorspronkelijke hydrologie noodzakelijk, zodat de heidevegetatie in de winter tijdelijk door kalkrijk grondwater wordt geïnundeerd en er jaarlijks een natuurlijke buffering van de bodem plaatsvindt (Nijssen *et al.* 2001a).

2.3.3 Effecten van herstelmaatregelen in de binnenduinrand

Om de binnenduinrand in volle glorie te herstellen zal eerst aan een aantal randvoorwaarden moeten worden voldaan. Ten eerste is dit het herstel van de oorspronkelijke bodemhydrologie in de duinen, zodat in de binnenduinrand weer kwelsituaties kunnen optreden. Wat voorkomen moet worden zijn een sterke daling en schommelingen van de grondwaterspiegel. Ten tweede is het belangrijk om het huidige kleinschalige reliëf te behouden of (in de meeste gevallen) te herstellen.

3 Effecten van ver-factoren en herstelmaatregelen op duinfauna: een kennisoverzicht

In dit hoofdstuk wordt een overzicht gegeven van de effecten van vermesting, verzuring en verdroging op diersoorten van de Nederlandse duinen. Het betreft een aanvulling op Stuijzand *et al.* (*in press*), in de zin dat daarin de effecten van ver-factoren op dieren in andere landschappen worden besproken, met sterke nadruk op de heide. Veel van de beschreven algemene werkingsmechanismen zijn echter ook van toepassing op de duinen. Om herhaling tot een minimum te beperken, worden hier nagenoeg alleen de specifieke duinonderzoeken besproken. Dit onderzoek is, net als op de heide, meestal sterk beschrijvend of correlatief van aard of gebaseerd op professional judgement.

3.1 Effecten van ver-factoren op de ongewervelde duinfauna

Zoals al in hoofdstuk 1 en 2 is beschreven heeft een complex van factoren geleid tot de duinen zoals ze nu zijn. Vermesting, verdroging en verzuring (ver-factoren) spelen hierin recentelijk een grote rol, waarop in het onderstaande overzicht wordt ingegaan. Het is vaak niet mogelijk effecten van individuele ver-factoren te scheiden van effecten van andere factoren. Daarom worden effecten op fauna die door meerdere factoren kunnen worden veroorzaakt in aparte paragrafen behandeld ('*Verruiging*', '*Vegetatiestructuur en microklimaat*', etc.: zie onder).

3.1.1 Vermesting

Vermesting is een groot probleem in de Nederlandse duinen. De terrestrische fauna heeft vooral via indirecte effecten te lijden van vermesting, via veranderingen in de vegetatie. Hier wordt verderop in dit hoofdstuk nader op ingegaan. De aquatische fauna kan echter ook directe effecten van eutrofiëring ondervinden. Behalve door depositie van stikstofhoudende stoffen kunnen duinplassen ook direct vermest raken, bijvoorbeeld door inspoeling van mest afkomstig van vee of watervogels. In het Zwanewater (Noord-Holland) bleken bijvoorbeeld twee grote duinmeren niet geschikt te zijn voor libellen, waarschijnlijk omdat het water te voedselrijk was geworden door de aanwezigheid van watervogels (Manger 1999). In de Amsterdamse Waterleidingduinen is de afwezigheid van de Gevlekte witsnuitlibel in de voorraadkanalen mogelijk te wijten aan te hoge nitraatgehaltes (Wasscher 1999). Door vermesting van oligotrofe wateren zijn veel libellen achteruitgegaan. Waarschijnlijk grijpen effecten van vermesting echter voornamelijk indirect aan op libellen (zie onder '*Verruiging*').

3.1.2 Verdroging

Met name door de grootschalige ontwatering zijn grote delen van de duinen verdroogd. Van de vochtige kalkarme duinvalleien is de helft matig tot sterk verdroogd, van de kalkrijke valleien zelfs driekwart. Duinbronnen zijn verdwenen en

stromende duinwateren vallen een deel van het jaar droog (Verdonschot & Janssen 2001). Met het verlies aan natuurlijke duinplassen en vochtige duinvalleien zijn ook diersoorten die aan natte biotopen zijn gebonden, achteruit gegaan of verdwenen. Hieronder wordt ingegaan op de achteruitgang van fauna, waarschijnlijk grotendeels veroorzaakt door verdroging. Effecten van verdroging die ook door andere factoren worden veroorzaakt, worden verderop in dit hoofdstuk besproken (bv. 'Verruiging').

- **dagvlinders**

Zoals hierboven al is vermeld is de oppervlakte vochtige duinvalleien door toedoen van verdroging sterk gereduceerd. Verlies aan oppervlakte en karakteristieke vegetatie uit zich vooral in de achteruitgang van een groot aantal aan natte biotopen gebonden vlindersoorten (Bouman 1995). Onderzoek in Meijndel wees uit dat van de gehele vlinderfauna, de meeste soorten die achteruit zijn gegaan vooral gebonden zijn aan vochtige habitats. Waarschijnlijk is verdroging een van de belangrijkste oorzaken voor de achteruitgang van de meer algemene vlinders geweest. Deze conclusie wordt gesteund door het feit dat de meeste van de soorten al voor de infiltratie van 1957 zijn verdwenen (Van der Meijden 1991).

De Zilveren maan is in de meeste duingebieden verdwenen. Deze vlinder kwam vroeger voor in de duinen van Zeeland en Zuid-Holland, bij Wijk aan Zee en de Waddeneilanden (m.u.v. Schiermonnikoog). Na 1980 werden alleen nog populaties aangetroffen op Oostvoorne en Terschelling. Inmiddels is hij ook op Oostvoorne niet meer gezien. Op Terschelling komen nog wel vitale populaties voor (Boschplaat). De vlinder komt voor in vochtige valleien, en heeft als waardplant het Moerasviooltje. De achteruitgang van de Zilveren Maan wordt wel in verband gebracht met de verdwijning van de waardplant. Op Terschelling blijken echter Hondsviooltjes en Duinviooltjes de voornaamste waardplanten, en deze planten komen juist voor in droge duinen. Blijkbaar is de gebondenheid van de Zilveren maan aan vochtige valleien niet door de aanwezigheid van de waardplant bepaald (Zumkehr 1994). Het is niet duidelijk welke exacte factoren de belangrijkste bottlenecks vormen, maar het is waarschijnlijk dat de Zilveren maan het in de rest van de duinen niet gered heeft omdat er onvoldoende vochtige duinvalleien over zijn.

Sommige verdroogde duingebieden zijn al een aantal decennia geleden weer geïnfiltreerd. Als de verdwijning van de meeste soorten een gevolg is geweest van verdroging, waarom zijn dan veel soorten inmiddels niet teruggekeerd? Mogelijk spelen geografische barrières hierin een rol (voor vroeger al zeldzame vlinders; dichtstbijzijnde populaties bevinden zich ver weg in het buitenland), of de gebieden zijn mogelijk nu door andere oorzaken ongeschikt geworden. Verder heeft het weer vochtig worden van de duinen doorgaans niet tot de 'oorspronkelijke' situatie geleid: vochtige duinvalleien werden verruigde randvegetaties van infiltratieplassen en voedselrijke kwelsituaties. Vochtige duingraslanden en soortenrijke noordhellingen zijn dichtgegroeid (Van der Meijden 1991).

- **loopkevers**

Uit een overzicht van veranderingen in de loopkeverfauna van Nederland, België, Luxemburg en Denemarken sinds 1950, blijkt dat soorten van natte habitats het over het algemeen goed doen. Van de soorten die toenemen is 56% hygrofiel. Het was onverwacht dat het goed gaat met hygrofiele soorten; men verwachtte juist een afname, veroorzaakt door wateronttrekking en vervuiling (Desender & Turin 1989). Aan de andere kant moet ermee rekening gehouden worden dat veranderingen pas na 1950 zijn gevolgd. Dit betekent dat, wat de duinen betreft, grootschalige wateronttrekking en de daarop volgende infiltratie met ongezuiverd rivierwater al plaats hadden gevonden. In de voorgaande periode blijkt een afname geweest te zijn van hygrofiele soorten (Hengeveld 1985). Hengeveld wijt deze afname echter aan het klimaat; een analyse van de verspreiding van Nederlandse loopkevers tussen 1890 en 1975 laat zien dat de dynamiek van soorten vooral door het klimaat gestuurd is. In relatief warme decennia, 1930 tot 1960, werd de loopkeverfauna gekenmerkt door xerofiele soorten. Soorten van natte biotopen namen toen af (Hengeveld 1985).

- **libellen**

Verlies aan natte habitats heeft direct negatieve effecten op de watermacrofauna. In principe is het droogvallen van duinplassen een natuurlijk fenomeen, maar voor veel soorten luistert het tijdstip van droogvallen zeer nauw. De larven moeten zich kunnen ontwikkelen voordat droogval intreedt. Libellen die in periodiek droogvallende, ondiepe plassen leven (bijv. Zwervende pantserjuffer, Geelvlakheidlibel), ondervinden negatieve gevolgen van een toename van plassen die te vroeg of zelfs permanent droogvallen.

Het is opvallend dat larven van soorten die zijn achteruit gegaan zich vooral tussen levende planten ophouden, terwijl soorten die niet achteruit zijn gegaan zich vaak in de modder of tussen vergane planten bevinden (zie Bijlage 16). Dit kan een aanwijzing zijn dat niet alleen de verdwijning van onderwaterstructuren, maar ook een verlaging van de waterspiegel heeft geleid tot achteruitgang voor deze libellen. Larven die in de modder kruipen zijn, behalve dat ze minder water benodigen (ze zitten immers op/in de bodem), (tijdelijk) beter af omdat ze in de modder ook beter beschermd zijn tegen indroging.

3.1.3 Verzuring

Er is weinig over effecten van verzuring op duinfauna geschreven. De gedachte is dat effecten van vermisting en verdroging meestal overheersen ten opzichte van effecten van verzuring. De laatste jaren wordt echter duidelijk dat verzuring wel degelijk invloed heeft op de Nederlandse duinen. Met name de kalkarme duinen zijn gevoelig voor verzuring. In verzuurde bodems komt Grijs kronkelsteeltje massaal op, waarbij open zand dichtgroeit, en karakteristieke plantensoorten (oa korstmossen) verdwijnen. Deze vermossing heeft ongetwijfeld grote gevolgen voor de karakteristieke duinfauna, denk bijvoorbeeld aan de veranderingen van het microklimaat en de verdwijning van waardplanten. Onderzoek ontbreekt echter om gefundeerde uitspraken hierover te doen.

Ook in andere delen van het duinlandschap leidt verzuring tot vermindering van het aanbod van voedselplanten (zie 'Voedselaanbod'). Verzuring kan (voor planten die wel standhouden) leiden tot veranderingen in de voedselkwaliteit, wat ook een negatieve weerslag heeft op veel diersoorten (zie 'Voedselkwaliteit').

Verzuring heeft in principe directe gevolgen voor de aquatische fauna. Inventarisatie van zwak gebufferde Nederlandse wateren (ondiep, geïsoleerd) wijst uit dat de diversiteit en dichtheid van watermacrofauna lager is bij een lagere pH van het water. Daarnaast spelen buffercapaciteit van de bodem, organische stof-, fosfaat-, anorganisch N (met name ammonium)-concentraties van het interstitiële water een rol. In recent verzuurde wateren werd op alle trofische niveaus een verarming geconstateerd (Eeken 1985). Bij adulten van *Corixa punctata*, een waterwants die in permanente ondiepe duinwateren voorkomt, werden fysiologische effecten aangetoond na blootstelling aan een lage pH (3) (Witters *et al* 1984). Toch zal verzuring in duinplassen een minder grote rol spelen voor de meeste watermacrofaunasoorten dan bijvoorbeeld in heidevennen, omdat de buffercapaciteit zodanig is dat de pH meestal niet (ver) onder de 6 daalt. Ook voor libellen lijkt verzuring in de duinen geen knelpunt te zijn. Laboratoriumexperimenten toonden bij verschillende soorten aan dat een pH verlaging geen invloed had op de larven. Voor mollusken zou verzuring wel een knelpunt kunnen zijn; deze dieren kunnen negatieve effecten ondervinden bij een pH van 6 en lager. Dit staat in relatie tot de calciumbeschikbaarheid (Peterson 1982).

3.1.4 Verruiging: vergrassing, vermossing, verstruweling, afname van open plekken en vermindering van dynamiek

De verruiging van de duinen is al in de 19^e eeuw begonnen. Met name de daling van de grondwaterstand (als gevolg van duinwaterwinning vanaf 1850, toegenomen verdamping door aanplant van bossen vanaf eind 19^e eeuw en ontwatering van

aangrenzende landbouwgronden), de oppervlakte-infiltratie van rivierwater (vanaf halverwege 20^e eeuw), het verminderen of stoppen van begrazing in de duinen door vee (sinds begin 20^e eeuw), en het terugdringen van verstuing (met takken, maaisel, bos- en Helmaanplant; tot in de jaren '80) hebben hieraan bijgedragen. Verder is in de jaren '50 het aantal konijnen sterk gereduceerd door de uitbraak van myxomatose, waardoor de duinen in hoog tempo verruigden. Tegenwoordig treedt verruiging nog steeds op doordat het aantal konijnen laag is (door de uitbarsting van een nieuwe ziekte sinds de jaren '90: VHS), en grote delen nog steeds verdroogd zijn. Tenslotte wordt verruiging door de depositie van vermestende stoffen versterkt. Veel typische duinbewoners worden getroffen door verruiging van de vegetatie. Karakteristieke duinsoorten zijn vaak (tijdelijk) afhankelijk van open stukken zand of lage, ijle vegetaties en worden dus sterk getroffen door het dichtgroeien hiervan. Daarnaast worden waardplanten vaak verdrongen door nitrofiële grassen en mossen. Verder verdwijnen kleinschalige mozaïekstructuren en een gevarieerde vegetatiestructuur, wat voor veel dieren ongunstig is. Hieronder wordt per diergroep ingegaan op welke effecten verruiging heeft op de duinfauna.

- **vlinders**

Veel vlinders die in duinen thuishoren, zijn achteruit gegaan door verruiging. Met verruiging verdwijnen mozaïekpatronen en vegetatiestructuren, en daaraan gekoppeld verandert het microklimaat (zie ook 3.1.5). Daarnaast worden waard- en nectarplanten als gevolg van verruiging verdrongen.

Het Duingentiaanblauwtje, een vlinder van droge dungebieden, is waarschijnlijk door verruiging van de vegetatie (als gevolg van stoppen van begrazing en door waterinfiltratie) verdwenen (Veling & Swaay 1994; Van der Meijden 1991). Het is niet duidelijk waarom deze soort precies is verdwenen. Er wordt wel aangenomen dat verdringing van de waardplant (Kruisbladgentiaan) door grassen een belangrijke rol heeft gespeeld (Veling & Swaay 1994). Mogelijk is echter de verdwijning van nectarplanten belangrijker geweest; ook deze zijn door vergrassing teruggedrongen (Van der Meijden 1991).

De Kommavlinder is sterk afgenomen, en komt ten zuiden van het Noordzeekanaal niet meer voor. In het Noord-Hollands Duinreservaat wordt hij echter nog regelmatig aangetroffen. Deze soort leeft in zeer open graslanden, met kale plekken, mossen en korstmossen en losse polletjes Schapegras (waardplant). De Kommavlinder is van 1951 tot 1965 sterk achteruit gegaan, dit is de periode dat veel duinen dichtgroeiden (Veling & Swaay 1994), wat een sterke aanwijzing is dat verruiging de hoofdoorzaak van achteruitgang is.

Ook van de Parelmoervlinders wordt gedacht dat ze zijn achteruitgegaan door verruiging, mede als gevolg van vermindering van het aantal konijnen (Van der Made 1994), en/of door verdroging (Veling & Swaay 1994). Wateronttrekking voor drinkwater leidde tot verdroging, en kruidenrijke dungebieden veranderden in grasvlakten en uitgestrekte struwelen. De Duinparelmoervlinder en de Grote parelmoervlinder hebben grote behoefte aan nectar. Vroeger werd genoeg nectar gevonden in de vochtige duinvalleien, tegenwoordig zijn de vlinders vooral aangewezen op verstoorde plekken waar distels groeien en langs paden waar Duinkruiskruid en andere nectarplanten staan, of bramen langs struweelranden. Verruiging zal de rupsen van de Parelmoervlinders ook niet ten goede komen, aangezien de waardplanten (Duinviooltje en Hondsviooltje) openheid nodig hebben (Veling & Swaay 1994).



De Duinparelmoervlinder heeft een grote nectarbehoefte. Door vergrassing van bloemenrijke vegetaties is de soort tegenwoordig vaak aangewezen op verstoorde plekken of wegbermen (foto: F.A. Bink).

- **sprinkhanen**

Ook onder de sprinkhanen zijn duidelijke effecten van verruiging waar te nemen. Zo wordt in verruigde duingraslanden van Ameland alleen de Kustsprinkhaan aangetroffen, terwijl het Knosprietje en de Bruine sprinkhaan in feite de karakteristieke soorten van open duingraslanden zijn. In sterk met Grijs kronkelsteeltje vermoste duingraslanden werden zelfs nauwelijks sprinkhanen aangetroffen (incidenteel Knosprietjes). De verdwijning van sprinkhanen in aangetaste duingraslanden komt waarschijnlijk door een gebrek aan vegetatie om in te schuilen of aan mogelijkheden tot thermoregulatie, en een gebrek aan geschikte planten en kale bodem om eitjes in te leggen (Nijssen *et al.* 2001a). Ook in vergraste vochtige duinheiden werd voornamelijk de Kustsprinkhaan aangetroffen, naast het Gewoon spitskopje (die hier gebonden is aan Biezenknoppen). Vroeger kwamen de Kustsprinkhaan en Gewoon spitskopje niet voor

in deze delen van het duinlandschap. De Kustsprinkhaan was gebonden aan hogere grazige vegetatie op de kwelders, en het Gewoon spitskopje werd alleen in rietvegetaties en incidenteel in Helmpollen gevonden. Het huidige algemene voorkomen van beide soorten in de duingraslanden en duinheiden wordt gezien als het gevolg van algehele verruiging van de duinen. De doornsprinkhanen horen van oorsprong in de vochtige duinheiden thuis. Doornsprinkhanen zijn pioniers en komen vrijwel alleen voor op open, vochtige locaties. Zanddoortje lijkt hierbij meer gebonden aan kale zandige plekken dan Gewoon doortje. Door vergrassing verdwijnt dus het voorkeurs habitat voor deze soorten (Nijssen *et al.* 2001a).

- **loopkevers**

In vermoste vegetaties van duingraslanden op Ameland zijn vrijwel alleen eurytope en nachtactieve loopkeversoorten gevonden. De afwezigheid van andere soorten kan mogelijk verklaard worden door een gebrek aan schuilplaatsen, en door snelle oppervlakkige uitdroging. De loopkeversamenstellingen van de meeste verruigde duingraslanden en vergraste heidevegetaties lijken tegenwoordig sterk op elkaar, wat wijst op overeenkomsten in microhabitateigenschappen tussen beide, van oorsprong zeer verschillende, vegetatietypen. Karakteristieke loopkevers van open duin werden in vergraste duingraslanden van Ameland niet gevonden. Voor loopkevers lijkt met name verruiging met Duinriet negatief (ten opzichte van Zandzegge) (Nijssen *et al.* 2001a).

- **mierenleeuwen**

Typische duinbewoners als mierenleeuwen vereisen kale, zandige plekken. In Nederland komen twee soorten mierenleeuwen voor: *Euroleon nostras* en *Myrmeleon formicarius*. *E. nostras* komt in het hele dungebied voor, terwijl *M. formicarius* vrijwel alleen in kalkarme dungebieden ten noorden van Bergen aan Zee te vinden is. Waarschijnlijk ontbreken voor *M. formicarius* geschikte biotopen (heidevegetatie en zandige droge duinvegetatie) in de kalkrijke duinen. Onbegroeide stukjes zand groeien sneller dicht dan in de kalkarme duinen, waardoor de overlevingskansen verkleinen (ook gezien de lange levenscyclus van twee jaar) (Boer 1999). Het is daarom voor te stellen dat met de huidige depositie van vermestende stoffen mierenleeuwen achteruitgaan, omdat geschikte leefgebiedjes sneller dichtgroeien. Door vermesting ontstaan dichte vegetaties van Gewone veldbies, Zandzegge, Amerikaanse vogelkers en Duinriet, waardoor mierenleeuwen waarschijnlijk afgenomen zijn (Struijk 1996).

- **bijen**

Bijen maken een belangrijk deel uit van de karakteristieke duinfauna. Belangrijke biotopen vormen de droge duinen, waar het zand al enigszins is vastgelegd. Bijensoorten die in de grond nestelen vinden goede nestmogelijkheden in het Buntgrasduin. Zo legt de Waddenmetselbij (*Osmia maritima*) hier haar nest in steilkantjes aan. De Schorzijsbij (*Colletes halophilus*) is te vinden in de zeereep, waar een hoge dynamiek heerst. Zij nestelt hier op het open zand. Vrijwel alle bijen die karakteristiek zijn voor de duinen, leggen hun nesten aan in het zand (Westrich 1989). De afname van de oppervlakte aan kaal zand, als gevolg van vergrassing of vermossing, zal dus direct leiden tot een (lokale) afname van individuen.



Steilkantjes vormen een zeer geschikte nestgelegenheid voor veel bijen en graafwespen (foto: M. Nijssen).

- **spinnen**

Na de myxomatose-uitbarsting in Meijndel (kalkrijke duinen Zuid-Holland) is tussen 1953 en 1960 een verschuiving van spinnengemeenschappen waargenomen, doordat de vegetatie verruigde en de dynamiek van het open zand verdween. Soorten van de meest kale biotopen namen af, terwijl soorten van opgaande vegetaties en van dichte kruidvegetaties toenamen. Er is dus een sterke achteruitgang geweest van de bijzondere soorten van het open duin (bijv. de (Grote) Duinkrabspin *Xysticus ninnii*) na de uitbarsting van myxomatose (Noordam 1996).

De karakteristieke spinnensoorten van de duinen gaan nog steeds achteruit. In het hele duin komt de Zandspringspin *Sitticus saltator* voor. Deze soort is afhankelijk van veel kaal zand, en is de laatste decennia sterk achteruit gegaan in de Zuid-Hollandse duinen, doordat de duinen in hoog tempo verruigen. Naarmate de struik- en boomlaag toeneemt, wordt de spinnenfauna minder uniek (Noordam 1996).

Ook op de kalkarme Waddeneilanden is de spinnenfauna in sommige delen sterk veranderd. Van oorsprong zijn duingraslanden rijk aan spinnensoorten. In sterk verruigde duingraslanden worden, ten opzichte van matig aangetaste duingraslanden, minder soorten gevonden. Juist de karakteristieke soorten zijn

minder vertegenwoordigd. Sturende factoren lijken veranderingen in vochtigheid en in structuur van het microhabitat te zijn, a.g.v. een sterke toename van de vegetatiebiomassa. Ook in sterk vermoste duingraslanden is de soortensamenstelling van spinnen anders dan in matig aangetaste duingraslanden. Het aandeel vochtminnende spinnen op sterk vermoste locaties is hoog, en spinnen van kale bodems komen nauwelijks voor. Ook hier lijken de veranderingen een gevolg van veranderingen in microhabitat (Nijssen *et al.* 2001a).

Voor spinnensoorten die aangewezen zijn op natte habitats is verruiging eveneens een bedreigende factor. Het aantal soorten op met Riet verruigde oevers op Ameland bleek lager te zijn dan op niet verruigde oevers; met name wolfspinnen ontbraken. Door verlanding van duinplassen als gevolg van verruiging met Riet verdwijnt een geschikte habitat voor de Waterspin (Nijssen *et al.* 2001a).



De Zwervende Pantserjuffer is een typische pioniersoort die zich voortplant in ondiepe, droogvallende duinwateren. Verdroging leidt tot te vroeg of permanent droogvallen van duinplassen, waardoor deze soort verdwijnt (foto: R. Felix).

- **libellen**

Ook in het aquatisch milieu is verruiging ongunstig. Gevarieerde water- en oevervegetaties maken plaats voor eenzijdige vegetaties. Verlanding met riet is negatief gecorreleerd met het voorkomen van libellen (GWA 2000). Zelfs algemene soorten als de Watersnuffel en de Gewone oeverlibel nemen af bij een toenemende hoeveelheid riet langs de oevers en flab op het water (Wasscher 1999). Van de Geelvlekheidelibel wordt gedacht dat diens achteruitgang een gevolg is van vermessing van schrale vegetaties. Deze libel kiest voor de ovipositie namelijk open, vochtige terreinen met een lage of zonder vegetatie (Schmidt 1998). De afname van de Gevlekte witsnuitlibel in Denemarken wordt wel geweten aan het dichtgroeien van open habitats (Pedersen & Holmen 1994). Hetzelfde geldt voor de Tengere grasjuffer. Deze juffer is een echte pioniersoort: het is een goede kolonisator, heeft een relatief korte levenscyclus, en is goed bestand tegen verstoringen of veranderingen in het milieu (bv. droogval 's zomers). Een vereiste is echter dat de vegetatie zeer open is, en een kale bodem wordt geprefereerd. Zodra verruiging optreedt, verdwijnt de Tengere grasjuffer (Fox & Cham 1994).

3.1.5 Vegetatiestructuur en microklimaat

Door verruiging van de vegetatie vervlakken vegetatiestructuren. Veel dieren zijn sterk afhankelijk van een gevarieerde vegetatiestructuur, bijvoorbeeld voor de oriëntatie (vlinders, libellen) of balts (sprinkhanen). Vaak benodigt een soort verschillende standplaatsen gedurende de verschillende stadia van de levenscyclus (bv. open zand als ei en hogere vegetatie als nimf), dus deze plekken mogen niet te ver uit elkaar liggen. Met de verandering van de vegetatiestructuur verandert ook het microklimaat. Doordat open plaatsen dichtgroeien ontstaat er een koeler, vochtiger milieu, en extremen worden gedempt. Veel dieren zijn sterk afhankelijk van het microklimaat voor hun ontwikkeling en overleving. Karakteristieke soorten van open duin hebben vaak een hoge temperatuur nodig om zich te kunnen ontwikkelen of om te kunnen thermoreguleren; een vervlakking van het microklimaat vormt voor hen dus een bedreiging.

- **sprinkhanen**

Onderzoek naar sprinkhanen (Knosprietje, Ratelaar en Kustsprinkhaan) in Voornes Duin wees uit dat de vegetatiestructuur, en daaraan gekoppeld het microklimaat, tot de belangrijkste factoren behoren die de distributie van sprinkhanen bepalen. Het voorkomen van sprinkhanen wordt in eerste instantie door de plaats van ovipositie bepaald, gevolgd door de ontwikkeling van de vegetatietypen en het daaraan gebonden microklimaat. Over het algemeen verplaatsen de dieren zich van een minder dichte vegetatie in de lente naar een dichtere vegetatie in de zomer. Eerste stadium nimfen van het Knosprietje en de Ratelaar kunnen niet tegen de sterke straling van de zon en andere weersinvloeden, dus deze migreren naar een dichtere vegetatie dan waar de eieren zijn uitgekomen. De volwassen vrouwtjes keren vervolgens weer terug om hun eitjes af te zetten in open vegetatie. De Kustsprinkhaan komt al uit in iets dichtere vegetatie dan de eerstgenoemde soorten, en migreert naar nog dichtere vegetatie als nimf. Deze soort is in staat zich door dichte vegetatie heen te verplaatsen, terwijl de Ratelaar en vooral het Knosprietje zich alleen aan de randen van dichte vegetaties bevinden. Voor de ovipositie is open terrein nodig, maar er moeten dichtbij ook mogelijkheden zijn om in de schaduw te zitten: in grote stukken die geschikt zijn voor ovipositie, maar geen mogelijkheid bieden tot schaduw, komen geen adulten voor (Lensink 1963). Het onderzoek van Lensink laat goed zien hoe scherp de eisen zijn die sprinkhanen stellen aan vegetatiestructuur en microklimaat. Veranderingen hierin (door verruiging) leiden tot sterke ontregeling van hun ontwikkeling, en uiteindelijk tot verdwijning van soorten die afhankelijk zijn van open vegetaties.

Sprinkhanen van het droge duin, zoals de Blauwe duinsprinkhaan (*Oedipoda caerulescens*), zijn op vegetatiearme (<50% bedekking) terreinen aangewezen.

Adulten zijn xerofiel, nimfen daarentegen mesofiel. Nimfen komen dan ook in dichtere vegetatie voor. Deze soort wordt vooral teruggedrongen door verstruiking (Hochkirch & Klugkist 1998) en vergrassing (Kerkhof 1999).

In Duitsland heeft Zehm (1997) de relatie tussen vegetatiebedekking en -hoogte en het voorkomen van sprinkhanen onderzocht. Gaande van lage bedekking en lage vegetatie naar hoge bedekking en hoge vegetatie bereiken achtereenvolgens de volgende soorten hun optimum: Knosprietje, Blauwvleugelsprinkhaan, Steppesprinkhaan, Snortikker, Duinsabelsprinkhaan (kruidlaag met veel kleine open stukjes, veel verticale structuren), Krasser, Lichtgroene sabelsprinkhaan, Zuidelijk spitskopje, Sikkelsprinkhaan en Struiksprinkhaan. Eerstgenoemde soorten zullen dus als eerste verdwijnen bij het dichtgroeien van het habitat.

De Wrattenbijter is een eeuw geleden verdwenen uit de Nederlandse duinen. Deze sabelsprinkhaan is een grote soort met een lange ontwikkelingstijd, en hij stelt strenge eisen aan zijn habitat. Deze moet groot genoeg zijn, en bepaalde elementen bevatten. De Wrattenbijter hoort in droge, zandige, open terreinen thuis. De mannetjes gebruiken laag struikgewas (bijv. Duindoorn, Kruipwilg) als zangpost. Hoewel het biotoop droog is, benodigen de eieren een open, zandige, enigszins vochtige bodem, omdat de eieren droogtegevoelig zijn (Folger & Handelsmann 1999; Kleukers *et al.* 1997). Door vergrassing is het microklimaat milder geworden. Ook de ophoping van de strooisellaag en de achteruitgang van de variatie in

vegetatiestructuren is ongunstig geweest voor de Wrattenbijter. Daarnaast heeft een verlaging van de grondwaterstand mogelijk ook bijgedragen aan de verdwijning van de Wrattenbijter (Kleukers *et al.* 1997). Overigens is deze beschrijving mogelijk alleen van toepassing op de Nederlandse situatie; in Denemarken komt de Wrattenbijter nog algemeen voor in de duinen.

- **spinnen**

In duinkalkgraslanden blijkt het hoogste aantal spinnensoorten voor te komen in habitats met een grote structuurvariatie. De hoogste populatiedichtheden werden dan daar aangetroffen waar de vegetatie hoger en compacter was. (Duffey 1968). Ook Van der Aart (1973) concludeerde uit een zevenjarig onderzoek in Meijndel dat het voorkomen van spinnensoorten met name gestuurd wordt door de bedekkingsgraad en vegetatiestructuur. Het optimale vegetatietype is verschillend per soort. Over de jaren bleek de vegetatie te verschuiven (werd dichter, onder meer door uitbraak myxomatose), en dientengevolge vond er ook een verschuiving in de soortensamenstelling plaats, van soorten van open duin naar soorten van dichtere vegetatie.

- **mieren**

Uit analyse van verspreidingsgegevens van mieren op de Strandvlakte van Schiermonnikoog blijkt dat het aantal soorten en de totale diversiteit van de mierenfauna sterk positief gecorreleerd zijn met de ouderdom van de terreinen en de daarmee samenhangende structuurdiversiteit van bodem en vegetatie (Boomsma 1982). Ook in andere Europese duingebieden blijkt dat de verspreiding van mieren grotendeels wordt bepaald door vegetatiestructuur en microklimaat. Het aantal en de conditie van dode twijgjes op de grond is hierbij een sturende factor, evenals de samenstelling van de bodemfauna (Galle 1992; Jordan *et al.* 1993; Galle *et al.* 1998). Van de Gele weidemier (*Lasius flavus*) is bekend dat de werksters het broed in het nest verplaatsen onder invloed van temperatuursveranderingen. Op warme dagen wordt het broed naar de noordkant gebracht, op koele dagen naar de zuidkant. Om thermoregulatie mogelijk te maken, mag het mierennest dus niet tussen te hoge vegetatie staan; bij voortdurende schaduw is de temperatuur te laag voor het broed (Dean *et al.* 1997). Het dichtgroeien van vegetaties ten gevolge van vergrassing is dus een slechte ontwikkeling voor mieren van open vegetatietypen, zoals de Gele weidemier.

- **loopkevers**

Het voorkomen van loopkevers wordt grotendeels gestuurd door het microklimaat. Veranderingen in het microklimaat grijpen dus direct op deze dieren aan. Vanaf 1950 blijken met name de xerofiele loopkeversoorten (50% van de soorten) achteruit te zijn gegaan in Nederland, België, Luxemburg en Denemarken (Desender & Turin 1989). De meeste hiervan behoren tot de geslachten *Amara*, *Harpalus* en *Cymindis*. De laatste twee geslachten zijn zeer gespecialiseerd, en zijn stenotopie bewoners van heide, duinen en schrale graslanden. Desender en Turin (1989) wijten de verschuiving van soorten grotendeels aan veranderingen in het micro- of macroklimaat, als gevolg van depositie van nutriënten.

- **vlinders**

Uit een tienjarig onderzoek aan vlinders in de Amsterdamse Waterleidingduinen blijkt dat, naast de aanwezigheid van voedselplanten en de bodemgesteldheid, het microklimaat tot de belangrijkste sturende factoren te horen die het voorkomen van vlinders bepaalt. Vlinders hechten behalve aan voedselrijke omstandigheden ook aan beschutting. In open delen werden weinig soorten aangetroffen, alleen goede vliegsoorten. Ook in de infiltratiegebieden kwamen weinig soorten voor, waarschijnlijk omdat het hier over het algemeen kouder is. In rijkbegroeide delen (bijv. oude duinen met weelderige bedekking van loofhout met ondergroei) kwamen

veel soorten vlinders voor; de parelmoervlinders (behalve de kleine parelmoervlinder) ontbreken echter, evenals enkele typische duin-nachtvlinders (Kaijadoe 1981).

Over het algemeen neemt de vlinderdiversiteit toe naarmate de horizontale vegetatiediversiteit toeneemt (Ovaa & Van Steenis 1988). Ook de verticale heterogeniteit is van belang. Haysom en Coulson (1998) hebben de bouw van Struikheide in relatie tot vlinders onderzocht. De hoogte bleek de meeste variatie in larvale dichtheid te verklaren. Hoe hoger de plant, hoe meer larven. Deze toename was bij vrijwel alle vlindersoorten te zien. Hogere (en dus oudere) Struikheide biedt niet alleen wat betreft ruimte en voedselhoeveelheid voordelen, maar ook de relatief grotere strooisellaag onder de plant biedt een goede overwinteringsplaats voor poppen van bepaalde vlindersoorten. Er zijn ook soorten die sterk afhankelijk zijn van de vorm. Struikheide begint als een simpele, verticale stengel en vormt naarmate hij ouder wordt een piramide van zijtakken, die steeds dichter op elkaar komen. Verschillende soorten, zoals *Hydriomena furcata* en andere microlepidoptera, binden meerdere takken aan elkaar om een beschut plaatsje te creëren. Een hogere struik (dus met meer zijtakken) biedt dus meer mogelijkheden. Een ander voordeel van hogere struiken is dat het microklimaat stabiel is. Fluctuaties in temperatuur en vochtgehalte kunnen zowel eieren, larven als poppen beïnvloeden. Verder is de hoeveelheid voedsel van een grote plant op één plek van voordeel voor soorten die zich slecht kunnen verplaatsen door ongunstige terreinen. Er werden overigens geen soorten aangetroffen die een specifieke hoogte vereisten (Haysom & Coulson 1998).

- **libellen**

Ook voor de aquatische fauna is de verdwijning van bepaalde vegetatiestructuren een belangrijke bottleneck. Het is opvallend dat juist de soorten waarvan de larven zich tussen waterplanten begeven, de soorten zijn die achteruit zijn gegaan (zie Bijlage 16). Waterplanten hebben meerdere functies voor libellen. Zo biedt vegetatie bij het wateroppervlak de larven een mogelijkheid om te schuilen en om snel op te warmen (Niemeijer 2001). De achteruitgang van submerse waterplanten, bijvoorbeeld als gevolg van vermessing, is dus zeer ongunstig voor soorten als de Gevlekte witsnuitlibel en de Glassnijder.

3.1.6 Voedselaanbod

Het voedselaanbod zal met name voor specialisten limiterend kunnen worden bij veranderingen in het milieu. Onder de vlinders is een relatief groot aandeel gebonden aan specifieke voedselplanten. Dieren met een breed voedselspectrum, zoals de meeste loopkevers (Thiele 1977) en sprinkhanen (Kleukers *et al.* 1997), zullen minder gauw getroffen worden door voedselbeperkingen. Aan de andere kant kunnen ook zij gelimiteerd worden door het voedselaanbod indien de veranderingen groot en langdurig van aard zijn. Zo zal de verdwijning van vroeger massaal voorkomende prooien of planten zijn weerslag hebben.

De verdwijning van nectarplanten heeft een grote invloed op bloembezoekende insecten. Veldonderzoek op Ameland en Terschelling lijkt uit te wijzen dat het aantal soorten bloembezoekers recht evenredig is met het aantal soorten bloeiende planten (Nijssen *et al.* 2001a).

- **vlinders**

Kruidenrijke vegetaties zijn, als gevolg van vergrassing, in de afgelopen decennia sterk in het gedrang gekomen. Dit betekent dat het aanbod aan waard- en nectarplanten voor een aantal soorten is afgenomen. Met name de karakteristieke soorten, die vaak gespecialiseerd zijn op bepaalde plantensoorten, zijn hierdoor nadelig beïnvloed. De verdwijning van de waardplant wordt als belangrijkste oorzaak gezien voor de verdwijning van het Duingentiaanblauwtje (Veling & Swaay 1994). Ook de achteruitgang van de parelmoervlinders heeft mogelijk te maken met hun afhankelijkheid van viooltjes. De Heivlinder gaat achteruit, doordat smalbladige grassoorten als Buntgras en Schapegras, die het hele seizoen door de traag groeiende

rupsen worden gegeten, worden verdrongen door hogere, breedbladige grassen (Pijpestrootje) (Nijssen *et al.* 2001a). Verder zijn de meeste duinvlinders afhankelijk van nectar van kruiden, waaronder Aardbeivlinder, Bruin blauwtje, Kommavlinder en de Zilveren Maan (Bink 1992). In hoeverre adulten worden beperkt door het nectaraanbod, is moeilijk in te schatten. De Duinparelmoervlinder en de Grote parelmoervlinder hebben grote behoefte aan nectar. Vroeger werd genoeg nectar gevonden in de vochtige duinvalleien, tegenwoordig zijn de vlinders vooral aangewezen op gestoorde plekken waar distels of ruwbladigen (bv. Ossetong) groeien en langs paden waar Duinkruiskruid en andere nectarplanten staan, of bramen langs struweelranden (Veling & Swaay 1994).

- **bijen**

Ook bijen zijn bloembezoekers die gelimiteerd kunnen worden door de beschikbare voedselbronnen. Hoewel de meeste bijen in de duinen polylectisch (voedselgeneralisten) zijn, kunnen ook deze soorten beperkt worden door de hoeveelheid beschikbaar voedsel. Veel soorten die afhankelijk zijn van bloemrijke schraalgraslanden, zijn bedreigd (Westrich 1989). Met name vermessing en verzuring hebben een negatieve invloed hebben op het bloemenaanbod.

- **hommels**

Lage dichtheden van hommels en de afwezigheid van hommelsorten in aangetaste duinheiden en -graslanden wordt mogelijk veroorzaakt door een gebrek aan voedselplanten in het voorjaar of andere perioden in het jaar, waardoor de opbouw van kolonies wordt belemmerd (Nijssen *et al.* 2001a). Opvallend is dat Nijssen *et al.* (2000) met name korttongige soorten aantreffen. Aangenomen wordt dat deze minder kritisch zijn in de keuze van de nectarplant en de verspreiding van deze planten over het landschap dan langtongige soorten. De (langtongige) Heidehommel en de Moshommel werden vroeger regelmatig in de duinen waargenomen maar zijn de laatste decennia in heel Nederland achteruit gegaan. Deze soorten zijn afhankelijk van grote oppervlaktes van vochtige, kruidenrijke vegetaties. In de duinen waren dit vochtige duinvalleien met plantensoorten als Dopheide, Ratelaar en Heidekartelblad.

3.1.7 Voedselkwaliteit

De voedselkwaliteit van planten kan door vermessing (tijdelijk) verbeteren. In eerste instantie zal een plant zich sneller kunnen ontwikkelen, waarvan herbivoren in het voorjaar kunnen profiteren. Omdat de plant alle energie in de groei steekt, en niet in het aanmaken van steunweefsels, zal de plant gevoeliger worden voor stress, waardoor hij later in het seizoen is afgestorven of van onvoldoende kwaliteit is voor herbivoren. Als gevolg van vermessing treedt dus een verschuiving van de groeicyclus op. Bij een zeer sterke verhoging van het stikstofgehalte wordt de plant ongeschikt (veel vlinders mijden dan ook de weelderig groeiende planten bij het leggen van de eieren), mogelijk doordat het gehalte aan afweerstoffen in dat geval sterk verhoogd is, of omdat de planten teveel anorganische stikstof bevatten (Bink 1992). Verzuring en verdroging kunnen direct leiden tot een achteruitgang van de voedselkwaliteit, waarvan (voor zover bekend) met name vlinders nadeel ondervinden.

- **vlinders**

Bij de Argusvlinder is aangetoond dat de kwaliteit van de voedselplant invloed heeft op het verloop van de levenscyclus. Er zijn aanwijzingen dat de diapauze mede door het stikstofgehalte van de plant (in dit geval Pijpenstrootje) geïnduceerd wordt. Tevens bestaat er een positieve correlatie tussen het stikstofgehalte van de voedselplant en het gewicht van de poppen van de Argusvlinder (Bink & Siepel 1996). Sommige soorten fourageren selectief op planten met een goede voedselkwaliteit. Zo verkiest het Bruin blauwtje weelderig groeiende, beschutte waardplanten (*Helianthemum chamaecistus*). Het organisch stikstofgehalte en de dikte van het mesofyl van de 'uitverkoren' planten waren hoger dan in andere exemplaren van deze

plantensoort (Bourn & Thomas 1993). Ook voor het blauwtje *Lycaeides melissa samuelis* wordt de ontwikkeling gestuurd door de voedselkwaliteit: het larvale stadium duurde korter wanneer de rupsen gevoed werden met bladeren van bloeiende planten. Dit stadium duurde ook minder lang naarmate het stikstofgehalte in de bladeren hoger was (Grundel *et al* 1998). Van andere vlinders wordt gedacht dat ze nadelige effecten ondervinden van een achteruitgang in de kwaliteit van voedselplanten.

De effecten van de voedingswaarde van planten blijken sexe-afhankelijk te kunnen zijn. In een laboratoriumexperiment is nagegaan of het stikstofgehalte in de voedselplant (*Lolium perenne*) de groei van de rupsen van het Hooibeestje beïnvloedt. Mannetjes groeiden sneller en vertoonden een kortere ontwikkelingsduur met een toenemend N gehalte (tot 6%), terwijl vrouwtjes een optimale groei bereikten bij een optimale N concentratie voor de plant (5%), en zich boven deze concentratie weer langzamer ontwikkelden. De gevonden verschillen tussen de sexen worden geweten aan verschillen in koolhydraat behoefte. Vrouwtjes benodigen meer koolhydraten dan mannetjes om een vetvoorraad aan te kunnen leggen. De plant produceert de meeste koolhydraten bij een optimale N-gift; bij een overmaat aan N zal het fotosyntheseapparaat verstoord raken, waardoor energie in de vorm van koolhydraten nodig is om hiervoor te compenseren. Omdat de voorraad koolhydraten laag is, hebben vrouwtjes een langere tijd nodig voor de ontwikkeling (Soontjens & Bink 1997). In het bovenstaande experiment is evenwel een onrealistisch hoge N-concentratie gebruikt, en daarom zal eutrofiëring op deze manier niet tot negatieve effecten leiden (Bink *et al* 1998).

De kwaliteit van voedselplanten is een sturende factor in het ontstaan van plagen. Zo worden uitbarstingen van de Bastaard satijnvlinder waarschijnlijk voor een belangrijk deel bepaald door de voedselkwaliteit van de waardplant (met name Duindoorn). Bij een uitbarsting is er zoveel vraat dat de waardplanten compleet ontbladerd worden (Smit *et al.* 1981). Ook aantallen van de St. Jacobsvlinder worden sterk gestuurd door het voedselaanbod. Om de paar jaar komen St. Jacobsvlinders in zulke grote aantallen voor dat de rupsen alle Jacobskruiskruidplanten kaal vreten. Onderzoek liet zien dat er dan een positief verband is tussen popgewicht en N-gehalte (Soldaat 1991).

- **sprinkhanen**

Veldonderzoek lijkt uit te wijzen dat veranderingen in voedselkwaliteit geen belangrijke invloed hebben op sprinkhanen (Lenders & Van Wezel 1986). Laboratoriumproeven lijken echter uit te wijzen dat de ontwikkeling van sommige sprinkhanen mede bepaald wordt door de voedingswaarde van grassen. Zo groeiden nimfen van de Bruine sprinkhaan sneller indien ze gras met een hoger stikstofgehalte gevoerd werden (Grayson & Hassall 1985). In een ander laboratoriumonderzoek is bepaald wat de invloed is van voedselkwaliteit van grassen op het Schavertje. Hieruit bleek echter dat sprinkhanen het aanzienlijk beter deden op jonge (eiwit: 1.9%) dan op oude (eiwit: 1.6%) grassprietten van *Deschampsia flexuosa* (Heeren 1995). Aangezien een relatief klein verschil in eiwitgehalte al effect heeft op de onderzochte sprinkhanen, is het niet uit te sluiten dat veranderingen in voedselkwaliteit door verfactoren een rol spelen voor sprinkhanen.

- **cicaden**

Sapzuigende insecten lijken met name gevoelig te zijn voor de kwaliteit van planten. Bemesting van Struikheide resulteerde in een hogere abundantie van cicaden (*Philaenus spumarius*). Experimenten toonden aan dat de chemische samenstelling van de plant de bepalende factor was voor het voorkomen van de cicaden, en niet zozeer de plantdichtheid of de opbouw van Struikheide (Hartley & Gardner 1995).

3.1.8 Overige factoren

Hoewel vermesting, verzuring en verdroging een belangrijke invloed hebben op de duinfauna, spelen ook andere factoren een belangrijke rol. Deze worden hier kort

aangestipt. Meerjarige onderzoeken lijken uit te wijzen dat het (macro)klimaat een sturende invloed heeft gehad op de samenstelling van de huidige fauna. Ook zullen versnippering en/of recreatie geleid hebben tot achteruitgang, of belemmering van herstel van populaties van bepaalde diersoorten.

Macroklimaat

Er bestaan uiteenlopende visies over de invloed van het (macro)klimaat op de samenstelling van de loopkeverfauna. Desender (1996) stelde vast dat er in de duinen (van zeereep tot binnenduin) een hoge turnover is van loopkeversoorten van jaar tot jaar, wat betekent dat veel soorten bij toeval gemigreerd zijn, of slechts tijdelijk aanwezig zijn. Hooguit 50% is continu aanwezig en reproduceert. Hij concludeerde dat de grootte van populaties van gevestigde en typische duinsoorten voor een groot deel wordt gestuurd door het klimaat (Desender 1996).

Tussen 1950 en 1970 vonden veel veranderingen plaats in de loopkeverfauna, xerofiele soorten namen af en hygrofiele soorten namen toe. Tegelijkertijd (jaren '50) trad myxomatose op, waardoor konijnen afnamen. Niet de konijnenziekte, maar het klimaat wordt door De Bruyn als hoofdoorzaak van de veranderingen in de loopkeverfauna gezien. Het macroklimaat is in die tijd verschoven van droog en continentaal naar maritiem met meer neerslag (De Bruyn 1996). Ook een analyse van Nederlandse loopkevers tussen 1890 en 1975 geeft aan dat de dynamiek van soorten vooral door het klimaat gestuurd is. In relatief warme decennia, 1930 tot 1960, werd de loopkeverfauna gekenmerkt door xerofiele soorten. Soorten van natte biotopen namen toen af (Hengeveld 1985).

Zowel Hengeveld (1985) als De Bruyn (1996) menen dat de duinen betrekkelijk ongevoelig zijn voor verstoringen door resp. mens en konijn, omdat er zoveel variatie is in het duinecosysteem (vegetatiegradiënt, en deze is weer opgedeeld in mozaïekstructuur) dat de meeste diersoorten zich makkelijk kunnen verplaatsen naar een geschikter biotoop (De Bruyn 1996). In principe zou dit het geval zijn in een intact, niet versnipperd duinlandschap, maar het is toch zeer de vraag of de flexibiliteit van soorten toereikend is bij langdurige verstoringen. Verstoringen van soorten worden door meerdere factoren veroorzaakt. De verschuiving van soorten wordt waarschijnlijk voor een deel veroorzaakt door veranderingen in het macroklimaat. Aan de andere kant blijken soorten die bedreigd zijn nogal te verschillen in geografische verspreiding. Dit betekent dat het klimaat niet de enige boosdoener kan zijn (Desender & Turin 1989).

Versnippering

Voor zowel terrestrische als aquatische diergroepen vormt versnippering een probleem. De afname van soorten wordt voor een belangrijk deel door de afname van geschikte habitats veroorzaakt, door een achteruitgang in kwaliteit, of door omzetting naar bouwland of stedelijk gebied. Met name diersoorten met een beperkte breedingscapaciteit worden getroffen door de versnippering van leefgebieden, waaronder de mollusken en de niet-vliegende entomofauna. Onder de dagvlinders behoort de Kommavlinder tot de 'honkvaste' soorten. Omdat deze vlinder zich slecht verspreidt, zal hij niet snel kunnen terugkeren na verbetering van de leefomstandigheden. Onderzoek in Engeland wees uit dat deze soort vooral terreinen koloniseert indien deze relatief groot zijn en dichtbij andere grote bewoonde terreinen liggen. Plaatselijke populaties in kleine, geïsoleerde delen sterven waarschijnlijk uit (Hill *et al.* 1996; Thomas & Jones 1993).

Recreatie

Een andere belangrijke factor die invloed op de fauna in de Nederlandse duinen heeft, is de recreatie. Dieren worden direct verstoord, in hun rust, maar ook door vertrapping. Verder worden geschikte leefgebiedjes versnipperd door de aanleg van verharde paden. Hoewel recreatie ongunstig kan zijn voor de fauna, kan het in extensieve vorm ook positief uitwerken. Door betreding ontstaan open zandige plekken, wat gunstig is voor veel typische duinsoorten.

3.2 Effecten van ver-factoren op de gewervelde duinfauna

In deze paragraaf wordt een overzicht gegeven van de effecten van vermessing, verzuring en verdroging op gewervelde diersoorten van de Nederlandse duinen. Over de afzonderlijke effecten van vermessing, verzuring en verdroging op de gewervelde duinfauna is nauwelijks iets geschreven. Omdat de drie ver-factoren erg op elkaar ingrijpen, is het vaak ook niet mogelijk het onderscheid te maken. Ze worden hier daarom in onderlinge samenhang besproken. In algemene zin worden de effecten van verzuring in de duinen als minder belangrijk beschouwd dan op de heide, omdat het bufferend vermogen van de bodems veel groter is, zelfs in de kalkarme duinen.



Konijnen spelen een sleutelrol bij het behouden van korte vegetaties met daarin zeldzame plantensoorten. Hier o.a. Tormentil, Sierlijk Vetmuur en Dwergglas (foto: M. Nijssen).

- **Zoogdieren**

Konijnen hebben een belangrijke functionele rol in de Nederlandse duinen. Typisch Konijnenhabitat bestaat hier uit een kleinschalig mozaïek van korte en ruigere vegetaties. Holen worden bij voorkeur in hellingen gegraven. De middelste en bovenste delen van de hellingen bezitten over het algemeen de grootste holendichtheid, terwijl duinvalleien de laagste dichtheid hebben. Verder is de holendichtheid gecorreleerd aan het vegetatietype. Bossen en dicht struweel zijn altijd holarm, vegetaties met een lage kruidlaag het holerijkst. Hellingen met een dichte bodembegroeiing hebben meer hollen, dankzij hun grote bodemstabiliteit. Dit zijn hoofdzakelijk noord- en westhellingen. Graverij in schaars begroeide pioniervegetaties vindt hoofdzakelijk plaats in de zomer. In vegetaties gedomineerd door struiken (Duindoorn) wordt hoofdzakelijk in de winter gegraven. Mogelijk heeft dit te maken met het feit dat in de winter grassen en kruiden niet meer in de voedselbehoefte van Konijnen kunnen voorzien, waardoor ze op wortels, bast en twijgen van struiken moeten overschakelen (Pluis 1986). Konijnen houden niet van vergraste en natte vegetaties, omdat het vezelgehalte van de planten te hoog is. Ze prefereren dicotylen of jonge, actief groeiende grassen. Konijnen lijken in de duinen, sterker dan in binnenlandse heides, een sleutelrol te spelen in het behoud van diversiteit in vegetatiestructuren en zeldzame plantensoorten. Vele publicaties gaan hierop in (Pluis 1986; Wallage-Drees 1988; Ten Harkel & Van der Meulen 1996; Olff & Boersma 1998; Drees & Olff 2001). Door begrazing worden korte vegetaties actief kort gehouden, wat plantensoorten van voedselarme en lichtrijke omstandigheden een

kans geeft, ook als de voedselrijkdom toeneemt. Konijnen zorgen daarnaast door het opgraven van kalkrijker zand tot een verhoging van de pH in kalkarmere duingraslanden en daarmee tot lokale vestiging van kalkminnende soorten (bv. viooltjes) (Everts *et al.*, 2000). Voorts lijken Konijnen de belangrijkste veroorzakers te zijn van watererosie in de duinen. De activiteiten die hieraan ten grondslag liggen zijn begrazing van grassen en kruiden (waardoor meer kaal zand ontstaat), vraat en graverij aan wilgenstruiken (voorkomt stabilisatie door verstruiking), betreding in windkuilen (aantasting van algenkorsten en vegetatie), het maken van kleine graafjes en bemesting (onder latrines is een dikke waterafstotende zandlaag aanwezig) (Pluis 1986). Door watererosie wordt bovendien winderosie gefaciliteerd (Van den Ancker & de Winder 1985), met verstuiwing als gevolg. Door het in gang zetten van verstuiwing kan de successie pleksgewijs opnieuw beginnen. Daardoor ontstaan mozaïeken van verschillende successiestadia, wat weer gunstig is voor de flora- en faunadiversiteit. Het aantal Konijnen wordt in principe bepaald door de kwantiteit en kwaliteit van voedsel in de winter. Vooral de duur van de sneeuwbedekking is van belang.

Predatie bepaalt niet de maximale dichtheid, maar heeft wel invloed op de populatiegroeisnelheid. Bij een hoge populatiedichtheid houden Konijnen hun habitat geschikt om te fourageren (door grazen en graven), bij lage dichtheid vindt vegetatiesuccessie plaats, waardoor het oppervlak geschikt fourageergebied kleiner wordt. Treedt vergrassing en verruiging op door een (tijdelijke) dip in de Konijnenpopulatie, dan kunnen ze deze ontwikkeling, na het herstel van de populatie, niet meer terugzetten. De vegetatie is dan te hoog geworden om te begrazen. Dit zal uiteindelijk negatief uitwerken op de Konijnenstand (Wallage-Drees 1988). Sinds de uitbraak van myxomatose in 1953 is de Konijnenstand nooit meer op hetzelfde niveau teruggekomen. Het effect van de uitbraak op de vegetatie was destijds al na een half jaar spectaculair te noemen: veranderingen waren zo groot dat habitats onherkenbaar waren veranderd en potvallen nauwelijks waren terug te vinden (De Bruyn 1996). De effecten van de uitbraak op de vegetatie zijn identiek aan de effecten die zijn waar te nemen in enclosures: in het eerste seizoen treedt er een uitbundige bloei en een toename van zeldzame kruiden op, maar al snel neemt de bedekking met grassen en struiken toe (Olff & Boersma 1998; Drees & Olff 2001). De strooisellaag wordt dikker, het vegetatiedek raakt meer gesloten en het aantal plekken met open zand neemt af (Pluis 1986). Ook Ten Harkel & Van der Meulen (1996) vonden dat het buitensluiten van Konijnen al binnen een jaar leidde tot het volledig dichtgroeien van de vegetatie en de dominantie van overblijvende grassen. Duinriet nam toe tot een bedekking van 50% na vier jaar. Eenjarige grassen en kruiden verdwenen, de bedekking met open zand en mossen nam af. In een Engels duincomplex werd vastgesteld dat de hoogte van de graszode na uitbraak van myxomatose toenam van 1-2 cm tot 15-20 cm twee jaar later (Ranwell 1963). De biomassa neemt dus toe, de lichtbeschikbaarheid af, de interceptie van stikstofdepositie neemt toe en de turnover en mineralisatie nemen toe, welke dan weer leiden tot een hogere biomassaproductie. Deze positieve feedbacks dragen bij tot de instandhouding en versterking van de vergrassing (Ten Harkel & Van der Meulen 1996).

Transecttellingen van Konijnen langs de Hollandse kust sinds 1984 wijzen op populatie-afnames sinds 1990, met 10-30% per jaar (Olff & Boersma 1998; Drees & Olff 2001). Deze afname is dichtheidsafhankelijk: een sterkere daling treedt op bij hogere initiële dichtheden in 1990. Verstruweling is de afgelopen tien jaar relatief sterker geweest in de duinen ten noorden van het Noordzeekanaal, terwijl ook de afname van de Konijnenpopulatie hier relatief sterker is geweest. Vergelijking van begraasde en onbegraasde terreinen wees uit dat de introductie van grote grazers de negatieve trend niet heeft kunnen ombuigen. Aanwijzingen voor facilitatie werden dan ook niet gevonden. De nieuwe virusziekte VHS wordt beschouwd als de belangrijkste oorzaak van de afname sinds 1990. Waarschijnlijk resulteert VHS in een populatie-omvang die kleiner is dan de draagkracht van het gebied op basis van de hoeveelheid beschikbaar voedsel. Dit is een mogelijke verklaring van het feit waarom de verwachte facilitatie tussen vee en Konijnen niet kon worden aangetoond (Van Wingerden *et al.*, 2001). Er wordt vermoed dat Konijnenpopulaties een 30-jarige cyclus hebben. Gebieden waar open delen worden afgewisseld met delen met veel struikopslag zouden optimaal zijn

voor Konijnen (stabiele aantallen). Hier is de mobiliteit van de Konijnen laag (kleine afstanden tussen burchten en fourageergebied, want beide aanwezig in open duindoornstuweel) en is de kans op infectie klein. De aantallen nemen toe, wat resulteert in het terugdringen van de verstruweling (verjonging wordt opgegeten), een hogere mobiliteit en een grotere kans op infectie. Ook in gebieden met veel bos en scherpe overgangen naar korte vegetaties, zoals ten noorden van het Noordzeekanaal, zijn Konijnen meer mobiel en zou het uitbreken van VHS versneld kunnen worden. Introductie van grote grazers leidt in principe tot zowel een verhoging van het voedselaanbod als een verhoging van de mobiliteit.

Muizen zijn nagenoeg afwezig in mosvegetaties en kortgrazige en kale situaties. Bosspitsmuis en Dwergmuis bijvoorbeeld zijn gebonden aan hoge, dichte grasvegetaties en profiteren daarom van vergrassing. Dat geldt ook voor de Veldmuis, maar deze soort is tegenwoordig veel minder talrijk dan in de jaren '60, waarschijnlijk door verstruweling en verbossing. De soort komt voor in droge langgrazige vegetaties met wat struiken en korter begroeide stukken. Struweelontwikkeling heeft wel geleid tot een toename van de Rosse woelmuis (GWA, 2000).

Bosmuizen in de Engelse duinen leven vooral van ongewervelden, met name kevers. Dit in tegenstelling tot hun soortgenoten in bossen, die vooral van plantaardig materiaal leven. Bosmuizen in de duinen hebben lagere populatiedichtheden, grotere home ranges en zijn 's nachts langer actief dan bosmuizen in bossen. Dit hangt samen met het lagere voedselaanbod in de duinen (Zubaid & Gorman 1991, 1996; Gorman & Zubaid 1993).



Na vier eeuwen afwezigheid heeft de Vos de vastelandsduinen weten te herkoloniseren, wat mogelijk invloed heeft gehad op het voorkomen van grondbroeders als Wulp, Fazant en verschillende meeuwensoorten (foto:<http://parcscanada.gc.ca/natress/images>).

De Vos herkoloniseerde de Hollandse duinen vanaf 1968. Een eventuele relatie tussen de Vos en ver-factoren is indirect, via de predatie van Konijnen. In eerste instantie zal de Konijnenstand hierdoor af zijn genomen, met logischerwijs vergrassing als gevolg (Verstraet 1996a). Het voedsel van Vossen in de Amsterdamse Waterleidingduinen bestond in 1993 voor 80% uit Konijnen. Ten opzichte van 1984 zijn in het menu slechts kleine veranderingen geconstateerd. Het gewichtsaandeel Konijnen is met 5% toegenomen, het aandeel vogels met 4% afgenomen (totaal 2% in droge duin, 15% in infiltratiegebied; vooral eenden, Meerkooit en Waterhoen worden gegeten). In mei, juni en juli worden tegenwoordig ook Zandhagedissen en hun eieren gegeten, in

totaal naar schatting enkele honderden hagedissen per jaar (Van der Vliet & Baeyens 1995). In het Noordhollands Duinreservaat bestond het dieet in de jaren tachtig voor 90% uit Konijnen en voor 4% uit vogels. In het voorjaar werden vooral eenden en zangvogels gegeten, in herfst en winter met name lijsters (Mulder 1988). In Meijndel en Berkheide bestond het dieet in 1997-2000 voor 84% uit Konijn, voor 6% uit vogels en voor 5% uit kleine zoogdieren (muizen). Per jaar eet een Vos ongeveer 150 Konijnen en 330 muizen (Mulder 2000). Uit alle voedselonderzoeken blijkt dat de Vos een brede voedselkeuze heeft, waarbij zijn voorkeur meestal uitgaat naar het voedsel dat hij het makkelijkst kan bemachtigen. De Konijnenconsumptie is hoger dan verwacht werd op basis van de konijnenstand. Mogelijk is de voorkeur voor Konijnen zo groot, dat Vossen de konijnenpopulatie op het huidige niveau kunnen houden. Dat niveau zelf is wellicht vooral tot stand gekomen door een combinatie van vooral myxomatose en vooral VHS (Mulder, 2000). De Bruyn (1996) noemt het waarschijnlijk dat Vossen in staat zijn de Konijnendichtheid te stabiliseren op een niveau waarop een rijk en divers duinecosysteem kan gedijen, met een afwisseling van open en gesloten vegetaties. Er zijn uit de gegevens van vogelinventarisaties in Meijndel weinig aanwijzingen gevonden dat de vogelstand negatief beïnvloed wordt door de Vos. Wel zijn Kok-, Zilver- en Stormmeeuwkolonies na de komst van de Vos geheel uit het duin verdwenen. Mogelijk heeft de Vos ook bijgedragen aan de achteruitgang van de grotere grondbroeders als Fazant, Wulp, Kievit, Scholekster, Houtsnip en Bergeend. Bij verreweg de meeste vogelsoorten is echter geen invloed van de komst van de Vos te bespeuren (Mulder, 2000).

Begrazing door Reeën en Damherten zou de vergrassing van duingebieden mogelijk tegen kunnen gaan. Het menu van deze soorten bestaat in voorjaar en zomer echter voor 70% uit struiken en bomen (vooral Kardinaalsmuts, maar ook Eik, Liguster en Vogelkers). In herfst en winter worden houtigen veel minder gegeten (33%), en zijn Ree en Damhert grotendeels afhankelijk van mast. Voor Ree is ook Stekelvaren belangrijk als voedselbron. Grassen worden in alle perioden maar in beperkte mate gegeten (10%), terwijl het Damhert toch bekend staat als een variabele eter, met veel grassen in het menu. Dit komt waarschijnlijk omdat de dominante soorten Duinriet en Zandzegge vanwege hun geringe verteerbaarheid onaantrekkelijk zijn (in tegenstelling tot, bv. Witbol) (Kuiters *et al.* 1996). Afgezien van het feit dat dat 'ruigere' grassen weinig voorkomen in het dieet, hebben Damherten ook weinig invloed op de vegetatie als geheel. Een gemiddeld Damhert consumeert ongeveer 400 kg droge stof per jaar en de primaire productie van het duingebied wordt geschat op ongeveer 4 ton/ha. Dat betekent dat bij een dichtheid van 100 Damherten per 100 ha (verwacht stabilisatieniveau), 10% van de totale vegetatieproductie wordt weggenomen. Dit is te weinig voor een duidelijk merkbare invloed. De invloed op bv. Meidoorn en Zomereik zal echter wel groot zijn (Van Breukelen *et al.* 2000). Verwacht wordt dat het aantal Reeën als gevolg van voedselconcurrentie zal afnemen (Van Breukelen *et al.* 2000). De voedseloverlap tussen Damhert en Ree bedraagt 50% in het voorjaar en zomer en 70-80% in herfst en winter.

• Vogels

Uit broedvogelmonitoring blijkt dat vogelsoorten van vegetaties gekarakteriseerd door open zand, mos en korte grassen het zeer moeilijk hebben in de Nederlandse duinen (Steenuil, Nachtzwaluw, Patrijs, Scholekster, Kievit, Wulp, Bontbekplevier, Kleine Plevier, Veldleeuwerik, Boomleeuwerik, Graspieper, Boompieper en Tapuit). De Griel is zelfs als broedvogel verdwenen (Van Ommering & Verstrael 1987; Verstrael & van Dijk 1997). Vermoed wordt dat vergrassing hiervoor een belangrijke oorzaak is. De toegenomen mineralisatie als gevolg van grondwateronttrekking ten behoeve van drinkwaterwinning, het aanplanten van Helm om open zand vast te leggen, het decimeren van de Konijnenstand als gevolg van myxomatose en VHS en de toegenomen stikstofinput vanuit de lucht leidden tot een toename van nitrofiële grassen en struiken in het voorheen open duin. De gevolgen van vergrassing voor de broedvogelstand zijn door het ontbreken van de nulsituatie echter niet eenduidig te beschrijven (Verstrael & van Dijk 1997). In heidegebieden, waar ook sprake is van vergrassing, nemen enkele van de genoemde soorten juist toe. In veel heidegebieden

wordt echter inmiddels door begrazing geprobeerd de vergrassing tegen te gaan, terwijl soms ook opslag wordt verwijderd. Blijkbaar heeft dit een positieve uitwerking gehad op veel soorten. De vraag is bovendien in hoeverre de Vos op de aantalsontwikkelingen van invloed is geweest. De Vos is sinds 1968 namelijk terug in de Hollandse duinen, na vier eeuwen van afwezigheid. Tapuiten vertonen een min of meer synchrone afname op de Waddeneilanden, in Zuid-Kennemerland, Meijndel en Berkheide. Deze regio's zijn sterk vergrast, de beide laatste tevens sterk verstruikt. De synchronisatie wijst op een gemeenschappelijke oorzaak voor de afname. Vossen ontbreken in de duinen van de Waddeneilanden, zodat zij niet voor de afname aldaar verantwoordelijk kunnen zijn. Er wordt een relatie verondersteld tussen de Konijnenstand en die van de Tapuit. De achteruitgang van de Tapuit begon in 1990 en valt samen met het uitbreken van het virus VHS. Deze gedachte wordt gesterkt door het feit dat ook de Bergeend, evenals de Tapuit broedend in holen van het Konijn, sinds begin jaren negentig sterk afneemt. Toch is een direct verband tussen VHS en de afname van de Tapuit niet zo waarschijnlijk, maar leidt de verminderde graasdruk tot een ruigere vegetatie (Verstrael & van Dijk 1997).

In Berkheide is recent beter naar de Tapuit gekeken (Verrips 2000). Op veel plaatsen in Berkheide zijn geen broedende Tapuiten meer aanwezig, op andere plaatsen is de stand sterk teruggelopen. Van de 77 territoria in 1990 (het hoogtepunt) waren er in 1999 nog maar 5 over. De broedresultaten zijn de laatste jaren erg slecht. Tapuiten passen hun nestplaatskeuze aan op predatie door Vossen, door bv. te nestelen in smalle, onder struiken liggende holen. De Vos lijkt dus geen belangrijke oorzaak voor de afname te zijn. Ook het verruigen met Duinriet, Brandnetel, Duindoorn en Meidoorn lijkt echter in Berkheide geen belangrijke oorzaak te zijn. Wat wel is gebeurd is dat ruderales, bloemrijke vegetaties plaatsgemaakt hebben voor mos- en grasvlakten. Aangenomen mag worden dat hier minder ongewervelden voorkomen, waardoor de voedselsituatie is verslechterd (aantal spinnetjes in duinrooshellingen lijkt bijvoorbeeld sterk afgenomen). Bovendien kunnen Tapuiten niet over harde, taaie grasstengels lopen. Dit laatste wordt onderschreven door onderzoek in de Britse duinen. De beste Tapuit-territoria (jaarlijks eerst bezet, met hoogste broedsucces) worden niet gekarakteriseerd door een grote variatie in of hoge aantallen van bodembewonende ongewervelden, zoals bemonsterd met potvallen, maar waarschijnlijk door korte vegetaties die het de Tapuiten mogelijk maken om te jagen ('rennen-pikken-rennen'). Geprefereerde territoria bestonden uit door Konijnen kortgegrasde *Festuca*- of *Agrostis*-vegetaties, in de overige territoria waren obstakels aanwezig in de vorm van Noordse Pijlstormvogel-nestholen of hogere vegetatie (bv. Adelaarsvaren, zuring) (Brooke 1979). Onderzoek in de Franse duinen wees uit dat de beste Tapuit-territoria (vroeger in het seizoen geschikt, zodat hier ook een tweede legsel wordt gestart en succesvol is) gekarakteriseerd worden door een grote variatie in vegetatietypen (Philippe *et al.* 1999).

De invloed van de Vos op broedvogels is echter niet verwaarloosbaar. In het voorjaar worden nogal wat vogels gegeten. Meer dan bij vergrassing of verstruiking kan echter worden verwacht dat een proces van aanpassing aan Vossen zal plaatsvinden. De stabiele trend of toename van veel soorten van open vegetatie in Noord-Kennemerland wijzen daarop, evenals in Drenthe. In Meijndel en Berkheide komt de Vos pas sinds 1980 voor, zodat de tijd voor aanpassing nog te kort kan zijn geweest (Verstrael & van Dijk 1997). Mulder (2000) vond geen invloed van de komst van de Vos op de aantalsontwikkeling van de grotere groundbroeders als Fazant, Wulp, Kievit, Scholekster, Houtsnip en Bergeend. Voor de overleving van jonge Wulpen is waarschijnlijk de voedselsituatie en verstoring door recreatie belangrijker dan predatie door Vossen (Mulder & Swaan 1988). Niet vliegvlugge jonge Wulpen kunnen met hun snavels nog niet in de grond boren, en zijn dus aangewezen op het voedsel dat op de grond en in de vegetatie te vinden is. Het gebrek aan vochtige valleien met veel voedsel en vermosing hebben mogelijk een negatieve invloed, vanwege het lage voedselaanbod. De Vos heeft geen invloed op het aantal zich vestigende Wulpen, recreatie heeft dat wel. De invloed van Vossen op eenden is ondergeschikt aan andere factoren die tot een afname hebben geleid. Dit zijn vooral de successie in kanalen en meren en de defosfatering van het water, waardoor het voedselaanbod voor de jongen verminderde (bodembewonende muggenlarven), de toename van de

oeverbegroeiing door stabielere peilbeheer en het niet langer regelmatig schonen van de infiltratiegeulen en de daardoor toegenomen voedselcompetitie met vissen (Verstrael & van Dijk 1997, GWA 2000). Als aanpassing op de Vos zijn Tafeleenden meer aan de waterkant in het Riet gaan nestelen, terwijl de Kuifeend gebruik maakt van eilandjes. Ook heeft de Kuifeend het begin van de broedcyclus één of enkele weken opgeschoven (Oosterbaan & Baeyens 1998). Vossenpredatie leidde wel binnen zes jaar tot het volledig verdwijnen van kolonies van Zilvermeeuwen en Kleine Mantelmeeuwen uit de duinen. Deze kolonies zijn deels uitgeweken naar daken van gebouwen (Verstrael 1996a,b).

Verstruiking lijkt voor een aantal vogelsoorten positief uit te werken (Grasmus, Nachtegaal, Roodborsttapuit, Tjiftjaf, Zwarte kraai), maar er zijn ook soorten die niet profiteren van het grotere aanbod aan broedbiotoop en in aantal achteruit gaan (Zomertortel, Barmsijs, Fitis, Kneu, Paapje) (Verstrael & van Dijk 1997; Oosterbaan & Baeyens 1998). Verbossing en verstruweling hebben geleid tot een afname van de fourageermogelijkheden van de Ekster, die kortgrazige begroeiingen prefereert (GWA 2000). Door een afname van de Veldmuizenstand, en een toename van de Rosse Woelmuizen en Bosmuizen als gevolg van verstruweling, namen Bosuilen in aantal toe en Ransuilen in aantal af (Verstrael 1996a). Door een te sterke vergrassing kunnen prooien wellicht minder goed bereikbaar zijn voor bijvoorbeeld Bosuilen (La Haye *et al.* 1995). Ook de komst van de Havik heeft grote gevolgen gehad voor onder meer de uilen- en roofvogelstand. Sperwers, Ransuilen, Eksters en Kauwen worden door de Havik bejaagd en zijn mede daardoor sterk achteruit gegaan (GWA 2000).

De Grauwe Klauwier was tot in de jaren '50 een algemene broedvogel van de Nederlandse duinen. Sindsdien is de duinpopulatie sterk afgenomen, en in 1997 en 1998 vond het laatste broedgeval plaats op Ameland. Vermoed wordt dat deze afname verband houdt met een verslechterd voedselaanbod. Een divers spectrum van grote ongewervelden is namelijk nodig om gedurende de hele dag en het hele seizoen over voldoende voedsel te beschikken om jongen groot te brengen. Om deze hypothese te testen werd de voedselécologie van de Amelandpaartjes in '97 en '98 vergeleken met die van vroegere broedgevallen op Ameland en met die van groeiende en stabiele klauwierpopulaties in het Bargerveen en Duitsland (Kuper *et al.* 2001; Nijssen *et al.* 2001a). Nestsucces van de laatste Amelandpaartjes was laag (1 vliegvlug jong) in vergelijking met andere gebieden (3-4 vliegvlugge jongen). Dit suggereert een limiterend voedselaanbod. Ook het feit dat er een positieve correlatie aanwezig was tussen gemeten voedselaanbod en dieetsamenstelling wijst hierop. In de andere gebieden, waar de klauwieren de meest optimale prooien kunnen kiezen uit een surplusaanbod, wordt een dergelijke correlatie niet gevonden: er zijn blijkbaar veel prooien aanwezig die niet in de transecten worden geteld. De gemiddelde prooigrootte in het dieet van zowel adulten als nestjongen van de laatste Ameland-klauwieren bleek kleiner in vergelijking met de andere gebieden. Ook het voedselaanbod in termen van aantal soorten, aantallen en biomassa bleek op Ameland kleiner dan in het Bargerveen. Mogelijk houdt dit verband met het feit dat in gebieden met een hoge frequentie van verstoring (bv. maaïen, grazen, bemesten) grote insecten met een lange levenscyclus verdwijnen ten koste van kleine insecten met een korte levenscyclus, zoals aangetoond in agrarisch landschap. Ook vegetatieveranderingen als gevolg van vermesting, verdroging en verzuring, leidend tot ongunstige microklimatologische omstandigheden, kunnen hiervoor verantwoordelijk zijn. In vergelijking met andere gebieden bleken de laatste Ameland-klauwieren relatief weinig kevers te eten. In 1989 bestond het dieet van adulten voor bijna 50% uit *Scarabeidae*, in 1997-98 was dat nog maar 4%. In het Bargerveen en in Duitsland was dat resp. 11% en 21%, maar daar worden relatief veel *Carabidae* gegeten. Het aanbod aan *Scarabeidae* (bv. Rozenkever *Phyllopertha horticola*, Junikever *Amphimallus solstitialis* en Julikever *Polyphylla fullo*) is tegenwoordig laag op Ameland. De laatste Ameland-klauwieren aten juist relatief veel vliesvleugeligen, vooral mieren (45% van het dieet). In de andere gebieden waren hommels belangrijker.

De effecten van rivierwaterinfiltratie, uitgevoerd vanaf de jaren '40, zijn onderzocht met behulp van een monitoringprogramma in o.a. Meijndel. Helaas is de nulsituatie niet goed vastgelegd. In eerste instantie leidde de vernatting tot een toename van eendensoorten (Kuifeend, Wilde eend, Slobeend en Bergeend), als gevolg van het ontstaan van kunstmatige duinmeertjes. Door het ontstaan van rietvelden, en de successie daarvan, namen ook moerasvogels als Blauwborst, Kleine karekiet, Rietzanger, Bosrietzanger en Rietgors toe in aantal. Karakteristieke soorten van natte duinvalleien en open vochtige pionierssituaties verdwenen echter (Grauwe Kiekendief, Watersnip), of namen sterk af in aantal (Paapje, Waterral). Mede daarom werd besloten om de drinkwaterproductie te beperken en de natuurlijke duinprocessen te herstellen (Van Ommering & Verstrael 1987; Verstrael 1996a,b).

Sinds 1940 broedt de Blauwe kiekendief op de Nederlandse Waddeneilanden. Deze vestiging hangt mogelijk samen met gunstige vegetatie-ontwikkelingen, ontstaan door een vermindering van de graasdruk door schapen en geiten. In de periode 1940-70 vestigden zich populaties op Ameland en Terschelling, pas daarna werden ook de andere eilanden gekoloniseerd (Bekhuis & Zijlstra 1991). Ook op Schiermonnikoog was de Blauwe kiekendief in 1973-85 de talrijkste kiekendief, maar sinds 1986 neemt de Bruine kiekendief sterk in aantal toe en sinds 1989 is deze soort het talrijkst. Na 1986 was het aantal broedparen, de legselgrootte en het aantal vliegvlugge jongen van de Blauwe kiekendief kleiner dan voor 1986. Mogelijk dat de Bruine kiekendief de Blauwe van broedplekken wegconcurrert. Blauwe kiekendieven zijn inmiddels teruggedrongen tot hun voormalige broedgebieden in duinvalleien, Bruine kiekendieven broeden in rietmoerassen. Vergrassing en vooral verstruiking worden als een gevaar beschouwd voor de Blauwe kiekendief, omdat het zowel broed- als fourageergebieden ongeschikt maakt (Van der Wal *et al.* 1999). De Grauwe kiekendief is al langer verdwenen van de Waddeneilanden. Mogelijk is deze nog gevoeliger voor de effecten van ver-factoren dan de Blauwe kiekendief.

- **Herpetofauna**

De Zandhagedis was tot aan de jaren vijftig algemeen in de Nederlandse duinen, volgens de overlevering kon het destijds 'ritselen van de wegschietende dieren'. Inmiddels is de soort verdwenen uit Zeeland, de duinen van Hoek van Holland, Ameland en Schiermonnikoog. Een belangrijk aspect van het leefgebied vormen randen in de begroeiing (structuurdiversiteit). In de zeeduinen worden ze gevonden langs Dauwbraam- en Duindoornstruwelen met open zand en in oude Helmpollen. In de duingraslanden van het middenduin langs Kruipwilg-, Duindoorn- en Ligusterstruwelen. In het binnenduin op zonnige open plekken in bos of struweel, in bermen en langs bosranden. In de Duindoornstruwelen lijkt een voorkeur te zijn voor kleine struweelgroepen met hoge grassen in de ondergroei; Duindoorn is meestal in de afsterffase. Zandhagedissen geven de voorkeur aan onbeschaduwde zuid- of zuidwesthellingen. Er moeten 3-4 open zandplekken van 1-3 m² groot per hectare aanwezig zijn, omgeven met lage begroeiing. Vergrassing leidt tot een dichte, monotone grasmat met weinig structuur waarin de hagedissen niet meer kunnen verplaatsen, voedselzoeken en thermoreguleren. Bovendien groeien open zandige plekken dicht, waardoor eiafzet onmogelijk wordt (Overleg Duinhagedis 1999). Voor zover bekend lijkt het huidige voorkomen vooral te zijn gekoppeld aan randen van ruiter- en wandelpaden. Behalve eutrofiëring is ook het achterwege blijven van extensieve, en soms intensieve, exploitatie door de mens een belangrijke oorzaak van de afname van Zandhagedissen. Het betreft het onttrekken van organisch materiaal (hout, plaggen), teelt van Konijnen, beweiding met vee en het bedrijven van landbouw met de bijbehorende menselijke betreding (Hagedoorn 1996).



Vroeger 'ritselden de duinen' van wegschietende Zandhagedissen. Door de algehele vervuiling van het duinlandschap is deze soort sterk afgenomen en plaatselijk zelfs verdwenen (foto: R. Krekels).

Denton & Beebee (1994) vergeleken de habitatvoorkeur van Gewone pad *Bufo bufo* en Rugstreeppad *B. calamita* gedurende hun terrestrische levensfase. Er bleek sprake van ruimtelijke niche-segregatie: de Gewone pad is geassocieerd met opgaande en dichte vegetatiestructuren, de Rugstreeppad kwam alleen maar voor op een beperkt aantal open plekken met een lage vegetatiebedekking. Het verplaatsen van dieren van optimaal naar atypisch habitat leidde tot een verhoogde mortaliteit bij beide soorten. Experimenten wezen uit dat Rugstreeppadden in open habitats overleven door zich overdag in de bodem in te graven en zo uitdroging weten te voorkomen. Gewone padden doen dit niet en gaan dood in open habitats. In dichte vegetaties daarentegen, blijkt de jachthefficiëntie van Rugstreeppadden veel lager dan die van Gewone padden, wat leidt tot hyperactiviteit en gewichtsverlies. Niche-segregatie wordt dus in eerste instantie veroorzaakt door gedrags- en fysiologische verschillen en niet door competitie. Vegetatiesuccessie in open duinen leidt tot de kolonisatie van Gewone padden en tot het verdwijnen van Rugstreeppadden. Competitie tussen beide soorten blijkt wel een rol te spelen in de aquatische levensfase. Larven van Rugstreeppadden in wateren waar ook larven van Gewone padden aanwezig waren groeiden langzamer, hadden een hogere mortaliteit en waren na de metamorfose kleiner dan in wateren waar Gewone padden ontbraken. Larven van Gewone padden deden het daarentegen even goed of beter in poelen waar ook Rugstreeppadden aanwezig waren. De Gewone pad is dus concurrentiekrachtiger dan de Rugstreeppad in voortplantingswateren die in principe voor beide soorten geschikt zijn (Bardsley & Beebee 1998).

3.3 Samenvatting en discussie: effecten van ver- factoren op fauna

In deze paragraaf wordt een overzicht gegeven van de directe en indirecte effecten van vermessing, verdroging en verzuring op de duinfauna. Beschreven wordt welke bottlenecks (knelpunten) voor de duinfauna optreden, geïllustreerd aan de hand van enkele diersoorten. Onderstaande is gebaseerd op literatuurgegevens (zie 3.1 en 3.2) en de meningen van deskundigen (zie enquêtes en brainstormen in de bijlagen). Centraal staan de werkingsmechanismen waarmee de effecten aangrijpen op de

levenscyclus van dieren. Uitgangspunt van het overzicht vormen de in het duinlandschap aanwezige procesmatige factoren, zoals bv. de nutriëntenhuishouding. Veranderingen in deze sturende processen, als gevolg van ver-factoren, brengen in het algemeen een keten van veranderingen teweeg in achtereenvolgens de abiotiek, de vegetatie en de fauna. Afhankelijk van de diergroep, zijn voor de fauna zowel veranderingen op micro- (standplaatsniveau), meso- en macro-schaal (landschapsniveau) van belang.

De effecten worden afzonderlijk besproken voor droge duinen, vochtige duinvalleien en zwakgebufferde wateren, waarbij zoveel mogelijk onderscheid wordt gemaakt in de effecten van vermessing, verzuring en verdroging.

3.3.1 Droge duinen

- **Effecten van vermessing**

Omdat het proces van nutriëntenopname fundamenteel anders is in het Waddendistrict (kalkarme duinen) dan in het Renodunaal District (kalkrijke duinen), zijn ook de effecten van vermessing anders (zie Kooijman *et al.* 1998). Het is mogelijk dat atmosferische depositie de vegetatiesuccessie in het Renodunaal district versnelde, maar de belangrijkste aanzet voor vergrassing lijkt hier een afname in begrazingsintensiteit te zijn. Het Waddendistrict en de ondiep ontkalkte middenduinen van het Renodunaal district zijn het meest gevoelig voor atmosferische depositie, en daar spelen de hieronder beschreven effecten van vermessing het sterkst.



Door verruiging van de vegetatie vervlakt de variatie in vegetatiestructuren (foto: M. Nijssen).

Veel typische bewoners van het open duin worden getroffen door het dichtgroeien van het habitat als gevolg van vergrassing of verstruiking. Karakteristieke duinsoorten zijn vaak (tijdelijk) afhankelijk van open stukken zand, bijvoorbeeld voor de ovipositie of om voedsel te zoeken. Daarnaast worden waardplanten vaak verdrongen (dagvlinders). Verder verdwijnen kleinschalige mozaïekstructuren en een gevarieerde vegetatiestructuur, wat voor veel dieren ongunstig is. Indien op soortsniveau wordt gekeken, is te zien dat na eutrofiëring van een systeem over het algemeen een verschuiving wordt waargenomen van grote naar kleine insecten (Siepel 1990). Ongewervelde soorten met een korte generatietijd, die in staat zijn snel op

veranderingen in te spelen, lijken globaal gezien het beste bestand tegen eutrofiëring (Hornman 1996).

Afname variatie in vegetatiestructuur; vergrassing en verstruiking

Door verruiging van de vegetatie vervlakt de variatie in vegetatiestructuren. Veel dieren zijn sterk afhankelijk van een gevarieerde vegetatiestructuur, bijvoorbeeld voor de oriëntatie (vlinders, libellen), thermoregulatie of balts (sprinkhanen). Vaak benodigt een soort verschillende standplaatsen gedurende de verschillende stadia van de levenscyclus (bv. open zand als ei, hoge vegetatie als nimf), dus deze plekken mogen niet te ver uit elkaar liggen. Een belangrijk probleem waarmee alle diergroepen te maken hebben is dat de van oorsprong aanwezige variatie en gradiënten (bv. open-dicht, nat-droog, hoog-laag) zijn verdwenen, waardoor het aantal niches is afgenomen (Hornman 1996).

Over het algemeen leiden het dichtgroeien van biotopen en een vervlakking van structuurvariatie tot een afname van karakteristieke soorten van het open duin.

Vergrassing leidt tot een afname van de nestdichtheid van thermofiele mierensoorten van droog duingrasland en duinheide. Veel mierensoorten verkiezen warme zuidranden van begroeiingen voor de bouw van hun nest. Deze ligging is onder meer gunstig voor het verzamelen van voedsel: de mieren kunnen enerzijds profiteren van de bladluizen die op de planten voorkomen en anderzijds van de prooien die in het open zand zijn te vinden. De loopkeversamenstellingen van de meeste verruigde duingraslanden en die van vergraste heidevegetaties lijken tegenwoordig op elkaar, wat wijst op overeenkomsten in microhabiteigenschappen tussen beide, van oorsprong zeer verschillende, vegetatietypen (Nijssen *et al.*, 2000).

De vegetatiestructuur (en daaraan gekoppeld het microklimaat, zie onder) behoort tot de belangrijkste factoren die de distributie van sprinkhanen bepalen. Het voorkomen van sprinkhanen wordt in eerste instantie door de plaats van ovipositie bepaald, gevolgd door de ontwikkeling van de vegetatietypen en het daaraan gebonden microklimaat. Over het algemeen verplaatsen de dieren zich van een open vegetatie in de lente naar een dichtere vegetatie in de zomer. Voor de ovipositie is open terrein nodig, maar er moeten dichtbij ook mogelijkheden zijn om in de schaduw te zitten: in grote stukken die geschikt zijn voor ovipositie, maar geen mogelijkheid bieden tot schaduw, komen geen adulten voor. De voorkeur voor een bepaald vegetatietype is soortsafhankelijk (Lensink 1963). Bij het dichtgroeien van vegetaties vinden dan ook soortverschuivingen plaats. Zo werd in verruigde duingraslanden van Ameland alleen de Kustsprinkhaan aangetroffen, terwijl het Knopsprietje en Bruine sprinkhaan karakteristieke soorten van de oorspronkelijke open duingraslanden zijn (Nijssen *et al.* 2001a).

Ook voor de gewervelde fauna is verruiging een belangrijke bottleneck. Een belangrijk aspect van het leefgebied van de Zandhagedis vormen randen in de begroeiing (structuurdiversiteit). In de duingraslanden worden ze bijvoorbeeld gevonden langs Kruipwilg-, Duindoorn- en Ligusterstruwelen. Zandhagedissen geven de voorkeur aan onbeschaduwde zuid- of zuidwesthellingen. Er moeten 3-4 open zandplekken van 1-3 m² groot per hectare aanwezig zijn, omgeven met lage begroeiing. Vergrassing leidt tot een dichte, monotone grasmat met weinig structuur waarin de hagedissen niet meer kunnen verplaatsen, voedselzoeken en thermoreguleren (Overleg Duinhagedis 1999). Voor veel karakteristieke broedvogels van het duin lijkt vergrassing de belangrijkste bottleneck te vormen. Met name vogelsoorten van vegetaties gekarakteriseerd door open zand, mos en korte grassen hebben het zeer moeilijk in de Nederlandse duinen (Steenuil, Nachtzwaluw, Patrijs, Scholekster, Kievit, Wulp, Bontbekplevier, Kleine Plevier, Veldleeuwerik, Boomleeuwerik, Graspieper, Boompieper en Tapuit). In vergraste vegetaties is onvoldoende voedsel aanwezig of ze kunnen niet goed uit de voeten om het voedsel te bemachtigen (bv. Tapuit). De Griel is zelfs als broedvogel verdwenen (Van Ommering & Verstrael 1987; Verstrael & van Dijk 1997). Voor andere vogelsoorten (Grasmus, Nachtegaal, Roodborsttapuit, Tjiftjaf, Zwarte kraai) lijkt verstruiking juist positief uit te werken (Verstrael & van Dijk 1997; Oosterbaan & Baeyens 1998). Hoewel een toenemende atmosferische depositie heeft geleid tot verruiging van duinvegetaties, heeft de achteruitgang van het Konijn ook een belangrijke rol gespeeld. Door graas- en graafactiviteiten spelen Konijnen een sleutelrol in het

behoud van diversiteit in vegetatiestructuren en zeldzame plantensoorten, en het in gang zetten van verstuiving (Pluis 1986; Wallage-Drees 1988; Ten Harkel & Van der Meulen 1996; Olff & Boersma 1998; Drees & Olff 2001; Everts *et al.* 2000). Sinds de uitbraak van myxomatose in 1953 is de Konijnenstand nooit meer op hetzelfde niveau teruggekomen. De virusziekte VHS wordt beschouwd als de belangrijkste oorzaak van de afname sinds 1990, maar ook de Vos heeft hieraan bijgedragen. Treedt vergrassing en verruiging op door een (tijdelijke) dip in de Konijnenpopulatie, dan kunnen ze deze ontwikkeling, na het herstel van de populatie, niet meer terugzetten. De vegetatie is dan te hoog geworden om te kunnen begrazen (in geval van Helmvergrassing), en is daarbij van samenstelling veranderd (zie '*Veranderingen in de soortensamenstelling van planten*'). Op deze manier werkt vergrassing dus een verdere achteruitgang van het Konijn in de hand (Wallage-Drees 1988). Als gevolg van een verminderde graasactiviteit van Konijnen wordt de strooisellaag dikker, het vegetatiedek raakt geslotener en het aantal plekken met open zand neemt af (Pluis 1986). De biomassa neemt dus toe, de lichtbeschikbaarheid af, de interceptie van stikstofdepositie neemt toe en de turnover en mineralisatie nemen toe, welke dan weer leiden tot een hogere biomassaproductie. Deze positieve feedbacks dragen bij tot de instandhouding en versterking van de vergrassing (Ten Harkel & Van der Meulen 1996).

Afname van verstuiving; afname oppervlakte kaal zand

Verstuiving speelt van oorsprong een belangrijke landschapsvormende rol in de dynamische duinen. Een afnemende invloed van verstuiving werd in eerste instantie veroorzaakt door actieve vastlegging door de mens (Helm- en dennenaanplant, opbrengen organisch materiaal). Tegenwoordig gaan ook vergrassing, vermossing, strooiselophoping en opslag van struiken en bomen verstuiving tegen. Water en wind krijgen steeds minder vat op het zand en de verstuiving neemt verder af. Door een afname in dynamiek kan de vegetatiesuccessie nog sneller plaatsvinden. Een afname van verstuiving heeft als direct gevolg dat het ontstaan van nieuwe successiestadia stagneert.

Het is niet zozeer de afname van de oppervlakte actief stuivend zand dat voor fauna belangrijk is, als wel de afname van het aantal plekken open zand dat aanwezig is in kleinschalige mozaïekpatronen, waarin verschillende successiestadia naast en door elkaar voorkomen. Open zand is voor veel karakteristieke dieren van het droge duin belangrijk: voor de ei-afzet of nestbouw, ontwikkeling van de eieren (geschikt microklimaat, zie onder), ontwikkeling van de larven, thermoregulatie van juveniele en adulte dieren, fourageren, ingraven, baltsen en jagen, overwinteren etc..

Bijen maken een belangrijk deel uit van de karakteristieke duinfauna. Vrijwel alle bijen die karakteristiek zijn voor de duinen, maken hun nesten in het zand (Westrich 1989). De afname van de oppervlakte aan kaal zand zal dus direct leiden tot een (lokale) afname van individuen. Mogelijk kunnen adulten ook minder actief worden doordat er een lagere temperatuur heerst. De Kommavlinder zet de eitjes bij voorkeur af bij een vegetatie met 25% open zand, 50% schapengras en 25% overige grassen en kruiden. Een afname van verstuiving en een afname van kaal zand leiden tot minder voorkeurshabitat voor eiafzet. Onder de spinnen vindt een soortverschuiving plaats als gevolg van de afname van open plekken kaal zand; soorten van de meest kale biotopen nemen af (bv. Grote duinkrabspin (*Xysticus ninni*)), terwijl soorten van beboste biotopen of van dichte kruidvegetaties toenamen. In het hele duin komt de Zandspringspin *Sitticus saltator* voor. Deze soort is afhankelijk van veel kaal zand, en is de laatste decennia sterk achteruit gegaan in de Zuid-Hollandse duinen, doordat de duinen in hoog tempo verruigen (Noordam 1996). De vangtrechters van de mierenleeuw *Myrmeleon formicarius* bevinden zich op onbeschutte kale plekken. Wel moet rondom vegetatie (vaak mos) of een strooisellaag aanwezig zijn, die de trechters enerzijds behoedt tegen overstuiven en anderzijds stevigheid verleent tegen instorting en voorkomt dat het omringende zand gaat wandelen (Boer 1999). *M. formicarius* ontbreekt in de kalkrijke duinen, mogelijk omdat daar onbegroeide stukjes zand sneller dichtgroeien dan in de kalkarme duinen, waardoor de overlevingskansen verkleinen (ook gezien de lange levenscyclus van twee jaar) (Boer 1999). Door vermesting ontstaan dichte vegetaties van Gewone veldbies, Zandzegge,

Amerikaanse vogelkers en Duinriet, waardoor mierenleeuwen waarschijnlijk afgenomen zijn (Struijk 1996).

Voor sommige vogels zijn open zandige plekken nodig voor de nestbouw, bijvoorbeeld voor de Griel (*Burhinus oedipnemos*) (Green & Griffiths 1994). Voor de Zandhagedis zorgen vergrassing en vermossing voor het dichtgroeien van potentiële eiafzetplekken, die bestaan uit kleine open zandplekken, bij voorkeur op een zuidhelling in de beschutting van struweel. Hoewel open zandige plekken in de duinen nog steeds aanwezig zijn, en vrouwtjes voldoende mobiel zijn om ze te zoeken, verhoogt de zoektocht de kans op predatie. Waarschijnlijk is echter de mogelijkheid tot thermoregulatie (afwisseling in vegetatiestructuur) voor deze soort een belangrijkere bottle-neck dan de mogelijkheid tot ei-afzet.

Toename van de algenlaag op open zand

De vestiging van algen (blauw- en groenwieren) is een natuurlijk proces bij de vastlegging van stuifzanden. Algen vormen een korst van enkele millimeters in de bovenste zandlaag en stabiliseren zo het open zand (verkitting). Uit labexperimenten blijkt dat zonder algenkorst 75x meer zand wordt verwaaid dan met een dunne algenkorst, en 300x meer dan met een dikke algenkorst (Van den Ancker & de Winder 1985). Door deze stabilisatie, het hoger vochtbergend vermogen en de toename van het gehalte organische stof en nutriënten kunnen hogere planten, mossen en korstmossen zich vervolgens vestigen. Verrijking met stikstof veroorzaakt waarschijnlijk een versnelde ontwikkeling van de algenmat in open stuifzand en open zand, maar onderzoek hieraan ontbreekt. Mogelijk dat door vermesting deze algenlagen bovendien veel dikker zijn geworden. Verstuiving wordt tegengegaan en open zand groeit versneld dicht. Mogelijk verhindert een dikke algenlaag dat sommige ongewervelden nog holletjes kunnen maken of verandert het microklimaat zodanig (koeler en vochtiger) dat dit problemen oplevert voor de ontwikkeling van eieren en larven (zie onder). Hierover is geen literatuur beschikbaar, maar het is goed voor te stellen dat dit voor sommige diergroepen een bottle-neck vormt.

Afname van de omvang van fluctuaties en extremen in het microklimaat

Met de verandering van de vegetatiestructuur verandert ook het microklimaat. Doordat vegetaties dichter en hoger worden ontstaat een koeler, vochtiger milieu, en extremen worden gedempt. Veel dieren zijn sterk afhankelijk van het microklimaat voor hun overleving. Karakteristieke duinsoorten benodigen vaak een hoge temperatuur om zich te kunnen ontwikkelen of om te kunnen thermoreguleren; een vervlakking van het microklimaat vormt voor hen dus een bedreiging. Van sprinkhanen worden de ontwikkelingssnelheid en de overleving van de eieren, de ontwikkeling van de nymfen en de eiproductie van de imago's sterk beïnvloed door het microklimaat. In een verruigde vegetatie zal de zonne-instraling sterk dalen. Hierdoor is de temperatuur lager, wat de ontwikkelingstijd van de eieren verlengt. Sommige soorten, met name soorten die relatief lang nodig hebben om zich te ontwikkelen, hebben op deze manier niet genoeg tijd om de levenscyclus te voltooien voordat de winter zich aandient (Kleukers *et al.* 1997). Ook de meeste mierensoorten zijn sterk afhankelijk van de stralingswarmte van de zon (t.b.v. thermoregulatie; Dean *et al.* 1997). Als open plekken dichtgroeien verdwijnen de meeste mierensoorten: nestpopulaties verhuizen naar zonnigere plekken of sterven uit. De loopkevers van het droge duin (met name de genera *Amara*, *Cicindela*, *Cymindis*, *Harpalus*) worden gekenmerkt door een thermofiel en/of xerofiel karakter, en zijn dus sterk afhankelijk van het microklimaat. Voor loopkevers is met name in het larvale stadium de temperatuur bepalend voor de ontwikkelingsduur. Daarnaast is de temperatuur tijdens de ontwikkeling sterk bepalend voor de uiteindelijke lichaamsgrootte, en de daaraan gekoppelde vruchtbaarheid (Van Dijk 1994; Ernsting & Huyer 1984). Momenteel is een groot deel van de typische loopkeversoorten van het open duin bedreigd. Bedreiging vindt vooral plaats door verandering van het klimaat op microschaal. Zodra de eigenschap droogteresistentie niet meer van doorslaggevend belang is, moeten deze soorten in concurrentie met de meer eurytope soorten van drogere zandgronden zien te overleven. De afwezigheid van droogtes komt vooral

door het ontstaan van dichte vegetaties met een stabiliserend vochtgehalte. Bladsprietkevers (*Scarabaeidae*) (o.a. mestkevers, meikevers) spelen een belangrijke rol in de duinecosystemen (zie 'Afname prooien'). Tegenwoordig worden met name Julikevers nauwelijks meer aangetroffen in de duinen. De ontwikkelingsduur van deze soorten kan variëren van één tot enkele jaren, en is o.a. afhankelijk van de omgevingstemperatuur. Vervilting van de grasmat kan leiden tot een lagere omgevingstemperatuur in de wortelzone van de grassen, waardoor de ontwikkeling wordt vertraagd. Het laatste is met name belangrijk als een zekere synchronisatie wordt doorbroken (leidend tot ofwel directe sterfte, ofwel geforceerd overliggen van nog een seizoen met alle mortaliteitsrisico's van dien).

Voor vlinders is een gunstig microklimaat essentieel voor de opwarming en beschutting van de adulten (bv. Aardbeivlinder), en waarschijnlijk ook voor de ontwikkeling van de eieren en de larven. Daarnaast is een extreem microklimaat van belang voor soorten die overwinteren in het rupsstadium in de mos- of kruidlaag (bv. Heivlinder), omdat het risico voor aantasting door pathogenen daardoor vermindert. Voor bijen is het microklimaat eveneens belangrijk, mogelijk ook om ziektes te voorkomen. Waarschijnlijk vindt de grootste sterfte tijdens de levenscyclus plaats gedurende het actieve larvale stadium. Mogelijk vormt het grootste, indirecte gevaar besmetting van de voedselvoorraad met bacteriën en schimmels. Daarnaast is de etende larve zelf misschien ook kwetsbaarder voor pathogenen. Dit kan een belangrijke verklaring zijn voor de nestplaatskeuze. De bodem van schaars begroeide of onbegroeide zandplekken en steilranden herbergt mogelijk minder pathogenen. Daarnaast is de kans om voedselbederf en eventueel aanwezige pathogenen te ontlopen groter door een snelle ontwikkeling dankzij de gunstige (micro-) klimatologische omstandigheden.

Veranderingen in de soortensamenstelling van vegetaties

Het verdwijnen van kruidenrijke droge duingraslanden als gevolg van vermessing gaat gepaard met een vermindering van de beschikbaarheid van nectar en stuifmeel. Dit heeft voor bloembezoekende insecten als vlinders, hommels, bijen, wespen en zweefvliegen belangrijke negatieve effecten op hun voedselaanbod, sterker naarmate het gespecialiseerde soorten betreft en nectar gedurende een langere periode aanwezig moet zijn. Voor sommige dagvlindersoorten fungeren enkele van de betrokken plantensoorten als voedselplant voor de rupsen (waardplant), en het verdwijnen hiervan vormt voor die vlinders vaak de belangrijkste bottle-neck (Bink 1992). Zo wordt het verdwijnen van Kruisbladgentiaan als belangrijkste oorzaak gezien voor het verdwijnen van het Duingentiaanblauwtje (Veling & Van Swaay 1994). Ook de achteruitgang van de parelmoervlinders heeft waarschijnlijk te maken met hun afhankelijkheid van viooltjes. De Heivlinder gaat achteruit, doordat smalbladige grassoorten als Buntgras en Schapegras, die het hele seizoen door de traag groeiende rupsen worden gegeten, worden verdrongen door hogere, breedbladige grassen (Pijpenstrootje) (Nijssen *et al.* 2001a). Verder zijn de meeste duinvlinders afhankelijk van nectar van kruiden, waaronder Aardbeivlinder, Bruin blauwtje, Kommavlinder, Zilveren maan, Duinparelmoervlinder en Grote parelmoervlinder (Bink 1992). Ze zoeken tegenwoordig vaak hun toevlucht tot storingsvegetaties met Slangekruid of distels, vaak aanwezig langs paden.

Hoewel de meeste bijen in de duinen polylectisch (voedselgeneralisten) zijn, kunnen ook deze dieren beperkt worden door de hoeveelheid beschikbaar voedsel. Veel soorten die afhankelijk zijn van bloemrijke schraalgraslanden, zijn bedreigd (Westrich 1989). Door een afname van planten als Rolklaver, Zenegroen, Muizenootje, Grote thijm en Zandblauwtje wordt het moeilijker voedsel te verzamelen voor het nageslacht.

Zelfs de afname van algemene grassoorten kan een bottleneck vormen. Het Konijn kan de vergrassing van het duin niet goed tegengaan. Afgezien van aantalsdalingen als gevolg van virale ziekten (myxomatose, VHS), heeft een toenemende atmosferische depositie ertoe bijgedragen dat het Konijn niet in staat is de vergrassing terug te dringen (zie 'Afname variatie in vegetatiestructuur; vergrassing en verstruiking'). De veranderde samenstelling van grassen is hier een belangrijke oorzaak van; geschikte voedselplanten worden vervangen door minder geschikte

soorten. Konijnen houden niet van vergraste vegetaties, omdat het vezelgehalte van de planten te hoog is. Ze prefereren dicotylen of jonge, actief groeiende grassen.

Veranderingen in de voedselkwaliteit en stressgevoeligheid van planten

Vermesting leidt tot een verandering in de groeicyclus van planten. Het eiwitgehalte in de plant zal in eerste instantie stijgen, waardoor versnelde groei optreedt. Rupsen van vlindersoorten die gedurende korte tijd in het voorjaar fourageren, zullen hierdoor voordeel ondervinden (bv. Kommavlinder). Rupsen die in het late voorjaar of de zomer uitkomen (bv. Heidevlinder), worden benadeeld omdat de voedingswaarde van de planten dan alweer is gedaald (deze daling vindt versneld plaats). Door een onbalans van stoffen wordt de plant bovendien kwetsbaarder voor stress. Herbivoren die in het voorjaar fourageren kunnen dus alleen profiteren van de toegenomen stikstofdepositie, indien de stress bij de voedselplant niet toeslaat (Bink 1992). Voor karakteristieke vlinders van het duinlandschap wordt een afname van de kwaliteit van de voedselplant door deskundigen als een belangrijke bottle-neck beschouwd. Bij de Argusvlinder is aangetoond dat de kwaliteit van de voedselplant invloed heeft op het verloop van de levenscyclus. Er zijn aanwijzingen dat de diapauze en het gewicht van de poppen mede door het stikstofgehalte van de plant (in dit geval Pijpenstrootje) geïnduceerd wordt (Bink & Siepel 1996). Sommige soorten fourageren selectief op planten met een goede voedselkwaliteit. Zo verkiest het Bruin blauwtje weelderig groeiende, beschutte waardplanten (Zonneroosje). Het organisch stikstofgehalte en de dikte van het mesofyl van de 'uitverkoren' planten waren hoger dan in andere exemplaren van deze plantensoort (Bourn & Thomas 1993). Een verslechtering van de voedselkwaliteit lijkt dus ongunstig voor het Bruin blauwtje.

De larven van bladsprietkevers leven vooral van de wortels van grassoorten. De ontwikkelingsduur van deze soorten kan variëren van één jaar tot enkele jaren en is o.m. afhankelijk van de voedselkwaliteit (meer eiwitten, kortere duur). Dominantie van één of enkele grassoorten kan leiden tot een minder goed voedselaanbod voor de soorten, waardoor de ontwikkeling wordt vertraagd. Het laatste is m.n. dan belangrijk als een zekere synchronisatie wordt doorbroken.

De kwaliteit van voedselplanten is een sturende factor in het ontstaan van plagen. Zo worden uitbarstingen van de Bastaardsatijnvlinder waarschijnlijk voor een belangrijk deel bepaald door de voedselkwaliteit van de waardplant (met name Duindoorn). Bij een uitbarsting is er zoveel vraat dat de waardplanten compleet ontbladerd worden (Smit *et al.* 1981). Ook aantallen van de St. Jacobsvlinder worden sterk gestuurd door de voedselkwaliteit van Jacobskruiskruidplanten (Soldaat 1991).

Afname prooien

Vermoed wordt dat een afname aan grote insectensoorten (als gevolg van vermessing) een bottleneck vormt voor de grotere insectenetters (vleermuizen, egels, spitsmuizen, grotere insectenetende vogels zoals de Grauwe klauwier, Boomvalk, Nachtzwaluw, maar ook de kuikens van diverse grondbroeders, zoals Patrijs). Bladsprietkevers (*Scarabaeidae*) (o.a. mestkevers, meikevers) waren vroeger een belangrijke voedselbron voor insectivore toppredatoren, vanwege hun massale voorkomen (in sommige perioden van het jaar) en hun hoge individuele biomassa. Tegenwoordig is de massaliteit van grote insecten verdwenen (zie ook 'Microklimaat'). Zo bestond het dieet van adulte Grauwe klauwieren op Ameland in 1989 voor bijna 50% uit *Scarabaeidae*, in 1997-98 was dat nog maar 4%. In florerende populaties in het Bargerveen en in Duitsland nam het aandeel van *Scarabaeidae* in het dieet juist toe in deze periode (Nijssen *et al.* 2001a). Ook ander stapelvoedsel (Zandhagedis) is vermoedelijk sterk in biomassa afgenomen als gevolg van vermessing.

Bij verstruiking gaan zowel aanbod als bereikbaarheid van muizen voor dagjagers achteruit, en dit kan een bottle-neck zijn voor de Blauwe kiekendief. Gedurende vegetatiesuccessie komen verschillende muizensoorten in verschillende dichtheden voor. In open vegetaties zijn niet of nauwelijks muizen aanwezig. In vergraste vegetaties bereiken Veldmuizen de hoogste dichtheden. In struikvegetaties zijn de dichtheden van Veldmuizen relatief laag, maar de dichtheden van Bosmuizen zijn

hoog. Bosmuizen zijn echter nachtactief i.t.t. Veldmuizen, en zijn dus niet beschikbaar voor dagjagers.

- **Effecten van verzuring**

Verzuring speelt in het duinlandschap een minder grote rol dan in het heidelandschap. Aanwijzingen voor kalkgebrek en bio-accumulatie van zware metalen bij vogels zijn er in de duinen bijvoorbeeld niet. Toch zijn er bottlenecks die als gevolg van verzuring ontstaan. Bodemverzuring heeft ook een sturende rol in de vermestende effecten van stikstofdepositie.

Vermossing

Met name de kalkarme en ontcalcite duinen zijn gevoelig voor verzuring. Waarschijnlijk komt als gevolg van bodemverzuring Grijs kronkelsteeltje massaal op, waarbij open zand dichtgroeit, en karakteristieke plantensoorten en korstmossen verdwijnen. Deze vermossing heeft ongetwijfeld grote gevolgen voor de karakteristieke duinfauna, denk bijvoorbeeld aan de veranderingen van het microklimaat en de verdwijning van waardplanten. Onderzoek ontbreekt echter. Op Ameland zijn in vermoste vegetaties van duingraslanden vrijwel alleen nachtactieve loopkeversoorten gevonden. De afwezigheid van andere soorten werd mogelijk verklaard door een gebrek aan schuilplaatsen, en door snelle oppervlakkige uitdroging. Sprinkhanen werden zelfs nauwelijks aangetroffen in sterk vermoste duingraslanden, wat in verband werd gebracht met een gebrek aan vegetatie om in te schuilen of aan mogelijkheden tot thermoregulatie, en een gebrek aan geschikte planten en kale bodem om eitjes in te leggen (Nijssen *et al.* 2001a). Vermossing met Grijs Kronkelsteeltje is voor vlinders vermoedelijk ongunstig, omdat Buntgras en viooltjes verdrongen worden, een dikke strooisellaag ontstaat en stukjes open zand afnemen.

Veranderingen in de soortensamenstelling van vegetaties

Een belangrijk gevolg van verzuring is het verdwijnen van karakteristieke plantensoorten van zwakgebufferde milieus. De achteruitgang van Hondsviooltje en Duinviooltje vormt een belangrijke bottleneck voor de Duin- en Grote parelmoervlinder.

Korstmossen bereiken van nature een hoge bedekking in Buntgrasvegetaties. Door vervuilingdepositie en waarschijnlijk concurrentie met Grijs Kronkelsteeltje verdwijnen korstmosgemeenschappen in hoog tempo. Waarschijnlijk zijn korstmossen belangrijk voor sommige dieren, maar onderzoek ontbreekt.

Verandering voedingswaarde planten

Verzuring kan (voor planten die wel standhouden) leiden tot veranderingen in de voedselkwaliteit, wat ook een negatief effect heeft op veel diersoorten (zie betreffende stukje onder '*Effecten van vermesting*').

3.3.2 Vochtige duinvalleien

- **Effecten van verdroging**

Met het verlies aan natuurlijke duinplassen en vochtige duinvalleien, die van oorsprong tot eenderde van het hele duingebied uitmaakten (vastelandsduinen), zijn ook diersoorten die aan natte biotopen zijn gebonden, achteruit gegaan of verdwenen.

Afname watervolume, grondwaterstandsverlaging

Onderzoek in Meijndel wees uit dat van de gehele vlinderfauna, de meeste soorten die achteruit zijn gegaan vooral gebonden zijn aan vochtige gebieden. Waarschijnlijk is verdroging een van de belangrijkste oorzaken voor de achteruitgang van de meer

algemene vlinders geweest (Van der Meijden 1991). Ook voor karakteristieke vlinders vormt verdroging echter een bottleneck. In de kalkarme duinen leidt verdroging van duinvalleien tot een beperkt aanbod van voorkeurs habitat voor eiafzet en ontwikkeling van de rupsen (waardplant: Tormentil) van de Aardbeivlinder. Als gevolg van waterstands daling veranderen de structuur en samenstelling van vegetaties, wat op veel plekken heeft gezorgd voor het ongeschikt raken van het duinbiotoop voor de Levendbarende hagedis (vochtige dwergstruikvegetatie (heide, Kruiplwilg etc.)). Labexperimenten hebben uitgewezen dat Levendbarende hagedissen niet met continu droge omstandigheden om kunnen gaan, ze verliezen dan teveel vocht (Strijbosch 1986). De groeisnelheid en het activiteitsniveau van Levendbarende Hagedissen blijken af te nemen naarmate de beschikbaarheid van water daalt (Lorenzon *et al.* 1999). De Heikikker heeft voor het afzetten van de eieren een voorkeur voor permanente ondiepe wateren in het venige duinvalleien landschap. Door grondwaterstandverlaging en wisselende waterstanden zijn dergelijke situaties nauwelijks meer voorhanden in de duinen. Als gevolg van de grondwaterstanddaling verdwijnen ook de vochtige duingraslanden die het biotoop van de adulte Heikikker vormen.

Veranderingen in de soortensamenstelling van vegetaties

Verdroging leidt tot het verdwijnen van karakteristieke plantensoorten van natte milieus. De Zilveren maan is in de meeste dungebieden verdwenen. De achteruitgang van deze vlinder wordt wel in verband gebracht met de verdwijning van de waardplant (Moerasviooltje), als gevolg van de sterke achteruitgang van de vochtige duinvalleien. Voor de adulten van de Grote parelmoervlinder is de nabijheid van nectarrijke, vochtige duinvalleien in de buurt van ovipositie-habitat (droog, open duingrasland) van belang. Verdroging en een toenemende successie in duinvalleien heeft voor de Grote parelmoervlinder geleid tot een lager aanbod van nectar. In de kalkrijke duinen fungeren Liguster, distels en Slangekruid als nectarbron. Op de Wadden behoren distels tot één van de weinige geschikte planten. Deze komen alleen voor op ruderaal plekken, daarom vormt de nectarbron vooral op de Wadden een bottle-neck. Een nadelig neveneffect van een lagere dichtheid aan nectarplanten is mogelijk dat hierdoor de kans op het ontmoeten van soortgenoten verkleint, waardoor het voortplantingssucces daalt.

• Effecten van vermessing

Afname variatie in vegetatiestructuur; verruiging, vergrassing

Ook in vochtige duinheiden vinden na vergrassing soortverschuivingen binnen de faunagemeenschap plaats. Zo werden in vergraste vochtige duinheiden voornamelijk Kuissprinkhaan en Gewoon spitskopje aangetroffen, terwijl deze soorten van oorsprong thuishoren in hoge vegetaties op kwelders of in Rietvegetaties. Het huidige algemene voorkomen van beide soorten in de duingraslanden en duinheide wordt gezien als het gevolg van algehele verruiging van de duinen. De doornsprinkhanen horen wel van oorsprong in de vochtige duinheiden thuis. Doornsprinkhanen zijn pioniers en komen vrijwel alleen voor op open, vochtige locaties. Het Zanddoortje lijkt hierbij meer gebonden aan kale zandige plekken dan Gewoon doortje. Door vergrassing verdwijnt dus het voorkeurs habitat voor deze soorten (Nijssen *et al.* 2001a). Voor spinnensoorten die aangewezen zijn op natte habitats is verruiging eveneens een bedreigende factor. Het aantal soorten op met Riet verruigde oevers op Ameland bleek lager te zijn dan op niet verruigde oevers; met name wolfspinnen ontbraken (Nijssen *et al.* 2001a).

Doordat vegetatiestructuren afnemen en vegetatieovergangen vervagen, neemt voor de Levendbarende hagedis het aantal geschikte beschutte zonlocaties ten behoeve van de thermoregulatie af. Daarnaast wordt deze soort belemmerd in zijn mobiliteit (en daardoor mogelijk ook beperkt in zijn dieet).

Een belangrijk probleem waarmee alle diergroepen te maken hebben is dat de van oorsprong aanwezige variatie en gradiënten (bv. open-dicht, nat-droog, hoog-laag) zijn verdwenen, waardoor het aantal niches is afgenomen (Hornman 1996).

Veranderingen in de soortensamenstelling van vegetaties

Lage dichtheden van hommels en de afwezigheid van hommelsorten in aangetaste duinheiden en -graslanden wordt mogelijk veroorzaakt door een gebrek aan voedselplanten in het voorjaar of andere perioden in het jaar, waardoor de opbouw van kolonies wordt belemmerd (Nijssen *et al.* 2001a). Opvallend is dat Nijssen *et al.* (2000) met name korttongige soorten aantreffen. Aangenomen wordt dat langtongige soorten kritisch zijn in de keuze van de nectarplant en de verspreiding van deze planten over het landschap. De (langtongige) Heidehommel en de Moshommel werden vroeger regelmatig in de duinen waargenomen maar zijn de laatste decennia in heel Nederland achteruit gegaan. Deze soorten zijn afhankelijk van grote oppervlaktes van vochtige, kruidenrijke vegetaties. In de duinen waren dit vochtige duinvalleien met plantensoorten als Dopheide, Ratelaar en Heidekartelblad.

Afname prooien

Voor de overleving van jonge Wulpen is de voedselsituatie waarschijnlijk een belangrijke bottleneck (Mulder & Swaan 1988). Niet vliegvlugge jonge Wulpen kunnen met hun snabels nog niet in de grond boren, en zijn dus aangewezen op het voedsel dat op de grond en in de vegetatie te vinden is. Het gebrek aan vochtige valleien met veel voedsel en vermosing hebben mogelijk een negatieve invloed, vanwege het lage voedselaanbod. Daarnaast kunnen Wulpen in het broedseizoen niet meer fourageren op aan de duinen grenzende graslanden. (Deze zijn vaak omgevormd tot bollenvelden of golfbanen.) Op de Wadden is dit mogelijk zelfs de belangrijkste bottle-neck. Het voedselaanbod voor adulte Wulpen op de aangrenzende graslanden is waarschijnlijk een groter probleem dan het voedselaanbod voor juvenielen in de duinen zelf.

De Grauwe klauwier was tot in de jaren '50 een algemene broedvogel van de Nederlandse duinen. Sindsdien is de duinpopulatie sterk afgenomen. Vermoed wordt dat deze afname verband houdt met een verslechterd voedselaanbod. Een divers spectrum van grote ongewervelden is namelijk nodig om gedurende de hele dag en het hele seizoen over voldoende voedsel te beschikken om jongen groot te brengen. Vegetatieveranderingen als gevolg van vermessing, verdroging en verzuring, leidend tot ongunstige microklimatologische omstandigheden, kunnen hiervoor verantwoordelijk zijn (zie 'Afname prooien' onder *Droge duinen*).

3.3.3 Zwak gebufferde wateren

• Effecten van verdroging

Afname watervolume, grondwaterstandsverlaging

Wateronttrekking heeft geleid tot het regelmatigere droogvallen van biotopen, en tot het verdwijnen van jaarlijks droogvallende duinvalleien en -plasjes. Dit betekent dat over het geheel genomen het oppervlak aan duinwateren sterk is afgenomen. Het aantal publicaties over de (afzonderlijke) effecten van verdroging op dieren is minimaal. Desondanks beschouwen deskundigen verdroging als één van de belangrijkste bottle-necks voor (semi-)aquatische dieren van zwakgebufferde wateren en hun oevers. Het kleinere watervolume, ook als gevolg van versnelde verlanding, beperkt in het algemeen hun levensruimte.

Bottlenecks zijn in elk stadium te verwachten, maar over het algemeen zijn dieren in het larvale stadium het kwetsbaarst. Niet-vliegende soorten en stadia komen in het nauw en sterven bij totale uitdroging. Veel soorten waterwantsen en kevers leven op flauwe taluds, die verdwijnen bij indroging. Hoewel het grootste deel van de karakteristieke fauna van de ondiepe wateren is aangepast aan indroging, is het te vroeg of te lang droogvallen van plassen ook voor deze dieren fataal. Het wegvallen van kwel heeft mogelijk geleid tot het al dan niet tijdelijk droogvallen van kwelplasjes, wat ongunstig is geweest voor de Vroege glazenmaker en Glassnijder. Droogval van plassen heeft voor amfibieën tot gevolg dat eieren niet kunnen worden afgezet of dat ze zich niet kunnen ontwikkelen, de overwinteringsmogelijkheden verminderen (verhoogd risico op doodvriezen in waterbodem) en de kans op het ontwijken van predatoren door concentratievorming vermindert. Bij vogels leidt verdroging in het

algemeen tot een afname van alle bewoners van wateren, moerassen en oevers, omdat minder geschikt habitat aanwezig is (Bink *et al.* 1998).

Toename frequentie van droogvallen oppervlaktewateren

In principe is droogval van duinplassen een natuurlijk fenomeen, maar voor veel soorten luistert het tijdstip van droogvallen zeer nauw. De larven moeten zich kunnen ontwikkelen voordat droogval intreedt. Libellen die in periodiek droogvallende, ondiepe plassen leven (bijv. Zwervende pantserjuffer, Geelvlakheidlibel), ondervinden negatieve gevolgen van een toename van plassen die te vroeg of zelfs permanent droogvallen. Waterstandschommelingen hebben mogelijk ook geleid tot het verdwijnen van verlandingsvegetaties.

- **Effecten van vermessing**

Afname verstuiving

Duinwateren ontstaan in principe door het uitstuiven tot aan het grondwater. Vastlegging van de duinen heeft geleid tot het verdwijnen van uitgestoven laagtes die een geschikt biotoop vormen voor pionierssoorten als Platbuik en Tengere grasjuffer.

Toename primaire productie en toename snelheid vegetatiesuccessie

Verrijking van het water leidt tot versnelde successie en in de ultieme vorm tot dichtgroei. Een toenemende successie van natte duinvalleien en ondiepe plasjes, plaatselijk versneld door een te voedselrijke situatie zijn ongunstig voor libellensoorten als de Zwervende pantserjuffer.

Afname variatie in verticale vegetatiestructuur op micro- en mesoschaal; verruiging

Als gevolg van vermessing maken gevarieerde water- en oevervegetaties plaats voor eenzijdige vegetaties (Riet, Lisdodde). Verlanding met Riet is negatief gecorreleerd met het voorkomen van libellen (Anonymus 2000). Van de Geelvlakheidlibel wordt gedacht dat diens achteruitgang een gevolg is van vermessing van schrale vegetaties. Deze libel kiest voor de ovipositie namelijk open, vochtige terreinen met een lage of afwezige vegetatie (Schmidt 1998). De Tengere grasjuffer is een echte pionierssoort: het is een goede kolonisor, heeft een relatief korte levenscyclus, en is goed bestand tegen verstoringen of veranderingen in het milieu (bv. droogval 's zomers). Een vereiste is echter dat de vegetatie zeer open is, en een kale bodem wordt geprefereerd. Zodra verruiging optreedt, verdwijnt de Tengere grasjuffer (Fox & Cham 1994).

Voor spinnensoorten die aangewezen zijn op natte habitats is verruiging eveneens een bedreigende factor. Door verlanding van duinplassen als gevolg van verruiging met Riet verdwijnt een geschikt habitat voor de Waterspin (Nijssen *et al.* 2001a). Ook voor andere aquatische fauna is de verdwijning van bepaalde vegetatiestructuren een belangrijke bottleneck. Structuren zijn multifunctioneel en de exacte werking van de bottleneck is dan ook een black-box: als plaats voor de eiafzet, als voedselbron (aanhechting van epiphyton), als schuilplaats, als plek om aan te hechten (bv. bloedzuiger), als plek om vanuit te jagen etc. Zo zijn mijten selectief in het wel of niet afzetten van eieren in opdrogende wateren. Kokerjuffers benodigen vaak onderwatervegetatie, die nog enigszins boven water uitsteekt. Onder de libellen is het opvallend dat juist de soorten waarvan de larven zich tussen waterplanten begeven, de soorten zijn die achteruit zijn gegaan. Waterplanten hebben meerdere functies voor libellen. Zo biedt vegetatie bij het wateroppervlak de larven een mogelijkheid om te schuilen en om snel op te warmen (Niemeijer 2001). De achteruitgang van waterplanten, bijvoorbeeld als gevolg van vermessing, is dus zeer ongunstig voor soorten als de Gevlekte witsnuitlibel en de Glassnijder.

Veranderingen in soortensamenstelling van vegetaties

Eén van de belangrijkste bottlenecks voor libellen in de duinen (t.a.v. ver-factoren) vormt de verdwijning van rijke verlandingsvegetaties als gevolg van vermessing. Een rijke verlandingsvegetatie is zowel rijk aan plantensoorten als aan structuren, die belangrijk zijn voor de eiafzet, als schuilmogelijkheid en jachtterrein voor de larven, en om uit te kunnen sluipen. Het is niet duidelijk waar hierin de belangrijkste bottlenecks liggen. De verdwijning van deze rijke vegetaties is nadelig voor soorten als de Gevlekte witsnuitlibel, Glassnijder en Gewone pantserjuffer. De Gewone pantserjuffer wordt vaak bij lage russen- en zeggenrijke verlandingsvegetaties aangetroffen. Bij de verdwijning van rijke vegetaties gaat het om het verlies van plantensoorten als Waterdrieblad, Krabbescheer, Wateraardbei en Snavelzegge. Deze soorten, die behoren tot een matig voedselrijke verlandingsvegetatie, worden verdrongen door vegetaties gedomineerd door Riet of Lisdodde.

Toename beschikbaarheid voedingsstoffen

Behalve door depositie van stikstofhoudende stoffen kunnen duinplassen ook direct vermest raken. In de Amsterdamse Waterleidingduinen is de afwezigheid van de Gevlekte witsnuitlibel in de voorraadkanalen mogelijk te wijten aan te hoge nitraatgehalten (Wasscher 1999). Door vermessing van oligotrofe wateren zijn veel libellen achteruitgegaan. Zo is het aannemelijk dat de individuenrijke zwermen van de Viervlek afkomstig waren van matig voedselrijke duinmeren. Waarschijnlijk grijpen effecten van vermessing echter voornamelijk indirect aan op libellen.

Veranderingen in de afbraakprocessen van organisch materiaal

Vermesting leidt tot een ophoping van slib. Veel watermacrofaunasoorten hebben als voorkeurs habitat een bodem van zand en/of grof organisch materiaal. Vermoedelijk is dit niet zo van belang voor de eiafzet, maar wel voor de larven, die migratie-neiging krijgen bij slibophoping en eventueel hun specifieke voedsel niet meer kunnen vinden. Slibophoping wordt door deskundigen als een mogelijke algemene bottleneck voor de eieren en larven van de watermacrofauna beschouwd.

Toename van anaërobe condities in wateren

Vermesting kan leiden tot algenbloei, wat zuurstofloze condities in water en waterbodem tot gevolg kan hebben. De effecten hiervan op de fysiologie van dieren zijn nauwelijks onderzocht. Larven van libellen blijken hier maar kort (een paar dagen) tegen bestand; van pantserjuffers *Lestes spec.* is bekend dat ze bij zuurstofgebrek elkaars lamellen wegeten.

Veranderingen in de helderheid van de waterlaag

Vermesting leidt vaak tot een vermindering van het doorzicht (algenbloei). Veranderingen in de helderheid hebben een grote invloed op de concurrentieverhoudingen tussen predator en prooi. De oogjagers onder de watermacrofauna (bv. glazenmakerlarven) kunnen in vertroebeld water minder makkelijk hun prooi vinden.

• Effecten van verzuring

In duinwateren zijn effecten van verzuring van ondergeschikt belang (ten opzichte van verdroging en vermessing). Mocht het beschimmelen van Heikikker-eieren als gevolg van verzuring bijvoorbeeld al optreden in de duinen, dan is het sterk ondergeschikt aan de negatieve effecten van verdroging. Zelfs in de kalkarme duinen zijn wateren vaak nog zwak gebufferd (pH 5,5).

Discussie

Hierboven is een overzicht gegeven van de belangrijkste problemen die verzuring, vermesting en verdroging opleveren voor karakteristieke duindieren. De beschreven processen vormen een moeilijk te ontrafelen kluwen van oorzaak-gevolg relaties, die op elkaar ingrijpen en elkaar versterken. Het blijkt dan ook erg moeilijk om aan te geven welke processen de grootste invloed op dieren hebben. Het probleem bij het aanduiden van bottlenecks is voorts dat nog weinig wetenschappelijk is vastgelegd. Het aantal publicaties dat ingaat op achterliggende werkingsmechanismen van vermesting, verzuring en verdroging is erg beperkt.

Ondanks deze beperkingen, kunnen de belangrijkste bottlenecks voor dieren in het duinlandschap als volgt worden samengevat. Afname van het watervolume en – oppervlak en toename van de frequentie van droogvallen als gevolg van verdroging vormen in natte habitats waarschijnlijk de belangrijkste bottlenecks voor dieren. In zwakgebufferde wateren vormen vereenvoudiging van de vegetatiestructuur, de ophoping van slib, en de afname van de kwaliteit daarvan, belangrijke aanvullende problemen. In droge duinen is de afname van de oppervlakte kaal zand waarschijnlijk de belangrijkste bottleneck voor veel xerothermofiele dieren, evenals de nivellering van het microklimaat. De afname van de verticale en horizontale variatie in vegetatiestructuur, de afname van kleinschalige mozaïekpatronen, goed ontwikkelde zoomvegetaties en geleidelijke overgangen naar andere landschappen, het verdwijnen van karakteristieke planten van schrale zwakgebufferde bodems en veranderingen in de voedselkwaliteit van planten zijn in alle duinecotopen belangrijke problemen.

Het lag in de bedoeling van dit project om de effecten van ver-factoren zo veel mogelijk in kaart te brengen aan de hand van indelingen in ecologische groepen. De bestaande indelingen van dagvlinders (Bink 1992) en vogels (Sierdsema 1995) bleken echter niet bruikbaar voor de bottleneckanalyse; binnen dezelfde groep waren de bottlenecks van de betrokken soorten vaak verschillend.

3.4 Effecten van herstelmaatregelen op de ongewervelde duinfauna

In dit hoofdstuk wordt een overzicht gegeven van de effecten van herstelmaatregelen op ongewervelde diersoorten van de Nederlandse duinen. Het betreft een aanvulling op Stuijzand *et al.* (*in press*), in de zin dat daarin de effecten van maatregelen op dieren in andere landschappen worden besproken, met sterke nadruk op de heide. Veel van de beschreven algemene effecten zijn echter ook van toepassing op de duinen. Om herhaling tot een minimum te beperken, worden hier alleen de specifieke duinonderzoeken besproken, die slechts zeer spaarzaam aanwezig zijn. Het onderzoek is bovendien, net als op de heide, meestal correlatief van aard.

Het is lastig precies aan te geven wat de effecten van beheersmaatregelen zijn voor de fauna. In de eerste plaats omdat dieren vaak gebruik maken van meerdere onderdelen van het landschap, terwijl beheer zich over het algemeen op afzonderlijke terreinonderdelen richt. Daarnaast zijn zowel in het heden als in het verleden verschillende ingrepen tegelijkertijd uitgevoerd, waardoor het moeilijk is de afzonderlijke effecten te beoordelen. Verder begint het onderzoek naar beheerseffecten op fauna pas in de laatste jaren op gang te komen. In het heidelandschap werd vastgesteld dat het beheer over het algemeen vaak te grootschalig en intensief voor de fauna is gevoerd. In de duinen is meer ervaring met extensiever beheer, wat meer inzicht en perspectieven biedt om maatregelen verder aan te scherpen.



Begrazing met schapen in kalkarme duinen kan leiden tot een korte, maar gesloten vegetatiestructuur, waar slechts weinig karakteristieke faunasoorten van open duinen voorkomen (foto: M. Nijssen).

Begrazing

De Nederlandse duinen zijn van oudsher al gebruikt om vee te laten grazen. Omdat er door intensieve begrazing teveel verstuiwing optrad, is aan het eind van de 19^e eeuw begrazing beperkt, en Helm en bos werden aangeplant. Daarmee veranderde een onnatuurlijke stuivende situatie in een onnatuurlijke vastgelegde situatie. Sindsdien zijn de duinen steeds meer begroeid geraakt, hoewel Konijnen tot de uitbraak van myxomatose in 1953 nog wel grote delen konden open houden. Duingraslanden vergrastten met Duinriet, Zandzegge en Helm. Op de Waddeneilanden nam Bochtige smele snel toe (Ten Haaf 1989). De laatste decennia is men er weer van overtuigd geraakt dat de duinen opener horen te zijn. Begrazing biedt hiervoor in principe goede perspectieven. Deze beheersvorm is, ten opzichte van maaien en plaggen, goedkoper, kan ook worden uitgevoerd in reliëfrijke terreindelen en levert meer 'natuurlijke' overgangen op (Van Dijk 1992). Daarnaast hebben dieren bij begrazing meer tijd om aan eventuele negatieve effecten te ontsnappen. (Ten Haaf 1989). Begrazing kan daarom positieve effecten hebben, mits rekening gehouden wordt met de Ausgangssituatie (op basis van het type terrein en de aanwezige flora en fauna dient de intensiteit en het type grazer geselecteerd te worden). Zo moet voorzichtiger omgegaan worden met de begrazingintensiteit in laag productieve terreinen dan in delen die een hogere productie hebben. Voorts zijn droge duinen kwetsbaarder dan vochtige of natte duinen. Hetzelfde geldt voor de kalkarme duinen (ten opzichte van de kalkrijke duinen); deze zijn qua gevoeligheid voor begrazing misschien wel vergelijkbaar met de binnenlandse heideterreinen. Hieronder wordt ingegaan op de effecten van begrazing op de duinfauna.

In de duinen van Vlieland is een studie volgens BACI-normen (vastleggen Ausgangssituatie en blanco) uitgevoerd naar de effecten van extensieve begrazing (Schotse hooglanders en Soayschapen; 0.07 GVE/ha) op de vegetatie en de ongewervelde fauna. Hierbij moet worden opgemerkt dat het onderzoek voornamelijk plaatsvond in duinvalleien en niet in de droge duinen. Vergrassing en verruiging werden door begrazing weliswaar afgeremd en plaatselijk teruggedrongen, maar de effecten op de fauna bleken nihil. Het aantal soorten wat (relatief) toenam in begraasde terreinen bleek iets groter dan het aantal soorten dat (relatief) afnam in begraasde terreinen. Onder deze soorten bevonden zich echter

geen karakteristieke duinsoorten. De effecten van enkele vernattingsmaatregelen, die tegelijk met het inzetten van begrazing waren uitgevoerd, bleken veel meer effect te hebben op de ongewervelde fauna (Van Wingerden *et al.* 2001).

- **vlinders**

Intensieve begrazing kan negatief zijn voor de vlinderfauna: vertrapping van vegetatie leidt tot sterfte van eieren, rupsen en poppen, en vitale waard- en nectarplanten verdwijnen. Overbegrazing kan leiden tot de verdwijning van opgaande vegetatiestructuren (Wallis de Vries 1997). Over het algemeen lijkt extensieve begrazing in de (kalkrijke) duinen echter wel matig gunstige effecten te hebben voor dagvlinders (Wallis de Vries 1997; GWA 2000; Van der Hagen 1996). Het uiteindelijke effect is afhankelijk van de begrazingsintensiteit, het type grazer, de uitgangssituatie, en varieert bovendien per vlindersoort.

Monitoring van vlinders in de kalkrijke duinen van Zuid- en Noord-Holland lijkt uit te wijzen dat extensieve begrazing (rund/paard/ponies; overwegend 6 GVE/100 ha jaarrond) positief is voor een aantal soorten van open duin: Kleine vuurvliinder, Kleine parelmoervliinder, Bruin blauwtje en Heivliinder. Van de wat minder algemene soorten, bv. de Aardbeivliinder, is het nog onduidelijk wat de gevolgen zijn, hier zijn te weinig waarnemingen van. Door begrazing wordt het terrein opener; in pioniersvegetaties maken strooisel en mossen plaats voor kale bodem, en in duingrasland verschijnen meer mossen ten koste van hogere kruiden (ook weinig strooiselbedekking) (Wallis de Vries 2001). Ook in de Amsterdamse Waterleidingduinen, waar op het Eiland van Rolvers sinds 1985 extensieve seizoensbegrazing met koeien wordt toegepast, worden positieve effecten waargenomen op de vlinderstand. Enkele dagvlinders van droge, schrale vegetaties (Bruin blauwtje, Duin- en Kleine parelmoervliinder en Heivliinder) namen in het begraasde deel in aantal toe, terwijl dit niet het geval was in het referentiegebied. Seizoensbegrazing door runderen in het Dauwbraamlandschap van de zeeduinen (Amsterdamse Waterleidingduinen) had gunstige effecten op vlinders, doordat vergrassing werd teruggedrongen en bloemrijke kruidenvegetaties ontwikkelden. In het Duindoornlandschap met open struweel had seizoensbegrazing positieve effecten op Argusvliinder, Atalanta, Heivliinder en Kleine vuurvliinder. Voor andere soorten, bijv. Bruin blauwtje, was de begrazingsdruk waarschijnlijk te hoog (GWA 2000). Voor soorten van bosranden en ruigten heeft een hoge begrazingsdruk waarschijnlijk negatieve effecten. Wanneer de vergrassing is teruggedrongen kan de veedichtheid omlaag. Bovendien kunnen konijnen een deel van de begrazing overnemen (Wallis de Vries 1997). Op het Eiland van Rolvers was de begrazing kennelijk extensief genoeg, omdat ook de vlinders van de wat ruigere graslanden, zoals Zwartsprietdikkopje en Bruin zandoogje, goed standhielden (GWA 2000).

Het blijft lastig om te voorspellen wat de effecten van begrazing zullen zijn. In het noordelijke Zeeveld (ongeveer 130 ha) vindt sinds 1988 seizoensbegrazing met runderen plaats. Vooral soorten van bloemrijk open duingrasland, zoals Aardbeivliinder, Bruin blauwtje en Kleine parelmoervliinder, komen hier in relatief hoge aantallen voor. Ook een soort als het Bruin zandoogje, die wat ruigere vegetaties prefereert, doet het in het noordelijke Zeeveld goed. In het zuidelijke Zeeveld (ongeveer 75 ha) wordt sinds november 1996 winterbegrazing met runderen toegepast. Hier lijkt begrazing tot op heden geen effect te hebben op de vlinderstand. Op basis van de gemiddelde aantallen per jaar zijn er geen significante verschillen in aantal en/of trend tussen de begraasde en onbegraasde terreinen (GWA 2000).

Er zijn maar weinig vlindersoorten die gebaat zijn bij een intensieve begrazing. De Kommavliinder, een typische bewoner van zeer schrale open graslanden die sterk is achteruitgegaan, behoort tot één van de uitzonderingen (Thomas & Jones 1993). Met begrazing worden de eieren en de larven waarschijnlijk niet weggenomen, omdat deze zich meestal aan de basis van de waardplant (*Festuca ovina*) bevinden. Intensieve begrazing zorgt voor open plekken, waaraan een voorkeur wordt gegeven bij de eiafzet (Hermann & Steiner 1997). Hoewel in het zuiden van het land de duinen tegenwoordig door begrazing of ander beheer worden opengehouden, is de

Kommavlinder niet teruggekeerd. Dat komt waarschijnlijk omdat het een honkvaste vlinder is, die deze gebieden niet op eigen kracht kan bereiken (Veling & Swaay 1994).

- **loopkevers**

Begrazing leidt tot een verschuiving in de loopkeversamenstelling. Droge grazige delen van het door runderen begraasde Eiland van Rolvers (Amsterdamse Waterleidingduinen) blijken hetzelfde aantal soorten te herbergen als vergelijkbare onbegraasde droge graslanden, maar er komen meer soorten voor van open tot kale situaties.

In een terrein met mosvegetatie met Struikheide en Fijn schapegras in de Amsterdamse Waterleidingduinen werd na installatie van een schaapskudde (1992) in 1993 en 1997 bemonsterd. In 1997 bleek het aantal soorten ten opzichte van 1993 gelijk, maar de aantallen waren sterk achteruit gegaan: van 256 naar 82. Twee soorten van open vegetatie of kale grond waren wel toegenomen: *Notiophilus aquaticus* en *Harpalus tardus*. In het Esdoornbos zijn ook in 1992 schapen ingezet. Het aantal soorten was in 1997 aanzienlijk lager (11 t.o.v. 19) en er werden minder exemplaren gevangen. Vooral de echte bossoorten waren hier achteruit gegaan. Van *Nebria nevicolis* is bekend dat betreding schadelijk is voor de in ondiepe holletjes ingegraven larven. Ook andere soorten zullen hier last van ondervinden. Zo werden bij een sterk betreden kwelpasoever in twee jaar tijd slechts twee kevers gevangen (GWA 2000). Er is weinig bekend over de effecten van begrazing op de kalkarme Waddeneilanden. Voorlopig onderzoek aan loopkevers in duingraslanden van Ameland en Terschelling wijst uit dat verruiging funest is voor de karakteristieke loopkeverfauna (soorten die karakteristiek zijn voor open duingraslanden zijn vooral xerofiel). Begrazing (met verschillende soorten grazers, dichtheden niet bekend) leidt tot op heden niet tot positieve effecten voor loopkevers: de aantallen en activiteit van karakteristieke xerofiele loopkevers waren lager in begraasde duingraslanden dan in onbegraasde duingraslanden (Bakker *et al.* 2000; Nijssen *et al.* 2001b).

- **mierenleeuwen**

Hoewel mierenleeuwen kale zandige plekken vereisen, worden ze over het algemeen benadeeld door de aanwezigheid van grote grazers. De larven ondervinden met name problemen van runderen door vertrapping (Boer 1999; Struijk 1996). In de kalkrijke duinen zijn veel minder mierenleeuwen aanwezig dan in de kalkarme, mogelijk omdat er meer Konijnen voorkomen. Hoewel deze ervoor zorgen dat er open plekken ontstaan, worden plaatselijk bij een te grote dichtheid aan Konijnen de trechtertjes te vaak verstoord. De larven worden dan ook vooral aangetroffen op plekken die gemeden worden door konijnen: met name steile duinhellingen, uitgeholde ruitervelden en onder Duindoornstruweel (Boer 1999). Op Walcheren bevindt de grootste mierenleeuwenkolonie zich in een diep uitgesleten wandelpad, ontstaan door frequente betreding van mensen. Graaactiviteiten van konijnen en extensieve betreding door mensen lijken daar gunstig te zijn (steile kanten worden gemeden) (Struijk 1996).

- **spinnen**

Van 1994 tot 1998 zijn spinnen in kalkgraslanden van de Vlaamse duinen geïnventariseerd, waarbij gekeken is naar de effecten van begrazing. Soorten die in het niet begraasde deel voorkwamen, zijn soorten die een web maken of jagen vanuit de vegetatie, en komen algemeen voor. In de intensief begraasde delen werd een aantal zeldzame spinnen aangetroffen: *Walckenaeria stylifrons*, *Mastigusa arietina*, *Ceratinopsis romana* en *Pardosa monticola*. Deze soorten bouwen geen web, maar lopen en jagen. *Haplodrassus dalmatensis* komt voor op zandige bodem, en profiteert waarschijnlijk van de vertrapte open stukken. *Arctosa perita* kan zich in de opengetrapte delen ingraven. Verder werden er algemene soorten gevonden, die zich goed via de lucht kunnen verplaatsen; deze soorten komen vaak in verstoorde habitats voor. De hoogste soortendiversiteit kwam echter voor in de overgang van begraasde naar niet-begraasde delen. Een zeldzame soort als *Mastigusa arietina* (een

soort die afhankelijk is van mieren, deze komen in deze overgang voor) werd hier aangetroffen, evenals soorten die in ruige vegetatie leven maar in korte vegetatie jagen en paren (Bonte *et al.* 2000).

Overgangen in het landschap zijn essentieel voor veel soorten; dieren zijn vaak afhankelijk van meerdere standplaatsen. Zo migreert de lycoside spin *Pardosa monticola* in de lente vanuit de door konijnen begraasde, ruigere delen, naar de kort begraasde delen, waar hij 's zomers reproduceert. In de winter keert hij weer terug naar de ruigere vegetatie, waar hij zich terugtrekt in het strooisel (vochtiger, minder microklimatologische verschillen). Deze spin is dus afhankelijk van zowel ruige structuren als korte vegetaties voor zijn overleving. Hetzelfde zal waarschijnlijk voor andere soorten gelden. Met de verwijdering van ruige structuren zullen spinnen op deze plekken ook verdwijnen. Beheer is echter wel nodig, om karakteristieke soorten van open vegetatie en kale bodem te behouden. Aanbevolen wordt daarom om extensief te begrazen in plaats van intensief te begrazen of integraal te maaien (Bonte *et al.* 2000).

- **mieren**

In Meijendel heeft vijf jaar begrazing met Noorse Fjordepaarden en Galloways (jaarrond, 8 GVE/100 ha) een sterk negatieve invloed gehad op het aantal mierenkolonies. Waarschijnlijk is dit te wijten aan de te hoge begrazingsintensiteit in het onderzochte deel. Het aantal nesten was wel hoog, maar deze waren van elkaar afgesnoerd door het intensieve gebruik van paden door vee. Mogelijk dat door extensivering deze individuele nesten weer kunnen uitgroeien tot nieuwe kolonies (Van der Hagen 1996). In de Bierlap is door de daar ingezette grote grazers de Kardinaalsmuts vrijwel geheel verdwenen. Dat was de voedselplant van de belangrijkste prooi van de Kale Rode Bosmier *Formica polyctena*, namelijk de Kardinaalsmutsstippelmot. Hierdoor is deze mierensoort drastisch achteruitgegaan (De Bruyn 2001).

- **bodemfauna**

Na begrazing ontstaan er meer open stukken in het landschap. Onder de bodemfauna leidt dit tot een afname van droogtegevoelige soorten. Bij oribatide mijten is vastgesteld dat ook de kleine soorten afnemen na begrazing. Deze soorten worden, doordat de bodem verdicht is als gevolg van vertrapping, verhinderd om diep in de grond te gaan ter vermijding van de droogte (Siepel 1996). In duinen leidt vertrapping (door mensen, maar waarschijnlijk ook door vee) ertoe dat er in het midden van looppaden bijna geen microarthropoden meer zijn (er is bv. geen bedekking van planten, dus een extreem microklimaat). De hoogste diversiteit bevindt zich aan de randen van de paden, waar ook een pioniersvegetatie aanwezig is (Koehler *et al.* 1996).

- **libellen**

Indien begrazing niet te intensief is, kan dit gunstig zijn voor libellen. In de Amsterdamse Waterleidingduinen is de libellenfauna relatief rijk. In enkele kwelplassen in het voorraadgebied wordt de successie vertraagd door runderbegrazing. De Glassnijder komt hier in redelijke aantallen voor (Oosterbaan & Baeyens 1998). Ook de Tengere grasjuffer, een echte pionierssoort, kan profiteren van begrazing. Deze soort vereist een zeer open vegetatie (Fox & Cham 1994). Een nadeel kan echter zijn dat het water weer verrijkt raakt door inspoeling van meststoffen.

Maaien

Maaien is, in tegenstelling tot begrazing, een maatregel die plotseling ingrijpt in vegetatie- en landschapsstructuren. Het is voor de fauna daarom van belang om het tijdstip van uitvoering goed te kiezen. Daarnaast bestaat er het gevaar dat vegetaties uniform worden, wat ongunstig is voor veel diersoorten. Afhankelijk van de diersoort, het tijdstip en de wijze van uitvoeren, kan maaien gunstig of ongunstig uitpakken.

- **vlinders**

Uit een monitoringsstudie aan vlinders in de Zuid- en Noord-Hollandse duinen bleek maaien over het algemeen ongunstiger voor vlinders dan begrazen; het aantal waargenomen soorten nam toe in begraasde en niet beheerde routes, terwijl dit aantal afnam in gemaaide routes. De enige soort die duidelijk vooruit ging na maaien was het Oranjetipje. Soorten die duidelijk achteruit gingen waren de Distelvlinder, Kleine vos en Bruin zandoogje. Dit zijn echter alle algemene soorten; het is niet bekend wat de effecten zijn op de wat minder algemene soorten. Redenen waarom goede resultaten uitbleven, kunnen zijn dat het tijdstip ongunstig was (juli: verwijdering waard- of nectarplanten, of de eieren of larven zelf), of dat de vegetatie uniformer was geworden (verstoort oriëntatie/balts, verandert microklimaat) (Wallis de Vries 2001). Minder grootschalig maaien zou gunstig zijn voor soorten van zoom- en struweelranden (Van Breukelen 1992).

Maaien lijkt over het algemeen geen directe invloed op nachtvlinders te hebben. De soorten die van gras afhankelijk zijn leven of in de graswortels of op maaiveldhoogte. Indirect kunnen ze wel getroffen worden, als de waardplanten verwijderd worden, bv Duinkruiskruid. Veel nachtvlinders fourageren het liefst op bloemen, en zijn daarbij polyfaag (GWA 2000).

- **spinnen**

Maaien lijkt voor spinnen geen goede maatregel. De spinnengemeenschap van gemaaide vochtige duinheide lijkt op die van vergraste duinheide (Nijssen *et al.* 2001a). In Vlaamse duingraslanden die 15 jaar lang integraal gemaaid zijn vond een dramatische verschuiving in soortensamenstelling plaats. Van de 21 soorten die in 1973 voorkwamen, was er nog 1 aanwezig in 1987. Er kwamen in deze periode 14 soorten bij. Soorten die verdwenen zijn, zijn met name de zeldzame soorten, terwijl de soorten die ervoor terugkwamen juist algemeen zijn. Dit zijn soorten die ook voor een groot deel in het gemaaide deel van het grasland zijn gevangen. Met name de soorten die aan natte/vochtige omstandigheden zijn gebonden, zijn verdwenen. Om de soorten te behouden die zijn gekomen, en om het mogelijk te maken de verdwenen soorten terug te krijgen, wordt voorgesteld de waterinname te verlagen en grotere delen van ruige vegetatie ongemoeid te laten in de vochtiger delen van het duingrasland (Anonymus 1997).

- **slakken**

Over de invloed van beheersmaatregelen op mollusken is weinig bekend. Het is echter zeer waarschijnlijk dat slakken vooral gebaat zijn bij zo weinig mogelijk verstoring van vegetatie en bodem. Het betreft immers sterk plaatsgebonden dieren, zonder middelen voor actieve verspreiding. In het open duingebied kan maaibeheer schadelijk zijn voor slakken die in duingraslanden thuis horen, met name als het maaisel direct wordt afgevoerd. Hetzelfde geldt voor riet- en andere oevervegetaties (GWA 2000).

Plaggen

Plaggen is een rigoreuze maatregel, en kan in een aantal situaties gunstig uitpakken voor fauna, mits goed uitgevoerd. Veel typische duinsoorten zijn gebonden aan open stukjes zand. Zo is de Blauwvleugelsprinkhaan gebonden aan kale snel opwarmende terreinen, en is waarschijnlijk door vergrassing in aantal teruggelopen. Deze soort is op kort geleden geplagde veldjes (Amsterdamse Waterleidingduinen) wel te vinden (Kerkhof 1999). Grootschalig plaggen is over het algemeen nadelig (tenzij dit wordt gedaan in een gebied met lage natuurwaarden ten einde verstuiving op gang te brengen).

Er zijn weinig gegevens over de effecten van plaggen op de fauna in de duinen. In de Amsterdamse Waterleidingduinen is de loopkeverfauna van 10 plagprojecten bestudeerd (GWA 2000). In de droge duinen lijkt plaggen gunstig te zijn; hier worden

verschillende typische loopkeversoorten gevonden na plaggen, waaronder *Cicindela hybrida* en de landelijk zeer zeldzame *Harpalus smaragdinus*. Vier geplagde situaties in de vochtige duinen zijn gedurende 5 jaar of langer bemonsterd vanaf het eerste of tweede jaar na het plaggen. Daarbij was steeds dezelfde successie merkbaar. In de eerste jaren verschijnen vrijwel onmiddellijk een aantal vochtminnende pioniers waaronder *Dyschirius thoracicus*, *Elaphrus riparius* en 4 à 5 *Bembidion*-soorten. Na 3 tot 4 jaar kan het aantal soorten oplopen tot boven de 20 en worden 2 tot 3 maal zoveel exemplaren gevangen als in het begin. In het vijfde jaar is de vegetatiesuccessie zo ver voortgeschreden dat er (nagenoeg) geen onbegroeide plekken meer zijn. Dan neemt de soortenrijkdom weer af tot minder dan 10 soorten, in veel lagere aantallen. Waar na het plaggen een maaibeheer wordt ingesteld keren de pioniersoorten niet terug. Van de soorten die op geplagde geuloevers worden gevonden, zijn er maar enkele echt typisch voor de duinen of de kuststreek. De meeste soorten leven ook op rivieroeveren of op andere kale natte plekken buiten de duinen (GWA 2000). Het is dus maar de vraag of plaggen een gunstige maatregel is voor de soorten van de natte of vochtige duinen (GWA 2000). Ook bij plaggen van duinheide is na ongeveer negen jaar weer een afname van karakteristieke loopkevers zichtbaar (Nijssen *et al.* 2001a).



Het plaggen van vochtige duinheide in gebieden met een te lage grondwaterstand leidt tot een eenvormige en arme vegetatie met voornamelijk Dopheide en Struikheide, waarop slechts weinig bloembezoekende insectensoorten afkomen (foto: M. Nijssen).

Het plaggen van vochtige duinheiden (dus in het kalkarme district) resulteert in een open vegetatie met kale plekken en een verlaagde nutriëntenstatus van de bodem. Doordat Dopheide en Struikheide zich weer kunnen ontwikkelen wordt het bloemaanbod verhoogd. Van herstel van een soortenrijke heidevegetatie is echter geen sprake; met name baseminnende soorten, zoals Klokjesgentiaan en orchideeën, ontbreken (door een te laag grondwaterpeil blijft natuurlijke buffering van de bodem door kalkrijk grondwater achterwege). Het verhoogde, maar soortenarme bloemaanbod trekt hoge aantallen hommels aan, maar slechts van twee soorten. De diversiteit van de bloembezoekende fauna is laag, maar zal waarschijnlijk toenemen wanneer zich een soortenrijke vegetatie ontwikkeld heeft (Nijssen *et al.* 2001a). Ook bij de spinnenfauna gaat de ontwikkeling langzaam. Tot 9 jaar na plaggen van vochtige duinheiden is de gemeenschap nog duidelijk in een pioniersstadium, gekenmerkt door een hoge activiteit van dwergspinnen. De aanwezigheid van kaal zand is hierin een sturende factor (Nijssen *et al.* 2001a).

Dunnen

Dunnen kan in principe gunstig uitwerken voor veel faunasoorten. Dit moet echter niet te rigoreus gebeuren (bv. GWA 2000). Er moet rekening mee worden gehouden dat veel dieren (strooisel van) struiken of bomen benutten, bijvoorbeeld ter oriëntatie (vlinders, libellen) of beschutting. Zo blijken juvenielen van karakteristieke duinspinnen in het strooisel van Kruipwilg te verblijven totdat ze volwassen zijn. Eenmaal volwassen, migreren de adulten van de grotere soorten permanent naar het grijze duin (buntgrasduin), terwijl volwassenen van de kleinere erigonide soorten (*Typhochrestus digitatus* en *Pelecopsis nemoralis*) overdag in het strooisel verblijven en 's nachts naar het open grijze duin verplaatsen. Hieruit blijkt dat de aanwezigheid van struweel, met name Kruipwilg, essentieel is voor 'stenotope' spinnensoorten (Bonte *et al.* 2000), en dit geldt waarschijnlijk ook voor veel andere dieren. Indien er gedund wordt moet ermee rekening worden gehouden dat er struweel overblijft.

Vernatting/hydrologische maatregelen

Vernatting van duinen wordt uitgevoerd om verdroging tegen te gaan, en om de hydrologie van het systeem te verbeteren. Naar effecten van vernatting op duinfauna is met name in de Amsterdamse Waterleidingduinen (AWD) onderzoek gedaan.

Herstel van vochtige duinvalleien in de AWD en de toenemende vernatting van de duinen heeft geleid tot de terugkeer van de libellensoorten Platbuik en de Vuurjuffer. Er is een verdere toename te verwachten (GWA 2000), waaruit geconcludeerd kan worden dat vernatting zeer gunstig is voor libellen. Aan de andere kant zijn veel libellen gevoelig voor wisselende waterstanden (Wasscher 1999). Vernatting is dus gunstig, maar de snelheid waarmee het water wordt opgezet is bepalend voor de resultaten.

Over de invloed van beheersmaatregelen op mollusken is weinig bekend. In hydrologische scenario's werd verminderde grondwateronttrekking in de AWD gesimuleerd in het zuidelijk duin. Inventarisatie wees uit dat er nu alleen soorten van droge milieus aanwezig zijn. Bij verminderde onttrekking zouden vochtgebonden soorten zich kunnen vestigen. Ook voor zoetwaterslakken is vernatting gunstig; niet zozeer het natter worden van het zuidelijk duin is gewenst, maar het regenereren van kalkrijke kwelstromen is essentieel voor deze dieren (Baeyens 1993). Aan de andere kant is het zeer waarschijnlijk, meer nog dan bij libellen, dat slakken die aan de oevers leven vooral gebaat zijn bij zo weinig mogelijk verstoring van vegetatie en bodem. Het betreft immers sterk plaatsgebonden dieren, zonder middelen voor actieve verspreiding. Bijzondere slakken van vochtige oevers, met name de Nauwe, Dikke en Dwergkorfslak, zijn zeer gevoelig voor verandering in de vegetatie en het waterpeilbeheer. Het is daarom niet vreemd dat de meeste vondsten van deze soorten gedaan zijn aan geuloevers in het voorraadgebied die niet of nauwelijks aan veranderingen onderhevig zijn (GWA 2000).

Na de invoering van het voorzuiveren van rivierwater zijn er waardevolle watermacrofaunagemeenschappen in de infiltratiewateren ontstaan. Echter, deze gemeenschappen zijn duidelijk anders dan die van natuurlijke duinwateren. (Er is geen overeenkomst tussen de cenotypen van de natuurlijke duinwateren en geïnfiltreerde wateren in de AWD.) (Janssen *et al.* 1998). Ook in Meijendel vinden libellensoorten die aan kalkrijk kwelwater gebonden zijn, geen goede vervanging in infiltratieplassen. Deze soorten (bv. Grote keizerlibel, Viervlek) zijn verdwenen of hebben zich teruggetrokken tot de weinig talrijke, kleine kwelplassen met een meer natuurlijke waterkwaliteit (Bouman 1995). Infiltratie heeft echter waarschijnlijk wel een gunstig effect op niet direct door het infiltratiewater beïnvloede kwelplassen. Een mogelijke vernatting van deze kwelplassen als gevolg van opslag van infiltratiewater nabij de kwelplassen lijkt positief te zijn (Janssen *et al.* 1998).

Ook voor de terrestrische fauna zijn effecten van vernatting te verwachten. Bij de herinrichting van oevers en nieuw ontstane kwelplassen is een aantal zeldzame loopkeversoorten verschenen, deze zijn echter niet kenmerkend voor vochtige duinvalleien of duinplassen. Er is waarschijnlijk geen verrijking van de duintypische,

hygrofiele loopkeverfauna te verwachten (bv. *Dyschirius obscurus*, *Bembidion minimum* en *B. pallidipenne*; pers. med. G. Baeyens/M. Koning). Ontwikkeling van natte en vochtige biotopen langs de oevers is voor veel dagvlinders gunstig. Zonder aanvullend beheer zal er echter weinig verandering in de huidige vlinderstand komen; een toename van vernatting waardoor verruiging in schrale vegetaties kan optreden, kan dan zelfs negatief uitvallen (Oosterbaan & Baeyens 1998).

Uit een onderzoek naar de effecten van beheer in enkele duinvalleien op Vlieland bleek dat de verhoging van de grondwaterstand als gevolg van het dempen van een sloot, het plaatsen van kwelschermen en enkele zeer natte jaren, een veel groter effect had op de ongewervelde fauna dan de extensieve begrazing die tegelijkertijd werd ingezet (Van Wingerden *et al.* 2001).

Baggeren en opschonen

In principe ontstaan duinplassen na uitstuiving tot aan het grondwater. Deze plassen verdrogen vaak 's zomers en groeien na verloop van tijd weer dicht. Soorten die in duinplassen thuishoren, moeten dus in principe tegen dynamische milieus kunnen, en snel kunnen koloniseren. Dit betekent wellicht dat het voor de fauna minder van belang is om plassen gefaseerd te baggeren (dus faseren binnen één plas, zoals dit voor heidevennen van belang is). Aan de andere kant is er tegenwoordig veel minder dynamiek in de duinen, wat betekent dat er veel minder nieuwe plassen ontstaan. Bij het opschonen van geëutrofiëerde plassen is het daarom van belang dat er uitwijkmogelijkheden zijn. Fasering tussen plassen is dan essentieel. Indien het om een geïsoleerde plas gaat moet deze zeker gefaseerd geschoond worden.

De Tengere grasjuffer is een echte pionier; deze soort is goed bestand tegen verstoringen of veranderingen in het milieu (bv. droogval 's zomers). Een vereiste is echter dat de vegetatie zeer open is, en een modderige, kale bodem wordt geprefereerd. Zodra verruiging optreedt, verdwijnt de Tengere grasjuffer. Opschonen van oevers kan dus zeer gunstig zijn voor deze soort. Belangrijk is echter wel om dit gefaseerd uit te voeren. De Tengere grasjuffer prefereert namelijk zachte waterplanten voor de ovipositie. Daarnaast zijn er ook andere soorten voor wie gefaseerde uitvoering van maatregelen een vereiste is om een redelijke kans op overleving te hebben (Fox & Cham 1994).

Op Terschelling werden na opschoning van geëutrofiëerde plassen uiteenlopende effecten waargenomen. Terwijl de flora snel positieve ontwikkelingen liet zien, was vier jaar na baggeren de diversiteit van macrofauna in het Gritjeplak afgenomen. Mogelijk was de kolonisatie van macrofauna nog gaande ten tijde van bemonstering. In de Badhuiskuil, die vijf jaar tevoren (1990) was gebaggerd, bleek de diversiteit te zijn toegenomen (ten opzichte van 1983). Dit is mogelijk een gevolg van toename van soorten die profiteren van de hereutrofiëring van de plas (door een meeuwenkolonie) (Van Kleef & Felix 1996). Tegenwoordig lijkt het Gritjeplak zich ook faunistisch goed te ontwikkelen.

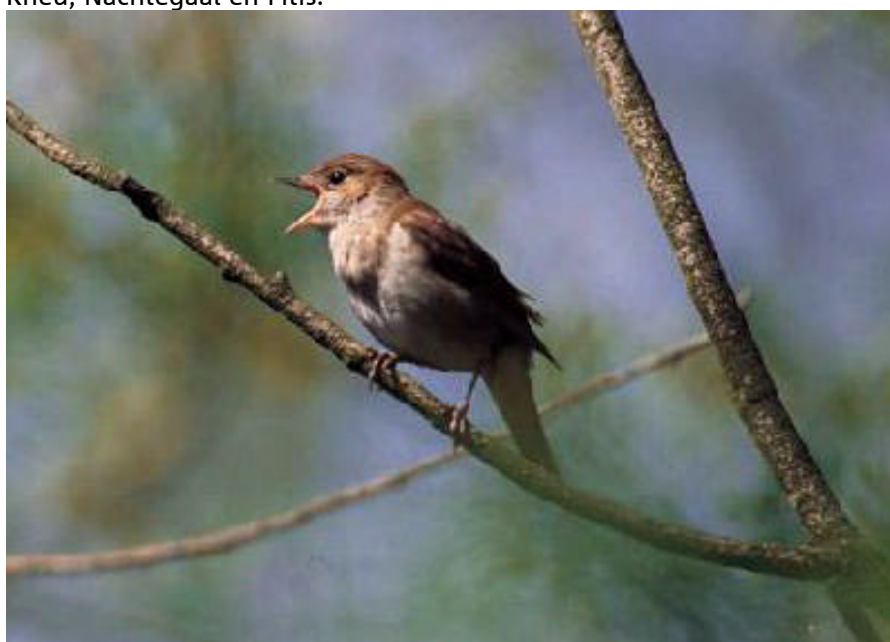
De loopkeverfauna van oevers van duinplassen en slenken bleek op Ameland de meest soortenrijke van de duinen en bevat een groot aantal karakteristieke en zeldzame soorten. Opschonen heeft een zeer positieve invloed, maar de ontwikkeling van een specifieke loopkeverfauna heeft enkele jaren nodig. Ook voor de spinnenfauna heeft de opschoning van duinplassen sterke veranderingen in de opbouw van de gemeenschap tot gevolg. Acht jaar na schoning van plassen op Ameland is nog steeds sprake van een pionierssituatie waarin dwergspinsoorten domineren. Bij de opschoning van duinplassen en slenken dient een deel van de oude vegetatie te blijven staan, zodat herkolonisering van nog aanwezige, minder mobiele soorten sneller kan verlopen. Verder vormt het gespaarde deel een refugium voor soorten die niet in geschoonde situaties voorkomen (Nijssen *et al.* 2001a).

3.5 Effecten van herstelmaatregelen op de gewervelde duinfauna

In dit hoofdstuk wordt een overzicht gegeven van de effecten van herstelmaatregelen op gewervelde diersoorten van de Nederlandse duinen.

Begrazing

De meest gedegen evaluatie van de effecten van begrazing op gewervelde duinfauna is uitgevoerd door Van der Niet (2001), en heeft betrekking op de broedvogels van Meijndel. Het vooraf gestelde doel van de begrazing (jaarrond begrazing met Noorse Fjordepaarden en Galloways, graasdruk 8 GVE/100 ha) was een toename van het aantal vogelsoorten. Deze doelstelling blijkt na tien jaar begrazen niet te zijn gehaald: het aantal vogelsoorten nam in het begraasde gebied juist af, zij het niet significant. In het niet begraasde gebied vond geen afname van het aantal soorten plaats. Daarnaast is voor de 35 meest talrijke soorten gekeken of er verschillen zijn in de aantalsontwikkelingen tussen begraasd gebied en een onbegraasde blanco. Vijf soorten ontwikkelden zich in het begraasde gebied tussen 1991 en 1999 significant beter dan in het onbegraasde gebied. Dit zijn alle algemene soorten: Ekster, Kauw, Houtduif, Vlaamse Gaai en Wilde Eend. Mogelijk wordt dit veroorzaakt door beter voedselaanbod in de vorm van mest of de insecten die daarop afkomen. Vier soorten ontwikkelden zich juist in het onbegraasde gebied significant beter: Kleine Karekiet, Kneu, Nachtegaal en Fitis.



Begrazing resulteert in een afname van rietvegetaties en ondergroei van struwelen. Vogelsoorten als de Nachtegaal komen dan ook meer voor in onbegraasde gebieden (foto: <http://www.maurice-lousberg.com/vogels/>).

Dit hangt waarschijnlijk samen met de afname van rietvegetaties en de hoeveelheid ondergroei in struwelen als gevolg van begrazing. Bij nadere beschouwing waar ook de niet significante resultaten bij betrokken werden, bleek dat alle opportunisten zich onder de soorten bevonden die zich in het begraasde gebied beter ontwikkelden. Alle rietvogels, bodembroeders en de meeste trekvogels werden daarentegen vertegenwoordigd door de soorten die juist slechter ontwikkelden in het begraasde gebied. Het gebruik van a-priori samengestelde gestandaardiseerde soortgroepen bleek voor verwarring te zorgen omdat soortgroepen intern verschilden in ontwikkeling. Tenslotte bleek het lastig soorten die in lage aantallen voorkomen,

vaak bedreigde soorten, te betrekken in de analyse (bv. Veldleeuwerik, Tapuit, Roodborsttapuit). Behalve praktische (statistische) problemen is het eveneens moeilijk voor deze soorten de beperkende factoren op te sporen.

Na een review van literatuur komt Van der Niet (2001) tot de conclusie dat begrazing voor de ene soortgroep tot een toename van de aantallen leidt, terwijl voor een andere soortgroep afnames het gevolg zijn. Verder blijkt dat hoe hoger de graasdruk is, hoe hoger ook de dichtheid van broedvogels is, maar hoe lager het aantal soorten.

Van der Hagen (1996) had de effecten van de begrazing in Meijndel al na vijf jaar beschreven voor meerdere diergroepen. Probleem hierbij was dat niet van alle variabelen de nulsituatie was vastgelegd en dat vijf jaar eigenlijk te kort is om degelijke effectuitspraken te doen. Ontwikkelingen in de vegetatie waren dusdanig dat positieve effecten voor de karakteristieke fauna van open duinen te verwachten waren. De oppervlakte open zand (stuifvlakken van minimaal 12,5 m²) was in één deelgebied toegenomen met een factor 3,6, in een ander deelgebied met een factor 1,5. Grootschalige verstuing die vergrassing tegengaat en uitstuiving tot aan het grondwater mogen echter niet op grote schaal verwacht worden als gevolg van begrazing. De oppervlakte van kleinere zandplekjes bleek toegenomen met resp. een factor 2 en 1,4 in beide deelgebieden. Er was een verschuiving opgetreden van graslanden naar zand en binnen de graslanden naar kortgrazige typen met veel mos. Duindoornstruwelen waren in het ene deelgebied toegenomen of meer gesloten geraakt, in het andere (overbegraasde) deelgebied juist afgenomen. De grenslengte tussen vegetatietypen bleek met 6-12% toegenomen, de gemiddelde vlakgrootte was juist afgenomen. Vooral het mozaïekpatroon van zand, algen en graslanden was toegenomen. Vergrassing met Duinriet was sterk afgenomen. Het terrein was meer open en de graslanden waren kruidenrijker geworden. Struwelen waren minder frequent aanwezig en opener van structuur. De Tapuit liet in de begraasde terreinen een minder negatieve ontwikkeling zien dan in de niet begraasde delen. De aantallen Konijnen lagen in het begraasde deel systematisch hoger dan in de rest van Meijndel. Begrazing door grootvee leidt kennelijk tot facilitatie. De effecten op de aantallen Zandhagedissen waren niet eenduidig. Wel is de lengte geschikt habitat zeer sterk toegenomen, gedefinieerd als open zand op maximaal een meter van een door grassen gedomineerd degenererend Duindoornstruweel. De ontwikkeling van muizenpopulaties als gevolg van begrazing was negatief; zowel het aantal soorten als de aantallen nemen af. Het wegvallen van de dekking door Duinriet is de meest voor de hand liggende oorzaak. De overgebleven struwelen zijn als refugium gaan fungeren. Volgens Van der Vliet (1994) is het effect van begrazing vooral goed te meten aan het aantal Bosmuizen en Rosse Woelmuizen: deze zijn verdwenen in kort gegraasde vegetaties, licht afgenomen in extensief begraasde delen en niet afgenomen in niet begraasde delen. In door koeien zeer kort afgegrasd terrein werden zelfs geen muizen gevangen als er wat opgaand struweel aanwezig is. Het belangrijkste voor muizen lijken niet-begraasde vochtige delen te zijn, met een dichte begroeiing van grasachtige planten (bv. Riet) en overgangen naar struweel.

Uit een studie naar de effecten van begrazing (Schotse hooglanders en Soayschapen; 0.07 GVE/ha) in valleien en lage duinen van Vlieland bleek dat runderen de dichte vegetatie deels open maakten, maar dat Konijnen hierdoor niet werden gefaciliteerd. Het aantal graaf- en graasplekken van Konijnen was tussen 1993 en 2000 zeer sterk afgenomen. De meest waarschijnlijke reden hiervoor is de lage Konijnenstand als gevolg van VHS en het concentreren van de resterende Konijnen op de hoge terreindelen (Van Wingerden *et al.* 2001).

Ervaringen met begrazing in de Amsterdamse Waterleidingduinen zijn beschreven door GWA (2000). Seizoensbegrazing met runderen op het Eiland van Rolvers (negen runderen in het zomerseizoen van april tot november) heeft sinds 1985 geleid tot een gradiëntrijke afwisseling van open, schrale begroeiingen, droge en vochtige ruigten, struwelen en bossen. De bedekking met mosvegetatie en kruipwilgstruweel is sterk verminderd, stuifplekken zijn ontstaan, maar berkenstruweel en -bos is uitgebreid. De verscheidenheid aan flora en fauna is groter dan in niet begraasde referentiegebieden. Ook hier zijn in het begraasde gebied rietzangvogels als

Rietzanger, Bosrietzanger en Kleine karekiet in aantal afgenomen, terwijl zij in het referentiegebied juist zijn toegenomen. Struweelbroeders als Heggenmus, Braamsluiper, Tuinfluiter, Zwartkop en Tjiftjaf zijn ondanks de begrazing verder toegenomen. Begrazing heeft geen effect gehad op de broedvogels van open terrein. De afname van Konijnen is in de begraasde plots merkwaardig genoeg groter dan in de onbegraasde plots. Dit zou verklaard kunnen worden doordat de groei van de populatie geremd wordt door VHS, en niet door het voedselaanbod, waardoor eventuele facilitatie door runderen geen effect heeft. Zwerfbeweiding met schapen in een cyclus van 4-5 jaar is een goed middel bij het onderhoud van droge duingraslanden. Bij hogere frequentie dreigt overbegrazing en verlies van ruimtelijke variatie. In vochtige valleien is deze beheersmaatregel bij een jaarlijkse of tweejaarlijkse toepassing vooral geschikt voor plaatsen die door hun reliëf of toegankelijkheid minder geschikt zijn voor maaibeheer. Grootschalig en/of frequent maaien, intensieve begrazing en plagen zijn in principe muisonvriendelijk en daardoor ook minder gunstig voor soorten als Ransuil en Torenvalk.

Goede ervaringen met begrazing zijn bereikt bij het herstellen van duinbiotopen ten behoeve van de Rugstreeppad in Engeland. Eerst werd de successie teruggezet door het verwijderen van struwelen en opslag en vervolgens werd begrazing ingezet met dichtheden die ook in vroegere eeuwen gangbaar waren. Ook werden nieuwe voortplantingswateren aangelegd (Denton *et al.* 1997).

Maaien

Onderzoek in Meijndel heeft geleerd dat in korte grasvegetatie, ontstaan ten gevolge van maaien, weinig of geen muizen leven (Van de Vliet 1994). Het ontbreken van dekkingbiedende begroeiing is hiervan de waarschijnlijke oorzaak. Het vermoeden is dat als de vegetatie na het maaien weer opgroeit, de muizenpopulaties worden aangevuld uit opgaand terrein in de omgeving. Op gemaaid terrein van grotere oppervlakte lijkt deze immigratie beperkt te blijven tot een randzone van ca. 50 meter van bos en struweel. Er kon geen verschil worden gevonden tussen terreinen die jaarlijks of om de 2/3 jaar worden gemaaid. Tussen duingraslanden die wel en niet gemaaid worden kon, als de begroeiing hoog was, geen verschil worden gevonden in aantallen en soorten muizen.

3.6 Samenvatting en discussie: effecten van herstelmaatregelen op de duinfauna

In deze paragraaf wordt een overzicht gegeven van de directe en indirecte effecten van herstelmaatregelen op de duinfauna. De effecten zijn gebaseerd op en worden toegelicht aan de hand van literatuurgegevens (zie 3.4 en 3.5) en de meningen van deskundigen (zie de Bijlagen). Effectgerichte maatregelen kunnen ingrijpen op verschillende plaatsen in de reactieketen: er zijn directe effecten op de fauna, maar ook indirecte effecten die een gevolg zijn van effecten op processen, de resulterende abiotiek en/of vegetatie. Maatregelen worden uitgevoerd om de effecten van verfactoren op te heffen of om de natuurlijke vegetatiesuccessie tegen te gaan. Dit is in principe ook gunstig voor de meeste karakteristieke duindieren. Echter, nieuwe bottlenecks voor dieren kunnen ontstaan door de manier waarop maatregelen worden uitgevoerd.

Hieronder volgt een overzicht van beheersmaatregelen die worden uitgevoerd in het duinlandschap, hun primaire doel en de beschreven effecten op de fauna.

Begrazing

Het doel van begrazen is het terugdringen van ruige grasvegetaties, het instandhouden of herstellen van open duinvegetaties, het tegengaan van bosopslag

en het laten ontstaan van horizontale en verticale structuur in de vegetatie. Begrazing kan positief uitwerken op de fauna, mits rekening gehouden wordt met de uitgangssituatie (op basis van het type terrein en de aanwezige flora en fauna dient de intensiteit en het type grazer geselecteerd te worden). Daarbij moet in laag productieve terreinen een lagere begrazingintensiteit worden aangehouden dan in delen die een hogere productie hebben. Zo zijn droge duinen kwetsbaarder dan vochtige of natte duinen. Hetzelfde geldt voor de kalkarme of ontkalkte duinen (ten opzichte van de kalkrijke duinen); deze zijn qua gevoeligheid voor begrazing waarschijnlijk vergelijkbaar met de binnenlandse heideterreinen. Begrazing kan in zeer extensieve vorm verhoging van de variatie in vegetatiestructuur bewerkstelligen. Bij hogere dichtheden grazers leidt begrazing al snel tot een uniforme vegetatie.

De werking van begrazing op de fauna is complex. De effecten hangen sterk af van de periode, de intensiteit van begrazing en het type grazer. Tussen facilitatie aan de ene kant en competitie of repressie aan de andere kant kan een 'trade-off' relatie bestaan, bv. vertrappen van legsels door vee enerzijds en creëren van open plekken geschikt voor legsels door vee anderzijds (de Molenaar 1995). Van Wingerden *et al.* (1997) geven een overzicht van studies naar de invloed van begrazing op fauna. Helaas ontbreken situaties waarin met zeer extensieve begrazing, winterbegrazing en begrazing van grote oppervlakten gewerkt is, bijna geheel. Ook zijn de effecten van begrazing op de lange termijn nauwelijks onderzocht. De meeste begrazing is gericht op herstelbeheer, het tegengaan van vergrassing. Hiervoor is een dermate hoge veedichtheid nodig, dat de effecten op fauna vaak negatief zijn. Ook over de effecten van duinbegrazing op dieren waren geen betrouwbare onderzoeksresultaten beschikbaar (Van Wingerden *et al.* 1997).



Insecten die een deel van hun levenscyclus in de bodem doorbrengen, zoals de Kleine Rupsendoder, kunnen door vertrapping directe negatieve effecten van intensieve begrazing ondervinden (foto: M. Nijssen).

Intensieve begrazing is ongunstig voor de meeste karakteristieke fauna: kleine bodembewoners, zoals graafwespen, zandbijen en mierenleeuwen ondervinden directe schade door vertrapping (Boer 1999; Struijk 1996). Voor vlinders leidt vertrapping van vegetatie tot sterfte van eieren, rupsen en poppen, en daarnaast het verdwijnen van vitale waard- en nectarplanten. Overbegrazing kan voorts leiden tot de verdwijning van belangrijke vegetatiestructuren (Wallis de Vries 1997). Zwerfbegrazing (intensieve, maar kortstondige begrazing van zeer kleine terreindelen) is mogelijk een goed alternatief om sterke vergrassing tegen te gaan, terwijl de schaal waarop negatieve effecten voor de fauna optreden beperkt blijft.

Over het algemeen lijkt extensieve begrazing in de (kalkrijke) duinen gunstige effecten te hebben voor dagvlinders (Wallis de Vries 1997; Anonymus 2000; Van der Hagen 1996), met name voor een aantal soorten van het open duin: Kleine vuurvinder, Kleine parelmoervlinder, Duinparelmoervlinder, Bruin blauwtje, Kommavinder en Heivinder. Onder de spinnen verdwijnen als gevolg van begrazing met name de soorten die een web maken of jagen vanuit de vegetatie. In Vlaamse duingraslanden constateerden Bonte *et al.* (2000) dat de hoogste soortendiversiteit aan spinnen voorkomt in de overgang van begraasde en niet-begraasde delen. Een zeldzame soort als *Mastigusa arietina* (een soort die afhankelijk is van mieren; deze komen in deze overgang voor) werd hier aangetroffen, evenals soorten die in ruige vegetatie beschutting zoeken maar in korte vegetatie jagen en paren. Het laten weggrazen van alle ruige structuren is dus zeer ongunstig voor soorten die afhankelijk zijn van gradiënten in het landschap (Bonte *et al.* 2000). Begrazing lijkt nadelig te werken voor veel broedvogels, met name voor de grondbroeders. Het risico op vertrapping van de legsels is groot. Wulpenkuikens worden minder beschermd tegen predatoren (in korte vegetaties verdwijnt dekking), en het voedselaanbod (spinnetjes en andere bodemdieren) is verlaagd als gevolg van begrazing. Aantalsontwikkelingen van enkele karakteristieke broedvogels van open duin op enkele Waddeneilanden wijzen uit dat de soorten in ieder geval niet toenemen als gevolg van begrazing.

De meest gedegen evaluatie van de effecten van begrazing op gewervelde duinfauna is uitgevoerd door Van der Niet (2001), en heeft betrekking op de broedvogels van Meijndel. Het vooraf gestelde doel van de begrazing (jaarrond begrazing met Noorse Fjordepaarden en Galloways, graasdruk 8 GVE/100 ha) was een toename van het aantal vogelsoorten. Deze doelstelling blijkt na tien jaar begrazen niet te zijn gehaald: het aantal vogelsoorten nam in het begraasde gebied juist af, zij het niet significant. Daarnaast is voor de 35 meest talrijke soorten gekeken of er verschillen zijn in de aantalsontwikkelingen tussen begraasd gebied en een onbegraasd blanco. Vijf soorten ontwikkelden zich in het begraasde gebied tussen 1991 en 1999 significant beter dan in het onbegraasde gebied. Dit zijn alle algemene soorten: Ekster, Kauw, Houtduif, Vlaamse gaai en Wilde eend. Mogelijk wordt dit veroorzaakt door beter voedselaanbod in de vorm van mest of de insecten die daarop afkomen. Vier soorten ontwikkelden zich juist in het onbegraasde gebied significant beter: Kleine karekiet, Kneu, Nachtegaal en Fitis. Dit hangt waarschijnlijk samen met de afname van rietvegetaties en de hoeveelheid ondergroei in struwelen als gevolg van begrazing. Bij nadere beschouwing waar ook de niet significante resultaten bij betrokken werden, bleek dat alle opportunisten zich onder de soorten bevonden die zich in het begraasde gebied beter ontwikkelden. Alle rietvogels, bodembroeders en de meeste trekvogels werden daarentegen vertegenwoordigd door de soorten die zich juist slechter ontwikkelden in het begraasde gebied. Het bleek lastig soorten die in lage aantallen voorkomen, vaak bedreigde soorten, te betrekken in de analyse (bv. Veldleeuwerik, Tapuit, Roodborsttapuit), maar vermoed wordt dat ook soorten als Boomleeuwerik, Boompieper en uilen achteruitgegaan zijn als gevolg van de ingestelde begrazing. Ook in de Amsterdamse Waterleidingduinen zijn rietzangvogels als Rietzanger, Bosrietzanger en Kleine karekiet achteruitgegaan in begraasde gebieden. Struweelbroeders als Heggenmus, Braamsluiper, Tuinfluiter, Zwartkop en Tjiftjaf zijn ondanks de begrazing verder toegenomen. Begrazing heeft hier geen effect gehad op de broedvogels van open terrein (GWA 2000). Het verdwijnen van hogere vegetaties is ook nadelig voor de stand van prooidieren zoals muizen. Volgens Van der Vliet (1994) is het effect van begrazing vooral goed te meten aan het aantal Bosmuizen en Rosse woelmuizen: deze zijn verdwenen in kort gegraasde vegetaties, licht afgenomen in extensief begraasde delen en niet afgenomen in niet begraasde delen. In door koeien zeer kort afgegraasd terrein werden zelfs geen muizen gevangen als er wat opgaand struweel aanwezig is.

Een belangrijk effect van begrazing is dat het Konijn gefaciliteerd lijkt te worden. Het Konijn profiteert van het feit dat grasvegetaties korter worden, en dat grasvegetaties van samenstelling veranderen. Aan de andere kant zijn de waarnemingen niet eenduidig. Zo lijkt begrazing in de kalkrijke delen van het Noord-Hollands Duinreservaat inderdaad faciliterend te zijn voor het Konijn, terwijl facilitatie in de

kalkarme delen uitblijft. Ook uit een studie naar de effecten van begrazing (Schotse hooglanders en Soayschapen; 0.07 GVE/ha) in valleien en lage duinen van Vlieland bleek dat runderen de dichte vegetatie deels open maakten, maar dat Konijnen hierdoor niet werden gefaciliteerd. Het aantal graaf- en graasplekken van Konijnen was tussen 1993 en 2000 zeer sterk afgenomen (Van Wingerden *et al.* 2001). Mogelijk komt dit doordat het soort vergrasser per gebied verschilt. Konijnen eten wel Duinriet (vergrasser van kalkrijke duinen), terwijl Helm wordt gemeden (vergrasser kalkarme duinen). Ook de overheersende effecten van VHS of predatie door Vos en Havik kunnen ervoor zorgen dat facilitatie niet werkt, omdat de Konijnendichtheden zo laag zijn.

Alhoewel vertrapping en in mindere mate inspoeling van meststoffen ongunstig zijn, is begrazing voor libellen niet negatief indien er meerdere poelen aanwezig zijn (over het algemeen kiest het vee maar één poel om te drinken of te rusten), en de intensiteit niet te hoog is. De Tengere grasjuffer, een echte pionierssoort, kan profiteren van begrazing. Deze soort vereist een zeer open vegetatie (Fox & Cham 1994). Begrazing is voor de Zwervende pantserjuffer en de Geelvlakheidelibel met name gunstig in de periode dat laagtes droogvallen.

Maaien

Bij maaien gaat het om het afzetten, verwijderen en afvoeren van het bovengrondse deel van de vegetatie. Maaien vertraagt weliswaar de vorming van een dikke strooisellaag, maar heeft als nadeel dat er vrij homogene vlakken kunnen ontstaan wat betreft vegetatiestructuur. Voorts levert maaien een lage, dichte vegetatie op in plaats van plekken met kale bodem. Bovendien wordt het microreliëf van de bodem genivelleerd door de druk van de zware machines. Met maaien en afvoeren wordt het grootste deel van het dierenleven in de vegetatie verwijderd.

Maaien is, in tegenstelling tot begrazing, een maatregel die plotseling ingrijpt in vegetatie- en landschapsstructuren. Het is voor de fauna daarom van belang om het tijdstip van uitvoering goed te kiezen. Zo bleven goede resultaten voor dagvlinders in de Zuid- en Noord-Hollandse duinen uit nadat graslanden in juli integraal gemaaid werden (Wallis de Vries 2001). In deze periode worden waard- of nectarplanten verwijderd, of de eieren of larven zelf. Daarnaast bestaat er met integraal maaien het gevaar dat vegetaties uniform worden, wat ongunstig is voor veel diersoorten. Het wegvallen van structuren verstoort de oriëntatie of balts van onder meer vlinders, libellen en sprinkhanen. Daarnaast verandert het microklimaat. Zo bleken in integraal gemaaide duingraslanden zeldzame, hygrofiele spinnensoorten plaats gemaakt te hebben voor eurytope soorten (Anonymus 1997). In het open duingebied kan maaibeheer schadelijk zijn voor slakken die in duingraslanden thuis horen, met name als het maaisel direct wordt afgevoerd (Anonymus 2000). Een ander nadeel is dat maaien met zware machines of met machines met een groot bandoppervlak tot directe vernietiging leidt. Omdat door zware machines daarnaast (plaatselijk) bodemverdichting optreedt, wordt de grond ontoegankelijk voor kleine gravende insecten. Mierensoorten die een nestkoepel bouwen ondervinden nadeel doordat de nestkoepel wordt geëgaliseerd.

Gunstige effecten van maaien zijn echter ook te verwachten. Pleksgewijs maaien kan de structuurdiversiteit van grasland verhogen, waardoor de habitatkwaliteit voor kenmerkende duingraslandsoorten zal toenemen. Daarbij bieden deze plekken mogelijkheden tot dekking tegen predatie (bv. muizen) en tot herkolonisatie voor minder mobiele soorten (molluscan; Anonymus 2000). Ook Wallis de Vries & Knotters (2000) vonden dat gefaseerd maaien van schraalgraslanden een goede optie is om bepaalde nadelen van geïntegreerd maaien te omzeilen. (Voorlopige) experimenten lijken uit te wijzen dat veel groepen hier positief op reageren (mieren, kortschildkevers, snuitkevers, spiegelkevers en hooiwagens). Verder kan maaien gunstig zijn om verschraling van verrijkte vochtige duinvalleien en binnenduinrandvegetaties te bewerkstelligen, wat bijvoorbeeld het nectaraanbod voor de Grote parelmoervlinder verhoogt. Onderzoek in Meijendel heeft geleerd dat

in korte grasvegetaties, ontstaan ten gevolge van maaien, weinig of geen muizen leven (Van de Vliet 1994).

Plaggen

Doel van plaggen is het afvoeren van nutriënten. Het is de meest rigoreuze vorm van verwijderen van de vegetatie en de humeuze toplaag. Vrijwel alle voedingsstoffen die zich in de loop der jaren in een systeem hebben verzameld worden afgevoerd. Bij plaggen wordt het gehele organische deel van het bodemprofiel tot op de minerale bodem verwijderd, en daarmee ook al het dierenleven.



Door plagbeheer kleinschalig en gefaseerd uit te voeren, ontstaat er een voor de fauna gunstig mozaïek van verschillende successiestadia en variatie in vegetatiestructuur (foto: M. Nijssen).

Hoewel plaggen een rigoreuze maatregel is, kan het in een aantal situaties gunstig uitpakken voor fauna, afhankelijk van de Ausgangssituatie en de schaal waarmee het wordt uitgevoerd. Veel typische duinsoorten zijn gebonden aan open stukjes zand, met name thermofiele soorten als de Blauwvleugelsprinkhaan, en de loopkevers *Cicindela hybrida* en *Harpalus smaragdinus*. Deze soorten blijken te profiteren van open plekjes die ontstaan na kleinschalig plaggen (Kerkhof 1999; Anonymus 2000). In de vochtige kalkrijke duinen bleek de successie na plaggen steeds vrij snel te verlopen (Amsterdamse waterleidingduinen). Hoewel in de eerste jaren vochtminnende pioniers verschijnen, is na vijf jaar de successie al zover voortgeschreden dat er geen onbegroeide plekjes meer zijn. Van de soorten die op geplagde geuloevers worden gevonden, zijn er maar enkele echt typisch voor de duinen of de kuststreek. Het is dus maar de vraag of plaggen een gunstige maatregel is voor de soorten van de natte of vochtige duinen (Anonymus 2000).

Het plaggen van vochtige duinheiden op Ameland (dus in het kalkarme district) resulteerde in herstel van Dopheide en Struikheide, waardoor het bloemaanbod verhoogde. Van herstel van een soortenrijke heidevegetatie is echter geen sprake; met name baseminnende soorten, zoals Klokjesgentiaan en orchideeën, ontbreken (door een te laag grondwaterpeil blijft natuurlijke buffering van de bodem door kalkrijk grondwater achterwege). Het verhoogde, maar soortenarme bloemaanbod trekt hoge aantallen hommels aan, maar slechts van twee soorten. Ook bij de spinnenfauna gaat de ontwikkeling langzaam. Tot 9 jaar na plaggen van vochtige duinheiden is de gemeenschap nog duidelijk in een pioniersstadium, gekenmerkt door een hoge activiteit van dwergspinnen. De diversiteit van de fauna zal

waarschijnlijk toenemen wanneer zich een soortenrijke vegetatie ontwikkeld heeft (Nijssen *et al.* 2001a). Het effect van plaggen in de kalkarme duinen is duidelijk veel langduriger van aard dan in de kalkrijke duinen. Mogelijk is het grondwaterpeil sturend hierin.

Grootschalig plaggen is over het algemeen nadelig, tenzij dit wordt gedaan in een gebied met lage natuurwaarden ten einde verstuing op gang te brengen.

Grootschalig machinaal plaggen resulteert in het vernietigen van het microreliëf in de bodem, in vegetaties van grotendeels één leeftijd, in het vrijwel afwezig zijn van kale bodem en het verdwijnen van graspollen. Regelmatig kleinschalig plaggen, waarbij men zorgt dat het microreliëf van de bodem behouden blijft, kan aan de meeste bezwaren van grootschalig plaggen tegemoet komen. De plekjes open zand die ontstaan, in een kleinschalig mozaïek met latere successiestadia, bieden veel karakteristieke soorten van het open duin de mogelijkheid om bijvoorbeeld hun eieren af te zetten of naar voedsel te zoeken.

Met het 'frezen' van de bodem zijn goede resultaten behaald. Hierbij wordt de toplaag van de bodem alleen omgewoeld, en niet afgevoerd zoals bij plaggen. Het is geen geschikte maatregel om te verschromen, maar kan wel resulteren in bloemrijke storingsvegetaties, van belang voor o.a. bloembezoekende insecten (bv. parelmoervlinders). Het frezen van 0,75-1 meter brede stroken langs paden of van voormalige bouwlanden heeft in het Noordhollands Duinreservaat geresulteerd in o.a. vegetaties van de Slangenkruid-associatie, met veel kaal zand, distels, Kromhals en Slangenkruid.

Verstuiven

Indien verstuingen niet meer spontaan optreden als gevolg van vergaande kunstmatige vastlegging of de invloed van ver-factoren, kunnen gunstige omstandigheden gecreëerd worden om deze op gang te brengen. Hiertoe wordt de vegetatie, de organische bovenlaag van de bodem en een klein deel van het moedermateriaal daaronder verwijderd (zodanig, dat wortels van vergrassers niet opnieuw kunnen uitlopen). Bij verstuingprojecten wordt al het dierenleven over een vrij groot oppervlak verwijderd, waarna de successie opnieuw kan beginnen.

Hoewel lokaal populaties kunnen uitsterven als gevolg van het grootschalig vrijmaken van de bodem, dragen verstuingen op de langere termijn bij aan het in stand houden van pioniervegetaties, die als habitat voor thermofiele soorten van belang zijn (zie plaggen). Ook garanderen verstuingen het duurzaam aanwezig zijn van latere successiestadia. Voor veel karakteristieke duinsoorten van het droge duin is verstuing daarom gunstig, mits aanwezig geschikt leefgebied wordt ontzien (zowel ten aanzien van het in verstuing gebrachte deel als delen die overstoven worden).. Voor libellen kan verstuing ook gunstig zijn, bijvoorbeeld voor pioniers als Tengere grasjuffer en Platbuik. Karakteristieke soorten van jaarlijks droogvallende wateren, Zwervende pantserjuffer en Geelvlakheidlibel, ondervinden positieve effecten indien na verstuing opdrogende primaire duinvalleien ontstaan.

Dunnen/opslag verwijderen

Dunnen of het verwijderen van opslag wordt uitgevoerd om de successie van duin naar struweel en bos tegen te gaan. Het verwijderen van opslag in duinterreinen heeft positieve effecten op soorten van warme droge biotopen (bv. Veldkrekkel) en soorten die afhankelijk zijn van een grote openheid van het terrein (bv. Wulp). Het verwijderen van opslag mag echter niet te rigoreus gebeuren (bv. Anonymus 2000). Er moet rekening mee worden gehouden dat veel dieren (strooisel van) struiken of bomen benutten, bijvoorbeeld ter oriëntatie, beschutting (vlinders, libellen), zang- of uitkijkpost (vogels). Voor veel ongewervelden varieert de voorkeur voor vegetatietype gedurende de levenscyclus (bv. sprinkhanen, spinnen). Zo verblijven juvenielen van karakteristieke duinsspinnen in het strooisel van Kruipwilg totdat ze volwassen zijn. Eenmaal volwassen, migreren de adulten van de grotere soorten naar het Buntgrasduin. De aanwezigheid van struweel, in dit geval Kruipwilg, is dus essentieel

voor 'stenotopie' spinnensoorten van Buntgrasduin. Indien er gedund wordt moet er dus rekening mee worden gehouden dat er hier en daar struweel of enkele boomgroepjes overblijven (Bonte *et al.* 2000).

Vernatting/hydrologische maatregelen

Vernatting van duinen wordt uitgevoerd om verdroging tegen te gaan, en om de hydrologie van het systeem te verbeteren (meer invloed grondwater). Hiertoe worden bijvoorbeeld kanalen gedempt of kwelschermen geplaatst.

Libellen reageren dankzij hun grote mobiliteit snel op de restauratieprojecten zoals die de afgelopen tien jaar zijn uitgevoerd. Herstel van vochtige duinvalleien en de toenemende vernatting van de duinen heeft in de Amsterdamse waterleidingduinen geleid tot de terugkeer van onder andere de Platbuik en er is een verdere toename van het aantal soorten te verwachten (Anonymus 2000). Ook voor de Gevlekte witsnuitlibel, Bruine winterjuffer, Vroege glazenmaker en Glassnijder is vernatting positief. Aan de andere kant zijn veel aquatische soorten gevoelig voor wisselende waterstanden (Wasscher 1999). Soorten die afhankelijk zijn van ondiepe wateren (Zwervende pantserjuffer, Geelvlekheidlibel, Gewone pantserjuffer, *Hesperocorixa moesta*, *Corixa affinis*, *Coelambus confluens*) verdwijnen bij het plotseling opzetten van water (het water is te koud om zich snel te kunnen ontwikkelen). Daarnaast ontstaat bij teveel en te snel onder water zetten, een dominantie van enkele plantensoorten (bv. Duinriet), waardoor andere plantensoorten verdrongen worden. Slakken die aan de oevers leven zijn zeer gevoelig voor verandering in de vegetatie en het waterpeilbeheer (Nauwe, Dikke en Dwergkorfslak). Het betreft immers sterk plaatsgebonden dieren, zonder mogelijkheden tot actieve verspreiding (Anonymus 2000b). Vernatting is in principe dus gunstig, maar de snelheid waarmee het water wordt opgezet is bepalend voor de resultaten. Verder is de timing van het waterpeilbeheer van belang. De Rugstreeppad heeft voor de eiafzet een voorkeur voor ondiepe tijdelijke (visvrije) wateren die alleen in het voorjaar water houden. Onnatuurlijk peilbeheer in waterwingebieden kan ervoor zorgen dat juist tijdens de voortplantingstijd dergelijke wateren indrogen waarbij eieren en larven verloren gaan. De Levendbarende hagedis en Zandhagedis dienen ingegraven in de bodem droog te overwinteren. De winter is dus een zeer ongunstige tijd om het waterpeil op te zetten. Tot slot is de kwaliteit van het opgestuwde water van belang. Alhoewel er na het voorzuiveren van infiltratiewater waardevolle watermacrofaunagemeenschappen in de infiltratiewateren zijn ontstaan, zijn deze gemeenschappen duidelijk anders dan die van natuurlijke door grondwater gevoede duinwateren (Janssen *et al.* 1998). Voor zoetwaterslakken is het regenereren van kalkrijke kwelstromen essentieel (Baeyens 1993).

Vernatting lijkt gunstige perspectieven te bieden voor vlinders van (overgangen naar) vochtige duinvalleien doordat waard- en nectarplanten kunnen herstellen (bv. Moerasviooltje voor Zilveren Maan, Tormantil voor Aardbeivlinder in kalkarme duinen). Een te snelle opstuwing kan echter weer negatief uitvallen, omdat de waard- of nectarplanten dan onder water komen te staan. Ook is aanvullend beheer nodig; een toename van vernatting kan juist negatief uitvallen als verruiging van schrale vegetaties optreedt (Oosterbaan & Baeyens 1998).

Baggeren en opschonen

Met baggeren wordt de organische sliblaag uit duinwateren verwijderd. Doel is een situatie te creëren waarbij het oorspronkelijke minerale substraat met een stabiele bodem- en waterkwaliteit weer geschikte kiemingsomstandigheden biedt voor waterplanten. Vaak wordt een water voorafgaand aan baggeren drooggelegd. Onder het opschonen van oevers wordt het baggeren of plaggen tot boven de gemiddelde hoogwaterlijn verstaan. Doel is het herstel van minerale oevers die regelmatig droogvallen, waardoor hervestiging van voor dit systeem karakteristieke plantensoorten mogelijk moet worden. Bomen en struiken worden verwijderd om de windwerking te vergroten en zo het minerale karakter van oevers te behouden.

Daarnaast wordt de eutrofiëring door bladafval gereduceerd en de verdamping verlaagd.

Voor libellen is baggeren over het algemeen geen ongunstige maatregel, ondanks het feit dat het directe vernietiging van eieren of larven met zich meebrengt. Libellen, en ook de meeste wantsen en kevers, zijn snelle kolonisatoren. Gefaseerd baggeren (binnen één plas) is daarom voor deze diergroepen niet nodig; omdat de duinen aaneengesloten zijn kunnen de dieren meestal snel weer nieuwe geschikte habitats vinden (i.t.t. op de heide). Voor andere, minder mobiele soorten (zoals molluscan) is het wel van belang dat er in de directe omgeving mogelijkheden tot herkolonisatie zijn. Is dat niet het geval, dan dient gefaseerd gebaggerd te worden.

Baggeren heeft als nadeel dat het micro- en macroreliëf van de bodem verdwijnt. Dit is o.m. ongunstig omdat het macroreliëf het al dan niet droogvallen van een plas en de vegetatiesamenstelling bepaalt. Droog baggeren is over het algemeen desastreus voor de fauna. In de duinen zal drooglegging echter minder ongunstig zijn dan in heideterranen, aangezien veel duinplassen onder natuurlijke omstandigheden ook droogvallen en herkolonisatie mogelijk is. De meeste dieren zijn hierop aangepast. Het beste is om het baggeren dan ook 's zomers uit te voeren. Dit is de periode dat droogval 'natuurlijk' is, op dat moment (juli/augustus) vliegen de kokerjuffers en libellen. Wantsen en kevers kunnen koloniseren vanuit andere plassen (indien aanwezig, en niet drooggelegd).

Zowel voor immobiele soorten als snelle kolonisatoren is het van belang om rijke vegetaties te laten staan bij opschoning. Zo wordt de Noordse witsnuitlibel veelvuldig aangetroffen op plaatsen waar gefaseerd is geplagd, waardoor allerlei verlandingsstadia naast elkaar voorkomen (met o.a. Draadgentiaan, Moeraswolfsklauw).

De loopkever- en spinnenfauna van oevers van duinplassen bevat een groot aantal karakteristieke en zeldzame soorten. Het opschonen van duinplassen heeft een zeer positieve invloed, maar de ontwikkeling van een specifieke loopkever- en spinnenfauna neemt een aantal jaar in beslag (Nijssen *et al.* 2001a). Ook bij de opschoning van oevers van duinplassen en slenken dient een deel van de oude vegetatie te blijven staan, zodat herkolonisatie van nog aanwezige, minder mobiele soorten sneller kan verlopen. Verder vormt het gespaarde deel een refugium voor soorten die niet in geschoonde situaties voorkomen. In het voorjaar vormen wilgenstruwelen een zeer belangrijke nectar- en stuifmeelbron voor allerlei bloembezoekende insecten. *Lipara*-gallen herbergen nestplaatsen voor *Hylaeus pectoralis* en enkele graafwespen. Het verwijderen van alle wilgen en rietvegetaties is dus zeer nadelig. Dit geldt ook voor karakteristieke broedvogels van rietvegetaties.

Discussie

Ten aanzien van het heidelandschap gaven veel fauna-deskundigen aan dat juist een verkeerd uitgevoerd beheer een belangrijke oorzaak is voor de achteruitgang van veel karakteristieke diersoorten (Stuijzand *et al.* *in press*). Dit wordt in de eerste plaats geweten aan de de grootschaligheid, intensiteit en snelheid waarmee herstelmaatregelen worden uitgevoerd. In de tweede plaats bleek de locatiekeuze en de timing van uitvoering van belang. Ten aanzien van het duinlandschap zijn de meningen van de fauna-deskundigen over het algemeen positiever voor wat betreft de effecten van de uitgevoerde maatregelen op de fauna. Hoewel de duinen vanwege hun hogere productieniveau in vergelijking met de heide een intensiever beheer zouden kunnen 'verdragen', blijkt dat het beheer vaak juist extensiever dan op de heide wordt uitgevoerd. Dit hangt deels samen met het feit dat de effecten van atmosferische depositie (bv. verzuring) in de duinen (zeker de kalkrijke) over het algemeen minder ernstig zijn dan op de heide, zodat rigoreus ingrijpen ook vanuit vegetatie-oogpunt minder noodzakelijk is. Bovendien zorgen de terreinomstandigheden in de duinen (veel reliëf) dat sommige maatregelen ook niet of nauwelijks grootschalig uitgevoerd kunnen worden (bv. maaien, plaggen). Daarnaast speelt versnippering in de duinen een minder belangrijke rol dan op de heide, waardoor herkolonisatie van dieren makkelijker plaatsvindt. Ook het feit dat veel karakteristieke duindieren meer zijn aangepast aan hoog dynamische

omstandigheden, maakt dat ze minder gevoelig zijn voor verstoring als gevolg van herstelmaatregelen dan veel karakteristieke heidedieren. Op de achtergrond zou mee kunnen spelen dat het duinlandschap de afgelopen eeuwen door menselijk ingrijpen al zo sterk is veranderd dat veel karakteristieke dieren al lang geleden zijn verdwenen, en dat we veel positieve ontwikkelingen van de laatste tijd afzetten tegen een referentiesituatie die in feite al aangetast was.

Destructieve maatregelen als plaggen, in verstuiwing brengen en kappen elimineren op de plek van toepassing het merendeel van de aanwezige dieren. Elke maatregel heeft een eigen herstelsuccessie na de toepassing en het hangt af van de kwaliteit van de nieuwe vegetatie, het oppervlak dat ze beslaat en de configuratie in het landschap, of de fauna uiteindelijk positief reageert op de maatregel. De fauna zal snel reageren op de negatieve effecten bij de uitvoering van de maatregel, een positieve respons is meestal pas na vele jaren te verwachten. De toepassing van de maatregel in tijd en ruimte behoeft een nauwkeurige afstemming op eigenschappen van het terrein. Cruciaal is het onderkennen van de terreindelen waar de maatregel in geen geval uitgevoerd kan worden wil men geen risico's nemen ten aanzien van het verlies van kwetsbare en karakteristieke soorten. In het algemeen zijn maatregelen die leiden tot een eenvormige vegetatiestructuur ongunstig. De meeste dieren zijn afhankelijk van kleinschalige variaties in vegetatiestructuur. Mits kleinschalig en gefaseerd uitgevoerd, zijn de meeste maatregelen naar verwachting positief voor dieren. Op lange termijn valt het meest te verwachten van het herstel van geomorfologische (verstuiwing) en hydrologische (vernatting) processen. Voor een duurzaam effect, is een grootschalige aanpak van verstuiwing vereist. Vernatting moet zeer geleidelijk worden gerealiseerd. Nader onderzoek is noodzakelijk om de mogelijk gunstige effecten van de volgende maatregelen in beeld te brengen:

- zeer extensieve (winter)begrazing (van grote oppervlakten);
- kortstondige intensieve begrazing (opeenvolgend in kleine uitgerasterde delen van het terrein; zwerfbegrazing);
- kleinschalig branden;
- kleinschalig plaggen in droge delen.

4 Richtlijnen en monitoring

4.1 Richtlijnen voor uitvoering van herstelmaatregelen

In paragraaf 3.3 worden de belangrijkste problemen besproken waar de duinfauna op het moment mee geconfronteerd wordt als gevolg van verzuring, vermesting en verdroging. In principe moeten herstelmaatregelen er mede op gericht zijn deze problemen op te heffen of te verzachten. In paragraaf 3.6 wordt echter duidelijk dat maatregelen ook nieuwe problemen kunnen opwerpen voor de fauna, in eerste instantie omdat bij de uitvoering vaak alleen met de abiotiek en vegetatie rekening wordt gehouden. Het is niet zozeer dat de maatregelen als zodanig ongeschikt zijn, maar het is vaak de wijze, schaal en intensiteit waarmee ze worden uitgevoerd die voor dieren negatieve gevolgen hebben. Om te begrijpen hoe maatregelen wel moeten worden uitgevoerd om ook dieren te faciliteren, ligt het voor de hand eerst na te gaan hoe vroeger met de duingebieden werd omgegaan. Het is echter maar in beperkte mate mogelijk om het beheer te stoelen op een bepaald historisch referentiebeeld; hiervoor zijn teveel randvoorwaarden veranderd (zie hoofdstuk 1 en 2). Alhoewel de duinen minder versnipperd zijn dan de heide, is ook het duinareaal verkleind (vooral de binnenduintrand). Na eeuwenlange exploitatie (boskap, begrazing), zijn de duinen grootschalig vastgelegd met behulp van o.a. Helm- en dennenaanplant, waardoor de invloed van natuurlijke dynamiek sterk is verminderd. In de vastelandsduinen heeft de waterwinning een groot stempel gedrukt op het landschap (eerst duinwaterwinning, daarna infiltratie met rivierwater). Daarnaast heeft de atmosferische depositie geleid tot een versnelling van de vegetatiesuccessie, waardoor de frequentie en intensiteit waarmee ingegrepen moet worden is veranderd. Sommige van deze invloeden kunnen weliswaar worden gereduceerd, maar andere veranderingen zijn onherroepelijk (bv. inpoldering aangrenzende polders, bebouwing binnenduintrand, kustwering). Toch kan met beheer nog veel aan faunarijksdom gewonnen worden.

In principe moet beheer gericht zijn op het in stand houden of scheppen van de levenswaarden voor organismen die wij als karakteristiek voor het duinlandschap beschouwen. Om dit duurzaam te garanderen, biedt het herstellen van natuurlijke processen waarschijnlijk het meeste perspectief, omdat de meeste karakteristieke open duinsoorten zijn aangepast aan het leven in een dynamische omgeving, waarbij primaire successiestadia steeds opnieuw ontstaan. Patroonbeheer komt daarom pas op de tweede plaats, in tegenstelling tot op de heide, waar de invloed van natuurlijke dynamiek van oudsher veel kleiner is. Ook in de duinen zal aanvullend patroonbeheer echter nodig blijken, zeker zolang de invloed van natuurlijke dynamiek beperkt is en de invloed van atmosferische depositie groot. In de laagdynamische binnenduintrand zal patroonbeheer altijd belangrijk blijven (wat van oudsher al zo was). Uitgangspunt moet daarom zijn dat het beheer gericht is op het herstellen van oorspronkelijk aanwezige natuurlijke processen zowel geomorfologisch (bv. verstuiwing en ontstaan natte duinvalleien) als hydrologisch (bv. invloed grondwater). Daarnaast kan gedacht worden aan herstel van het vroegere agrarische gebruik van zeedorpen en vroongraslanden, begrazing van duingraslanden, maaien van duinvalleien en kleinschalig plaggen. Ook waar natuurlijke processen niet meer op gang kunnen worden gebracht, moet worden ingegrepen met behulp van OBN-maatregelen.

Vegetatie en fauna moeten in kaart worden gebracht om te voorkomen dat met (grootschalige) maatregelen (bv. regeneratie natte duinvalleien) zeldzame soorten verloren gaan.

De volgende maatregelen worden in OBN-kader uitgevoerd (Klein et al., 2000):

maatregel	droge duinen	natte duinvalleien	duinplassen
plaggen	P	R*	R
chopperen		R**	
branden	E		
maaien	R		R
geschikt maken voor begrazing	R	R	
baggeren			R***
hydrologische maatregelen		R***	
omvorming			R
verstuiving	E		

R: reguliere maatregel; P: proefmaatregel; E: experimentele maatregel

*: indien verdroogd, uitsluitend in combinatie met verbeteren hydrologie

** : bij dikke organische lagen uitsluitend i.c.m. plaggen

***: uitsluitend i.c.m. plaggen

Hieronder worden concrete richtlijnen voor beheer gegeven, uitgewerkt per toegestane OBN-maatregel. Het betreft een aangepaste versie van de "Eerste versie van het Richtlijnenprogramma Uitvoering Herstelmaatregelen Fauna" (Bosman *et al.* 1999). Tevens wordt ingegaan op het doel van de maatregel. De richtlijnen zijn specifiek voor de fauna opgesteld en zijn soms wellicht minder effectief vanuit het oogpunt van de vegetatie.

4.1.1 Algemeen

Sleutelbegrip voor veel karakteristieke duindieren is een landschap met een grote ruimtelijke afwisseling in milieutypen (terreinheterogeniteit). Zeer goed is een groot aaneengesloten terrein waarin de volgende elementen aanwezig zijn:

- alle vegetatietypen die karakteristiek zijn voor de aanwezige milieus (droog of nat, kalkarm of -rijk, hoog of laag dynamisch, voedselarm of -rijk, noord- of zuidhelling), met de plantensoorten die daarin thuishoren;
- grote leeftijds- en hoogteverschillen in de vegetatie;
- grote verschillen in open en dicht begroeide plekken;
- plekken met kaal zand in het horizontale, hellende en verticale vlak (met name in het droge duin). Zowel grote stuifkuilen als kleinere plekken van 1-10 m², vooral op het zuid(west)en georiënteerd. Het zand moet droog en humusarm zijn;
- veel reliëf in de bodem op micro-, meso- en macroschaal;
- grote verschillen in de dikte van organische lagen;
- een groot en divers bloemaanbod;
- plaatselijk oude gras- en mospollen;
- terreindelen met verspreide opslag van struiken, bomen en boomgroepen;
- terreindelen zonder opslag en
- (gedeeltelijk) droogvallende wateren met pioniersvegetaties en vegetaties van verdere successiestadia

Deze elementen moeten voorkomen in kleinschalige mozaïekpatronen, met zowel geleidelijke als scherpe overgangen tussen vegetaties en naar andere landschappen (bos, extensief cultuurland in binnenduin, kwelders). Het plaatselijk voorkomen van storingsvegetaties, verruigde vegetaties (braamstruwelen, wilgen, distels) en kleinschalig afwijkende, rommelige of ruderaal plekken (zoals maaiseldepots, mest- en puinhopen, dood hout) heeft ook een verrijkende invloed op de diversiteit.

Uitgangssituatie

Leg altijd de uitgangs- of nulsituatie voor de uitvoering vast. Pas als bekend is welke diersoorten (en hun eventuele voedselplanten) waar aanwezig zijn, kan hiermee optimaal rekening worden gehouden bij de uitvoering. Immers, iedere soort is voor zijn voortbestaan afhankelijk van bepaalde levensomstandigheden (en keuzes moeten dan ook gemaakt en geëxpliciteerd worden). De aanwezigheid van bepaalde zeldzame of kwetsbare soorten kan bovendien maken dat aanvullend maatwerk nodig is of dat van een bepaalde maatregel moet worden afgezien. Daar staat tegenover dat als in de uitgangssituatie alleen nog maar algemeen en overal voorkomende soorten of mobiele soorten aanwezig zijn, er dan soepeler met de richtlijnen kan worden omgegaan (ten aanzien van tijdstip, intensiteit en omvang). Een andere belangrijke reden om de uitgangssituatie vast te leggen is dat de effectiviteit van een bepaalde maatregel pas geëvalueerd kan worden als de uitgangssituatie bekend is.

Wijze van uitvoeren

Enkele algemene richtlijnen t.a.v. uitvoeringsaspecten zijn van toepassing op alle maatregelen in alle systemen (met uitzondering van het op gang brengen van verstuiving). Het zijn richtlijnen in kwalitatieve termen. Belangrijk is dat de gedachtengang meer gemeengoed wordt in de huidige beheerpraktijk. Deze algemene richtlijnen staan niet ter discussie en leveren veel extra's voor de fauna op.

- Voer de maatregelen zo kleinschalig mogelijk uit ('patch-work');
- Faseer de maatregelen zo veel mogelijk in tijd en ruimte;
- Voer de maatregelen niet te 'eenvormig' en 'netjes' uit, breng variatie aan op kleine schaal;
- Streef met het te voeren beheer naar zo groot mogelijke variatie in (systeemkarakteristieke) vegetatie(structuur) in het terrein als geheel;
- Zorg dat altijd enige vorm van 'kunstmatige' dynamiek in het terrein aanwezig is, zeker als de natuurlijke dynamiek gering is (in de binnenduinen); zelfs het op kleine schaal toestaan van recreatie (bv. ruiterpaden, wandelpaden) kan hier een bijdrage aan leveren, evenals graafactiviteiten t.b.v. waterwinning.
- Laat de intensiteit en de frequentie van maatregelen afhangen van de kwetsbaarheid van het terrein. Als vuistregel geldt dat terreinen met een hoge productie (kalkrijke, natte/vochtige duinen, zeedorpenlandschappen) een hogere beheersintensiteit kunnen verdragen dan terreinen met een lage productie (kalkarme en ontkalkte, droge duinen).

4.1.2 Begrazing

Het doel van begrazen is het terugdringen van vergraste vegetaties, het instandhouden of herstellen van karakteristieke duinvegetaties en het afvoeren van biomassa. In vergelijking met maaien leidt begrazing tot meer differentiatie in de vegetatie, maar er worden minder nutriënten afgevoerd. Er zijn drie typen te onderscheiden: jaarrondbegrazing binnen een raster, kort durende (seizoens)begrazing binnen een raster en zwerfbeweiding. Er wordt in duinterreinen meestal gebruik gemaakt van schapen en runderen. Soms worden ook paarden, pony's en geiten ingezet.

Allereerst is het zinvol onderscheid te maken in twee mogelijke doelen van begrazing. Bij begrazing voor herstelbeheer is het belangrijkste doel het tegengaan van de gevolgen van verrijking, nl. het terugdringen van de vergrassing. Dit gebeurt door verwijdering van biomassa en de daaruit resulterende verlaging van de grasproductiviteit (op voedselarme bodems zijn de dominante grassen niet goed tegen begrazing bestand); daarnaast wordt door vertrapping een opener zode gecreëerd. Voor dit doel zijn relatief hoge veedichtheden nodig, die per definitie een negatieve invloed hebben op fauna (door o.a. verdwijnen structuurvariatie, vertrapping, bemesting van plassen, rusten op open plekken, verwijderen/tegengaan opslag).



Extensieve begrazing kan bijdragen aan de vorming van mozaïeklandschappen. Deze Schotse Hooglander pakt de opslag van Amerikaanse Vogelkers aan (foto M. Nijssen).

Anderzijds kan het doel ‘extensieve begrazing’ zijn, waarmee we begrazing in natuurlijke dichtheden bedoelen, waarbij het gaat om de landschapsvormende processen die bijdragen aan de ontwikkeling van mozaïeklandschappen. De begrazingsdruk moet dusdanig laag zijn dat er in het vroege voorjaar na een winter nog voldoende voedsel voor de grazers aanwezig is. In het verdere voorjaar en de zomer dient er een overvloed aan voedsel te zijn, zo groot dat het niet door de grazers kan worden opgegeten. Er ontstaan dan gradiënten tussen (relatief) wat zwaarder begraasde en lichter begraasde terreindelen die waarschijnlijk positief bijdragen aan de faunistische diversiteit in een systeem. De begrazingsdichtheden zijn essentieel voor de resultaten die bereikt kunnen worden en afhankelijk van de doelstellingen van beheer. Deze vorm van begrazing is in OBN-kader alleen te subsidiëren in combinatie met ander herstelbeheer (bv. plaggen).

In natte, voedselrijke terreinen lijkt jaarrond- of zomerbegrazing de voorkeur te hebben, in droge voedselarme terreinen winterbegrazing. Winterbegrazing moet zeer extensief zijn, zodat delen waar gevoelige overwinterstadia van dieren zich bevinden, onbegraasd blijven.

Omdat de duinen over het algemeen productiever zijn dan de heide (2 tot 3 keer hogere productie), mag verwacht worden dat ook de begrazingsintensiteit in de duinen hoger mag zijn. Toch geldt dit niet voor het hele duingebied. Met name in het ontkalkte binnenduin van het Renodunaal district en in het kalkarme Waddendistrict, waar een lage productie is, dient zeer voorzichtig met begrazing te worden omgegaan. Hier zou de begrazingsintensiteit vergelijkbaar moeten zijn met die in heideterreinen. Begrazing biedt de meeste perspectieven in het midden- en buitenduin van de kalkrijke duinen (inclusief het zeedorpenlandschap). In de droge delen worden vegetaties op duinhellingen veel eerder opengetrapt. Er ontstaan stuifkuilen, de bedekking met open zand, open gras en mozaïeken neemt toe, en Konijnenbegrazing wordt gefaciliteerd. Overigens lijken Konijnen, in tegenstelling tot wat de algemene gedachte is, wel degelijk in staat om met Duinriet, Zandzegge, Strandkweek of Zachte haver vergraste duinvegetaties te begrazen (bij een goede Konijnenstand). Alleen Helmvegetaties (de belangrijkste vergrasser in de kalkarme duinen) lijken nauwelijks door Konijnen begraasd te worden.

Runderen en paarden zijn vooral effectief in het terugdringen van vergrassing door hogere grassen zoals Duinriet, Zandzegge en Rood zwenkgras. Met name paarden verminderen de hoeveelheid ondergroei van Kardinaalsmuts, Braam en boomopslag.

In tegenstelling tot runderen, verblijven schapen nauwelijks in natte duinvalleien. Schapen zijn vooral effectief in het open houden van reeds vrij schrale vegetaties. Geiten zijn 'gespecialiseerd' in het aanpakken van bomen en struwelen. Geiten en schapen grazen de vegetatie zeer kort af.

Algemene voorwaarden voor uitvoering

- Om schaduwplekken te hebben voor de grazers moeten een paar boomgroepen of struwelen in de begrazingseenheid zijn opgenomen. Om ziekten te voorkomen moeten er naast natte ook enkele droge terreindelen aanwezig zijn, en er moeten in ieder geval (evt. kunstmatige) drinkplekken zijn.
- De uitgangssituatie dient te worden vastgelegd, zodat met bedreigde en karakteristieke soorten rekening kan worden gehouden. Bovendien voor karakteristieke soorten geschikte terreindelen opsporen, om deze zo gericht te kunnen sparen (uitrasteren).
- Begrazing alleen uitvoeren in terreinen die groter zijn dan 40 ha of eventueel in korte rotatie op kleinere terreinen.

Maatregel niet uitvoeren of minstens heroverwegen indien:

- Het gaat om terreinen die worden gekenmerkt door een grote variatie op kleine schaal.
- Het gaat om terreindelen waar de vegetatie wordt afgewisseld met open plekken, overgangszones, zuidhellingen en delen met veel microreliëf.
- Er bijzondere diersoorten voorkomen waarvoor het effect van de maatregel niet is in te schatten.

4.1.3 Herstelbegrazing

Wijze van uitvoeren

Wordt begrazing ingezet om vergrassing tegen te gaan, en is dus een hoge graasdruk nodig, dan alleen het betreffende deel van het terrein intensief laten begrazen. Herstelbegrazing dient te worden gedaan in kleine uitgerasterde delen van het terrein die achtereenvolgens, en dus niet tegelijk, in begrazing worden genomen ('zwerfbegrazing'). Met zwerfbegrazing wordt een klein deel van het terrein (maximaal 2 ha) m.b.v. een flexinet omrasterd en voor korte tijd intensief begraasd, waarna het begraasde deel minimaal 2 tot 3 jaar met rust gelaten wordt.

- Het integraal begrazen van grote terreinoppervlakten waarvan delen sterk verschillen in nutriëntenstatus (terreinen met schrale bodems in combinatie met voedselrijke terreinen), levert over het algemeen geen goede resultaten op. Bij integrale begrazing van droog duin en vochtige duinvalleien is de kans groot dat duinvalleien overbegraasd worden, en droge duinen onderbegraasd. Om dit probleem te omzeilen kan men compartimentering toepassen: uitrasteren van een deel van de duinvallei en/of beperken van de begrazing in de duinvallei tot de periode juni-oktober, oudere duinvalleien met duinheide van augustus-oktober.
- Kwetsbare gedeelten (oude structuurrijke duinheide, zoomvegetaties, intacte kruidenrijke duingraslanden, vrijstaande struiken, bomen, delen waar kwetsbare dieren voorkomen) dienen uitgerasterd te worden.
- Fluctuaties in de begrazingsdichtheden zijn gunstig: perioden met kleinschalige overbegrazing afwisselen met perioden van lichte onderbegrazing. Monitoring van de vegetatie kan aangeven of intensivering of extensivering gewenst is.
- Runderen kunnen de aanwezige duinplassen bemesten. Zwakgebufferde wateren kunnen beter uitgerasterd worden, tenzij meerdere wateren aanwezig zijn (het vee gebruikt één of enkele plassen om te waden. Deze raakt daardoor bemest, en deze voedselrijke plas kan voor het terrein als geheel een meerwaarde hebben). Paarden vormen in terrestrische delen latrines, waardoor de kans op eutrofiëring van wateren door overbemesting kleiner is. Met paarden loopt men echter het risico dat de gehele rietgordel verdwijnt, dus dan is uitrastering nodig.
- Betreding door grote grazers kan gunstig uitpakken doordat lokaal verstuing op gang kan worden gebracht. Indien er echter al open hellingen zijn waar

kwetsbare diersoorten voorkomen, is het beter met schapen te begrazen. Deze hebben vaste gewoonten en zullen niet gauw door deze plekken lopen.

- Bij het toedienen van ontwormingsmiddelen aan grazers bestaat het risico dat bepaalde diergroepen juist daardoor in gebieden ontbreken. De uitscheidingsduur en concentratie in mest hangen af van de wijze van toediening. De langste uitscheiding treedt op bij slow release bolussen. De toxiciteit voor onder andere vliegen en mestkevers is in het laboratorium en in het veld aangetoond voor ivermectine. Over de toxische effecten van de andere middelen bestaat nog erg weinig documentatie.

4.1.4 Extensieve begrazing

Wijze van uitvoeren

- Altijd starten met een zeer lage begrazingsintensiteit in een deel van het terrein gedurende een deel van het jaar, en deze later eventueel opvoeren en uitbreiden op basis van gegevens over de ontwikkeling van de vegetatiestructuur.
- Aan te houden begrazingsintensiteit (aantal grootvee-eenheden per 100 ha) in terreinen in de *kalkarme* gebieden:
 - Jaarrondbegrazing ≤ 3 (-5)
 - Zomerbegrazing ≤ 8
 - Winterbegrazing (1-) 2In de *kalkrijke* duinen mag de intensiteit ongeveer twee keer hoger zijn. In de natte/vochtige dungebieden mag de intensiteit hoger zijn dan in de droge duinen (vanwege een hogere productie). Belangrijk is echter wel deze graaseenheden te scheiden! (zie onderstaand punt) Mogelijk is een combinatie met een andere maatregel nodig om de effecten van vergrassing tegen te gaan.
- Het integraal begrazen van grote terreinoppervlakten waarvan delen sterk verschillen in nutriëntenstatus (terreinen met schrale bodems in combinatie met voedselrijke terreinen), leveren geen goede resultaten op. Bij integrale begrazing van droog duin en vochtige duinvalleien is de kans groot dat duinvalleien overbegrasd worden, en droge duinen onderbegrasd. Om dit probleem te omzeilen kan men compartimentering toepassen: uitrasteren van een deel van de duinvallei en/of beperken van de begrazing in de duinvallei tot de periode juni-oktober. Indien toch integraal begrasd wordt, dan de intensiteit afstemmen op het meest kwetsbare ecosysteemtype (droge duinen).
- Begrazingsdruk continu blijven afstemmen (aantal grazers variëren) op de productie en de ontwikkelingen in de vegetatiestructuren. Ongeveer 1/3 tot 1/4 van de vegetatie moet overstaand de winter doorkomen, anders is de begrazing te intensief.
- Runderen kunnen de aanwezige duinplassen bemesten. Zwakgebufferde wateren kunnen beter uitgerasterd worden, tenzij meerdere wateren aanwezig zijn (het vee gebruikt één of enkele plassen om te waden. Deze raakt daardoor bemest, en deze voedselrijke plas kan voor het terrein als geheel een meerwaarde hebben). Paarden vormen in terrestrische delen latrines, waardoor de kans op eutrofiëring van wateren door overbemesting kleiner is. Met paarden loopt men echter het risico dat de gehele rietgordel verdwijnt, dus dan is uitrastering nodig.
- In natte, voedselrijke terreinen lijkt jaarrond- of zomerbegrazing de voorkeur te hebben, terwijl winterbegrazing in droge voedselarme terreinen gunstig lijkt. Winterbegrazing moet zeer extensief zijn, zodat delen waar gevoelige overwintersstadia van dieren zich bevinden, onbegrasd blijven.
- Kwetsbare gedeelten (oude structuurrijke duinheide, zoomvegetaties, intacte kruidenrijke duingraslanden, vrijstaande struiken, bomen, delen waar kwetsbare dieren voorkomen) dienen uitgerasterd te worden.
- Bij het toedienen van ontwormingsmiddelen aan grazers bestaat het risico dat bepaalde diergroepen juist daardoor in gebieden ontbreken. De uitscheidingsduur en concentratie in mest hangen af van de wijze van toediening. De langste uitscheiding treedt op bij slow release bolussen. De toxiciteit voor onder andere vliegen en mestkevers is in het laboratorium en in het veld aangetoond voor

ivermectine. Over de toxische effecten van de andere middelen bestaat nog erg weinig documentatie.

- Likstenen met zout vormen vermoedelijk geen probleem voor het terrein en kunnen desgewenst worden benut om het terreingebruik van het vee te sturen, weg van kwetsbare delen naar onderbegaasde delen.

4.1.5 Maaien en afvoeren

Bij maaien gaat het om het afzetten, verwijderen en afvoeren van het bovengrondse deel van de vegetatie (tegengaan van effecten van vermesting). (Eenmalig) maaien kan het Konijn faciliteren, waardoor deze kleine grazer het terugdringen van vergrassing over kan nemen. Maaien vertraagt weliswaar de vorming van een dikke strooisellaag, maar heeft als nadeel dat er vrij homogene vlakken kunnen ontstaan wat betreft vegetatiestructuur. Voorts levert maaien een lage, dichte vegetatie op in plaats van plekken met kale bodem. Bovendien wordt het microreliëf van de bodem genivelleerd door de wioldruk bij gebruik van zware machines. Met maaien en afvoeren wordt het grootste deel van het dierenleven in de vegetatie verwijderd. Vanwege de geringere afvoer van nutriënten bij maaien dan bij plaggen zal de frequentie van maaien groter moeten zijn. Deze hogere frequentie van ingrijpen kan negatief uitpakken voor de fauna. Op kleine schaal biedt maaien echter goede perspectieven voor een gevarieerde vegetatiestructuur.

Maatregel niet uitvoeren of minstens heroverwegen indien:

- Er voor het ter plaatse voorkomende bodemtype geen adequate maa- en afvoerapparatuur beschikbaar is. Brede banden zullen weliswaar het microreliëf beter intact laten, maar kunnen een groot deel van de aanwezige dieren vernietigen, omdat een groter oppervlak wordt bestreken.
- De productie van de vegetatie te gering is om doelmatig te kunnen maaien en hooien (biomassa van het gewas ter plekke minder dan ongeveer 2 ton/ha in hoogzomer).
- Er bijzondere diersoorten voorkomen waarvoor het effect van de maatregel niet is in te schatten.
- Er overwegend heidevegetatie staat. Vanwege het slechte regeneratievermogen vochtige Kraaiheidevegetaties niet maaien.

Wijze van uitvoeren

- De uitgangssituatie dient te worden vastgelegd, zodat met bedreigde en karakteristieke soorten rekening kan worden gehouden. Bovendien voor karakteristieke soorten geschikte terreindelen opsporen, om deze zo gericht te kunnen sparen.
- Maaien dient gefaseerd uitgevoerd te worden. Hierbij dient minimaal 10-30%, afwisselend strook- en vlakvormig, te blijven staan voor een volgende maaibeurt datzelfde jaar. Het is van belang om temporeel consequent te zijn: delen die gemaaid worden, moeten óf altijd vroeg, óf altijd laat gemaaid worden. Sommige delen mogen nooit gemaaid worden (bv. de randen).
- De frequentie van maaien is per terrein verschillend, maar mag nooit hoger zijn dan eens per jaar. Voor het beheren van zomen mag niet elk jaar worden gemaaid. Graslanden en valleien kunnen om de 2-5 jaar gemaaid, kwelplassen en rietzomen maximaal eens in de vier jaar. Helmvergrassing wordt een keer in de 2 à 3 jaar gemaaid. Vochtige of natte delen kunnen vaker (jaarlijks) gemaaid worden dan droge delen (twee- of driejaarlijks).
- De vegetatie niet te kort afmaaien; de onderste 10 cm laten staan (t.b.v. sparen dierenleven).
- Berijding van terrein met machines zoveel mogelijk beperken.
- Van binnen naar buiten maaien zodat fauna aan de randen kan ontsnappen (gebruik ook wildredder!)
- Niet alle jonge bomen en aanwezig struweel in een terrein voorafgaand aan of tijdens het maaien verwijderen.

- Deel van het maaisel voor afvoer enkele dagen laten liggen of schudden zodat de aanwezige fauna de mogelijkheid wordt geboden om te ontsnappen.

Tijdstip van maaien

Met behulp van het programma 'Vlinderexpert' (Siepel *et al.*, 1996) is de keuze van het maaitijdstip voor dagvlinders voor een bepaald terrein nauwkeuriger te bepalen in afhankelijkheid van de aanwezige soorten (vaststellen in uitgangssituatie!) en terreinsituatie. Een richtlijn voor schrale vegetaties is dat een maaitijdstip in de maand september met betrekking tot dagvlinders gunstig is. Voor andere diergroepen geldt over het algemeen dat zo laat mogelijk maaien de voorkeur heeft.

4.1.6 Plaggen

Doel van plaggen is het afvoeren van nutriënten (tegengaan van vermessing). Het is de meest rigoreuze vorm van verwijderen van de vegetatie en de humeuze toplaag. Vrijwel alle voedingsstoffen die zich in de loop der jaren in een systeem hebben verzameld worden afgevoerd. Bij plaggen wordt het gehele organische deel van het bodemprofiel tot op de minerale bodem verwijderd, en daarmee (practisch) ook al het dierenleven.

Ook het 'fresen' van de bodem kan worden overwogen. Hierbij wordt de toplaag van de bodem alleen omgewoeld, en niet afgevoerd zoals bij plaggen. Het is geen geschikte maatregel om te verschralen, maar kan wel resulteren in bloemrijke storingsvegetaties, van belang voor o.a. bloembezoekende insecten. Het fresen van 0,75-1 meter brede stroken langs paden of van voormalige bouwlanden kan resulteren in o.a. vegetaties van de Slangenkruid-associatie, met veel kaal zand, distels, Kromhals, Slangenkruid, etc..

Maatregel niet uitvoeren of minstens heroverwegen indien:

- Het gaat om terreindelen waar de vegetatie wordt afgewisseld met open plekken, overgangszones, zuidhellingen en delen met veel microreliëf.
- Het beoogde terrein verdroogd is, omdat de kans op verzuring (m.n. vrijkomen aluminium) dan vrij groot is (geldt met name voor het kalkarme district). In dit geval eerst hydrologische maatregelen nemen alvorens te plaggen.
- Het gaat om heidevegetaties met enkel ijle begroeiing van grassen (bedekking lager dan 50%).
- Er bijzondere diersoorten voorkomen waarvoor het effect van de maatregel niet is in te schatten.
- Er overwinteringsplaatsen van karakteristieke diersoorten (bv. Zandhagedissen) aanwezig zijn.

Wijze van uitvoeren

- Per jaar maximaal 4-5% van het vergraste deel bewerken, in een totale omlooptijd van 20-25 jaar. In kleine terreinen maximaal 25%. Selecteer de plekken met de minste structuurvariatie om te plaggen. Daarbij moeten ook delen ongemoeid blijven (bv. horsten Pijpenstrootje), opdat hier een dikke humuslaag kan ontwikkelen.
- Na de plagwerkzaamheden een lange periode van rust in acht nemen (15-30 jaar, afhankelijk van de successiesnelheid).
- Kleinschalig plaggen in stroken in oppervlaktes van 10 – 100 m², met telkens een tussenruimte van 5-10m. Plaggen mag alleen grootschalig uitgevoerd worden om dynamische processen (verstuiving) weer op gang te brengen.
- 'Slordig' plaggen; het is goed als er af en toe wat strooisel achterblijft door bijvoorbeeld de plagmachine even "op te tillen" (reliëf aanbrengen d.m.v. het creëren van geleidelijke overgangen van verschillende plagdieptes: warme, droge zuidhellinkjes en koele noordhellinkjes).
- Geen plagstroken van opeenvolgende leeftijden naast elkaar leggen. Dus zoveel mogelijk variatie proberen aan te brengen in de leeftijdsstructuur van de te plaggen delen.

- Plag pleksgewijs dieper tot op het gele zand waarmee kleine open zandige plekken met steilrandjes in het terrein worden gecreeërd (steilrandjes maken die door erosiewerking afkalven).
- Plaggen kan over het algemeen beter worden uitgevoerd met een graafmachine dan met een plagmachine. Deze machines bieden de mogelijkheid om reliëfvolgend en nauwkeuriger te plaggen, vooral ook omdat ze zijdelings kunnen kantelen. De reguliere plagmachines die hier meestal voor worden gebruikt zijn niet in staat reliëfvolgend te werken en nemen alles mee wat ze tegenkomen. Het beste is natuurlijk om handmatig te plaggen.
- Altijd een deel (10%) van het plagsel in hopen aan de rand van het terrein laten liggen.
- De uitgangssituatie dient te worden vastgelegd, zodat met bedreigde en karakteristieke soorten rekening kan worden gehouden. Bovendien voor karakteristieke soorten geschikte terreindelen opsporen (bv. concentraties Zandhagedissen, nectarplantenbloembezoekers zoals Kartelblad, orchideeën, Ratelaar), om deze zo gericht te kunnen sparen of juist aangrenzende delen uit te kiezen als plaglocatie.

Tijdstip van plaggen

De directe gevolgen van plaggen voor de fauna ter plekke zijn altijd negatief en een echt gunstig tijdstip is dus niet te geven. Over het algemeen lijkt oktober de beste maand om te plaggen. De meeste groepen hebben dan hun voortplantingsfase achter de rug en zijn nog niet in overwintering. Voor reptielen geldt het voorjaar (april-juli) echter als beste periode (in augustus-november worden jongen geboren en in winter bevinden ze zich ondergronds). Plaggen uitvoeren bij droog weer. Dan is er minder kans op bodemverdichting en het af te voeren materiaal is lichter.

4.1.7 Verstuiven

Het doel van verstuiving is om dynamische processen weer op gang te brengen: het duin verjongt en de vegetatiesuccessie kan pleksgewijs opnieuw beginnen. Het ontstaan van open zand en steilkantjes na verstuivingen is gunstig voor veel duinspecifieke diersoorten. Grootschalige verstuivingen creëren ook levenskansen voor waterorganismen; na uitstuiving tot aan het grondwater kunnen er nieuwe duinplassen ontstaan en vochtige duinvalleien. Verder is verstuiving waarschijnlijk geschikt om vermossing (Grijs kronkelsteeltje; met name in kalkarme of ontkalkte delen) tegen te gaan.

Er is nog weinig bekend over de schaal waarop de maatregelen t.b.v. grootschalige primaire verstuiving moeten worden uitgevoerd. Het afplaggen van een te klein oppervlak is niet effectief, een te groot oppervlak is bedreigend voor de leefgebieden van veel soorten (zowel op de plek van afplaggen als op plekken die ondergestoven zullen worden) en onacceptabel voor de kustverdediging. Verder bestaat er een lastig dilemma: verstuiving wordt getolereerd aan de zeezijde, maar aan de andere kant ((bewoonde) binnenduintrand) kan overstuiving vaak niet worden getolereerd.

Maatregel niet uitvoeren of minstens heroverwegen indien:

- Essentiële elementen niet ontzien kunnen worden, zoals geschikte leefgebieden van zeldzame soorten en kwetsbare vochtige duinvalleien.

Wijze van uitvoeren

- De uitgangssituatie dient te worden vastgelegd, zodat met bedreigde en karakteristieke soorten rekening kan worden gehouden.
- Voor kleinschalige ('secundaire') verstuivingen wordt per locatie over een oppervlakte van enige aren de bodem afgeplagd tot op het minerale zand. Een

deel van de plaggen aan de benedenwindse zijde deponeren. Bij overstuiving van dit organische materiaal kunnen zich distelveldjes ontwikkelen die als rijke nectarbronnen fungeren. Zo worden twee vliegen in één klap geslagen: ontwikkeling van pioniervegetatie en vestiging van nectarbronnen in de nabijheid.

Vorming van paraboolduinen weer op gang brengen door stoppen met onderhoudsbeheer aan de zeereep (waar het kan). Dit is een passief proces. Paraboolduinen kunnen ook actief worden gemaakt. Hiertoe dient een groot oppervlakte (waarschijnlijk >10 ha) kaal te worden gemaakt. Het vrijmaken van een dergelijk grote oppervlakte is nodig om de verstuuving aan de gang te krijgen. Belangrijk is om dit soort grootschalige projecten alleen uit te voeren in een gebied met weinig natuurwaarden.

4.1.8 Toevoegen van basische stoffen

Bekalken is een maatregel die in verzuurde duinen van toepassing zou kunnen zijn, maar voorzichtigheid is geboden voor averechtse effecten, o.m. verrijking door mineralisatie van organische stof. Bovendien lijkt de maatregel onnodig wanneer verstuuving mogelijk is. Kortom: een maatregel met weinig prioriteit die voor evt. toepassing nader onderzoek behoeft (Van Turnhout et al. 2001).

4.1.9 Hydrologische maatregelen

Hydrologische maatregelen worden toegepast om verdroging tegen te gaan, natte duinvalleien te creëren of om de invloed van gebiedseigen water te vergroten. Hiertoe worden bijvoorbeeld de waterwinning gereduceerd, kanalen gedempt of kwelschermen geplaatst. Als deze maatregelen geleidelijk en zorgvuldig worden uitgevoerd, zijn positieve effecten te verwachten voor verdrogingsgevoelige diersoorten en voor bloembezoekers die afhankelijk zijn van vochtige kruidenrijke vegetaties.

Voor deze maatregel is een uitgebreide faunamonitoring in de vorm van proefprojecten noodzakelijk.

- De uitgangssituatie dient te worden vastgelegd, zodat met bedreigde en karakteristieke soorten rekening kan worden gehouden. Bovendien voor karakteristieke soorten geschikte terreindelen opsporen, om deze zo gericht te kunnen sparen.
- Een natuurlijk fluctuerende waterstand geeft in de winter en in het voorjaar (november tot mei) een hoog waterpeil en in de zomer (eind juli tot oktober) een laag waterpeil. Voor veel diersoorten dient het water ondiep te zijn (max. 50 cm), met een deel diep water rond de 120-150 cm in de winter (overwinteringsplek). In de zomer mag er droogval zijn, maar in het diepe deel moet wel minimaal een laagje water of vochtige modder overblijven om de droogteperiode te overbruggen (indien er geen ander water in de nabijheid ligt).
- Bij de uitvoer van de maatregel de waterstand in een gebied langzaam verhogen, zodat geen schokeffecten optreden. Uitvoeren in meerdere stappen met een min of meer natuurlijke snelheid (bv. in een tijdsbestek van 5 jaar maximaal 5-10 cm per jaar).
- Bij een geplande waterstandsverhoging in een gebied eerst de oeverzone schonen, daarna pas de waterstand verhogen (om vermesting te voorkomen).
- Onder voedselrijke omstandigheden eerst verschralen (rijke toplaag van voormalige landbouwgrond verwijderen), pas daarna water opzetten.
- Toekomstige zonering eerst grotendeels vrijmaken voor vernatting (dus bijvoorbeeld eerst bos kappen, enkele bomen laten staan).
- Als er in de zomer water op het maaiveld staat, is dit voor veel dieren desastreus. Bij voorkeur dus voorkomen, of eventueel alleen in een beperkt deel van het terrein toestaan.
- Schommelingen in de vraag naar drinkwater zouden bij voorkeur in gebieden met relatief lage natuurwaarden moeten worden opgevangen.

4.1.10 Baggeren en opschonen oevers

Met baggeren wordt de organische sliblaag uit een oppervlaktewater verwijderd. Doel is een situatie te creëren waarbij het oorspronkelijke minerale substraat met een stabiele bodem- en waterkwaliteit weer geschikte kiemingsomstandigheden biedt voor waterplanten. Vaak wordt een water voorafgaand aan baggeren drooggelegd. Onder het opschonen van oevers wordt het baggeren of plaggen tot boven de gemiddelde hoogwaterlijn verstaan. Doel is het herstel van minerale oevers die regelmatig droogvallen, waardoor hervestiging van voor dit systeem karakteristieke plantensoorten mogelijk moet worden. Bomen en struiken worden verwijderd om de windwerking te vergroten en zo het minerale karakter van oevers te behouden. Daarnaast wordt de eutrofiëring door bladafval gereduceerd en de verdamping verlaagd.

Maatregel niet uitvoeren of minstens heroverwegen indien:

- Er indicatoren van een gunstig milieu aanwezig zijn (karakteristieke soorten), en geen andere geschikte wateren in de directe omgeving liggen.
- Er een rijke verlandingsvegetatie aanwezig is, bij voorkeur een goed ontwikkelde rietvegetatie.

Wijze van uitvoeren

- Leg de uitgangssituatie vast, zodat met bedreigde en karakteristieke soorten rekening kan worden gehouden.
- Gefaseerd baggeren (waarbij één plas in gedeelten gebaggerd wordt) is alleen nodig indien er geen andere plassen in de directe omgeving aanwezig zijn. In dit geval dient de sliblaag niet over het hele bodemoppervlak verwijderd te worden, dat wil zeggen slib wel in de 'diepte' helemaal verwijderen, maar niet in de 'breedte' (bedekking). Zeker voor de zich moeilijk verbreidende aquatische soorten lijkt het zinvol een deel van het slib te laten zitten. Als het hierbij gaat om enkele tientallen vierkante meters slib aan de lizijde van het water, is dit i.v.m. hernieuwde eutrofiëring geen probleem.
- 'Slordig' baggeren, d.w.z. water niet in zijn geheel mineraal opleveren, maar 'hobbelig' bodemoppervlak tot stand brengen en hier en daar wat slib laten zitten.
- Wanneer in een terrein meerdere zwak gebufferde wateren aanwezig zijn die in principe voor de maatregel in aanmerking komen, maximaal in één water tegelijk de maatregel uitvoeren.
- Tussen het uitvoeren van maatregelen in wateren die in de directe omgeving van elkaar liggen, dienen minstens enkele jaren te verstrijken. Houd hierbij een periode van minimaal 5-10 jaar aan, afhankelijk van het resultaat van de eerdere opschoning.
- Nat-baggeren heeft de absolute voorkeur boven droog-baggeren. Mocht droog-baggeren toch de uitvoeringswijze zijn, dan mag het water pas 1 maand voor de uitvoering worden drooggelegd. Wanneer een water van nature droog valt, dan heeft uitvoering op de betreffende droogteperiode de voorkeur. Ook bij droogleggen geldt dat op het diepste punt altijd water moet blijven staan.
- Bij uitvoering geen eilandjes maken (i.v.m. meeuwen- en ganzenproblematiek: hernieuwde eutrofiëring).
- Na uitvoering van de maatregel geen vis uitzetten in het water.
- Indien bos rondom water wordt gekapt: eerst ook de strooisellaag verwijderen, anders spoelen nutriënten het water in.
- Baggeren bij voorkeur met een graafmachine die tot een redelijke diepte de plas in kan. Hiermee kan gedifferentieerder en reliëfvolgender gewerkt worden dan met een baggerboot. Voor zover mogelijk dienen kwetsbare gedeelten vermeden te worden met het rijden van de machine.

Schema relatie wateroppervlak en mogelijkheden tot ingrijpen:

<i>wateroppervlakte</i>	<i>uitvoering maatregel</i>
1 are	in handkracht
3 are	in handkracht of met grijper vanaf oever
10 are	met dragline vanaf oever, uitsparingen mogelijk
32-100 are	met baggerboot of graafmachine
>3 ha	met baggerboot en persleiding

Tijdstip van uitvoeren

- In permanent watervoerende vennen is het lastig om een geschikt baggertijdstip aan te wijzen. Als bekend is welke doelsoorten nog voorkomen in het ven kan het baggeren het beste plaatsvinden op een tijdstip dat zij het minst gevoelig zijn, zoals bijvoorbeeld in het adulte stadium.
- Wanneer een water van nature droog valt, dan heeft uitvoering op dat moment de voorkeur.
- Voor een aantal groepen (bijv. amfibieën) is baggeren in het najaar (september) de meest gunstige tijd. Voor veel macrofaunasoorten is september echter geen gunstige tijd om maatregelen uit te voeren, omdat ze dan net eieren hebben gelegd en als adult al dood zijn. Rekening houdend met de meeste diergroepen lijkt het daarom beter in de vroege winter te baggeren. Het beste is echter gefaseerd te baggeren. Voor vennen die van nature droogvallen is de timing van beheer minder belangrijk: de soorten die in deze typen wateren voorkomen, zijn meestal goede kolonisatoren.

4.1.11 Vrijstellen oevers van zwakgebufferde wateren

Vaak wordt het vrijstellen van oevers van zwakgebufferde wateren in één behandeling met baggeren of plaggen uitgevoerd. Een deel van de richtlijnen t.a.v. baggeren en plaggen gelden dus ook voor vrijstellen en andersom. Zie voor doel, effecten en richtlijnen dus onder baggeren en opschonen oevers.

In de praktijk zal het door de terreingesteldheid lang niet altijd mogelijk zijn om de gehele oever te kunnen behandelen. Waar het om gaat is dat het te sparen deel van de oeverbegroeiing voldoende groot is dat de daaraan gebonden soorten er als populatie kunnen overleven. Arbitrair wordt dit voor de ongewervelde fauna op een oeverlengte van 20 meter gesteld. Als richtlijn wordt voorts gesteld niet meer dan een kwart van de oeverlengte per keer te schonen.

Schema relatie wateroppervlak en lengte te schonen oever:

<i>oppervlakte water</i>	<i>oeverlengte minimaal</i>	<i>minimaal te sparen deel</i>	<i>te schonen deel volgens ¼ regel</i>
1 are	35 m	20 m (57%)	9 m
3 are	63 m	20 m (32%)	16 m
10 are	113 m	20 m (18%)	28 m
32 are	200 m		50 m
1 ha	350 m		90 m
3 ha	630 m		160 m
10 ha	1130 m		300 m

Algemene voorwaarden voor uitvoering

- Maatregel niet uitvoeren of minstens heroverwegen indien de oever grenst aan een waardevolle moerasvegetatie.

Wijze van uitvoeren

- Nooit de hele oever ineens schonen, maar slechts voor een vierde of minder. Vrijstellen van de oever uitvoeren in fasen: elke 5 jaar (of beter: als de vegetatie in het laatst vrijgestelde deel voldoende ontwikkeld is) ¼ van de oever opschonen. In 20 jaar kan zo de hele oever worden vrijgesteld. Fasering is zéér belangrijk in

grote, geïsoleerde, waardevolle vennen. Verder is fasering in ruimte en tijd noodzakelijk voor vennen die dicht bij elkaar liggen.

- Hierbij ook rekening houden met de expositie van de oever: de noordelijke oevers zijn de meest zonbeschenen oevers en daardoor voor veel organismen belangrijk. Hiervan maximaal de helft in één keer schonen.
- Aanwezigheid van bos op een bepaalde plaats langs een water kan in belangrijke mate mede bepalend zijn voor het vrij te stellen deel van de oever (windwerking).
- Een deel van de vegetatie (10%) tijdelijk (in ieder geval tot na de eerste winter) in de nabijheid van het water opslaan, zodat organismen een kans krijgen naar het water terug te keren. Vooral van belang als hele oever wordt opgeschoond. Het te lang laten liggen van takken e.d. kan het ven echter weer sterk verrijken, doordat voedingsstoffen het ven in zullen spoelen.
- De zuidwest-zijdes van wateren zijn vaak de organische oevers; mogelijk dat de (gefaseerde) schoning tot deze oevers beperkt kan blijven.

4.2 Monitoring

In het Standaard Meetprotocol Fauna (SMPF; Bosman *et al.*, 1999) worden voorstellen gedaan voor het monitoren van fauna in OBN-projecten. Het geeft een overzicht van in welke ecosystemen bij welke (autonome) herstelmaatregelen welke diergroepen of –soorten volgens welke methode gemeten moeten worden. Enkele aanpassingen hierop, die het resultaat waren van het projectonderdeel ‘heidelandschap’ van de Inhaalslag OBN-Fauna, zijn opgenomen in Stuijtzand *et al.* (*in press*). Deze zijn tevens in de tweede druk van het SMPF verwerkt. Hieronder worden de wijzigingen en aanvullingen op deze herziene versie gegeven, zoals die naar voren zijn gekomen uit het projectonderdeel ‘duinlandschap’ (onderhavig rapport). Deze aanpassingen zijn gebaseerd op aanwijzingen van de faunadeskundigen in de enquêtes en tijdens de brainstorms (zie bijlagen). In het SMPF worden droge duinen niet behandeld. Hiervoor wordt echter verwezen naar het stuk ‘droge heide’ in het SMPF. Voor de systeemkarakteristieke soorten wordt verwezen naar hoofdstuk 1 van onderhavig rapport.

• Zoogdieren

De monitoring in droge duinen en duingraslanden dient uitgebreid te worden met monitoring van Konijnen, omdat deze soort zo’n belangrijke functionele rol vervult in het duinecosysteem. Voor wat betreft de methode kan in principe het best worden aangesloten bij die gehanteerd in ‘Project Langoor’ (Olff & Boersma, 1998): vanuit een langzaam rijdende auto worden gedurende meerdere avonden in voor- en najaar alle Konijnen die waarneembaar zijn in het licht van de koplampen geteld. Het is echter mogelijk dat de schaal van het onderzoek of de bereikbaarheid van het studiegebied een andere methode vereist. De geraadpleegde deskundige heeft echter aangegeven dat aan zowel het tellen van keutels als van hollen belangrijke bezwaren verbonden zijn. Mogelijk heeft het tellen van (gebiedsdekkende) transecten met zaklamp gedurende meerdere avonden in voor- en najaar, maar dan niet met de auto maar te voet, dan nog de voorkeur.

• Amfibieën

Bruine kikker en Heikikker zijn goed te monitoren middels het tellen van eiklumpen over een groot gebied met meerdere wateren (om rekening te kunnen houden met verplaatsingen) (zie RAVON-handleiding). Andere amfibieën zijn nauwelijks goed te monitoren, hooguit kwalitatief of semi-kwantitatief. Hierbij kan gebruik worden gemaakt van een schepnet en evt. avond/nachtbezoeken met een zaklamp. Adulten dienen gestandaardiseerd geteld te worden op een oevertransect, en larven worden gestandaardiseerd geschept (standaardiseer aantal scheppen, diepte, lengte, periode etc.). Monitoring op het land lijkt overbodig daar dit in de duinen slechts zeer lage dichtheden opleverd, terwijl alle soorten zich tijdens de voortplantingsperiode

concentreren in het voortplantingsbiotoop en daar dus met veel minder inspanning in grotere dichtheden waargenomen kunnen worden.

- **Bijen**

De (basis)monitoring in droge duinen (en eventueel ook natte duinvalleien) zou volgens de geraadpleegde deskundigen uitgebreid kunnen worden met de bijen. Deze zijn een goede indicator van o.a. bloemaanbod (voedsel) en oppervlakte kaal zand (nestbouw), die in een bepaalde configuratie in het landschap aanwezig moeten zijn. Wij beschouwen deze uitbreiding als facultatief. Probleem is het ontbreken van een standaard monitoringmethode voor bijen op dit moment. Ze kunnen niet op dezelfde wijze gemonitord worden als hommels, omdat ze te moeilijk herkenbaar zijn in het veld. Voor monitoring gaat de voorkeur uit naar het bemonsteren van een aantal qua vegetatie homogene proefvlakken, waarin de geprefereerde voedselplant (of aantal voedselplanten) voorkomt, gedurende een vaste tijdseenheid. Daarnaast zou een globale gebiedsinventarisatie moeten plaats vinden, om ook de soorten die polylectisch zijn of opvallender op de nestplaatsen aanwezig zijn te kunnen monitoren, alsmede om de waarde van de proefvakken indien noodzakelijk te kunnen relativeren. Voor een aantal bijen zou het aantal nesten in een aantal proefvakken geteld kunnen worden (*Hylaeus pectoralis* - *Lipara*-gallen; *Osmia aurulenta* en *spinulosa* - slakkenhuisjes).

- **Mieren**

Ook de door de deskundige voorgestelde uitbreiding van de (basis)monitoring met mieren in duingraslanden, beschouwen wij als facultatief. Mieren zijn een goede indicator voor o.a. korte open vegetaties en kaal zand met bijbehorende microklimatologische omstandigheden, en structuurvariatie en mozaïeken op microschaal. Mieren kunnen het makkelijkst worden bepaald door veranderingen van nestdichtheden van soorten in de loop van de tijd te volgen (integraal of met proefvlakken). Soorten waar de monitoring zich op zou kunnen richten zijn: *Lasius psammophilus* en de *Serviformica*-groep (*Formica rufibarbis*, *F. cunicularia*, *F. lusatica*, *F. fusca*). Voor beweide duingrasland ook *Lasius flavus*. Deze soorten indiceren een biotoopkwaliteit (schrone duingraslanden) waar andere mierensoorten van kunnen profiteren. De soorten zijn bovendien geselecteerd op gemakkelijke vindbaarheid.

Referenties

- Almquist S (1970) Thermal tolerance and preferences of some dune-living spiders. *Oikos* 21: 230-236.
- Almquist S (1971) Resistance to desiccation in some dune-living spiders. *Oikos* 22: 225-229.
- Anonymus (1997) The ecology and conservation of European dunes. In: García Novo F, Crawford RMM & Díaz Barradas M (Eds.). *Proceedings of the Symposium on Conservation of the littoral zone*, Sevilla, 1989. Universidad de Sevilla, Sevilla, 375 pp..
- Anonymus (2000) Kansen voor fauna in de duinen. Technische bijlage: analyse gegevens veldonderzoek. Rapport Natuurbalans / Limes Divergens. KIWA, Nieuwegein.
- Appelman K, Geelen JFM, Ketner P & Baeyens G (1990) Een halve eeuw landschapsontwikkeling in de Amsterdamse waterleidingduinen 2. Westhoek en Paardenkerkhof. *De Levende Natuur* 91: 106-114.
- Arens B, Jorritsma J & Nieuwenhuizen F (2000) Schoorl: 100 jaar omgaan met dynamiek. *Aarde & Mens* 3: 28-32.
- Baeyens G (1993) Oeco-hydrologisch onderzoek in de Amsterdamse Waterleidingduinen. Grondwateronttrekking, vernatting en fauna: een ingreep-effect-voorspelling. Rapport Gemeentewaterleidingen Amsterdam, 37 pp. excl. bijlagen.
- Bakker A, Van der Smitten N & Post T (2000) Leiden herstelmaatregelen tot een herstel van de karakteristieke macrofauna? Een onderzoek naar de effecten van herstelmaatregelen op watermacrofauna in vennen en hoogveenrestanten en op loopkevers in duingraslanden. Studentenverslag Stichting Bargerveen, Nijmegen.
- Bakker JP, Poschlod P, Strykstra RJ, Bekker RM & Thompson K (1996) Seedbanks and seed dispersal: important topics in restoration ecology. *Acta Bot. Neerl.* 45 (4): 461-490.
- Bardsley L & Beebee T (1998) Interspecific competition between larvae is not an important structuring force in mixed communities of *Rana* and *Bufo* on an English sand-dune system. *Ecography* 21 (5): 449-456.
- Bekhuis J & Zijlstra M (1991) Increase of the Dutch breeding population of the hen harrier *Circus cyaneus*. *Limosa* 64 (4): 143-154.
- Bellemakers M, Maessen M, Cals M & Roelofs J (1993) Effectgerichte maatregelen tegen verzuring en eutrofiering van oppervlaktewateren. Eindrapport monitoringsprogramma eerste fase. Water-, bodem- en vegetatiegegevens. Vakgroep Oecologie, KUN, Nijmegen.
- Bink FA (1992) Ecologische Atlas van de Dagvlinders van Noordwest-Europa. Schuyt & Co, Haarlem, 511 pp..
- Bink FA, Beintema AJ, Esselink H, Graveland J, Siepel H, Stumpel AHP (1998) Fauna-aspecten van effectgerichte maatregelen. Preadvies fauna. IBN-rapport 431, Wageningen, 191 pp..
- Bink FA, Siepel H (1996) Nitrogen and phosphorus in *Molinia caerulea* (Gramineae) and its impact on the larval development in the butterfly-species *Lasiommata megera* (Lepidoptera: Satyridae). *Entomol. Gener.* 20: 271-280.
- Boer P & De Gruyter T (1999) Mieren in de Noord-Hollandse duinen. Verspreidingsatlas. BOO-onderzoeksrapport 1999-03., PWN Waterleidingbedrijf Noord-Holland, 23 pp..
- Boer P (1999) Mierenleeuwarven (Neuroptera: Myrmeleontidae) in de kalkarme en kalkrijke Noord-Hollandse duinen. *Ent. Ber., Amst.* 59(4): 45-52.

- Bonte D, Maelfait JP, Hoffmann M (2000) Seasonal and diurnal migration patterns of the spider (Araneae) fauna of coastal grey dunes. *Ekológia (Bratislava)* 19(4): 5-16.
- Bonte D, Maelfait JP, Hoffmann M (2000) The impact of grazing on spider communities in a mesophytic calcareous dune grassland. *J. Coastal Conserv.* 6: 135-144.
- Boomsma JJ (1982) On the ecology of ants in coastal dunes. Proefschrift Vrije Universiteit Amsterdam, 140 pp..
- Boorman LA (1989) The grazing of British sand dune vegetation. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh* 96B: 75-88.
- Bos F & Wasscher M (1997) *Veldgids Libellen*. KNNV, Utrecht, 256 pp..
- Bosman W, Van Turnhout C, Esselink H (1999) Effecten van herstelmaatregelen op diersoorten: "Eerste versie van Standaard Meetprotocol Fauna (SMPF) en Richtlijnenprogramma Uitvoering Herstelmaatregelen Fauna (RUHF)". Rapport Stichting Bargerveen, Nijmegen, 81 pp..
- Bouman A & Van Hinsberg A (1991) De bodembewonende ongewervelden van Meijndel. *Meijndel Med.* 22: 39-48.
- Bouman AE (1995) Nota faunabeheer voor het duingebied Meijndel. Rapport Duinwaterbedrijf Zuid-Holland, 81 pp..
- Bourn NAD & Thomas JA (1993) The ecology and conservation of the Brown Argus Butterfly *Aricia agestis* in Britain. *Biol. Conserv.* 63: 67-74.
- Brouwer E, Bobbink R, Roelofs JGM & Verheggen GM (1996) Effectgerichte maatregelen tegen verzuring en eutrofiëring van oppervlaktewateren. Eindrapport monitoring tweede fase, KUN, Faculteit Natuurwetenschappen, Nijmegen, 206 pp.
- De Bruyn GJ (2001) Onbekend maakt onbemind. *Duin* 24 (4): 3-5.
- Buesink H (1994) Als de dynamiek hersteld is, draait de motor van de duinen weer en liften de vlinders mee. *Vlinders*: 14-18.
- Chapman RN, Mickel CE, Parker JR, Miller GE & Kelly EG (1926) Studies in the ecology of sand dune insects. *Ecology* 7(4): 416-426.
- De Bonte AJ, Boosten A, Van der Hagen HGJM, Sykora KV (1999) Vegetation development influenced by grazing in the coastal dunes near The Hague, The Netherlands. *J. Coast. Conserv.* 5(1): 59-68.
- De Brooke ML (1979) Differences in the quality of territories held by wheatears (*Oenanthe oenanthe*). *Journal of Animal Ecology* 48: 21-32.
- De Bruyn GJ (1996) Dierengemeenschappen in de Hollandse duinen. *Meijndel Med.* 30: 13-41.
- De Bruyne RH (1997) Malacofauna van de Zuidduinen. Land- en zoetwatermollusken (weekdieren) in een sterk betreden duingebied aan de zuidkant van Zandvoort. Stichting Anemoon, Bennebroek, 15 pp..
- De Goede RGM, Georgieva SS, Verschoor BC & Kamerman JW (1993) Changes in nematode community structure in a primary succession of blown-out areas in a drift sand landscape. *Fund. Appl. Nematology* 16(6): 501-513.
- De Graaf MCC, Verbeek PJM, Cals MJR, Roelofs JGM (1994) Effectgerichte maatregelen tegen verzuring en eutrofiëring van matig mineraalrijke heide en schraallanden. Eindrapport monitoringsprogramma eerste fase. Vakgroep Oecologie, Werkgroep Milieubiologie KUN, Nijmegen, 248 pp..
- De Molenaar JG (1995) Functioneren en beheren van heide. Basisrapport heide 4. IBN-DLO, Wageningen, 44 p..
- Dean WRJ, Milton SJ & Klotz S (1997) The role of ant nest-mounds in maintaining small-scale patchiness in dry grasslands in Central Germany. *Biodiv. Conserv.* 6: 1293-1307.
- Denton JS, Beebee TJC (1994) The basis of niche separation during terrestrial life between two species of toad (*Bufo bufo* and *Bufo calamita*): Competition or specialisation? *Oecologia* 97(3): 390-398.
- Denton JS, Hitchings SP, Beebee TJC & Gent A (1997) A recovery program for the natterjack toad (*Bufo calamita*) in Britain. *Conserv. Biol.* 11 (6): 1329-1338.
- Desender K & Turin H (1989) Loss of habitats and changes in the composition of the ground and tiger beetle fauna in four West European countries since 1950 (Coleoptera: Carabidae, Cicindelidae). *Biol. Conserv.* 48: 277-294.

- Desender KRC (1996) Diversity and dynamics of coastal dune carabids. *Ann. Zool. Fennici* 33: 65-75.
- Drees M & Olff H (2001) Rabbit grazing and rabbit counting. In: Coastal Dune Management. Shared Experience of European Conservation Practice, Houston JA et al. (Eds.) Liverpool University Press, pp. 86-94.
- Duffey E (1968) An ecological analysis of the spider fauna of sand dunes, p641-674.
- Eeken RLJ (1985) Effecten van verzurende depositie op de bodemkwaliteit en de bodemfauna van aquatische oecosystemen. Rapport no. 197, Laboratorium voor Aquatische Oecologie-Katholieke Universiteit, Nijmegen.
- Ehrenburg A, Geelen LHWT, Ketner R & Baeyens G (1988) Een halve eeuw landschapsontwikkeling in de Haasvelderduinen. *De Levende Natuur* 89: 150-157.
- Ehrenburg A, Van Til M, Mourik J (1995) Vegetation development and grazing management in the coastal village landscape near Zandvoort. *Levende Natuur* 96(6): 202-211.
- Equihua M & Usher MB (1993) Impact of carpets of the invasive moss *Campylopus introflexus* on *Calluna vulgaris* regeneration. *J. Ecol.* 81: 359-365.
- Ernsting G, Huyer FA (1984) A laboratory study on temperature relations of egg production and development in two related species of carabid beetle. *Oecologia* 62: 361-367.
- Everts FH, Fresco LMF, Pranger DP, Berg GJ & Van Til M (2000) Beweiding op het Eiland van Rolvers; analyse permanente kwadraten 1983-1999. Rapport Everts & de Vries, Ecologisch advies en onderzoek. EV 00/17.
- Folger M & Handelsmann D (1999) Heuschrecken (Orthoptera: Saltatoria) in den Küstendünen von Houstrup Strand (West-Jütland). *Suppl. Faun. Ökol. Mitt.* 26: 95-104.
- Fox AD & Cham SA (1994) Status, habitat use and conservation of the scarce blue-tailed damselfly *Ischnura pumilio* (Charpentier) (Odonata: Coenagrionidae) in Britain and Ireland. *Biol. Conserv.* 68: 115-122.
- Galle L (1992) Structure and succession of ant assemblages in a north European sand dune area. *Holarctic Ecol.* 14(1): 31-37.
- Galle L, Kormoczi L, Hornung E & Kerekes J (1998) Structure of ant assemblages in a Middle-European successional sand-dune area. *Tiscia Szeged* 31: 19-28.
- Geijskes DC & Van Tol J (1983) De libellen van Nederland (Odonata). K.N.N.V., Hoogwoud (N.H.), 368 pp..
- Gorman ML & Zubaid ABMA (1993) A comparative study of the ecology of woodmice *Apodemus sylvaticus* in two contrasting habitats: Deciduous woodland and maritime sand-dunes. *J. Zool.* 229(3): 385-396.
- Grayson FWL & Hassall M (1985) Effects of rabbit grazing on population variables of *Chorthippus brunneus* (Orthoptera). *Oikos* 44: 27-34.
- Grundel R, Pavlovic NB & Sulzman CL (1998) The effect of canopy cover and seasonal change on host plant quality for the endangered Karner blue butterfly (*Lycaeides melissa samuelis*). *Oecologia* 114: 243-250.
- GWA (2000) Van zeereep tot binnenduin. Flora, fauna en beheer in de Amsterdamse Waterleidingduinen 1990-2000. Concept.
- Hagedoorn FHJ & Van der Hagen HGJM (1996) De zandhagedis in de Hollandse duinen. Eerste resultaten van het monitoringonderzoek in Meijendel. *Meijendel Mededelingen* 29: 25-34.
- Hartley SE & Gardner SM (1995) The response of *Philaenus spumarius* (Homoptera: Cercopidae) to fertilizing and shading its moorland host-plant (*Calluna vulgaris*). *Ecological Entomology* 20: 396-399.
- Haysom KA & Coulson JC (1998) The Lepidoptera fauna associated with *Calluna vulgaris*: effects of plant architecture on abundance and diversity. *Ecological Entomology* 23: 377-385.
- Heeren N (1995) Invloed van begrazing van Bochtige smele (*Deschampsia flexuosa*) en het voorkomen van het Schavertje (*Stenobothrus stigmaticus*). Rapport nr. 2827, IBN-DLO, Arnhem.
- Hengeveld R (1985) Dynamics of Dutch beetle species during the twentieth century (Coleoptera, Carabidae). *Journal of Biogeography* 12: 389-411.

- Hermann G & Steiner R (1997) Eiablage- und Larvalhabitat des Komma-Dickkopffalters (*Hesperia comma* Linné, 1758) in Baden-Württemberg (Lepidoptera, Hesperidae). *Carolinea* 55: 35-42.
- Hill JK, Thomas CD & Lewis OT (1996) Effects of habitat patch size and isolation on dispersal by *Hesperia comma* butterflies: Implications for metapopulation structure. *J. Animal Ecol.* 65(6): 725-735.
- Hochkirch A & Klugkist H (1998) Die Heuschrecken des Landes Bremen - ihre Verbreitung, Habitate und ihr Schutz (Orthoptera: Saltatoria). *Abh. Naturwiss. Verein Bremen* 44: 3-73.
- Hornman M (1996) De effecten van verzuring en eutrofiëring door atmosferische stikstof- en zwavelverbindingen op terrestrische fauna. Scriptie no. 193, Aquatische Oecologie en Milieubiologie, KUN, Nijmegen, 29 pp..
- Janssen SN, Verdonschot PFM & Arts GHP (1998) Typologie van zoete duinwateren, gebaseerd op macrofauna, macrofyten, diatomeeën en milieuvariabelen. Rapport no. 390, IBN-DLO, Wageningen, 74 pp..
- Jardan C, Galle L & Margoczi K (1993) Ant assemblage composition in a successional Hungarian sand dune area. *Tiscia Szeged* 27: 9-15.
- Johansson F (2000) The slow-fast life style characteristics in a suite of six species of odonate larvae. *Freshwat. Biol.* 43: 149-159.
- Kaijadoo IA (1981) Tien jaar vlinderonderzoek in de Amsterdamse Waterleidingduinen. Een overzicht betreffende het voorkomen en de verbreiding van de vlinders aldaar in de jaren 1971 - 1980. 131 pp..
- Kaitala A (1991) Phenotypic plasticity in reproductive behavior of waterstriders: Trade-offs between reproduction and longevity during food stress. *Funct. Ecol.* 5(1): 12-18.
- Kerkhof W (1999) Boskrekels en sprinkhanen zoemen, sissen, snorren en zagen in de duinen. *Duin* 1:11-13.
- Ketner-Oostra R (2000) Effect van brand op stuifzandvegetatie. Monitoring van het Nieuw Milligerzand (Kootwijk).
- Ketner-Oostra R & Sykora KV (2000) Vegetation succession and lichen diversity on dry coastal calcium-poor dunes and the impact of management experiments. *J. Coast. Conserv.* 6: 191-206.
- Klapwijk GJ (1996) Een schets van het duinbeheer tot de 18e eeuw. *Meijndel Med.* 30: 1-12.
- Kleukers RMJC, Van Nieuwkerken EJ, Odé B, Willemse LPM & Van Wingerden WKRE (1997) De sprinkhanen en krekels van Nederland (Orthoptera). KNNV, Utrecht, en EIS, Leiden, 416 pp..
- Knutson RL, Kwilosz JR & Grundel R (1999) Movement Patterns and Population Characteristics of the Karner Blue Butterfly (*Lycaeides melissa samuelis*) at Indiana Dunes National Lakeshore. *Natural Areas Journal* 19: 109-120.
- Koehler H (1999) Coastal dunes from a soil-zoological perspective. *Abh. Naturwiss. Ver. Bremen* 44(2-3): 791-801.
- Koehler HH, Harder H, Meyerdirks J & Voigt A (1996) The effect of trampling on the microarthropod fauna of dune sediments. In: *Studies in European Coastal Management*. Jones, Healy & Williams (Eds.), Samara Publishing Limited, Cardigan, pp. 221-231.
- Kooijman AM, Besse M & Haak R. Effectgerichte maatregelen tegen verzuring en eutrofiëring in open droge duinen. Eindrapport fase 2. 1996-1999. IBED-Fysische Geografie, Universiteit van Amsterdam, (in druk).
- Kooijman AM, Dopheide JCR, Sevink J, Takken I & Verstraten JM (1998) Nutrient limitations and their implications on the effects of atmospheric deposition in coastal dunes; lime-poor and lime-rich sites in the Netherlands. *J. Ecol.* 86: 511-526.
- Kuiters AT, Groot Bruinderink GWTA & De Jong CB (1996) De dieetkeus van damhert, ree en enkele andere herbivoren in de duinen van Zuid-Kennemerland. Rapport IBN-DLO, Wageningen, 53 pp..
- Kuper J, Van Duinen GJ, Nijssen M, Geertsma G & Esselink H 2001. Is the decline of the Red-backed Shrike (*Lanius collurio*) in the Dutch coastal dune area caused by decrease in insect diversity? *Proc. 3th Internat. Shrike Symp.*, Gdansk, Poland, 1999.

- Kwilosz JR & Knutson RL (1999) Prescribed fire management of Karner blue butterfly habitat at Indiana Dunes National Lakeshore. *Natural Areas Journal* 19: 98-108.
- La Haye M, Mertens F, Nieuwenweg S & Baeyens G (1995) Habitat use of Tawny Owls *Strix aluco* in the Amsterdam Waterwork Dunes, as shown by telemetry. *Limosa* 68 (2): 73-76.
- Leentvaar P (1997) Communities of dune lakes. In: Dry coastal ecosystems. General aspects (Ed: Van der Maarel E) *Ecosystems of the world* 2C. Elsevier, Amsterdam, pp. 297-322.
- Lenders HJR & Van Wezel HATM (1986) Sprinkhanen en graslandbeheer. Relaties tussen beheersmaatregelen en de aanwezigheid van Orthoptera (sprinkhanen en krekels) in graslanden. Studentenverslag RIN, Arnhem.
- Lensink BM (1963) Distributional ecology of some Acrididae (Orthoptera) in the dunes of Voorne, Netherlands. Proefschrift, Leiden, 443 pp..
- Londo G (1993) Duinen. In: Onderzoek nagenoeg-natuurlijke referentie-ecosystemen. Leerdam, A. van, Wassen, M. J., and Dankers, N. (Eds.), Rapportnr. 2562. 84 p. + bijlagen.
- Manger R (1999) Libellen in de duinen van de Noordkop. KNNV rapport afd. Den Helder en omgeving, 40 pp..
- Mulder JL & Swaan AH (1988) De vos in het Noordhollands Duinreservaat. Deel 5: De Wulpenpopulatie. Rapport RIN 88/45, Arnhem & PWN, Bloemendaal, 76 pp..
- Mulder JL (1988) De vos in het Noordhollands Duinreservaat. Deel 1: Organisatie en Samenvatting. Rapport RIN 88/41, Arnhem & PWN, Bloemendaal, 32 pp..
- Mulder JL (2000) De vos in Meijendel en Berkheide. "Verslag van onderzoek in 1997-2000". Rapport Duinwaterbedrijf Zuid-Holland, Katwijk, 145 pp..
- Müller P & Zettel J (1999) Succession and zonation in the flood plain area Rottensand (Pfynwald VS; Switzerland.IV. Colonization of a flooded plain by grasshoppers. *Mitt. Schweiz. Entomol. Gesell.* 72(1-2): 165-174.
- Niemeijer I (2001) Het substraat van de Nederlandse libellenlarven (Odonata). Rapport no. VS2001.02, De Vlinderstichting, Wageningen.
- Nijssen M, Esselink H, Van Duinen GJ, Geertsma M, Jansen J, Kuper J (2001a) Gevolgen van vermeting, verzuring en verdroging en van beheersmaatregelen op de fauna, vegetatie en abiotiek van duingebieden op Ameland en Terschelling. Rapport Stichting Bargerveen, Nijmegen.
- Nijssen M, Alders K, van der Smitten N, Esselink H (2001b) Effects of grass-encroachment and grazing management on carabid assemblages on dry dune grasslands. *Proc. Exper. Appl. Entomol.* 12: 113-120.
- Noordam AP (1996) Spinnen in Meijendel. Bewerking van het '1953-1960-materiaal'. *Meijendel Med.* 29: 1-24.
- Olff H & Boersma SF (1998) Langetermijn veranderingen in de konijnenstand van Nederlandse duingebieden: oorzaken, en gevolgen voor de vegetatie. Landbouwniversiteit Wageningen, 90 pp..
- Oosterbaan BWJ & Baeyens G (1998) Fauna in het noordwestelijke deel van de Amsterdamse Waterleidingduinen. Een beschrijving en waardering van de huidige situatie en de potentiële effecten van enkele vernattingsscenario's. Rapport Gemeentewaterleidingen Amsterdam, 115 pp..
- Ovaa AH & Van Steenis, MJ (1988) Heidebeheer en heidefauna op de Wolfhezerheide. Doctoraalverslag LUW, Wageningen.
- Overleg Duinhagedis (1999) De Duinhagedis voor de toekomst behouden. Over duinbeheer, versnippering en monitoring. Verslagen en Technische Gegevens 79: Instituut voor Systematiek en Populatiebiologie, Universiteit van Amsterdam.
- Pedersen H & Holmen M (1994) Protected insects in Denmark: Part 4. Dragonflies. *Entomologische Meddelelser* 62(2):33-58.
- Peterson, MA (1982) The effects of air pollution and acid rain on fish, wildlife, and their habitats - introduction. U.S. Fish and Wildlife Service, Biological Services Program, Eastern Energy and Land Use Team, FWS/OBS-80/40.3, 181 pp..
- Philippe O, Debout C & Debout G (1999) Importance of breeding territory selection for the reproduction of Northern Wheatear *Oenanthe oenanthe* on a stabilized dune in Northern France. *Alauda* 67(3): 213-222.

- Pluis JLA (1986) Landschapsecologisch onderzoek van het wilde konijn, *Oryctolagus cuniculus* (L.) in Meijndel. Rapport Universiteit van Amsterdam.
- Ranwell DS (1963) Newborough Warren, Anglesey. III. Changes in the vegetation on parts of the dune system after the loss of rabbits by myxomatosis. *J. Ecol.* 51: 385-395.
- Rijkinstituut voor Natuurbeheer (1984) Levensgemeenschappen. Bink FA, Meltzer J et al. (Eds.), Wageningen, 391 pp..
- Roelofs JGM, Bobbink R, Brouwer E & De Graaf MCC (1996) Restoration ecology of aquatic and terrestrial vegetation on non-calcareous sandy soils in The Netherlands. *Acta Botanica Neerlandica* 45(4): 517-541.
- Schaminee JHJ, Stortelder AHF & Weeda EJ (1996) De Vegetatie van Nederland. Deel 3. Plantengemeenschappen van graslanden, zomen en droge heiden. Opulus Press, Uppsala-Leiden. 356 pp.
- Schaminee JHJ, Weeda EJ & Westhoff V (1995) De Vegetatie van Nederland. Deel 2. Plantengemeenschappen van wateren, moerassen en natte heiden. Opulus Press, Uppsala-Leiden. 360 pp.
- Schmidt EG (1998) The ecological Niche of *Sympetrum flaveolum* (L, 1758) and the problem of species conservation and Red Data in books Odonata, breeding in temporary water bodies (Odonata: Libellulidae). *Entomol. Gen.* 23(1-2): 129-138.
- Shreeve TG (1990) Microhabitat use and hindwing phenotype in *Hipparchia semele* (Lepidoptera, Satyrinae): thermoregulation and background matching. *Ecological Entomology* 15: 201-213.
- Siepel H (1990) The influence of management on food size in the menu of insectivorous animals. *Proceedings of Experimental & Applied Entomology* 1: 69-74.
- Siepel H (1996) The importance of unpredictable and short-term environmental extremes for biodiversity in oribatid mites. *Biodiversity Letters* 3: 26-34.
- Smit CJ, Den Hollander J, Van Wingerden WKRE & Wolff WJ (1981) Terrestrial and freshwater fauna of the Wadden Sea area. Final report of the section 'Terrestrial Fauna' of the Wadden Sea Working Group. Stichting Veth tot steun aan Waddenonderzoek, Leiden, 275 pp..
- Smit H & Van der Hammen HV (1992) Water mites as indicators of natural aquatic ecosystems of the coastal dunes of the Netherlands and northwestern France. *Hydrobiologia* 231(1): 51-64.
- Soldaat L (1991) Het belang van de voedselkwantiteit en -kwaliteit voor de St. Jacobsvlinder. *Meijndel Med.* 22: 31-37.
- Soontjens J, Bink FA (1997) Developmental response of *Coenonympha pamphilus* (Lepidoptera: Satyrinae) to differences in nitrogen and water content of grasses. *Proc.Exper.& Appl.Entomol., N.E.V.Amsterdam* 8: 29-36.
- Stoks R (1997) Successful reproduction in Belgium of the damselfly *Lestes barbarus* (Fabricius, 1798) (Odonata Lestidae). *Bull. Ann. Soc. Royale Belge Entomol.* 133(2): 303-308.
- Stoks R (1999) Autotomy shapes the trade-off between seeking cover and foraging in larval damselflies. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 47(1-2): 70-75.
- Stoutjesdijk P & Barkman JJ (1987) Microclimate, vegetation and fauna. 216 pp.
- Struijk R (1996) Mierenleeuwen in de duinen van Walcheren. *De Levende Natuur* 97(4): 155-159.
- Stuijzand SC, Van Turnhout CAM & Esselink H (in druk) Gevolgen van verzuring, vermesting en verdroging en de invloed van beheer op heidefauna. 2. Basisdocument. Expertisecentrum LNV, Ede.
- Svensson BG, Tallmark B & Petersson E (2000) Habitat heterogeneity, coexistence and habitat utilization in five backswimmer species (*Notonecta* spp.; Hemiptera, Notonectidae). *Aquatic insects* 22(2): 81-98.
- Ten Haaf C (1989) Begrazing in de duinen. *Duin* 4: 152-155.
- Ten Harkel MJ & Van der Meulen F (1996) Impact of grazing and atmospheric nitrogen deposition on the vegetation of dry coastal dune grasslands. *J. Veg. Sci.* 7(3): 445-452.
- Ten Harkel MJ (1998) Nutrient pools and fluxes in dry coastal dune grasslands. Proefschrift Universiteit van Amsterdam, 152 pp..

- Thiele HU (1977) Carabid beetles in their environments. A study on habitat selection by adaptations in physiology and behaviour. Zoophysiology and Ecology 10. Springer Verlag, Berlin, 369 pp..
- Thomas CD & Jones TM (1993) Partial recovery of a skipper butterfly (*Hesperia comma*) from population refuges: Lessons for conservation in a fragmented landscape. J. Animal Ecol. 62(3): 472-481.
- Turin H (1991) De loopkevers van de Nederlandse Waddeneilanden (Coleoptera: Carabidae). Entomologische Berichten 51: 69-78
- Turin H (2000) De Nederlandse loopkevers. Verspreiding en oecologie (Coleoptera: Carabidae). Nederlandse Fauna 3. Nationaal Natuurhistorisch Museum Naturalis, KNNV Uitgeverij & EIS-Nederland, Leiden, 666 pp..
- Van Breukelen L (1992) Project onderzoek verlengde Oosterkanaal. Onderdeel: vlinders. Rapport Gemeentewaterleidingen, Amsterdam.
- Van den Ancker JAM, De Winder B (1985) De rol van algen bij de stabiliteit van duinterreinen. Duin 8: 18-20.
- Van der Aart PJM (1973) Distribution analysis of wolfspiders (Araneae, Lycosidae) in a dune area by means of Principal Component Analysis. Neth. J. Zool. 23(3): 266-329.
- Van der Hagen HGJM (1996) Paarden en koeien in Meijendel. Een evaluatie van vijf jaar begrazing in Kijfhoek/Bierlap en Helmduinen. Rapport N.V. Duinwaterbedrijf Zuid-Holland, 48 pp..
- Van der Hammen H (1992) De macrofauna van het oppervlaktewater van Noord-Holland. Een aquatisch-oecologische studie: inventarisatie, verspreidingspatronen, tijdreeksen, classificatie van wateren. Proefschrift Katholieke Universiteit Nijmegen, 256 pp.
- Van der Heide J, Hovenkamp F, Hovenkamp W, Siepel H, Van de Wiel P (1981) De heidekever, aanzet of oorzaak? Rapport nr. 76, RIN Arnhem.
- Van der Linden M, Blokland KA, Zonneveld LML, Van Ek R, Runhaar J (1994) Herstel van natte en vochtige ecosystemen. Basisrapport. Nationaal Onderzoeksprogramma Verdroging, NOV-rapport 9.1, 212 pp..
- Van der Made J (1994) Duinen in ontwikkeling. Vlinders 4-5.
- Van der Meijden E (1991) De dagvlinders van Meijendel. Meijendel Med. 21: 1-14.
- Van der Meulen F, Kooijman AM, Veer MAC & Van Boxel JH (1996) Effectgerichte maatregelen tegen verzuring en eutrofiëring in open droge duinen. Eindrapport fase 1 1991-1995, 232 pp.
- Van der Niet T (2001) Begrazing en Broedvogels in Meijendel. "De verschillen in de ontwikkeling van het aantal broedvogelterritoria gedurende 10 jaar begrazing tussen een begraasd en onbegraasd gebied van Meijendel". Duinwaterbedrijf Zuid-Holland, Katwijk, 24 pp..
- Van der Vliet F & Baeyens G (1995) Voedsel van vossen in de duinen : variatie in ruimte en tijd. Rapport Vereniging voor Zoogdierkunde en Zoogdierbescherming, Utrecht, 91 pp..
- Van der Vliet F (1994) Muizen en beheer van duingrasland in de Amsterdamse Waterleidingduinen. Rapport Vereniging voor Zoogdierkunde en Zoogdierbescherming, Utrecht, 41 pp..
- Van der Wal CA, Keizer R & Van Wieren SE (1999) Twenty-five years Hen Harriers *Circus cyaneus* on the island of Schiermonnikoog. Limosa 72 (1): 11-22.
- Van Dijk HWJ (1992) Grazing domestic livestock in Dutch coastal dunes: Experiments, experiences and perspectives. In: Coastal Dunes. Carter, Curtis & Sheehy-Skeffington (Eds.) Balkema, Rotterdam, pp. 235-250.
- Van Heerdt PF & Mörzer Bruyns MF (1960) A biocenological investigation in the yellow dune region of Terschelling. Tijdschrift voor Entomologie 103: 225-275.
- Van Kleef HH & Felix RPWH (1996) De macro-fauna-samenstelling voor en na uitvoering van effectgericht maatregelen. Rapport no. 415, Vakgroep Oecologie, KUN, Nijmegen, 46 pp..
- Van Ommering G & Verstrael T (1987) Vogels van Berkheide: 10 jaar vogelpopulatie-onderzoek in het duingebied Berkheide. Werkgroep Berkheide, Leiden.
- Van Velzen JW, Botschuyver A & Wasscher M (1998) Libellen in de Amsterdamse Waterleidingduinen. Duin 21: 10-11.

- Van Wingerden WKRE, Bink FA, Jonkers DA, Niewold FJJ, Wijnhoven ALJ (1997) Gedomesticeerde grote grazers in natuurterreinen en bossen: een bureaustudie. II. De effecten van begrazing. Rapport IBN-DLO no. 258, Wageningen, 128 pp..
- Van Wingerden WKRE, Nijssen M, Slim PA, Burgers J, Jagers op Akkerhuis GJAM, Noordam AP, Martakis GFP, Esselink H, Dimmers WJ, Van Kats RJM (2001) Evaluatie van zeven jaar runderbegrazing in duinvalleien op Vlieland. Alterra-rapport 375.
- Veer M (1998) Effects of grass-encroachment and management measures on vegetation and soil of coastal dry dune grasslands. Proefschrift Universiteit van Amsterdam, 124 pp..
- Veer M, Van der Meulen F, Heil GW & Kooijman AM (1993) Ecotoopbeheer in droge duinen: sturende processen en limiterende factoren. Cals, De Graaf & Roelofs (Eds.), pp. 147-170.
- Veling K & Van Swaay C (1994) De duinen; nog steeds een vlinderparadijs. Vlinders: 6-9.
- Verbeek M (1983) Structuur en diversiteit van mierengemeenschappen in duinvalleien op de Nederlandse Waddeneilanden. Studentenrapport Vrije Universiteit Amsterdam, 30 pp..
- Verdonschot PFM & Janssen SN (2001) Natuurlijke levensgemeenschappen van de Nederlandse binnenwateren. Deel 12, Zoete duinwateren. Achtergronddocument bij het 'Handboek natuurdoeltypen in Nederland'. Alterra, Wageningen.
- Verrips M (2000) De Tapuit in Berkheide. Duinstag pp. 13-19.
- Verstrael T & Van Dijk AJ (1998) Foxes or grasses? Breeding birds of Dutch coastal dunes since 1984. *Limosa* 70(4): 163-178.
- Verstrael TJ (1996) Research on breeding birds in Dutch dune areas. *Landscape and Urban Planning* 34 (3-4): 301-313.
- Wallage-Drees JM (1988) Rabbits in the coastal sand dunes; weighed and counted. Proefschrift, 150 pp..
- Wallis de Vries M. (1997) Effecten van begrazing in de duinen op dagvlinders. Een onderzoek op basis van monitoringgegevens. Rapport no. VS 97.42, De Vlinderstichting, Wageningen.
- Wallis de Vries MF (2001) Does extensive grazing benefit butterflies in coastal dunes? *Restoration Ecology*.
- Wallis de Vries MF, Knotters JC (2000) Effecten van gefaseerd maaibeheer op de ongewervelde fauna van graslanden. *De Levende Natuur* 101: 37-41.
- Wasscher MT (1999) Eco-hydrologisch onderzoek. Onderdeel Fauna. Libellen in de Amsterdamse Waterleidingduinen. Analyse van de invloed van milieuvariabelen. Rapport Gemeentewaterleidingen Amsterdam, 37 pp. excl. bijlagen.
- Weeda EJR, Westra R, Westra C & Westra T (1994) Nederlandse Oecologische Flora. Wilde planten en hun relaties 5. IVN, Amsterdam, 400 pp.
- Westhoff V & Van Oosten MF (1991) De plantengroei van de waddeneilanden. Stichting uitgeverij Koninklijke Nederlandse Natuurhistorische Vereniging. 417 p.
- Westrich P (1989) Die Wildbienen Baden-Württembergs. Allgemeiner Teil: Lebensräume, Verhalten, Ökologie und Schutz. Ulmer, Stuttgart.
- Westrich P (1989) Die Wildbienen Baden-Württembergs. Spezieller Teil: Die Gattungen und Arten. Ulmer, Stuttgart.
- Willott SJ & Hassall M (1998) Life-history responses of British grasshoppers (Orthoptera: Acrididae) to temperature change. *Functional Ecology* 12(2): 232-241.
- Willott SJ (1997) Thermoregulation in four species of British grasshoppers (Orthoptera: Acrididae). *Functional Ecology* 11(6): 705-713.
- Witters H, Vangenechten JHD, Van Puymbroeck S & Vanderborght OJ (1984) Interference of aluminium and pH on the Na-influx in an aquatic Insect *Corixa punctata* (Illig.). *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology* 32: 575-579.

- Zamora Munoz C & Svensson BW (1996) Survival of caddis larvae in relation to their case material in a group of temporary and permanent pool. *Freshwat. Biol.* 36(1): 23-31.
- Zehm A (1997) Zur Koinzidenz von Sandvegetation, ihrer Struktur und Heuschrecken-Zönosen (Orthoptera) in der hessischen Oberheinebene. *Tuexenia* 17: 193-222.
- Zoon FC, Troelstra SR & Maas PWT (1993) Ecology of the plant-feeding nematode fauna associated with sea buckthorn (*Hippophae rhamnoides* ssp. *rhamnoides*) in different stages of dune succession. *Fund. Appl. Nematology* 16(3): 247-258.
- Zubaid A & Gorman M (1996) The effect of supplementary food upon the activity patterns of wood mice, *Apodemus sylvaticus*, living on a system of maritime sand-dunes. *J. Zool. (London)* 238 (4) 759-768.
- Zubaid A & Gorman ML (1991) The diet of wood mice *Apodemus sylvaticus* living in a sand dune habitat in north-east Scotland. *J. Zool. (London)* 225(2): 227-232
- Zumkehr P (1994) De Zilveren maan op Terschelling, een afwijkende populatie. *Vlinders* 27-31.
- Zumkehr P (1995) De Lepidoptera van het Noordhollands Duinreservaat. PWN Waterleidingbedrijf Noord-Holland, Bloemendaal, 142 pp, excl. bijlagen.

Bijlage 1: Deskundigen-enquête inhaalslag OBN-fauna

Inleiding

De onderzoeksprogramma's in het kader van het Overlevingsplan Bos en Natuur (OBN) zijn tot op heden voornamelijk abiotisch en vegetatiekundig georiënteerd geweest. Daarom is besloten tot een inhaalslag op faunagebied. Door het Expertisecentrum-LNV (voorheen IKC-N) is aan een onderzoeksconsortium bestaande uit Alterra, Milieubiologie-KUN, Vereniging Onderzoek Flora en Fauna (de verenigde PGO's) en Stichting Bargerveen de opdracht verleend uitvoering te geven aan het tweejarig project *Inhaalslag OBN-Fauna*. Het project wordt uitgevoerd door Chris van Turnhout en Suzanne Stuijzand. De centrale doelstelling van dit project is het beschrijven van de aanwezige kennis en het expliciteren van de aanwezige kennislacunes met betrekking tot de effecten van verzuring, vermessing en verdroging op de fauna enerzijds, en van bestaande effectgerichte maatregelen tegen deze aantastende factoren anderzijds. Het project moet bovendien resulteren in concrete aanwijzingen voor terreinbeheerders met betrekking tot het uitvoeren van herstelmaatregelen, opdat in de toekomst zo goed mogelijk wordt omgegaan met de voorwaarden die dieren aan hun leefomgeving stellen.

Binnen de *Inhaalslag OBN-Fauna* is gekozen voor een systeem- en procesbenadering. De basis van deze benadering vormen de binnen een ecosysteem of landschap aanwezige procesmatige factoren, zoals bv. de nutriëntenhuishouding. Veranderingen in deze sturende processen, als gevolg van verzuring, vermessing en verdroging, brengen in het algemeen een keten van veranderingen teweeg in de abiotiek, vegetatie en fauna. Afhankelijk van de diergroep, zijn voor de fauna zowel veranderingen op micro- (standplaatsniveau), meso- en macro-schaal (landschapsniveau) van belang. Effectgerichte maatregelen kunnen op verschillende plaatsen in de keten van veranderingen aangrijpen: er zijn directe effecten op de fauna, maar ook indirecte effecten die een gevolg zijn van effecten op processen, de resulterende abiotiek en/of vegetatie.

Inmiddels is het onderdeel 'heidelandschap' vrijwel afgerond. In januari 2001 is begonnen met het *duinlandschap*. De volgende biotopen worden hierin meegenomen: droge duinen, vochtige en natte duinvalleien (incl. duingraslanden), zwakgebufferde wateren (duinplassen) en de overgangen naar duinstruwelen en duinbossen.

Uitvoering en fasering

• tot 15 maart 2001

Eerst wordt een schriftelijke ronde gehouden onder een selectie van fauna-deskundigen, waarin gevraagd wordt een 'bottle-neck analyse' (zie onder) voor een aantal soort(groep)en van de diergroep van hun expertise uit te voeren (onderhavige enquête). Natuurlijk juichen wij het toe als de deskundigen contact zoeken met collega's binnen of buiten de organisatie om de vragen te beantwoorden. We richten ons in eerste instantie op de volgende diergroepen van het duinlandschap: zoogdieren, vogels, reptielen, amfibieën, sprinkhanen, dagvlinders, loopkevers, spinnen, mieren, bijen en watermacrofauna (incl. libellen). Tegelijkertijd wordt door Chris van Turnhout en Suzanne Stuijzand een brede scan (van *alle* diergroepen) van nationale en internationale wetenschappelijke literatuur uitgevoerd en samengevat.

- **tot 15 april 2001**

Op basis van de aangeleverde stukken van de deskundigen en de onderzochte literatuur worden zgn. brainstormsessies met deskundigen gehouden, waarin dieper kan worden ingegaan op onduidelijke en ontbrekende aspecten. Deze sessies worden uitgevoerd per diergroep, waarbij niet alleen de geënquêteerde deskundige wordt uitgenodigd, maar ook één of twee andere. Door deze werkwijze wordt ons inziens de maximale diepgang bereikt.

- **tot 1 juni 2001**

Tenslotte worden in een synthese de gegevens van de enquêtes, brainstormsessies en het literatuuroverzicht geïntegreerd.

Bottle-neck benadering

Voor alle landschapstypen geldt dat het aantal dieren en diergroepen zeer omvangrijk is, en dus ook de literatuur over hun ecologie. Binnen het huidige project dient in relatief korte tijd de essentie van deze kennis in relatie tot ver-thema's en beheer achterhaald en op een rij gezet te worden. Tevens wordt de ruim aanwezige kennis die (nog) niet gepubliceerd is aangeboord. Daarom stellen wij een aanpak voor waarbij een groot aantal fauna-deskundigen binnen de betrokken organisaties van het onderzoeksconsortium al in een vroeg stadium worden benaderd voor concrete tekstbijdragen. Hiervoor is binnen het project ook budget gereserveerd.

De volgende vragen staan centraal:

- Via welke mechanismen grijpen verzuring, vermesting en verdroging aan op de betreffende diergroep?

Het gaat hierbij om het blootleggen van de processen en de (directe en indirecte) gevolgen hiervan die naar de mening van de deskundige het *meest* bepalend zijn voor de geconstateerde veranderingen in het voorkomen van diersoorten: de processen die leiden tot zogenaamde *bottle-necks* voor diersoorten.

Het komt er op neer dat we willen weten wat de belangrijkste processen in het duinlandschap zijn, hoe die zijn veranderd onder invloed van ver-thema's en welke karakteristieke dieren hierdoor op welke wijze zijn achteruit gegaan of verdwenen.

- Op welke wijze kunnen effectgerichte maatregelen deze bottle-necks voorkomen of opheffen, en op welke wijze creëren effectgerichte maatregelen in de praktijk juist nieuwe bottle-necks?

Soortselectie

Gezien het grote aantal soorten per diergroep zal het duidelijk zijn dat de bottle-neck analyse niet altijd voor alle soorten afzonderlijk kan worden uitgevoerd. Voor diergroepen waarvoor veel autecologische kennis beschikbaar is, is wellicht een uitwerking per 'groep van soorten' mogelijk (ecologische groepen, soorten met overeenkomstige levenscycli, voedselgilden). Voor zover een dergelijke groepsindeling niet al voorhanden is, kan deze eventueel door de deskundige zelf worden ingevuld. Is dat niet mogelijk, door gebrek aan tijd of autecologische kennis, dan dient een zo goed mogelijke selectie van 'modelsoorten' te worden gemaakt. We zijn in eerste instantie geïnteresseerd in de karakteristieke diersoorten van het duinlandschap, die door effecten van verdroging, verzuring en vermesting en/of effectgerichte maatregelen achteruitgaan in aantallen en verspreiding. *De modelsoorten moeten zo gekozen worden dat bij uitwerking van deze soorten een volledig overzicht voorhanden is van de belangrijkste bottle-necks waar de hele diergroep in het duinlandschap in de huidige praktijk mee te maken heeft.* De belangrijkste in de inleiding genoemde biotopen dienen dan ook middels de uitgewerkte soorten vertegenwoordigd te zijn. Deze soortselectie laten we ook aan de betreffende deskundige over.

Enquête

1. Welke diersoorten binnen 'uw diergroep' zijn naar uw mening 'karakteristieke' duinsoorten, en voor welke biotopen binnen het duinlandschap zijn ze dat? Geef een zo volledig mogelijk overzicht. (Indien van toepassing, geef aan of het hier om de kalkarme of kalkrijke duingebieden gaat.)
2. Welke concrete gebieden in binnen- of buitenland kunnen voor de betreffende diergroep als referentie dienen voor het intacte Nederlandse duinlandschap en waarom?
3. a) Wat zijn de preciese bottle-neck(s) in welk stadium van de levenscyclus voor een diersoort/-groep in relatie tot ver-thema's (exacte aard/beschrijving van oorzaak-gevolg relaties)? Geef, indien van toepassing, aan of het hier om de kalkarme of kalkrijke duingebieden gaat.
b) Waarin verschillen deze bottle-neck(s) van die in het heidelandschap (als de soort daar ook voorkomt) en wat zijn de overeenkomsten?

Wij vragen om voor een aantal 'modelsoorten' of 'groepen van soorten' (dus soorten die in een intact duinlandschap thuishoren; zie vraag 1) van de betreffende diergroep de kruistabel van bijlage 3 in te vullen, en hier een schriftelijke toelichting op te geven (bottle-neck analyse).

Om bottle-necks voor het voortbestaan van diersoorten te identificeren, is besloten 'thematische lijsten' tegenover elkaar te zetten. Er is een lijst opgesteld van directe en indirecte gevolgen van vermessing, verzuring en verdroging (bijlage 1). Hierbij wordt in eerste instantie geen onderscheid gemaakt tussen de verschillende ver-thema's, en de gevolgen die spelen op micro-, meso- en macroschaal worden tegelijkertijd meegenomen. Een tweede lijst bevat variabelen in de levenscyclus van dieren waarop deze gevolgen in kunnen grijpen (bijlage 2). *Bottle-necks* voor het voortbestaan van een bepaalde diersoort komen vervolgens naar voren uit een confrontatie van beide lijsten, zoals weergegeven in een kruistabel (bijlage 3). De kruistabel dient als 'handvat' om per fase in de levenscyclus na te gaan wanneer en op welke wijze een dier het meest kwetsbaar is voor de verschillende factoren die ver-factoren met zich meebrengen.

Met oplopende volgnummers (van meer naar minder belangrijk) kan in de kruistabellen het belang van een bepaalde bottle-neck worden aangegeven (waardering). Nogmaals, het is *niet* de bedoeling alle combinaties die mogelijk van enig belang kunnen zijn in de kruistabel aan te geven, het gaat alleen om de *meest bepalende* voor de betreffende diersoort in het Nederlandse duinlandschap op dit moment. Deze combinaties vormen de bottle-neck(s) of ultimate factoren. Van elke aangekruiste combinatie wordt bovendien gevraagd in een schriftelijke toelichting de exacte aard/beschrijving van de oorzaak-gevolg relatie te geven. Vaak kunnen namelijk een aantal essentiële stappen in het werkingsmechanisme niet in de kruistabellen worden aangegeven (vb. in heidegebieden kan de verdwijning van Klokjesgentianen bepalend zijn voor het verdwijnen van Gentiaanblauwtjes als specificatie van 'afname karakteristieke flora van voedselarme zwakgebufferde milieus').

1. a) Wat zijn de preciese bottle-neck(s) in welk stadium van de levenscyclus voor een diersoort/-groep in relatie tot uitvoeringsaspecten van herstelmaatregelen, zoals die in de huidige beheerpraktijk plaatsvinden (exacte aard/beschrijving van oorzaak-gevolg relaties)? Geef, indien van toepassing, aan of het hier om de kalkarme of kalkrijke duingebieden gaat.
b) Waarin verschillen deze bottle-neck(s) van die in het heidelandschap en wat zijn de overeenkomsten?

Uit de voorgaande enquête (over het heidelandschap) is gebleken dat de kennis over beheerseffecten op fauna nog niet toereikend is om het detailniveau van de kruistabellen te bereiken. Toch willen we een zo gedetailleerd mogelijk beeld verkrijgen van welke effecten begrazing, maaien, plaggen, verstuiwen, grondroeren, bekalken, opslag verwijderen, opstuwen grondwaterstand, baggeren en opschonen van oevers hebben op fauna. Het gaat hier om aspecten die juist nieuwe bottle-necks

voor dieren op kunnen leveren (bv. berijden met zware machines, te snel opzetten grondwater).

2. Welke effecten van ver-thema's of herstelmaatregelen zijn voor de betreffende diergroep nog onbekend of onduidelijk, maar kunnen mogelijk een bottle-neck vormen en hebben dus de hoogste prioriteit om nader onderzocht te worden?

Ook bij de beantwoording van deze vraag kan de kruistabel als 'handvat' dienen.

3. Wat zijn de belangrijkste publicaties waarvan gebruik is gemaakt bij het beantwoorden van de vragen in deze enquête?

Wat is de 'hardheid' van achterliggende onderzoek dat aan de aangegeven bottle-necks heeft plaatsgevonden? (bijv.: causaal (lab)onderzoek in wetenschappelijke publicatie, correlatief (veld)onderzoek in wetenschappelijke publicatie, correlatief onderzoek in 'grijze' literatuur, best professional judgement.)

Tevens vragen wij om relevante referenties, die 'onmisbaar' zijn in het literatuuroverzicht. Het gaat hier om literatuur, waarin specifiek effecten van vermessing, verzuring, verdroging en/of beheersmaatregelen op de fauna in het duinlandschap worden behandeld.

4. Wat betekenen de uitgevoerde bottle-neck analyses voor het richtlijnenprogramma zoals dat er nu ligt (RUHF)?

Een eerste aanzet tot een richtlijnenprogramma voor het uitvoeren van herstelmaatregelen is gegeven door Bosman *et al.* (1999). Na uitvoering van het projectonderdeel 'heidelandschap' is een aantal veranderingen hierin aangebracht (zie Bijlage 4: niet opgenomen). Geef *alleen wijzigingen en aanvullingen* ten opzichte van deze tekst aan.

Daarnaast willen we ook weten wat de (verwachte) effecten zijn van maatregelen die daarin nog niet aan de orde zijn gekomen, maar die wel in het duinlandschap worden uitgevoerd (zoals verstuiven). We willen graag zo concreet mogelijke, gekwantificeerde beheersaanbevelingen voor de maatregelen in het duinlandschap waar ook een terreinbeheerder in de praktijk mee uit de voeten kan. Liefst in afhankelijkheid van de belangrijkste eigenschappen van het terrein (oppervlakte, voedselrijkdom, vochtigheid, heterogeniteit). Aandacht kan worden besteed aan aspecten als wijze van uitvoeren (bv. soort vee, gebruik machines), intensiteit, tijdstip (tijdstip waarop, periode waarbinnen), ruimtelijke rangschikking, fasering, voorkomen van schokeffecten, combinatie met andere maatregelen etc.

5. Wat betekenen de uitgevoerde bottle-neck analyses voor de monitoringopzet van de betreffende diergroep (SMPF)?

In Bijlage 5 (niet opgenomen) worden n.a.v. het projectonderdeel 'heidelandschap' al enige aanpassingen aan Bosman *et al.* (1999) gegeven. (Omdat de 'droge duinen' niet zijn behandeld in het SMPF, verwijzen we hiervoor naar het stuk 'droge heide' in Bosman *et al.* (1999).)

Geef *alleen wijzigingen en aanvullingen* ten opzichte van de teksten in Bosman *et al.* (1999) en Bijlage 5 (niet opgenomen) aan. Het gaat erom bij welke effectgerichte maatregelen welke diergroepen of -soorten in het duinlandschap onderzocht moeten worden, en met welke methode dit moet gebeuren. Aandacht kan worden besteed aan te meten variabelen (aanwezigheid adult, reproductiesucces, ei-afzet, overleving; hier ligt een duidelijke link met de bottle-neck), wijze en tijdstip van meten en meetfrequentie.

1. Effecten van verzuring, vermesting en verdroging

• Abiotiek

Toename beschikbaarheid voedingsstoffen (door depositie of toename mineralisatie)
Toename ammonium/nitraat-verhouding
Toename anaërobe omstandigheden in waterlaag
Toename organische sliblagen op waterbodem
Afname helderheid waterlaag
Afname zuurgraad (pH)
Afname buffercapaciteit
Toename uitspoeling en afname beschikbaarheid basische kationen
Toename concentraties zware metalen
Toename sulfide
Afname watervolume, grondwaterstandsverlaging
Afname grondwaterinvloed in bodem, toename regenwaterinvloed in bodem
Toename frequentie van droogvallen oppervlaktewateren
Toename peilfluctuaties
Toename schoksgewijze pH veranderingen
Toename bodemdoorluchting
Afname beschikbaarheid ijzer
Veranderingen in microklimaat (temperatuur)
Overig

• Vegetatie

Toename primaire productie en toename snelheid vegetatiesuccessie
Ophoping organisch materiaal (strooisellaag)
Verandering voedingswaarde planten
Verandering voedingswaarde slib
Toename gevoeligheid planten voor stress (droogte, vorst, insectenvraat, pathogenen)
Verandering groeicyclus vegetatie
Toename nitrofiële en zuurtolerante micro- en macroflora van voedselarme en/of zwakgebufferde milieus; vergrassing (toename bv. Pijpestrootje, Bochtige smele, Gevinde kortsteel, Helm, Strandkweek, Duinriet, Zandzegge, Braam, Brandnetel, Knolrus)
Afname karakteristieke micro- en macroflora van voedselarme en/of zwakgebufferde milieus (afname bv. Klokjesgentiaan, Orchideeën, Beenbreek, Blauwe Knoop, Spaanse ruiter, Krabbescheer, Oeverkruid, Veenmossen, Korstmossen)
Toename nitrofiële en zuurtolerante mossoorten; vermossing (m.n. Grijs kronkelsteeltje)
Toename algenbloei in water
Overig

• Fauna

Afname prooi-soorten
Afname prooiaantallen
Afname voedingswaarde prooidieren (bijv. slakken)
Toename predatiedruk (relatief)
Toename concurrentie (door afname voedselaanbod of nestgelegenheid)
Overig

• Landschapsstructuur

Afname oppervlakte open/kaal zand
Afname watervolume en oppervlak
Afname microreliëf van de bodem
Afname variatie in verticale vegetatiestructuur op micro- en mesoschaal; verruiging
Afname kleinschalige mozaïekpatronen in vegetatie, afname randen en geleidelijke overgangen
Overig

2. Aangrijpingspunten op dieren (afhankelijk van taxonomische groep meer of minder relevant)

• Ei-stadium

Aanwezigheid biotoop voor ei-afzet/nestbouw, v.w.b. fysische (temperatuur, bodemstructuur), chemische (waterkwaliteit), biologische eisen (aanbod/bereikbaarheid waardplanten)

Autonome ontwikkeling eieren/embryogenese

Dekking tegen abiotische stress (vorst, weer)

Dekking tegen biotische stress (verstoring, predatie, vernietiging)

Thermo-, vocht- en osmoregulatie

Overig

• Larvale en juveniele stadia

Dispersie/migratie naar nieuw biotoop (barrièrevorming indien biotoop van juveniel en ei-stadium verschilt)

Autonome ontwikkeling larven/juvenielen, vitaliteit

Aanbod/bereikbaarheid plantaardig voedsel

Aanbod/bereikbaarheid dierlijk voedsel

Voortbeweging

Dekking tegen abiotische stress (vorst, weer)

Dekking tegen biotische stress (verstoring, predatie, vernietiging)

Concurrentie

Thermo-, vocht- en osmoregulatie/activiteitsniveau

Dispersie

Overig

• Adult stadium

Dispersie/migratie naar nieuw biotoop (barrièrevorming indien biotoop van juveniel en adult stadium verschilt)

Autonome ontwikkeling adult/fysieke conditie, vitaliteit

Aanbod/bereikbaarheid plantaardig voedsel

Aanbod/bereikbaarheid dierlijk voedsel

Voortbeweging

Dekking tegen abiotische stress (vorst, weer), rusten, pleisteren

Dekking tegen abiotische stress (verstoring, predatie, vernietiging)

Concurrentie

Thermo-, vocht- en osmoregulatie/activiteitsniveau

Terreinoverzicht

Oriëntatie

Contact met andere individuen/populaties

Seizoensmigratie

Balts- en paargelegenheid

Spermato-/oögenese, vruchtbaarheid

Overig

3. Kruistabel

3. Kruistabel	Ei- stadium	Larvale en juveniele stadia	Adult stadium																											
	Aanwezigheid voorkeurshabitat	Autonome ontwikkeling	Dekkings tegen abiotische stress	Dekkings tegen biotische stress	Thermo-, vocht- en Overig	Dispersie/migratie naar ander	Autonome ontwikkeling	Aanbod/bereikbaarheid	Aanbod/bereikbaarheid dierlijk	Voortbeweging	Dekkings tegen abiotische stress	Dekkings tegen biotische stress	Concurrentie	Thermo-, vocht- en Overig	Dispersie/migratie naar ander	Autonome ontwikkeling	Aanbod/bereikbaarheid	Aanbod/bereikbaarheid dierlijk	Voortbeweging	Dekkings tegen abiotische stress	Dekkings tegen biotische stress	Concurrentie	Thermo-, vocht- en	Terreinoverzicht	Oriëntatie	Contact met andere	Seizoensmigratie	Balst- en	Spermato-/oöcyten	Overig
Abiotiek																														
Toename beschikbaarheid voedingsstoffen																														
Toename ammonium/nitraat-verhouding																														
Toename anaërobe omstandigh. in waterlaag																														
Toename organische sliblagen op waterbodem																														
Afname helderheid waterlaag																														
Afname zuurgraad																														
Afname buffercapaciteit																														
Toename uitspoeling, afn. basische kationen																														
Toename concentraties zware metalen																														
Toename sulfide																														
Afname watervolume, grondwaterst.verlaging																														
Afname grondwater, toen. regenwaterinvloed																														
Toename frequentie droogval opp.wateren																														
Toename peilfluctuaties																														
Toename schoksgewijze pH veranderingen																														
Toename bodemdoorluchting																														
Afname beschikbaarheid ijzer																														
Veranderingen in microklimaat (temperatuur)																														
Overig																														

	Ei- stadium	Larvale en juvenile stadia										Adult stadium									
	Aanwezigheid voorkeurshabitat											Dispersie/migratie naar ander									
	Autonome ontwikkeling											Autonome ontwikkeling									
	Dekking tegen abiotische stress											Aanbod/bereikbaarheid									
	Dekking tegen biotische stress											Aanbod/bereikbaarheid dierlijk									
	Thermo-, vocht- en											Voortbeweging									
	Overig											Dekking tegen abiotische stress									
												Dekking tegen biotische stress									
												Concurrentie									
												Thermo-, vocht- en									
												Dispersie									
												Overig									
												Dispersie/migratie naar ander									
												Autonome ontwikkeling									
												Aanbod/bereikbaarheid									
												Aanbod/bereikbaarheid dierlijk									
												Voortbeweging									
												Dekking tegen abiotische stress									
												Dekking tegen biotische stress									
												Concurrentie									
												Thermo-, vocht- en									
												Terreinoverzicht									
												Oriëntatie									
												Contact met andere									
												Seizoensmigratie									
												Ralts- en									
												Spermato-/oögenese									
												Overig									
Vegetatie																					
Toename primaire productie, toen. successie																					
Ophoping organisch materiaal (strooisellaag)																					
Verandering voedingswaarde planten																					
Verandering voedingswaarde slib																					
Toename gevoeligheid planten voor stress																					
Verandering groeicyclus vegetatie																					
Toename tolerante flora; vergrassing																					
Afname karakteristieke flora																					
Toename nitrofiële en zuurtolerante mossen																					
Toename algenbloei in water																					
Overig																					
Fauna																					
Afname prooi-soorten																					
Afname prooiaantallen																					
Afname voedingswaarde prooidieren																					
Toename predatiedruk (relatief)																					
Toename concurrentie (afn. voedsel/nestplaats)																					
Overig																					
Landschapsstructuur																					
Afname oppervlakte open/kaal zand																					
Afname watervolume en oppervlak																					
Afname microreliëf van de bodem																					
Afname variatie vegetatiestructuur; verruiging																					
Afname mozaïek- patronen, randen, overgangen																					

Bijlage 2: Dagvlinders

2A: Enquête M. Wallis de Vries (De Vlinderstichting)

Algemeen

Bij de invulling van de enquête is ter controle overlegd met enkele andere werknemers van De Vlinderstichting om tot de beste beoordeling te komen.

In de tabel met ver-thema's ontbreekt het thema versnippering en isolatie. Dat is in zoverre terecht omdat het hier om vermessing, verzuring en verdroging gaat. Niettemin valt versnippering ook onder de ver-thema's in bredere zin. Juist op landschapsschaal is dit voor vlinders (en veel andere diergroepen) een belangrijk thema dat meer aandacht verdient. Er wordt internationaal ook veel onderzoek hiernaar verricht (zie o.m. bijgevoegde literatuurlijst met Chris Thomas, Illka Hanski en vele anderen). Wel kan worden gesteld dat deze rol in het duinlandschap verhoudingsgewijs klein is ten opzichte van andere landschappen, omdat de duinen relatief uitgestrekt en weinig versnipperd zijn.

Vraag 1: soorten

De volgende modelsoorten zijn voor het open duinlandschap gekozen:

- Kleine parelmoervlinder, heivlinder, kommavlinder en bruin blauwtje als typische soorten van droog duin met stuifzandelementen.
- Aardbeivlinder, duinparelmoervlinder en grote parelmoervlinder als soorten van droog open duingrasland, veelal met aangrenzende vochtige duinvalleien.
- Bruine eikenpage als soort van struwelen en bosranden.

Alle soorten komen in principe zowel in de kalkrijke en kalkarme duinen voor, al ligt voor het bruin blauwtje de nadruk op de kalkrijke duinen. In de praktijk is de grote parelmoervlinder thans tot de kalkarme duinen beperkt.

N.B. Als gevolg van vermessing c.q. vergrassing zijn de niet-bedreigde soorten zwartsprietdikkopje en koevinkje toegenomen in de duinen.

Vraag 2: referentiegebieden

- Binnen NL:
 - kalkarme duinen: Texel (Eierlandse duinen en omgeving Groote Vlak), Terschelling (omgeving Groene strand)
 - kalkrijke duinen: Amsterdamse Waterleidingduinen (Zeeveld)
- Buiten NL: Er zijn weinig goede referentiegebieden voor de duinen in het buitenland te vinden doordat duinen weinig voorkomen, vaak sterk beïnvloed zijn en de geografische variatie al gauw een rol speelt. De beste referentiegebieden worden in Jutland, Denemarken gevonden (N-Jutland bij Hirstals, W-Jutland bij Blåvands Huk nabij Esbjerg).

Vraag 3a: bottlenecks in levenscyclus i.r.t. ver-thema's

Aardbeivlinder

De ovipositiehabitat bestaat in de kalkarme duinen uit vochtige, vrij zure duinvalleien of natte duinheide, waar de eiafzet plaatsvindt op tormentil en soms wateraardbei. Nectar wordt vooral vroeg in de vliegtijd gezocht in bloemrijke droge duingraslanden met struweel. In de kalkrijke duinen vindt eiafzet vooral plaats op jonge uitlopers van dauwbraam op warme, beschutte plaatsen in valleien of aan de voet van hellingen; in hoeverre elders ook ei-afzet op agrimonie of andere Potentilla-soorten plaatsvindt is onduidelijk. De vlinders zijn kenmerkend voor mozaïeken van droge, bloemrijke, open vegetatie met plukken laag struweel in het dauwbraam-landschap. De soort

overwintert als pop in de strooisellaag. De mobiliteit van de vlinders is waarschijnlijk redelijk, maar door het beperkte voorkomen in de duinen is isolatie waarschijnlijk een belangrijke beperking.

- Toename van successie en/of vergrassing leidt tot daling van het nectaraanbod
- Afname van mozaïekpatronen tussen laag struweel en open graslandvegetatie leiden tot een kouder en minder beschut microklimaat voor de adulte vlinders.
- in de kalkarme duinen leidt verdroging van duinvalleien tot een beperkt aanbod van voorkeurs habitat voor eiafzet en ontwikkeling van de rupsen.
- in de kalkrijke duinen leiden toename van successie en/of vergrassing tot een beperkt aanbod van voorkeurs habitat voor eiafzet en ontwikkeling van de rupsen, nl. een pioniervegetatie met dauwbraam; als soort is dauwbraam geen beperkende factor, het gaat om de combinatie van dauwbraam in open vegetatie. Waarschijnlijk is het vereiste warme microklimaat de beslissende factor.
- De isolatie van de huidige populaties is waarschijnlijk een belangrijke beperking voor uitbreiding van het leefgebied.

Bruin blauwtje

Het bruin blauwtje is vooral een soort van de kalkrijke duinen en is het meest talrijk in het dauwbraamlandschap. Voor de ovipositie is pioniervegetatie met open zand en geringe hoogte vereist. De eitjes worden afgezet op reigersbek en zachte en kleine ooievaarsbek. De overwintering vindt plaats als rups. De mobiliteit van het bruin blauwtje is doorgaans beperkt, maar lijkt in sommige jaren juist hoog.

- Toename van successie en/of vergrassing leidt tot daling van het nectaraanbod
- Toename van successie en/of vergrassing leiden tot een beperkt aanbod van voorkeurs habitat voor eiafzet en ontwikkeling van de rupsen.

Bruine eikenpage

De bruine eikenpage is een soort van bosranden, hakhoutbossen en plekken met jonge opslag van eik, meestal zomereik. De ei-afzet vindt plaats op kleine (40-150 cm hoog), vaak minder vitale eikjes die voorkomen langs structuurrijke bosranden. De vlinders houden zich veelal bij bloeiende braamstruwelen op. De mobiliteit van de vlinders is niet bekend maar waarschijnlijk beperkt.

- Toename van successie leidt tot een beperkt aanbod van voorkeurs habitat voor eiafzet, nl. jonge of lage eikjes, en tot daling van het nectaraanbod.

Duinparelmoervlinder

Eiafzet gebeurt op hondsviooltje en duinviooltje. De dichtheid moet hoog zijn (min. 5 kleine planten/m²). Open grond is in redelijke mate aanwezig (5%, tot 20%), de vegetatie is laag (5-7 cm) en de strooiselbedekking is eveneens relatief laag. De rups komt pas na de winter uit het ei te voorschijn. De duinparelmoervlinder lijkt aan opener vegetatie en drogere duinen gebonden te zijn dan de grote parelmoervlinder, maar de soort komt ook in sterker ontkalkte duinen voor. De binding met vochtige duinvalleien is minder groot, maar de afhankelijkheid van nectarconcentraties (i.h.b. distels) is wel eveneens groot.

- Door verzuring verdwijnen de viooltjes of daalt de dichtheid.
- Door successie en ophoping van organisch materiaal neemt de aanwezigheid van voorkeurs habitat voor eiafzet en het aanbod en bereikbaarheid van de viooltjes af.
- Afname van variatie in vegetatiestructuur leidt tot minder voorkeurs habitat voor eiafzet, minder viooltjes voor de rups, lager aanbod nectar voor de vlinder en minder oriëntatiemogelijkheden voor de vrouwtjes t.b.v. het afzetten van de eieren.
- Toenemende successie op verstoorde plaatsen resp. verdroging en toenemende successie in duinvalleien leidt tot een lager aanbod van nectar voor de vlinder, waardoor deze vrij mobiele soort minder kans heeft op het ontmoeten van soortgenoten en het voortplantingssucces daalt.

Grote parelmoervlinder

Eiafzet gebeurt op hondsviooltje en duinviooltje. De dichtheid moet hoog zijn (min. 3-5 kleine planten/m²). Eiafzet vindt plaats in iets geslotener vegetatie dan bij de duinparelmoervlinder, maar de vegetatie is wel vrij laag (ca. 8 cm), open grond is vaak nog aanwezig en het percentage strooisel is laag. Dergelijke stadia zijn van korte duur

en dus extra gevoelig voor vergrassing. De nuchtere rups overwintert in het strooisel. Voor de vlinders is de nabijheid van nectarrijke, vochtige duinvalleien in de buurt van ovipositie-habitat van belang.

In de kalkarme duinen is de soort beperkt tot de kalkrijkere delen direct achter de zeereep. De mobiliteit van de grote parelmoervlinder is vermoedelijk groter dan die van de duinparelmoervlinder.

- Door verzuring verdwijnen de viooltjes of daalt de dichtheid.
- Door successie en vergrassing neemt de aanwezigheid van voorkeurs habitat voor eiafzet en het aanbod en bereikbaarheid van de viooltjes af.
- Afname van variatie in vegetatiestructuur leidt tot minder voorkeurs habitat voor eiafzet, minder viooltjes voor de rups en minder oriëntatiemogelijkheden voor de vrouwtjes t.b.v. het afzetten van de eieren.
- Verdroging en toenemende successie in duinvalleien leidt tot een lager aanbod van nectar voor de vlinder, waardoor deze mobiele soort minder kans heeft op het ontmoeten van soortgenoten en het voortplantingssucces daalt.

Heivlinder

De heivlinder gaat achteruit als de vegetatie eenvormiger wordt, meer hoog gras krijgt en steeds minder open zand. Ei-afzet vindt plaats op of bij grassen (*Corynephorus*, *Festuca*, *Agrostis*) in een omgeving met kaal zand. De vlinders zijn behoorlijk mobiel, onder meer op zoek naar nectarbronnen.

- Afname van temperatuursfluctuaties maken de rups gevoelig voor ziekten en schimmels.
- Toename primaire productie (gevolgd door vergrassing) leidt tot afname voorkeurs habitat voor ei-afzet (lage vegetatie met geringe bedekking)
- Afname oppervlakte kaal zand en afname mozaïekpatronen leidt tot afname voorkeurs habitat eiafzet.

Kleine parelmoervlinder

De kleine parelmoervlinder is een mobiele, warmteminnende soort van open duinvegetatie, in de zeeduinen evenals in open duingrasland verder achter de zeereep. In de kalkarme duinen is de soort geconcentreerd op de kalkrijkere zeeduinen. Ei-afzet vindt plaats op duinviooltjes. Doordat de kleine parelmoervlinder meerdere generaties per jaar heeft kan de soort snel reageren op veranderingen in de omgeving.

- Door verzuring verdwijnen de viooltjes of daalt de dichtheid.
- Door successie en ophoping van organisch materiaal neemt de aanwezigheid van voorkeurs habitat voor eiafzet en het aanbod en bereikbaarheid van de viooltjes af.
- Afname van variatie in vegetatiestructuur leidt tot minder voorkeurs habitat voor eiafzet, minder viooltjes voor de rups, lager aanbod nectar voor de vlinder en minder oriëntatiemogelijkheden voor de vrouwtjes t.b.v. het afzetten van de eieren.

Kommavlinder

Eiafzet bij voorkeur bij vegetatie met 25% open zand, 50% schapengras en 25% overige grassen en kruiden. Vegetatiehoogte in augustus 5-7 cm. Volwassen vlinders hebben vrij veel nectar nodig, die meestal op ruderaal plekken voorkomt (bv. slangenkruid en distels langs paden).

- Afname verstuing, toename successie en ophoping organisch materiaal (vergrassing) leiden tot minder voorkeurs habitat voor eiafzet.
- Afname oppervlakte kaal zand leidt tot minder voorkeurs habitat voor eiafzet.
- Afname mozaïekpatronen leidt tot minder voorkeurs habitat voor eiafzet.
- Toename successie en vergrassing leidt tot een lager nectaraanbod (de volwassen vlinders zoeken actief nectarlocaties op).
- Isolatie begint een steeds belangrijke factor te vormen. Geïsoleerde geschikte leefgebieden kunnen niet meer herbevolkt worden. Dit is met name een probleem in voor herkolonisatie van het duingebied bezuiden het Noordzeekanaal.

Vraag 3b: overeenkomsten en verschillen met bottlenecks in het heidelandschap

Aardbeivlinder

Overeenkomsten

- bedreiging door successie/vergrassing van nectaraanbod en ovipositieplekken in m.n. de kalkarme duinen

Verschillen

- het leefgebied in het dauwbraamlandschap van de kalkrijke duinen is onvergelijkbaar met de heide. Handhaving van de dynamiek met verstuiwing speelt hier een belangrijke rol

Bruin blauwtje

n.v.t.: komt niet voor op heide

Bruine eikenpage (geen heidesoort, maar wel in bosranden langs heidevelden)

Overeenkomsten

- op alle punten

Verschillen

- in de duinen is de snelheid van successie doorgaans langzamer, vooral in wat jongere en meer geëxponeerde duinen.

Duinparelmoervlinder

Overeenkomsten

- op de punten verzuring, openheid van vegetatie en variatie in vegetatiestructuur

Verschillen

- verstuiwing speelt in de duinen een belangrijkere rol
- in de duinvalleien zijn verstoorte plaatsen met distels en vochtige duinvalleien belangrijke nectarbronnen
- de schaal waarop het leefgebied in de duinen voorkomt is vele malen groter dan op de Hoge Veluwe

Grote parelmoervlinder

Overeenkomsten

- op de punten verzuring, openheid van vegetatie en variatie in vegetatiestructuur

Verschillen

- verstuiwing speelt in de duinen een belangrijkere rol
- in de duinvalleien zijn verstoorte plaatsen met distels en vochtige duinvalleien belangrijke nectarbronnen
- de schaal waarop het leefgebied in de duinen voorkomt is vele malen groter dan op de Hoge Veluwe

Kleine parelmoervlinder

n.v.t.: komt niet voor op heide

Heivlinder

Overeenkomsten

- op alle punten

Verschillen

- verstuiwing speelt in de duinen een belangrijkere rol
- een groot nectaraanbod wordt in de duinen gevonden op verstoorte plaatsen, in vochtige duinvalleien en, indien aanwezig, op kwelders

Kommavlinder

Overeenkomsten

- op alle punten

Verschillen

- verstuiwing speelt in de duinen een belangrijkere rol
- nectar wordt in de duinen gevonden op verstoorte plaatsen

Vraag 4a: bottlenecks in levenscyclus vs. maatregelen

NB. Grondroeren, baggeren en opschonen van oevers zijn voor de gekozen soorten niet van belang.

Aardbeivlinder

- *Begrazing*: succesvol in de kalkrijke zeeduinen, hoge intensiteit slecht voor het nectaraanbod
- *Maaïen*: vroeg maaïen (vóór augustus) en integraal maaïen zonder delen te laten overstaan is slecht voor de juveniele overleving.
- *Plaggen*: grootschalig plaggen is slecht voor het nectaraanbod en voor de juveniele overleving
- *Verstuiven*: gunstig, mits aanwezig geschikt leefgebied wordt ontzien
- *Bekalken*: onnodig; ongewenst in situaties met opgehoopt organisch materiaal waar verzuuring het gevolg is.
- *Opslag verwijderen*: in principe gunstig, maar bij aanwezigheid van geschikt leefgebied zorgt grootschalige verwijdering van struweel voor een ongunstig microklimaat voor de vlinders.
- *Opstuwen grondwaterstand*: in principe gunstig, maar in actueel of potentieel leefgebied ongunstig wanneer dit te snel gebeurt (m.n. van toepassing in de kalkarme duinen).

Bruin blauwtje

- *Begrazing*: succesvol in de kalkrijke zeeduinen, hoge intensiteit slecht voor het nectaraanbod
- *Maaïen*: vroeg maaïen (vóór augustus) en integraal maaïen zonder delen te laten overstaan is slecht voor de juveniele overleving.
- *Plaggen*: n.v.t. tenzij t.b.v. verstuiving
- *Verstuiven*: gunstig, mits aanwezig geschikt leefgebied wordt ontzien
- *Bekalken*: n.v.t.
- *Opslag verwijderen*: in principe gunstig
- *Opstuwen grondwaterstand*: n.v.t.

Bruine eikenpage

- *Begrazing*: gunstig in extensieve vorm door het bij snoeien van jonge eiken; intensieve begrazing zal verjonging eiken verwijderen en dus tot verlies van habitat voor ei-afzet en voedsel voor rupsen leiden
- *Maaïen*: n.v.t.
- *Plaggen*: n.v.t.
- *Verstuiven*: n.v.t.
- *Bekalken*: n.v.t.
- *Opslag verwijderen*: ongunstig door verlies van habitat voor ei-afzet en voedsel voor rupsen wanneer dit radicaal gebeurt; dus streven naar mantel-zoom ontwikkeling en groepsgewijs opslag ongemoeid laten
- *Opstuwen grondwaterstand*: n.v.t.

Duinparelmoervlinder

- *Begrazing*: in principe gunstig, hoge intensiteit slecht voor het nectaraanbod
- *Maaïen*: n.v.t.
- *Plaggen*: n.v.t. tenzij t.b.v. verstuiving
- *Verstuiven*: gunstig, mits aanwezig geschikt leefgebied wordt ontzien
- *Bekalken*: in principe gunstig in verzuurde buntgrasvegetatie; ongewenst in situaties met opgehoopt organisch materiaal waar verzuuring het gevolg is.
- *Opslag verwijderen*: in principe gunstig, maar alleen effectief t.b.v. herstel grootschalig open duin
- *Opstuwen grondwaterstand*: in principe gunstig voor herstel nectaraanbod.

Grote parelmoervlinder

- *Begrazing*: in principe gunstig, hoge intensiteit slecht voor het nectaraanbod; bij integrale begrazing van droog duin en vochtige duinvalleien waken voor overbegrazing van de duinvalleien en onderbegrazing van de droge duinen

vanwege een te groot aandeel vochtige duinvallei (oplossing in compartimentering met uitrastering van een deel van de duinvallei en/of beperking van de begrazing in de duinvallei tot de periode juni-oktober.

- *Maaien*: gunstig voor verschraling van verrijkte vochtige duinvalleien t.b.v. herstel nectaraanbod
- *Plaggen*: n.v.t. tenzij t.b.v. verstuiving of verschraling vochtige duinvalleien
- *Verstuiven*: gunstig, mits aanwezig geschikt leefgebied wordt ontzien
- *Bekalken*: in principe gunstig in verzuurde buntgrasvegetatie; ongewenst in situaties met opgehoopt organisch materiaal waar verruiging het gevolg is.
- *Opslag verwijderen*: in principe gunstig; vooral in vochtige duinvalleien t.b.v. herstel nectaraanbod, in droge duinen alleen effectief t.b.v. herstel grootschalig open duin
- *Opstuwen grondwaterstand*: gunstig voor herstel nectaraanbod.

Kleine parelmoervlinder

- *Begrazing*: succesvol in de zeeduinen, hoge intensiteit slecht voor het nectaraanbod.
- *Maaien*: n.v.t.
- *Plaggen*: n.v.t. tenzij t.b.v. verstuiving
- *Verstuiven*: gunstig, mits aanwezig geschikt leefgebied wordt ontzien
- *Bekalken*: in principe gunstig in verzuurde buntgrasvegetatie; ongewenst in situaties met opgehoopt organisch materiaal waar verruiging het gevolg is.
- *Opslag verwijderen*: in principe gunstig; maar in droge duinen alleen effectief t.b.v. herstel grootschalig open duin
- *Opstuwen grondwaterstand*: n.v.t..

Heivlinder

- *Begrazing*: in principe gunstig, hoge intensiteit slecht voor het nectaraanbod.
- *Maaien*: n.v.t.
- *Plaggen*: n.v.t. tenzij t.b.v. verstuiving
- *Verstuiven*: gunstig, mits aanwezig geschikt leefgebied wordt ontzien
- *Bekalken*: n.v.t.
- *Opslag verwijderen*: in principe gunstig; maar in droge duinen alleen effectief t.b.v. herstel grootschalig open duin
- *Opstuwen grondwaterstand*: n.v.t..

Kommavlinder

- *Begrazing*: in principe gunstig, hoge intensiteit slecht voor het nectaraanbod.
- *Maaien*: n.v.t.
- *Plaggen*: n.v.t. tenzij t.b.v. verstuiving
- *Verstuiven*: gunstig, mits aanwezig geschikt leefgebied wordt ontzien
- *Bekalken*: n.v.t.
- *Opslag verwijderen*: in principe gunstig; maar in droge duinen alleen effectief t.b.v. herstel grootschalig open duin
- *Opstuwen grondwaterstand*: n.v.t..

Vraag 4b: overeenkomsten en verschillen met bottlenecks in het heidelandschap

Ten aanzien van het beheer geen verschillen met het heidelandschap, wanneer de in 3b genoemde verschillen in leefgebied in ogenschouw worden genomen.

Vraag 5: Voor welke ver-thema's of herstelmaatregelen is extra onderzoek nodig?

Belangrijke algemene punten:

- Het *thema versnippering* verdient, zoals in de inleiding is opgemerkt, meer aandacht. Dit speelt m.n. bij kommavlinder, bruin blauwtje en vermoedelijk bij de aardbeivlinder en de bruine eikenpage. Hiermee samenhangend verdient ook het begrip schaal meer aandacht: zowel t.a.v. de grootte van gebieden als t.a.v. de meest relevante schaal voor het leefgebied van de soorten in verband met habitatkwaliteit en dispersie.
- De omschrijving van de *microhabitat voor ei-afzet en voor de ontwikkeling van de rupsen* is voor de duinen vaak onvoldoende bekend. De stadia van ei en larve zijn

cruciaal voor de overleving van dagvlinders, dus bij onvoldoende kennis van het benodigde leefgebied is een adequate afstemming van het beheer niet goed mogelijk.

- In de duinen is (bevorderen van) *verstuiving* een proces dat steeds sterkere aandacht krijgt in het beheer. De schaal waarop de maatregelen t.b.v. verstuiving moeten worden uitgevoerd is evenwel onbekend. Te klein is niet effectief, te groot is bedreigend voor de leefgebieden van veel soorten en onacceptabel voor de kustverdediging. Beheerexperimenten zijn daartoe nodig., begeleid door goed onderzoek en monitoring van karakteristieke en bedreigde soorten.
- De optimale vorm van *begrazing* is voor veel soorten nog steeds onduidelijk, hoewel de gunstige invloed van extensieve begrazing in zijn algemeenheid niet ter discussie staat. Lokale onder- en overbegrazing is voor veel soorten een probleem daar waar integrale begrazing van droge duinen en vochtige duinvalleien plaatsvindt. De effecten van een dergelijke begrazing kunnen met de huidige kennis nog niet worden voorspeld. Daartoe is enerzijds modelmatig, experimenteel en beschrijvend onderzoek en anderzijds een volledige monitoring in begraasde gebieden nodig. Gecompartimenteerde begrazing op kleine schaal in combinatie met een goede monitoring zou voorts een basis kunnen bieden om de effecten van begrazing beter te begrijpen en vuistregels te ontwikkelen voor een adequate sturing van het begrazingsbeheer.
- Voor de duinparelmoervlinder en de grote parelmoervlinder verdient het effect van *verzuring* op het voorkomen en de achteruitgang van de waardplanten (duinen hondsviooltjes) nadere aandacht.
- *Bekalken* is een maatregel die in verzuurde duinen van toepassing zou kunnen zijn, maar voorzichtigheid is geboden voor averechtse effecten, o.m. verrijking door mineralisatie van organische stof. Bovendien is de maatregel overbodig wanneer verstuiving mogelijk is. Kortom: een maatregel met weinig prioriteit die voor evt. toepassing nader onderzoek behoeft.

Vraag 6: publicaties

Hieronder een bloemlezing uit de belangrijkste literatuur, waarin versnippering een belangrijke rol speelt. Vanwege tijdgebrek helaas in willekeurige volgorde. Vetgedrukt zijn belangrijke publicaties met specifieke aandacht voor vermessing, verzuring, verdroging en/of beheermaatregelen in de duinen.

Wetenschappelijke publicaties:

- Oostermeijer, J.G.B. & Van Swaay, C.A.M. 1998. The relationship between butterflies and environmental indicator values: a tool for conservation in a changing landscape. *Biological Conservation* 86, 271-280.
- Wallis de Vries, M.F., Raemakers, I. (2001) Does grazing benefit butterflies in coastal dunes? *Restoration Ecology*.
- Hanski, I. & Thomas, C.D. (1994). Metapopulation dynamics and conservation: A spatially explicit model applied to butterflies. *Biological Conservation*, 68 (2). pp. 167-180.
- Thomas, J.A.; MG Morris, C Hambler (1994). Patterns, mechanisms and rates of extinction among invertebrates in the United Kingdom *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B - Biological Sciences* 344: 1307 (APR 29 1994) 47-54
- Thomas, C.D. & Jones, T. M. (1993). Partial recovery of a skipper butterfly (*Hesperia comma*) from population refuges: lessons for conservation in a fragmented landscape. *Journal of Animal Ecology* Vol. 62 , 3 ; 472-481 (1993) 25 ref.
- Warren, M. & Thomas, J. (1993). Conserving the silver-spotted Skipper in practice. *News [British Butterfly Conservation Society]* 54, 21-26.
- Thomas, J.A. & Thomas, C.D. & Simcox, D.J. & Clarke, R.T. (onb). The ecology and declining status of the silver-spotted skipper butterfly (*Hesperia comma*) in Britain *Journal of Applied Ecology* 23: 365-380
- Hill, J.K., CD Thomas, OT Lewis (1996). Effects of habitat patch size and isolation on dispersal by *Hesperia comma* butterflies: Implications for metapopulation structure *Journal of Animal Ecology* 65: 6 (NOV 1996) 725-735

- Thomas, C.D. (1991). Spatial and temporal variability in a butterfly population. *Oecologia* Vol. 87, 4; 577-580 (1991) 27 ref.
- Thomas, C.D. & Harrison, S. (1992). Spatial dynamics of a patchily distributed butterfly species. *Journal of Animal Ecology* Vol. 61, 2; 437-446 (1992) 29 ref.
- Thomas, CD, Hill JK, Lewis OT RP, Thomas, CD (1998). Evolutionary consequences of habitat fragmentation in a localized butterfly. *Journal of Animal Ecology*. May 1998; 67 (3) : 485-497.
- Thomas JA, Rose RJ, Clarke RT, Thomas CD & Webb NR RP (1999). Intraspecific variation in habitat availability among ectothermic animals near their climatic limits and their centres of range. *Functional Ecology*. Jun 1999; 13 Suppl. 1 : 55-64.
- Bourn, NAD & Thomas, JA (1993). The ecology and conservation of the brown argus butterfly *Aricia agestis* in Britain. *Biological Conservation* 63 (1): 67-74.
- Dennis R.L.H. & Sparks T.H. & Shreeve T.G. (1998). Geographical factors influencing the probability of *Hipparchia semele* (L.) (Lepidoptera: Satyrinae) occurring on British and Irish off-shore islands. *Global Ecology and Biogeography Letters* 7 (3), 205-214
- Dennis, RLH. (1998). The effects of island area, isolation and source population size on the presence of the grayling butterfly *Hipparchia semele* (L.) (Lepidoptera : Satyrinae) on British and Irish offshore islands. *Biodiversity and Conservation* 9 (8); 7 (6) : 765-776.
- Baguette M, Petit S, Queva F RP, Baguette, M. 2000. Population spatial structure and migration of three butterfly species within the same habitat network: consequences for conservation. *Journal Of Applied Ecology* 37 (1): 100-108.
- Hanski, I. (1994). A practical model of metapopulation dynamics. *Journal of Animal Ecology* Vol 63 (1), 151-162.
- Hill JK, Thomas CD, Lewis OT RP & Hill, JK. (1999). Flight morphology in fragmented populations of a rare British butterfly, *Hesperia comma*. *Biological Conservation* 87 (3) : 277-283.
- Thomas CD, Kunin WE RP, Thomas, CD (1999). The spatial structure of populations. *Journal Of Animal Ecology*. 68 (4) : 647-657.

Boeken:

- Wallis de Vries, M.F., Bakker, J.P. & Van Wieren, S.E. (eds) (1998) *Grazing and Conservation Management*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Bink, F.A. (1992) *Ecologische atlas van de dagvlinders van Noordwest-Europa*. Schuyt & Co., Haarlem.
- Tax, M. (1989) *Atlas van de Nederlandse dagvlinders*. De Vlinderstichting, Wageningen & Natuurmonumenten, 's-Graveland.
- Ministerie van Landbouw, Natuurbeheer en Visserij (1989) *Beschermingsplan Dagvlinders*. Min. van LNV, Den Haag.

Rapporten en populair-wetenschappelijke artikelen:

- Wallis de Vries, M.F. (1999) Begrazing en dagvlinders in de duinen. *Vakblad Natuurbeheer* 38(3), 39-41.
- Wallis de Vries, M.F., Eggenkamp-Rotteveel Mansveld, M.H. & Mourik, J. (1999) *Dagvlinders in het landschap van de Amsterdamse Waterleidingduinen: Monitoringevaluatie 1992-1998*. Rapport VS99.18, De Vlinderstichting, Wageningen.
- Wallis de Vries, M.F., Rossenaar, A.J.G.A.(2000). *Herstel van de grote parelmoervlinder op Texel: Mogelijkheden voor inrichting en beheer*. Rapport VS2000.25, De Vlinderstichting, Wageningen.
- Mourik, J. & Kan, P. (1996). Waar leeft de Aardbeivlinder in de duinen? *Vlinders* 11 No. (2); 7-10.
- Chardon, P. (1992). De Bruine eikepage en zijn leefgebied. *Vlinders* 7 No. (3); 4-8.
- Gibson, D. (1997). De Bruine eikepage. *Vlinders* 12 No. (3); 11-13.
- Kaag, K. (2000). De kommavlinder in de duinen. *Vlinders* 15 No (2); 9-11.
- Warren, M.S. (1986). Notes on habitat selection and the larval host-plants of the brown argus, *aricia agestis* (D&S), marsh fritillary, *eurodryas aurina* (Rottemburg), and painted lady, *vanessa cardui* (L.), in 1985. *Entomologist's Gazette* 37, 65-67.
- Zumkehr, P.J. (1984). De parelmoervlinders van Terschelling. *Vanellus* 37: 59-66.

- Van der Berg, A. (1996) *De duinparelmoervlinder en de grote parelmoervlinder op de Hoge Veluwe*. Rapport SV9606, De Vlinderstichting, Wageningen & Vakgroep TON, LU Wageningen.
- Jongh, M. de (1988) Waardplantselectie en ovipositiegedrag van enkele dagvlinders in het nationaal park "De Hoge Veluwe". Natuurbeheer LU Wageningen
- Vereijken, J.F.H.M. (1988) De ecologie van de Heivlinder (*Hipparchia semele*) en de Kleine heivlinder (*Hipparchia statilinus*). Verslag van een 6- maands onderzoek naar dagvlinders op de Veluwe in de nazomers van 1985 en 1986. / Verslag Natuurbeheer no. 972 Landbouwuniversiteit, Vakgroep Natuurbeheer
- Potters, J.C.P. (1988) De ecologie van een drietal dagvlindersoorten op de Hoge Veluwe. LN/993 vakgroep natuurbeheer Landbouw Universiteit
- Barnett, L.K., M.S. Warren (1995) Species Action Plan : Silver-spotted Skipper (*HESPERIA COMMA*) : Butterfly Conservation, Colchester
- Warren, M.S., J.A. Thomas, R.J. Wilson (1999) Management options for the silver-spotted Skipper butterfly : a study of the timing of grazing at Beacon Hill NNR, Hampshire, 1983 - 1998. Butterfly Conservation, Essex, England.
- Lamers, H. & Reijnierse, M.V.(1993). De Aardbeivlinder en Zilveren Maan in Gelderland, een onderzoek naar de achtergrond van de teruggang van twee karakteristieke dagvlindersoorten in Gelderland. Rapport SV93.07 De Vlinderstichting, Wageningen.
- Ruseler, C.H. (1994). De achteruitgang van de Aardbeivlinder in Drenthe en Overijssel. Rapport SV94.03, De Vlinderstichting, Wageningen.
- Ruseler, C.H. (1994). Het ovipositiegedrag van de Aardbeivlinder. Rapport SV94.04, De Vlinderstichting, Wageningen.
- Ruseler, C. (1995). De Aardbeivlinder (*Pyrgus malvae*). Rapport SV95.16, De Vlinderstichting, Wageningen.
- Duifhuizen, P. (1995) De Aardbeivlinder op Schiermonnikoog. Een onderzoek naar de verspreiding van de Aardbeivlinder op Schiermonnikoog en de ecologische aspecten die hiermee samenhangen. Rapport SV95.11. De Vlinderstichting, Wageningen.
- Duifhuizen, P.C.(1996) De Aardbeivlinder op Schiermonnikoog 2. Een onderzoek naar de eisen die de Aardbeivlinder stelt aan zijn leefgebied in de duinen op Schiermonnikoog. Rapport SV96.03, De Vlinderstichting, Wageningen.
- Hoekstra, L. (1996). Mogelijkheden voor de Aardbeivlinder in de PWN. Rapport SV96.05, De Vlinderstichting, Wageningen.
- Tuinstra, G. (1996). De Aardbeivlinder en de Bruine vuurvlinder in Zuidoost Friesland. Rapport SV96.02, De Vlinderstichting, Wageningen.
- Grosz, C., Pol, M. van der (1996). Uit de wind. De Aardbeivlinder in de Amsterdamse Waterleidingduinen. Rapport SV96.04, De Vlinderstichting, Wageningen.
- Verbon, S. (1997). De Aardbeivlinder (*Pyrgus malvae*). Een beschrijving van de soortspecifieke eigenschappen en een onderzoek naar voorkomen, beleid en beheer in de provincie Noord-Holland. Hogeschool, Delft.
- Brereton, T.M., Bourn, N.A.D, .Warren, M.S. (1998). Species Action plan: Grizzled Skipper *Pyrgus malvae* / Action for Butterflies serie Butterfly Conservation, Wareham, Dorset, England.
- Brereton, T.M. (1997). Ecology and conservation of the butterfly *Pyrgus malvae* (Grizzled Skipper) in south east England / unpublished Ph.D. thesis; University of East London.
- Van Swaay, C.A.M. (2000) *Soortprofiel dagvlindersoort t.b.v. havelgebied Rotterdam: het bruin blauwtje*. Rapport 2000.31, De Vlinderstichting, Wageningen.
- Veling, K. (1999). *Herstelplan Dagvlinders 1999-2002*. Rapport VS98.06, De Vlinderstichting, Wageningen.

Vraag 7: betekenis bottle-neck analyses voor het richtlijnenprogramma (RUHF)

Commentaar bij Bijlage 4:

- 1e punt bij Uitvoering: schrap "extensief" en evt. ook "geleidelijk"; soms zijn intensieve ingrepen vereist (ook in de heide), maar door ze kleinschalig en gefaseerd uit te voeren voorkom je averechtse effecten. Een zo extensief mogelijke aanpak kan juist slecht werken (en is volgens mij hier ook niet zo bedoeld).
- 5e punt "een venige bodem...": formulering sluit niet aan bij bovenstaande

conditie “niet uitvoeren ... indien”; laatste punt idem (ook onder andere maatregelen) => herformuleren

- 2e alinea bij begrazing, 2e zin: Bij begrazing voor herstelbeheer is nutriëntenafvoer een neven doel (want daarvoor is begrazing niet erg effectief), het belangrijkste doel is het tegengaan van de gevolgen van verrijking, nl. het terugdringen van de vergrassing. Dit gebeurt door verwijdering van biomassa en de daaruit resulterende verlaging van de grasproductiviteit (op voedselarme bodems zijn de dominante grassen niet goed tegen begrazing bestand); daarnaast wordt door vertrapping een opener zode gecreëerd. Dit heeft niets met verschraling te maken, maar het doorbreken van de grassendominantie is wel effectief voor heideherstel (zie onderzoek J. Bokdam, WUR). Kortom, graag herziening van dit stuk.
- 3e alinea bij begrazing: voor schaduwplekken zijn ook een paar boomgroepen of struwelen voldoende, daarvoor hoeft niet direct een heel stuk bos te worden meebegraasd.
- Toevoegen bij uitvoering begrazing: in vochtige terreinen alleen zomerbegrazing
- De term ‘natuurlijke begrazing’ is een gruwel. Beter is ‘integrale begrazing’, want het gaat erom dat er over grotere en verschillende ruimtelijke eenheden wordt begraasd. Aangezien de kuddes in de praktijk nooit aan hun lot worden overgelaten is de term ‘natuurlijk’ onjuist en misleidend.

Specifiek voor de duinen:

Begrazing

zie opmerkingen onder vraag 4b (grote parelmoervlinder) en 5.

Bij herstelbeheer om vergrassing te doorbreken is gecompartmenteerde seizoensbegrazing (in hogere dichtheden en over kleine oppervlakten aan te raden. In de Amsterdamse Waterleidingduinen wordt dit in de vorm van zgn. zwervbeweidings met schapen toegepast.

Fluctuaties in de dichtheden van de begrazing zijn gunstig: perioden met lichte overbegrazing afwisselen met perioden van lichte onderbegrazing. Monitoring van de vegetatie kan aangeven of intensivering of extensivering gewenst is.

Hieronder nog twee toepasselijke citaten uit Wallis de Vries & Rossenaar (2000):

“vergrassing (is goed) tegen te gaan door extensieve begrazing; de schapenbegrazing op Eierland en de begrazing door runderen en paarden op het Groote Vlak zijn daartoe geschikt. Runderen en paarden zijn vooral effectief in het terugdringen van vergrassing door hogere grassen zoals duinriet, zandzegge en rood zwenkgras.

Schapen zijn vooral effectief in het open houden van reeds vrij schrale vegetaties, zoals in Eierland het geval is. Op jaarrond basis kan voor de droge duinen (zonder duinvalleien) een dichtheid van circa 0,6 schaap per ha of 0,06 rund/paard per ha worden aanbevolen (zie Wallis de Vries *et al.*, 1999). Dit komt overeen met 1 schaap per 1,7 ha of 1 rund/paard per 16,7 ha.”

“Overbegrazing van duinvalleien kan optreden bij integrale begrazing van droge duinen en natte duinvalleien. De grazers zijn dan geneigd om de duinvallei intensief te gebruiken en het droge duin onbezocht te laten. Beide gevolgen zijn ongewenst. De oplossing ligt in compartimentering. Bij een klein aanbod duinvallei zullen de dieren meer gebruik maken van het droge duin. Een voorstel is om een groot deel van de duinvalleien alleen in de zomerperiode (juni-oktober) te begrazen. Botanisch waardevolle en daardoor kwetsbare delen kunnen dan zo nodig geheel uitgerasterd worden en dan door maaien worden beheerd. “

Verstuiving:

Zoals gezegd behoeft de wijze van uitvoeren nader onderzoek (zie 5)

Enige richtlijnen uit Wallis de Vries & Rossenaar (2000):

- aanwezig geschikt leefgebied van karakteristieke soorten ontzien
- per locatie over een oppervlakte van enige aren de bodem afplaggen tot op het minerale zand
- (een deel van) de pluggen aan de benedenwindse zijde deponeren. Bij overstuiving van dit organische materiaal kunnen zich distelveldjes ontwikkelen die als rijke nectarbronnen fungeren. Dit heeft zich ook ten Westen van het Groote Vlak voorgedaan na de aanleg van de stuifdijk. Zo worden bij geringe kosten voor het

beheer twee vliegen in één klap geslagen: ontwikkeling van pioniervegetatie en vestiging van nectarbronnen in de nabijheid.

Bekalken

zie opmerking onder 5.

Vraag 8: betekenis bottle-neck analyses voor de monitoringopzet (SMPF)

Geen commentaar of aanvullingen.

	Ei-stadium	Larvale en juveniele stadia			Adult stadium		
	Aanwezigheid voorkeurshabitat voor ei-afzet/nestbouw	Autonome ontwikkeling larven/juvenielen, vitaliteit	Aanbod/bereikbaarheid plantaardig voedsel	Thermo-, vocht- en osmoregulatie/activiteitsniveau	Autonome ontwikkeling adult/fysieke conditie, vitaliteit	Aanbod/bereikbaarheid plantaardig voedsel	Contact met andere individuen/populaties
Abiotiek							
Afname zuurgraad	Kp		Dp, Gp, Kp				
Afname watervolume, grondwaterstandsverlaging	Av					Dp, Gp	Dp, Gp
Veranderingen in microklimaat (temperatuur)		Hv			Av		
Vegetatie							
Toename primaire productie, toename successie	Av, Bb, Be, Dp, Gp, Hv, Kp, Kv	Av, Bb	Dp, Gp, Kp			Av, Bb, Dp, Gp, Kv	Dp, Gp
Ophoping organisch materiaal (strooisellaag)	Dp, Gp		Dp, Gp				
Landschapsstructuur							
Afname oppervlakte open/kaal zand	Hv, Kv						
Afname variatie in vegetatiestructuur; verruiging	Dp, Gp, Kp, Kv	Dp, Gp, Kp, Kv		Av			
Afname mozaïekpatronen, randen, overgangen	Av, Be, Hv, Kv				Av		
Overig							Av, Kv

Av: Aardbeivlinder, Bb: Bruin blauwtje, Be: Bruine eikenpage, Dp: Duinparelmoervlinder, Gp: Grote parelmoervlinder, Hv: Heivlinder, Kp: Kleine parelmoervlinder, Kv: Kommavlinder

2B: Enquête F. Bink

I. Duinlandschap

Het duinlandschap strekt zich over een lengte van zo'n 300 km uit van Zeeuws-Vlaanderen tot en met de Waddeneilanden. Er treedt een zuid-noord klimaatgradiënt op die invloed heeft op de samenstelling van de regionale fauna. Tevens is er een gradiënt in kalkgehalte van de bodem, het Renodunale district is kalkrijk en het Waddendistrict kalkarm, de overgang daartussen ligt bij Bergen. Dit verschil in bodemeigenschap heeft invloed op de soortensamenstelling van de vegetaties. Veel ingrijpender is echter de kust-binnenland gradiënt die over een afstand van 0,5 tot 5 km verloopt. Onderdelen van deze gradiënt wordt aangeduid met zeereep, zeeduin, binnenduin en oude strandwal. Daartussen kunnen vochtige duinvalleien gelegen zijn. Op oude, ontkalkte bodems van binnenduin en strandwal kunnen heidevelden aanwezig zijn, op de rijkere bodemtypen het Duineikenbos en het Meidoorn-Berkenbos. Deze klimaat-bodem gradiënt veroorzaakt samen met het bodemreliëf een grote verscheidenheid in vegetatietypen. Het reliëf van de duinen veroorzaakt een variatie in microklimaten van warme en droge zuidhellingen en koele en vochtigere noordhellingen. Al deze verschillen zijn vegetatiekundig te benoemen. Voor het 32 km² grootte gebied van de Amsterdamse Waterleidingduinen bij Zandvoort zijn 77 terrestrische vegetatietypen beschreven (van Til & Mourik, 1999). Het duinlandschap wordt verder gekenmerkt door een grote dynamiek. De natuurlijke veranderingen worden veroorzaakt door aanvoer van zand en verstoven zout vanaf de kust, de secundaire verstuivingen in de duinen, de ontkalking van de bodem en de grondwaterstroming vanuit de hoogste delen van het duingebied. In zijn geheel treedt er een verandering in de begroeiing op in de richting van toename van struweel en bos. De door de mens teweeggebrachte veranderingen zijn ingrijpend geweest en verschillend in de loop van de tijd. De urbanisatie, drinkwaterbereiding en de aanbrenging van beplantingen hebben in recente tijd de grootste veranderingen veroorzaakt.

De kenmerkende fauna van dit dynamische landschap met vele situaties van hoge abiotische stress bestaat voornamelijk uit soorten die zowel tolerant zijn voor fysische stress als een nomadische levenswijze hebben.

II. Dagvlinders van het duinlandschap

In het duinlandschap worden regelmatig nieuwe soorten waargenomen die zich gedurende een of meer generaties daar voortplanten, maar later toch weer verdwijnen. In een aantal gevallen is aan te geven wat eraan de Nederlandse duinen schort of waarom de soort niet tegen het Nederlandse klimaat bestand is. Daarnaast zijn er vier soorten uit het duinlandschap verdwenen die vroeger daarin plaatselijk voorkwamen. Deze soorten kwamen vooral voor in vochtige terreinen met een blauwgrasland-achtige vegetatie. Verder is van zeven soorten de verspreiding in het duinlandschap sterk ingekrompen.

In totaal geselecteerd 49 soorten, met inbegrip van acht incidenteel voorkomende soorten en de uit Nederland verdwenen soorten *rode vuurvlinder*, *duingentiaanblauwtje*, *veldvlekvlinder* en *moerasvlekvlinder*. Selectiecriteria: alle soorten die minstens tien maal waargenomen zijn in het duinlandschap of daar tenminste een generatie hebben voortgebracht.

dikkopjes

002 aardbeiddikkopje	plaatselijk en Waddeneilanden
015 geelsprietdikkopje	bijna overal
016 zwartsprietdikkopje	overal
017 kommadikkopje	vroeger overal, nu Waddeneilanden
018 groot dikkopje	bijna overal

pages

019 koninginpage	incidenteel overal, duinen Zeeuws-Vlaanderen
------------------	--

witjes

023 groot geaderd-witje	vroeger incidenteel
024 groot koolwitje	overal

025 knollenwitje, klein koolwitje	overal
026 geaderd witje	overal
027 resedawitje	incidenteel in Waddendistrict
028 oranjetip	bijna overal
029 boswitje	incidenteel
032 oranje luzernevlinder	incidenteel
033 gele luzernevlinder	incidenteel
035 citroentje	overal
blauwtjes	
037 eikenpage	plaatselijk en Terschelling
039 bruine eikenpage	plaatselijk
043 groentje	Terschelling
045 vuurvindertje	overal
050 bruine vuurvinder	Zeeuwse- en Waddeneilanden
047 rode vuurvinder	vroeger plaatselijk bij Wassenaar
053 zilverblauwtje	overal
058 gentiaanblauwtje	vroeger plaatselijk
064 heideblauwtje	vroeger bijna overal, nu Waddeneilanden
068 bruin blauwtje	bijna overal
075 icarusblauwtje	overal
vossen	
085 dagpauwoog	overal
086 distelvlinder	overal
087 atalanta	overal
088 rouwmantel	incidenteel overal
089 grote vos	vroeger incidenteel overal
090 kleine vos	overal
091 gehakkelde aurelia	bijna overal
092 landkaartje	tegenwoordig bijna overal
parelmoervlinders	
093 keizersmantel	incidenteel Renodunaal
094 grote parelmoervlinder	vroeger overal, nu Waddeneilanden
095 duinparelmoervlinder	vroeger overal, nu plaatselijk en Waddeneilanden
097 kleine parelmoervlinder	overal
102 zilveren maan	vroeger plaatselijk, nu alleen Waddeneilanden
vlekvlinders	
105 veldvlekvlinder	vroeger Renodunaal
113 moerasvlekvlinder	vroeger plaatselijk bij Wassenaar
zandoogjes	
120 heidevlinder	overal
131 bruin zandoogje	overal
132 oranje zandoogje	plaatselijk Renodunaal, Terschelling
134 hooibeestje	overal
139 koevinkje	plaatselijk Rheonodunaal, Terschelling
141 bont zandoogje	overal in Zeeuwse duinen, elders plaatselijk
142 argusvlinder	overal

III Knelpuntenanalyse dagvlinders

Dagvlinders zijn onderling zeer verschillend in hun ecologische relaties. Eenzelfde milieuverandering die ongunstig uitwerkt voor de ene soort kan tot een toename van een andere leiden. De verandering in landgebruik en de algemene tendens van successie in kruidvegetaties naar struweel en bos zijn twee factoren die de sterkste veranderingen in het duinlandschap veroorzaken. Het traceren van de effecten van de aantastingen en van de herstelmaatregelen in het duinlandschap op de dagvlinderfauna kan het beste vanuit de relaties met algemene systeemkenmerken: de patronen en structuren in landschap en vegetaties, de processen die de vegetatieontwikkeling beheersen en tenslotte de veranderingen die er zijn opgetreden in de werking van milieufactoren zoals klimaat, atmosferische depositie, grondwaterbewegingen en begrazing door wild en vee.

In een schema weergegeven:

<i>Patronen en structuren</i>	verscheidenheid en samenhang	dimensies en hiërarchie	levensgemeenschappen en voedselketens
<i>Processen</i>	soligeeen	biogeeen	antropogeeen
<i>Veranderingen</i>	abiotisch	biotisch	werking in de tijd

Bij het speuren naar knelpunten die optreden in het voortbestaan van populaties als gevolg van aantastingen en herstelmaatregelen, is op het niveau van patronen en structuren in vegetatie en landschap de voortplantingsfase het belangrijkste, op het niveau van processen de larvale ontwikkelingsfase en op het niveau van veranderingen het soortenbestand.

In de voorplantingsfase gaat het erom op welke wijze de binding van de vlinder aan bepaalde locaties tot stand komt. Dit kan de visuele oriëntatie op patronen en structuren zijn waaraan tevens aspecten als microklimaat verbonden zijn. Soms kan de aanwezigheid van een voedingsbron (bepaalde bloemen) doorslag geven. Uiteindelijk is de keuze van de plek door de vlinders om er de eieren af te zetten van cruciale betekenis voor de toekomstige generatie.

In de larvale ontwikkelingsfase, in het bijzonder de groeifase van de rupsen, gaat het om de voedingswaarde van de planten. Het is niet alleen de aanwezigheid van de voedselplanten die telt, maar ook de groeiconditie van deze planten ter plaatse. Van belang is in hoeverre de groeicyclus van de plant past bij de ontwikkelingscyclus van de rups. De groeiconditie van de planten wordt aangestuurd door beschikbaarheid van nutriënten in de bodem, de zuurgraad, het bodemvocht en beheerregime. In het bijzonder voor soorten die overwinteren in het rupsstadium in de mos- of kruidlaag, speelt tevens het microklimaat een belangrijke rol. Een extreem microklimaat (dus een open en lage begroeiing) vermindert het risico voor aantasting door pathogenen. Aan procesaspecten kunnen dus ook weer structuuraspecten verbonden zijn.

Veranderingen in het bestand aan soorten van de plaatselijke fauna bieden aanknopingspunten bij de identificatie van zowel de aard van de aantasting als van het ongewenste neveneffect van de herstelmaatregel. Een vergelijking tussen soorten die toenemen en soorten die afnemen kan inzicht geven over de richting van de verandering. Voorbeeld: in het duinlandschap is het een algemeen gebruik dat zandpaden met strooisel afgedekt worden. De betredingsgradiënt in de bermen van 'wilde' zandpaden biedt dikwijls een geschikt milieu voor het bruin blauwtje (een Rode-lijstsoort) dat daar leeft op de duinreigersbek. De vermesting die het aangebrachte strooisel teweegbrengt, verandert op vele plaatsen de reigersbekberm in een brandnetelallee wat tot het plaatselijk verdwijnen van het bruin blauwtje leidt en tot het verschijnen van rupsen van dagpauwoog en kleine vos. Op soortspecifiek niveau kan verder nagegaan worden waar de feitelijke knelpunten kunnen optreden. De verschillen tussen de soorten worden duidelijk wanneer de volgende punten nagelopen worden:

<i>Afhankelijkheid van</i>	voedselplanten	ruimte	ruimtelijke variatie
<i>Tolerantie voor</i>	biotische stress	abiotische stress	onverwachte veranderingen
<i>Vermogen tot</i>	populatiegroei	verkenning ruimte	migratie verre omgeving

De afhankelijkheidsrelatie met voedselplanten leent zich voor een rubricering:

<i>Voedselplanten</i>	<i>aantal en nummers van betreffende soorten</i>	
Bomen	4	037, 039, 088, 089
Struiken	2	023, 035
Struik- en dophei	2	043, 064

Kruiden, diverse	9	002, 019, 045, 050, 047, 068, 086, 105, 113
Viooltjes	5	093, 094, 095, 097, 102
Vlinderbloemigen	4	029, 032, 033, 075
Kruisbloemigen	5	024, 025, 026, 027, 028
Brandnetels	5	085, 087, 090, 091, 092
Grassen, lage	4	017, 120, 134, 142
Grassen, hoge	7	015, 016, 018, 0131, 132, 139, 141
Knoppen, bloemen en vruchten	2	053, 058

IV Enquête

In de instructies voor de enquête van 13 februari 2001 zijn acht vragen geformuleerd inzake de gegevensvergaring over diersoorten in het duinlandschap. Zover mogelijk zijn deze vragen beantwoord in onderstaande paragrafen. Gedetailleerde beschrijvingen per soort worden in een apart document gegeven, volgens het ontwerp van de dagvlinders van het heidelandschap.

1. Karakteristieke duinsoorten

In het Nederlandse duinlandschap komt één soort voor die daarvoor kenmerkend is; de kleine parelmoervlinder (097). Verder is de duinparelmoervlinder (095) en de grote parelmoervlinder (094) tegenwoordig vrijwel beperkt tot het duinlandschap. In het binnenland komen beide soorten alleen nog plaatselijk voor op de Hoge Veluwe en omgeving. De heidevlinder (120) is in het duinlandschap een opvallende bewoner van de zeeduinen en van schrale grazige plekken van de binnenduinen en oude strandwallen. De kultuurvolgers groot koolwitje (024) en knollenwitje (025) komen in het dynamische duinlandschap in hun oorspronkelijk milieu voor. De beide nomadische soorten leven er vooral in de zeereep en zeeduinen en op verrijkte plekken in het gehele duingebied.

De kleine parelmoervlinder komt in het gehele Nederlandse duingebied permanent voor. Elders worden door het gehele land van tijd tot tijd wel vlinders gezien, maar er is in het binnenland geen terrein waar deze soort permanent voorkomt. In de warme zomer van 1947 waren de vlinders zo talrijk, dat de soort over het gehele land en zelfs in de stedelijke gebieden waargenomen werd. In Engeland worden wel regelmatig immigranten waargenomen, maar daar kan de soort nergens standhouden. In Denemarken is het eveneens een soort van de duinfauna, evenzo in Vlaanderen maar in Frankrijk van braakakkers en schrale graslanden.

De kleine parelmoervlinder is blijkbaar in Nederland gebonden aan het mesoklimaat van het duinlandschap dat gekenmerkt wordt door een mozaïek van warme en droge plekken op de zuidhellingen van de heuvels. Hoewel nomadisch van aard en trekkend van plek tot plek, biedt het duinlandschap voldoende ruimte om de kleine parelmoervlinder als vaste bewoner te kunnen hebben. Naar schatting is voor een duurzame instandhouding van een populatie een gebied van minstens zo'n 2,6 km² nodig, in zeer gunstige situatie kan mogelijk 1,3 km² toereikend zijn, maar in ongunstige is naar verwachting wel 5 km² nodig. De drie tot vier generaties die per jaar elkaar opvolgen, ontwikkelen zich op verschillende locaties. De soort kan zich daardoor goed handhaven in een dynamisch landschap. De kleine parelmoervlinder benut vrijwel alle voorkomende soorten viooltjes als voedselplant voor de rupsen. Verlaten akkers waarop het akkerviooltje gedurende korte tijd overvloedig voorkomt, zijn geschikt voor massale vermeerdering gedurende een tot twee generaties.

De overige soorten die kenmerkend voor het duinlandschap genoemd kunnen worden, zijn de bewoners van schrale graslanden, zoals aarbeidikkopje (002), kommadikkopje (017), bruine vuurvlinder (050) en bruin blauwtje (068). Geen van deze soorten is echter exclusief aan het duinlandschap gebonden.

De dagvlinderfauna laat geen opdeling zien in soortensamenstelling naar kalkrijke en kalkarme duinen, maar wel naar gradiënt zeeduinen, binnenduinen, binnenduinrandbossen en oude strandwallen.

2. Referentiegebieden

In Nederland: Voornes duin, Amsterdamse Waterleidingduinen, duinen bij Egmond aan Zee, Terschelling

In Frankrijk: Normandië; Saint-Germain plage, réserve naturelle Mare de Vauville
Pas-de-Calais; Ambleteuse
In Denemarken: Jutland; ?Skallingen, ?Hvisbjerg Klit

3. Knelpunten per stadium en type aantasting

Bij dagvlinders zijn knelpunten in het algemeen te traceren in het stadium dat de vlinders zich voortplanten en in de periode dat de rupsen zich voeden. In het voortplantingsstadium speelt de selectie van de vlinders op plantensoorten, vegetatiebeeld, ruimtelijke patronen en microklimaat. Vereenvoudiging van de ruimtelijke heterogeniteit door verruiging, vergrassing, verbossing, maar ook door maaien en intensief beweiden, reduceert het aantal soorten van de plaatselijke fauna. De knelpunten die optreden in relatie met plantensoorten en vegetatiestructuur zijn te herleiden tot de vegetatiekundige aspecten van de aantasting van het duinlandschap. Relaties tussen vlinderpopulatie en chemisch-fysische veranderingen van het milieu behoren daarom tot het onderzoekerterrein van vegetatiekundigen. Tot de competentie van de faunadeskundigen behoort alleen de beschrijving van de relatie insect en voedselplant. De relaties met ruimtelijke patronen en microklimaat leiden naar de fysiognomie van landschap en vegetatie en het gevoerde beheer.

Knelpunten in het voortplantingsstadium m.b.t. structuurpatronen

De structuur van de vegetatie (hoogte, dichtheid, gelaagdheid en soortensamenstelling) wordt vooral bepaald door de primaire biomassa-productie en deze op zijn beurt door de bodemvruchtbaarheid. Alle invloeden die de bodemvruchtbaarheid doen veranderen, brengen structuurveranderingen in de vegetatie teweeg. Daarnaast wordt de structuur sterk beïnvloed door herbivoren en maatregelen door de mens. Patronen komen tot stand door plaatselijke verschillen in de genoemde factoren.

- Grazige, lage vegetaties met duidelijke structuurpatronen

Iedere vorm van verhoging van de primaire productie werkt ongunstig uit. Dit kan zowel door een verhoogde toestroom van nutriënten zijn, als door een verminderde afvoer. De vegetatie wordt gewoonlijk hoger en compacter en de ruimtelijke verschillen vervagen. Voor de volgende soorten is dit een knelpunt:

(002) aardbeidikkopje, (017) kommadikkopje, (045) vuurvlindertje, (050) bruine vuurvlinder, (068) bruin blauwtje, (075) icarusblauwtje, (094) grote parelmoervlinder, (095) duinparelmoervlinder, (097) kleine parelmoervlinder, (102) zilveren maan, (120) heidevlinder, (134) hooibeestje, (142) argusvlinder.

- Grazige, hoge vegetaties en ruige zomen

Verhoging van de primaire productie heeft in deze vegetatietypen veel minder effect, maar bij beweiding met runderen kunnen deze preferent begraasd worden waardoor er negatieve effecten optreden bij soorten die aan deze vegetatietypen gebonden zijn. Overeenkomstige effecten treden op bij een maaibeheer dat in hoog zomer uitgevoerd wordt. Voor de volgende soorten is dit een knelpunt:

(015) geelsprietdikkopje, (016) zwartsprietdikkopje, (018) groot dikkopje, (131) bruin zandoogje, (132) oranje zandoogje, (139) koevinkje, (141) bont zandoogje

Knelpunten in het groeistadium m.b.t. voedselplanten

De verschillende vlindersoorten kunnen op twee manieren een relatie met voedselplanten hebben; of de rupsen leven op algemeen voorkomende planten die een groot aandeel in de vegetatiesamenstelling hebben, of zij leven op planten die schaars voorkomen of slechts een zeer gering aandeel in de vegetatie hebben. In het eerste geval zijn knelpunten in verband te brengen met groeicondities van de planten (synchronisatie in groeicycli), in het tweede geval vooral met de abundantie en het verspreidingspatroon. De knelpunten van de vlindersoorten die leven van planten die in grote massa's voorkomen, zijn verbonden met veranderingen in bodemvruchtbaarheid, soms zelfs op het niveau van verandering in nutriëntencompositie en invloed van abiotische stress. In deze gevallen spelen vaak relaties die aan de aandacht van de vegetatiekundige ontsnappen. Voor de soorten die

gebonden zijn aan plantensoorten die in lage dichtheden voorkomen, zijn de knelpunten vooral in verband te brengen met de populatiedynamiek van deze planten. In deze gevallen gaat het om de respons van de plantensoorten op de milieuveranderingen en de beoordeling van de causale relatie ligt geheel op het terrein van de vegetatiekundigen.

Voedselgilden van gebruikers van massaal voorkomende planten

- Gilde van de eters van lage grassen zoals buntgras, zandstruisgras en schapegras
De leden van dit gilde leven in systemen met lage primaire productie, de vegetaties zijn open van structuur en vaak is daarin kale bodem aanwezig. Dit gilde reageert sterk negatief op verhoging van de primaire productie. Het betreft de soorten:

(017) kommadikkopje, (120) heidevlinder, (134) hooibeestje

- Gilde van de eters van hoge grassen zoals duinriet, gladde witbol, kweek en kropbaar

De leden van dit gilde leven in systemen met matige tot vrij hoge productie, de vegetaties zijn vaak hoog en gesloten. Verhoging van de primaire productie heeft weinig invloed en is soms zelfs positief. Het betreft de soorten:

(015) geelsprietdikkopje, (016) zwartsprietdikkopje, (018) groot dikkopje, (131) bruin zandoogje, (132) oranje zandoogje, (139) koevinkje, (141) bont zandoogje

- Gilde van eters van hei

De populatiedynamiek van de leden van dit gilde vertoont vaak fluctuaties die samenvallen met jaarlijkse verschillen in groeicondities van de planten. De oorzaak van het verdwijnen van het heideblauwtje uit de duinen van Noordholland is nog niet duidelijk. Het betreft de soorten:

(043) groentje, (064) heideblauwtje

Voedselgilden van gebruikers van kruidachtige plantensoorten

Vele ganzeriksoorten en dauwbraam onder speciale condities:

(002) aardbeidikkopje

Schapenzuring en veldzuring:

(045) vuurvindertje, (050) bruine vuurvinder

Reigersbek en ooievaarsbek:

(068) bruin blauwtje

Viooltjes

(094) grote parelmoervlinder, (095) duinparelmoervlinder, (097) kleine parelmoervlinder, (102) zilveren maan

Rolklaver, hazenpootje e.a.:

(075) icarusblauwtje

Kruisbloemigen; zeeraket, zandkool, torenkruid, look-zonder-look e.a.:

(024) groot koolwitje, (025) knollenwitje, (026) geaderd witje, (028) oranjetip

Brandnetel:

(085) dagpauwoog, (087) atalanta, (090) kleine vos, (091) gehakelde aurelia, (092) landkaartje

Van de dagvlinders die uit het duinlandschap verdwenen zijn, kunnen de volgende oorzaken en knelpunten achterhaald worden.

A. Het verdwijnen van het geschikte milieu door urbanisatie, ontwatering en drinkwaterbereiding:

rode vuurvinder (047), zilveren maan (102), moerasvlekvinder (113)

Deze drie soorten kwamen voor in blauwgrasland-achtige duinvegetaties bij Wassenaar.

B. Het verdwijnen van de waardplant:

gentiaanblauwtje (058)

Het duingentiaanblauwtje (*Maculinea alcon arenaria*) kwam tot 1982 voor op kruisbladgentiaan in de binnenduinen van Meijendel en omgeving van Wassenaar. De plant heeft zich wel gehandhaafd in de zeeduinen, maar daar kwam het gentiaanblauwtje niet voor. Op de plaatsen waar vroeger de kruisbladgentiaan en het

gentiaanblauwtje voorkwamen, is de vegetatie sterk veranderd door verschillende oorzaken. De symptomen duiden op verruiging, verzuring maar ook verschraling. Op Terschelling zijn in 1957 en 1962 gentiaanblauwtjes (*M. alcon ericae*) waargenomen op plaatsen met klokjesgentiaan in de vochtige heideterreinen. Intensief speurwerk door Zumkehr in de jaren negentig heeft echter geen nieuwe waarnemingen van de soort opgeleverd.

C. Verandering van het landschap:

veldvlekvlinder (105)

De soort kwam bijna in het gehele duingebied voor ten zuiden van Wijk aan Zee. In het noordelijke deel was hij aanwezig tot 1915, in het zuidelijk deel (Walcheren) tot na 1939. Het is een karakteristieke soort van het Zeedorpenlandschap en hoewel het landschapstype niet geheel verdween, is het waarschijnlijk in oppervlakte zoveel afgenomen dat de soort zich niet heeft kunnen handhaven. Hoewel de directe relaties voor deze soort eenvoudig zijn: de waardplant is smalbladige weegbree, de biotoop triviaal open grasland van Raaigrasvegetatie (*Festuco-Galietum trifoliosum*) en Fakkelgrasvegetatie (*Phleo-Tortuletum clidonietosum*), blijkt de habitat qua ruimte en ruimtelijke verscheidenheid toch niet zo verbreid voor te komen en bovendien snel te verdwijnen zodra beweiding gestaakt wordt.

Overeenkomsten en verschillen met knelpunten in het heidelandschap

In het heidelandschap wordt getracht een oude toestand te handhaven door een langzaam voortgaande successie regelmatig terug te zetten. In het duinlandschap gaat het om een vormingsproces gaande te houden, waarbij erop gelet wordt dat de jongere successiestadia kwantitatief goed vertegenwoordigd blijven. In beide gevallen streeft men naar een zo groot mogelijke verscheidenheid aan vegetatietypen die in het landschapstype mogelijk zijn. De gemeenschappelijke dagvlindersoorten van het heidelandschap en duinlandschap zijn vrijwel beperkt tot de leden van de gilden van de eters van lage grassen, heisoorten en zuring. De knelpunten van deze soorten liggen voor beide landschappen vrijwel gelijk.

4. Knelpunten per stadium voor uitvoering herstelmaatregelen

In het algemeen veroorzaakt de uitvoering van herstelmaatregelen als kappen, plaggen en het in verstuiwing brengen, een verandering van het landschap en in de structuur- en soortensamenstelling van de vegetatie. Knelpunten zijn te verwachten in het voortplantingsstadium, in het bijzonder in de periode dat de eieren afgezet worden en in het groeistadium wanneer de omstandigheden van de voedselplanten van belang zijn.

Indien de maatregelen worden uitgevoerd in terreinen die door verruiging en struweelontwikkeling reeds hun karakteristieke duinfauna verloren hebben, is een afweging in de uitvoering van de maatregel niet relevant meer. Er kan dan alleen sprake zijn van een gewenste inrichting van het terrein in relatie tot potenties voor de fauna. In het geval dat de oorspronkelijke fauna nog wel vertegenwoordigd is, moet de uitvoering van de maatregel gefaseerd worden uitgevoerd met inachtneming van de benodigde oppervlakten en variatie die nodig zijn om populaties te kunnen laten overleven.

Wordt er een maaibeheer geïntroduceerd, dan is de keuze van de maaidatum van belang. Het optimale tijdstip van maaïen is voor iedere soort verschillend en houdt verband met stadia in ontwikkelingscycli waarin deze ingreep het beste overleefd wordt. Een vuistregel is dat maaïen tussen half september en half oktober voor de meeste soorten het beste uitpakt. Daarnaast is een ongunstig effect op de fauna (maar ook op de flora) vooral het gevolg van de wijze waarop er gemaaid wordt. De aard van de gebruikte machines (wieldruk, motorvermogen, aantal malen berijden van het terrein) bepaalt de mortaliteit onder de fauna bij de uitvoering van de maatregel.

Ten aanzien van het introduceren van een beweidingsbeheer moet een beoordeling op de concrete situatie gebaseerd worden. Bovendien moet rekening gehouden worden met de zeer lange periode die nodig is voordat het uiteindelijke effect meetbaar is. De drie fasen in de ontwikkeling zijn:

1e - vernieling van de vegetatie gedurende de eerste 3 tot 5 jaar,

- 2e - instellen van een begrazingspatroon van intensief begraasd en extensief begraasd of onbegraasd na 4 tot 10 jaar, afhankelijk van terreintype en soort vee dat ingezet wordt,
- 3e - verandering in de soortensamenstelling van de vegetatie die samenhangt met graasintensiteit, strooiselomzetting en bodemontwikkeling na 20 tot 30 jaar.
- Het termijn waarop de uiteindelijke uitwerking van een begrazingsbeheer beoordeeld kan worden, ligt dus ver buiten het bereik van de onderzoekstermijn. Positieve effecten op de dagvlinderfauna op korte termijn zijn alleen te verwachten bij soorten die gebonden zijn aan lage vegetaties en waardplanten die gunstig reageren op verstoring. Indien in het terrein op het tijdstip van de introductie van de beweiding nog belangrijke soorten voorkomen, is het zaak om na te gaan welke delen het vee preferent gaat begrazen en of daarmee de levensomstandigheden van deze soorten in het gedrang komen.

5. Kennislacunes

Er zijn twee aspecten die bij het afstemmen van maatregelen op levensvoorwaarden van dagvlinders voor de praktijk het belangrijkste zijn: de kwalitatieve en kwantitatieve maten van ruimte en ruimtelijke verscheidenheid (vegetatiestructuren en -patronen) en kwalitatieve en kwantitatieve grootheden van de voedselplanten. De kennis op dit gebied is gebaseerd op anekdotisch verzamelde gegevens zodat nu nog slechts schattingen en globale aanduidingen gehanteerd kunnen worden. Daarnaast is de vertaling naar hanteerbare grootheden van ruimtelijke patronen en schalen waarop de maatregelen worden uitgevoerd nog onvoldoende uitgewerkt. Voor de praktijk is nodig dat van een aantal soorten gelijktijdig de levensvoorwaarden in beschouwing genomen kunnen worden zodat duidelijk wordt hoe een aantasting of de uitvoering van een herstelmaatregel voor een groep van soorten uitpakt. Het gaat hier om een hiërarchie in de schalen van patroon- en structuurkenmerken van de soortspecifieke habitatten die binnen een terrein aanwezig kunnen zijn. De methode die hiervoor ontwikkeld moet worden, zal tevens toepasbaar moeten zijn voor andere diergroepen zodat voor de fauna in zijn geheel richtlijnen gegeven kunnen worden die voor de terreinbeheerders en werkuitleverders te hanteren zijn.

Een belangrijke praktijkvraag is hoe het beste het voortbestaan van een lokale populatie gewaarborgd kan worden bij de uitvoering van maatregelen; het ontzien van een groot terreindeel of vele kleinere delen waarin een soort in metapopulatieverband zou kunnen overleven. Mogelijk kan met behulp van het programma LARCH hiervoor modellen opgesteld worden voor een reeks van soorten die verschillen in populatiedichtheid, -stabiliteit en migratievaardigheid.

Op het gebied van de autecologische kennis van de vlindersoorten zelf schort het in het bijzonder aan kennis over de totstandkoming van de locatiekeuze door de vrouwelijke vlinders bij het afzetten van de eieren. Uit transectwaarnemingen komen weliswaar gegevens over concentratiepatronen, maar deze kunnen misleidend zijn als niet goed onderkend wordt of dit met het territoriale of samenscholende gedrag van mannetjes te maken heeft, dan wel met verkennende vrouwtjes.

6. Bronnenonderzoek

Er zijn geen onderzoekgegevens beschikbaar over causale relaties tussen achteruitgang van soorten en atmosferische verontreiniging, verdroging en verandering in wijze van beheer. Wel zijn er een reeks van waarnemingen waarbij correlaties te duiden zijn, in het bijzonder van veranderingen in beheer. Een effectbeschrijving per ontwikkelingsstadium kan dus niet gegeven worden. Op basis van autecologische kennis van de afzonderlijke soorten kunnen slechts verwachtingen gegeven worden van mogelijk causale relaties. Zo kan het effect van maaien op een bepaald tijdstip voorspeld worden op grond van de kennis van de ontwikkelingscyclus van de vlindersoort. Dit gegeven wordt toegepast in het voorspellingsprogramma VLINDEREXPERT, ontwikkeld bij het IBN.

In het kader van onderzoek naar effecten van verandering in groeiomstandigheden van voedselplanten voor rupsen, zijn op het voormalige IBN een reeks van experimenten uitgevoerd. De planten werden onderworpen aan verschillende niveau's van stikstofvoeding waarbij de veranderingen in chemische samenstelling van de bladeren gemeten werd en tevens de groei van rupsen die zich op de proefplanten

ontwikkelden. Er werden experimenten uitgevoerd met grote vuurvlinder, heideblauwtje, hooibeestje, argusvlinder en bont dikkopje. Voor een deel zijn de resultaten gepubliceerd in Bink (1986), Bink & Siepel (1996) en Soontjens & Bink (1997). Uit de experimenten bleek dat grote veranderingen in de chemische samenstelling van de planten toch maar vrij geringe veranderingen in groeisnelheid en bereikt popgewicht tot gevolg hadden. (Het popgewicht heeft verband met de vruchtbaarheid van de vlinders, hoe zwaarder de pop, des te meer eieren kunnen de vlinders produceren.) Dit betekent dat het directe effect van verhoogde stikstofdepositie en verrijking van de bodem op de ontwikkeling van rupsen moeilijk te meten is. Het indirecte effect is echter goed aantoonbaar in correlatief onderzoek. Autecologische informatie gebaseerd op kweekexperimenten en aanvullende veldwaarnemingen, wordt in een gestandaardiseerde vorm gegeven in Bink 1992. Voor historische verspreidingsgegevens is men aangewezen op Lempke 1954-1957, voor historische en vrij recente op Tax 1989 en voor actuele op Zumkehr 1994, Vlinderwerkgroep Friesland 2000 en KNNV Dagvlinderwerkgroep Zuid-Kennemerland 1995-2000.

Bronnen

- Bink, F.A. 1986. Acid stress in *Rumex hydrolapathum* (Polygonaceae) and its influence on the phytophage *Lycaena dispar* (Lepidoptera; Lycaenidae). *Oecologia* 70: 447-451.
- Bink, F.A. 1992. *Ecologische atlas van de dagvlinders van Noordwest-Europa*. Schuyt & Co, Haarlem.
- Bink, F.A. 2000. Praktische benadering bij herintroductie van insecten. *Entomologische Berichten, Amsterdam* 60: 96-106.
- Bink, F.A. & Siepel, H. 1996. Nitrogen and Phosphorus in *Molinia caerulea* (Graminae) and its impact on the larval development in the butterfly-species *Lasiommata megera* (Lepidoptera: Satyridae). *Entomologia Generalis* 20: 271-280.
- KNNV Dagvlinderwerkgroep Zuid-Kennemerland, 1995. *Voorlopige Atlas van de Dagvlinders van Zuid-Kennemerland*.
- KNNV Dagvlinderwerkgroep Zuid-Kennemerland, 1997-2000. *Verslag Dagvlindermonitoring 1996-1999*.
- Kuchlein, J.H. & Vos, R.de 1999. *Geannoteerde naamlijst van de Nederlandse vlinders*. Backhuys Publishers, Leiden.
- Lempke, B.J. 1953-1957. Catalogus der Nederlandse Macrolepidoptera. *Tijdschrift voor Entomologie*, 96: 239-305; 97: 301-345; 98: 283-345; 99: 155-216; 100: 427-487.
- Soontjens, J. & Bink, F.A. 1997. Developmental response of *Coenonympha pamphilus* (Lepidoptera: Satyrinae) to differences in nitrogen and water content of grasses. *Proceedings Experimental and Applied Entomology*, N.E.V. Amsterdam, vol. 8: 29-36.
- Stoltze, M. 1994. *An annotated atlas of the Danish butterflies*. Thesis University of Copenhagen.
- Tax, M.H. 1989. *Atlas van de Nederlandse dagvlinders*. Vlinderstichting / Vereniging tot Behoud van Natuurmonumenten in Nederland, Wageningen, 's-Gravenland
- Til, M.van & Mourik, J. 1999. *Hiëroglyfen van het zand. Vegetatie en landschap van de Amsterdamse Waterleidingduinen*. Gemeentewaterleidingen Amsterdam.
- Vestergaard, D.A. 1970. De ruimtelijke diversiteit van de dagvlinderfauna (Lep. Rhopalocera) in het kustgebied van Voorne. *Entomologische Berichten, Amsterdam*, 30: 236-240.
- Vlinderwerkgroep Friesland & De Vlinderstichting 2000. *Dagvlinders in Fryslân*. Friese Pers Boekerij, Leeuwarden; KNNV, Utrecht.
- Zumkehr, P. 1994. *Dagvlinders van Terschelling*. Uitgeverij van Gorcum & KNNV Terschelling.

7. Consequenties voor huidig richtlijnen programma

Rekening houden met de fauna bij de uitvoering van maatregelen betekent het terrein beschouwen in zijn landschapsecologische samenhang en oog hebben voor de betekenis van variatie binnen het terrein. Het kenmerk van het duinlandschap is het mozaïekkarakter van het complex van uiteenlopende vegetatietypen. De schaal waarop dit mozaïekpatroon optreedt wordt bepaald door de geomorfogenetische

processen en de betekenis die dit heeft voor de fauna hangt samen met de oppervlakten en combinaties van de vegetatietypen die hiermee samenhangen. Verder vormen de terreindelen een stelsel van samenhangende ecosystemen. Het aanbrengen van veranderingen in het ene zal vaak effect hebben in het aangrenzende. Het opstellen van richtlijnen voor bijstelling van de uitvoering van maatregelen is in het duinlandschap slechts in concrete situaties realistisch en zinvol. Naarmate het terrein eenvoudiger is en een historische achtergrond heeft van verstoringen (vergravingen) of agrarisch gebruik, kunnen gemakkelijker algemene richtlijnen gegeven worden die overeenkomen met die voor andere landschapstypen. De praktisch uitvoerbare knelpuntenanalyse heeft betrekking op relaties in de voortplantingsfase met structuurpatronen van de vegetatie (ruimte en verscheidenheid) en enkele plantensoorten en in de groeifase met verspreidingspatroon en conditie van de voedselplanten. Voor bepaalde vlindersoorten is een vegetatiekundige ondersteuning bij het inventariseren van de waardplanten zeer doelmatig bij de knelpuntenanalyse. Voorbeeld: de parelmoervlinders en hun relatie met viooltjes. Uit een knelpuntenanalyse van voortplantingsperiode en groeiperiode volgt altijd een onderkenning van de soortspecifieke perioden van verhoogde gevoeligheid en relatieve tolerantie ten aanzien van de tijdstippen van uitvoering van maatregelen.

8. Consequenties voor opzet van monitoring

De gangbare methode van monitoring van dagvlinderpopulaties is het wekelijks tellen van vlinders langs een transect op geschikte waarnemingsdagen. Waargenomen concentraties van vlinders van een bepaalde soort duiden op een soortspecifieke relatie met de betreffende secties in het transect. Dit gegeven biedt een aanknopingspunt voor een bepaling van de preferentie voor een bepaald vegetatie-structuurpatroon. De feitelijke preferentie van de soort voor een bepaald terreindeel zal echter nader onderzocht moeten worden d.m.v. het meten van het structuurpatroon van de vegetatie, de positie in het landschap en de aanwezigheid van voedselplanten. Vervolgens kan de invloed van het beheer getraceerd worden die bijgedragen heeft tot het ontstaan van de situatie. De gebruikelijke monitoring kan slechts ter oriëntatie dienen. Voorbeeld: in een duinterrein van 30 ha wordt beweiding toegepast, op 1 ha daarvan komt een concentratie van een vlindersoort voor. Dan is de uitspraak dat beweiding een goede maatregel is voor de betreffende vlindersoort niet steekhoudend. Het voorkomen is in de eerste plaats gebonden aan de terreineigenschappen ter plekke en in hoeverre daarin het grazen van het vee ten gunste stuurt, is een aparte vraag. Het uiteindelijke antwoord kan best luiden dat de vlindersoort daar ondanks en niet dankzij de beweiding een populatie in stand kan houden.

Gezien de complexiteit van het duinlandschap is in feite alleen een zinvolle monitoringopzet te formuleren door op basis van de voorgenomen ingreep een verwachting op te stellen van veranderingen in het landschap, de vegetatiestructuur en de patronen daarin, met speciale aandacht voor de daarin optredende plantensoorten die als foerageer- of als waardplant een rol spelen. Voor de monitoring kunnen dan de locaties gekozen worden waar ten aanzien van bepaalde soorten de verwachtingen het hoogst gespannen zijn.

Voor de dagvlinderfauna van het duinlandschap komen alleen de klassieke 'vlinderroutes' en de karteringen van de verspreiding van de vlinders in aanmerking, daar geen van de soorten waar het om gaat in hun larvale stadia kwantitatief zijn op te sporen.

2C: Brainstorm DAGVLINDERS, 8 mei 2001

Aanwezig: Michiel Wallis de Vries (MWdV; Vlinderstichting), Frits Bink (FB), Chris van Turnhout (CvT; St. Bargerveen), Suzanne Stuijtzand (SS; St. Bargerveen; notulen), Marijn Nijssen (St. Bargerveen) en Hans Esselink (St. Bargerveen).

CvT en SS hebben een enquête opgesteld, waarin de problematiek rond ver-thema's (verzuring, vermesting en verdroging) en beheer voor duinfauna aan de orde wordt gesteld. Deze enquête is door deskundigen voor verschillende diergroepen ingevuld. Van een aantal diergroepen, te weten: vogels, reptielen, amfibieën, dagvlinders, libellen en watermacrofauna, is volgend op deze 'enquêteronde' een brainstormsessie met verschillende deskundigen gehouden, om zodoende nog dieper op de problematiek in te kunnen gaan. De enquête vormde de leidraad tijdens deze brainstorm. De belangrijkste vragen tijdens de brainstormen zijn welke soorten karakteristiek zijn voor de duinen, en welke bottlenecks er bestaan voor de fauna in relatie tot ver-thema's en beheer. Tevens willen we weten welke kennislacunes er bestaan. Onderstaand verslag vormt een aanvulling op de enquêtes ingevuld door Michiel Wallis de Vries en Frits Bink.

Verschillen tussen duinen en heide

Hoewel er veel overeenkomsten zijn tussen duin en heide, bestaan er ook wezenlijke verschillen, die van belang zijn voor de vlinderfauna. Zo is in de duinen van nature meer variatie in vegetatietypen op korte afstand dan op de heide. Tevens speelt in de duinen verstuiving een belangrijkere rol. Hoewel bedreigde dagvlinders niet in de eerste fasen van primaire successie te vinden zijn, komen ze wel voor in de eerste fasen van (kleinschalige) secundaire successie (na secundaire verstuiving of overstuiving door konijnenactiviteit, lokaal intensieve begrazing, vroegere akkerbouw, graafwerkzaamheden e.d.). Daarin komen de Duin- en Hondsviooltjes van de Parelmoervlinders en het Schapegras van Komma- en Heivlinder voor. Na grootschalige verstuivingen duurt het lang voordat de vegetatietypen geschikt zijn. De Heidevlinder is één van de eerste soorten, en die verschijnt pas zo'n 10 tot 15 jaar na verstuiving. Voor Parelmoervlinders geschikte vegetaties ontstaan pas na ongeveer 50 jaar.

Ook heeft het Konijn in de duinen een grotere invloed dan op de heide (kort houden vegetatie, graverijen en daardoor omhoog brengen gebufferd materiaal, goed voor viooltjes etc.)

Dagvlinders van de duinen

Van de dagvlinders is relatief (!) veel bekend. Verspreidingsgegevens zijn al bekend vanaf 1870, en de vlinders worden systematisch gemonitord vanaf 1990. Met name in de Amsterdamse Waterleidingduinen (AWD) worden veel routes gemonitord. Van de Wadden is relatief weinig bekend. De hoge soortenrijkdom zoals die voorkwam in het *Violo-Corynephorum* is eigenlijk verdwenen. Alleen op Texel zie je deze nog (Eierlandse duinen, met viooltjes en korstmossen), hier komt bijvoorbeeld de Grote parelmoervlinder nog voor. Ook Terschelling is rijk aan vlinders (ook hier de Grote parelmoervlinder); hier komen duinheide en viooltjes nog veel in de buitenduinen voor. Op de Wadden is alleen het buitenduin dermate kalkhoudend dat viooltjes aanwezig kunnen zijn. Deze zone is daarmee veel smaller dan in het Renodunaal district, en dus ook gevoeliger. De achteruitgang van vlinders van de duinen is wel begonnen in het kalkrijke district (jaren '50 en '60, op Wadden pas vanaf jaren '70), maar dit is waarschijnlijk door andere oorzaken dan atmosferische depositie ontstaan (oa myxomatose eerder uitgebroken, minder dynamiek waardoor er minder pionierssituaties zijn ontstaan.). Ook de oorlog heeft invloed gehad op de vastelandsduinen. In de 2^e Wereldoorlog zijn langs de hele kuststrook bunkers gebouwd en mijnvelden aangelegd, waarna de duinen zijn afgesloten. Voor lange tijd is er toen geen beheer geweest. Er is (tegenwoordig) nauwelijks verschil te ontdekken in vlindersamenstelling tussen de kalkarme en de kalkrijke duinen. Er zijn geen aanwijzingen dat het nu op de Wadden slechter gaat met de vlinderstand dan op het vasteland, ondanks de sterkere vergrassing en het beperktere bloemaanbod.

Tot de eerste helft van de 20^e eeuw kwam de Veldparelmoervlinder nog in de duinen voor. Deze soort is uit Nederland verdwenen met de achteruitgang in het Normandische Zeedorpenlandschap. In Frankrijk wordt deze soort nog regelmatig aangetroffen bij het Zeedorpenlandschap rond Ambleteuse (uienteelt). Met de opkomst van het toerisme zal de Veldparelmoervlinder het waarschijnlijk ook hier moeilijker gaan krijgen.

Bottlenecks

Soorten die achteruitgaan maken vaak hun ontwikkeling naar imago door in het voorjaar. Ze overwinteren als ei of als rups (MWdV).

microklimaat

Alhoewel niet specifiek genoemd in de enquête, speelt het microklimaat waarschijnlijk een zeer grote rol voor de vlinders (wordt in enquête MWdV onder 'beperkt aanbod van voorkeurs habitat voor eiafzet en ontwikkeling van de rupsen' gevat). Waarschijnlijk is de keuze van het vrouwtje voor een bepaalde plek voor de eiafzet gebaseerd op een bepaald microklimaat. Zowel de ontwikkeling van de eieren als die van de rupsen worden waarschijnlijk sterk bepaald door het microklimaat. Onderzoek hiernaar ontbreekt echter (MWdV).

achteruitgang waardplanten

Het verminderde aanbod aan viooltjes is een belangrijke bottleneck voor de karakteristieke parelmoervlinders. Vermoedelijk zijn de viooltjes afgenomen door verzuring en vergrassing.

voedselkwaliteit

Ook een vermindering in voedselkwaliteit is voor vlinders van belang. Zo is een verslechtering van de kwaliteit van Buntgras aan de oostkant van de Amsterdamse Waterleidingduinen slecht geweest voor de Heidevlinder. Deze soort heeft vanaf september voedsel nodig, in tegenstelling tot bv. de Kommavlinder, die pas in het voorjaar fourageert, wanneer de voedselkwaliteit juist goed is. Het blijkt in de praktijk echter zeer moeilijk om deze voedselkwaliteitshypothese experimenteel aan te tonen (FB). Van de Bruine vuurvlinder is experimenteel vastgesteld dat de ontwikkeling en overleving van de rupsen negatief worden beïnvloed door een verhoogd (!) stikstofgehalte van de voedselplant (Fischer et al. 2000, Oecologia 124: 235-241.). In de praktijk zullen echter andere planten ook profiteren van het verhoogde stikstofaanbod, zodat de vlinder eerder gehinderd zal worden door ongunstige veranderingen in het microklimaat. (De voedselplant zal eerder verdrongen worden door vergrassing, wat vervolgens tot een nivellering van het microklimaat leidt.) Naschrift MN: Bij (lichte) verzuring treedt vermossing op. Viooltjes en Buntgras worden in dat geval niet verdrongen, maar zijn waarschijnlijk door een lage voedselkwaliteit toch niet meer geschikt.

Het is bekend dat de groeicyclus van planten verandert onder invloed van vermesting. Dit zal voor de bloem anders zijn. Zo wordt de bloeiinductie van Buntgras door de daglengte bepaald. Aan de andere kant kunnen ver-factoren wel invloed hebben op het 'wel of niet' bloeien van een plant. Ook is er invloed op de snelheid van afsterven na de bloei.

vermossing en vergrassing

Vermossing met Grijs Kronkelsteeltje is voor vlinders negatief, omdat Buntgras en Schapezuring verdrongen worden, een dikke strooisellaag ontstaat en stukjes open zand afnemen. (De effecten van de achteruitgang van korstmossen zijn onbekend.) Met name op de Waddeneilanden vormt vermossing met Grijs kronkelsteeltje een groot probleem, evenals lokaal in de ontkalkte binnenduinen van de vastelandsduinen. Op andere plekken in de vastelandsduinen zijn hoge grassen (dus vergrassing) concurrentiekrachtiger dan het Grijs kronkelsteeltje (Duinriet, Zandzegge, Rood zwenkgras).

Beheer

begrazing

Positieve effecten van begrazing zijn vooral te verwachten bij pioniersoorten van open vegetatietypen, zoals de Kleine parelmoervlinder, Bruin blauwtje en de Kleine vuurvlinder (bv. Zeeduinen, Eiland van Rolvers, Meijendel). De begrazingsevaluatie van MWdV had overigens alleen betrekking op routes in de kalkrijke duinen, effecten in de kalkarme gebieden zijn onbekend.

Omdat de duinen over het algemeen productiever zijn dan de heide (2 tot 3 keer hogere productie), mag verwacht worden dat de begrazingsintensiteit in de duinen hoger mag zijn. Toch moet hiermee voorzichtig worden omgegaan, vooral in de droge delen. Vegetatie op duinhellingen wordt veel eerder opengetrapt. Hier zou de begrazingsintensiteit vergelijkbaar moeten zijn met die in heideterreinen (MWdV). Voor sommige vegetaties lijkt begrazing sowieso ongunstig; zo blijkt in de kalkarme duinen Buntgras te worden vervangen door Schapegras, omdat het geen betreding verdraagt (HE).

Zwerfbegrazing (lokale, tijdelijke, intensieve begrazing) is een alternatief voor jaarrond begrazen. Omdat vroeger ook niet continu werd begraasd, en continue begrazing over het algemeen niet gunstig lijkt te zijn, lijkt dit een goed alternatief (MWdV). In de Amsterdamse Waterleidingduinen lijkt deze maatregel gunstig te zijn voor dagvlinders. Aan de andere kant kan zwerfbegrazing negatief zijn voor niet-mobiele soorten (HE).

Bij het kiezen van de intensiteit van begrazing, is het goed uit te gaan van een bepaalde lage dichtheid (bijv. succesvol gebleken in andere terreinen, of op basis van productie/consumptieverhoudingen, die in RUHF voldoet), maar vervolgens moet aan de hand van de vegetatieontwikkeling de uiteindelijke intensiteit evt. bijgesteld worden (omdat elk terrein weer anders is). Monitoring van vegetatiestructuur is dus belangrijk.

Ook voor het kiezen van het type grazer moet naar de uitgangssituatie worden gekeken. Schapen lijken vooral geschikt voor het bijhouden van een niet of nauwelijks vergraste vegetatie. Runderen en paarden lijken meer geschikt om vergrassing tegen te gaan. Indien er in een terrein nog karakteristieke soorten en kwetsbare vegetaties aanwezig zijn, dan mag er geen herstelbegrazing plaats vinden.

maaien

Veel natuurlijke graslanden worden begin augustus gemaaid. Dat is negatief voor veel dieren, omdat dan de eieren net gelegd zijn. Het is daarom beter om later te maaien. Het is sowieso beter om een deel ongemaaid te laten. Het is niet bekend wat de effecten hiervan op populatieniveau zijn. Als een grazige vegetatie voor ogen wordt gehouden, is het voor de fauna van belang met de bloeiperiode rekening te houden. Vaak wordt dit juist niet gedaan (met het oog op vershraling). Voor het beheren van zomen mag niet elk jaar worden gemaaid (FB).

Meestal blijft bij gefaseerd maaien 10-20% overstaan. Dit beheer lijkt gunstig te zijn voor de Zilveren Maan. Sommige delen mogen nooit gemaaid worden (MWdV). Voor andere bijzondere soorten is het effect onbekend, zeker op populatieniveau.

Bij gefaseerd maaien is het van belang om temporeel consequent te zijn: delen die gemaaid worden, moeten óf altijd vroeg, óf altijd laat gemaaid worden. Gefaseerd maaien moet dan gedifferentieerd maaien zijn (FB).

branden

In Schotland wordt sinds oudsher jaarlijks gedifferentieerd gebrand. Oppervlakten van 3 tot 10 ha. (vochtige bodem) worden eens in de 15 jaar oppervlakkig gebrand. Hoenders profiteren van de situatie na de brand. Aan de andere kant kleven er ook nadelen aan deze maatregel: er blijven verkoolde resten staan, het is moeilijk te sturen en er is slechts een beperkte afvoer van nutriënten (hoewel stikstof daalt, blijven fosfor en kalium aanwezig). Wat dat betreft lijkt plaggen een beter alternatief. In het Gooisch Natuurreservaat werd tot ongeveer 1970 branden als beheer toegepast, tegenwoordig nog enkel in bepaalde terreinen van defensie. Dit zijn faunistisch rijke gebieden.

opstuwen grondwaterstand

Door de demping van een kanaal in de Amsterdamse Waterleidingduinen is de grondwaterstand verhoogd. Het regenwater wordt beter vastgehouden. Opstuwung van het water is positief voor de vegetatie, de effecten op de fauna zijn nog onbekend. Mogelijk is deze maatregel positief voor de Zilveren Maan en Grote parelmoervlinder (MWdV).

kleinschalig beheer

Men raakt er steeds meer van overtuigd dat kleinschalig beheer meer winst voor de fauna oplevert dan grootschalig beheer. Toch zijn ook aan kleinschalig beheer bepaalde (overeenkomstige) risico's verbonden. Sommige dieren komen in aggregaties voor; terwijl ze (als adult) in het hele terrein gezien worden, nestelen ze slechts in een zeer klein deel (bijv. sommige bijensoorten). Zelfs bij het uitvoeren van kleinschalige maatregelen, loopt men dus het risico juist dit plekje in zijn geheel te verwijderen. Totdat er meer bekend is over het terreingebruik van deze soorten, blijft daarom de kans op lokale uitsterving van populaties bestaan (HE). Echter, ten opzichte van rigoureuze, grootschalige maatregelen blijft kleinschalig beheer voor de fauna een stap in de goede richting.

Soortspecifiek

Zilveren Maan

De Zilveren Maan is in de duinen alleen nog te vinden op Terschelling. Deze soort is zeer gevoelig voor hoge temperaturen, en daaraan gekoppeld, voor verdroging. Op Terschelling zit de Zilveren Maan echter (ook) in de droge duinen, dankzij het koelere klimaat aldaar (FB).

Grote parelmoervlinder

Mogelijk vormt de afname van voedselplanten een bottleneck voor de Grote parelmoervlinder omdat deze ook dienen als 'ontmoetingsplek'. De kans op paren zal dan kleiner worden indien het aantal voedselplanten kleiner wordt (MWdV). Aan de andere kant vertonen de mannetjes patrouilleergedrag, waarbij ze de omgeving afzoeken naar vrouwtjes. Daarbij overbruggen ze gemakkelijk een paar honderd meter tussen waard- en voedselplanten (FB). Mogelijk is daarom toch de hoeveelheid nectar beperkend. De Grote Parelmoervlinder heeft nog geen eieren na het uitkomen, en benodigt 8 tot 10 dagen voor de ontwikkeling hiervan. Deze energie moet uit nectar worden verworven. Niet alle plantensoorten zijn hiervoor geschikt, omdat het grote vlinders betreft. In de kalkrijke duinen fungeren Liguster, distels en Slangekruid als nectarbron. Op de Wadden behoren distels tot één van de weinige geschikte planten (FB). Deze komen alleen voor op ruderaal plekken, daarom vormt de nectarbron vooral op de Wadden een bottle-neck.

Aardbeivlinder

De Aardbeivlinder is een 'vroege' soort. Van Schiermonnikoog is bekend dat de Aardbeivlinder bloemrijke stukken selecteert. Hij is met name te vinden bij een lage begroeiing met *Potentilla* (MWdV), maar ook bij Hondsdraf en Muur (FB). Deze soort is in principe gebaat bij opstuwung van de waterstand, mits dit niet te snel gebeurt. Dit geldt met name in de kalkarme duinen. De Aardbeivlinder zit daar vooral in de vochtige duinen. De waardplant, *Potentilla*, zal bij te snelle opzetting onder water komen te staan, en daarmee verdwijnen voor de Aardbeivlinder. In de kalkrijke duinen legt de Aardbeivlinder vooral eitjes op dauwbraam (bloeit dan nog niet of nauwelijks) (MWdV).

Duingentiaanblauwtje

Als gevolg van veranderingen in de vegetatie is het Duingentiaanblauwtje uit de Nederlandse duinen verdwenen. Deze vlinder kwam in de binnenduinen voor, bijvoorbeeld in de graslanden van de Bierlap. Hier is hij uiteindelijk verdwenen omdat vegetaties te hoog werden (als gevolg van achterstallig beheer), en de waardplant

hier verdween. Hoewel de waardplant, Kruisbladgentiaan, ook in de buitenduinen staat, kwam het Duingentiaanblauwtje daar niet voor, waarschijnlijk vanwege de wind of vanwege de afwezigheid van mieren.

Bijlage 3: Loopkevers

Enquête H. Siepel (Alterra)

Loopkevers van de duinen

Evenals op de heide valt bij de loopkeversoorten in de duinen het thermofiele karakter op. Karakteristieke soorten voor de duinen zijn: *Amara curta*, *A. lucida*, *A. lunicollis*, *Harpalus melancholicus*, *H. servus*, *H. xanthopus*, *H. anxius*, *H. neglectus*, *H. smaragdinus*, *Ophonus cordatus*, *Cymindis macularis*, *C. axillaris*, *Calathus mollis*, *C. ambiguus*, *Demetrias monostigma*, *Notiophilus germinyi* en de zandloopkevers *Cicindela maritima* en *C. hybrida hybrida*.

Vergelijking van de ecologie van deze soorten laat zien dat droogteresistentie, of –ontwijking door aanpassingen in de overlevingsstrategie domineren. *Amara*, *Harpalus* en *Ophonus* soorten zijn herbivoor en zijn dan ook voorjaarsvoortplanters, zodat de larven kunnen profiteren van de graszaadoogst vanaf juni/juli. Deze soorten zijn goed bestand tegen uitdroging. De larven van enkele predatoren (*Calathus* en *Cymindis* soorten) zijn dat niet; deze soorten zijn najaarsvoortplanters, waarbij de larven zich in najaar (evt. winter) en vroege voorjaar ontwikkelen en leven van in de bodem levende dieren (springstaarten, mijten, muggelarven, etc.). Enkele voorjaarsvoortplanters onder de predatoren (*Notiophilus*, *Demetrias* en *Cicindela*) leven van prooien die actief zijn aan het bodemoppervlak of in de vegetatie. Deze soorten zijn noodgedwongen weer droogteresistent (m.n. *Notiophilus germinyi*).

Hoewel versnippering vaak wordt genoemd als mogelijke oorzaak van achteruitgang blijken onder de genoemde achttien soorten geen brachyptere soorten voor te komen: alle soorten zijn macroptere en een viertal is dimorf. Dispersie zou dus geen probleem hoeven te zijn. Bedreiging vindt vooral plaats door verandering van het typische in het milieu, nl. de droogteperiodes. Zodra de eigenschap droogteresistentie niet meer van doorslaggevend belang is, moeten deze soorten in concurrentie met de meer eurytope soorten van drogere zandgronden zien te overleven. Hoewel de uitslag van deze concurrentieslag op voorhand niet vaststaat kan het zijn dat de soorten in de loop van de tijd getalsmatig in het nadeel raken en uiteindelijk kunnen verdwijnen. Momenteel gelden elf van de genoemde achttien soorten als bedreigd. De afwezigheid van droogtes komt vooral door het ontstaan van dichte vegetaties met een stabiliserend vochtgehalte voor de onderste lagen daarvan en de bodem.

Bladsprietkevers in de duinen

Bladsprietkevers (*Scarabaeidae*) kunnen grofweg in drie ecologische hoofdgroepen worden verdeeld: mestkevers, meikevers en verwanten en goudentorren en penseelkevers. De eerste groep leeft vooral van mest en rottende plantenresten, de tweede groep is fytofaag (larven meest aan wortels) en de derde groep leeft in rottende plantenresten (composthoppen, dood hout, etc.). Met name de eerste twee groepen spelen een grote rol in de duinecosystemen vooral door hun massale voorkomen in sommige perioden van het jaar of plaatsgewijs, hetgeen gepaard aan de relatief grote individuele biomassa een belangrijke voedselbron is voor de grotere insecteneters (vleermuizen, egels, spitsmuizen, grotere insectenetende vogels zoals de grauwe klauwier, boomvalk, koekoek, nachtzwaluw, maar ook de kuikens van diverse grondbroeders, zoals patrijs en fazant.)

De eerste groep wordt vooral bedreigd door ontwormingsmiddelen in de in het natuurbeheer ingezette grote grazers (hiervoor wordt verwezen naar een korte notitie van Siepel & Jagers op Akkerhuis (2000)).

In de tweede groep komen vooral soorten voor als: *Melolontha melolontha*, *Polyphylla fullo*, *Serica brunnea*, *Anomala dubia* en *Phyllopertha horticola*. De larven

leven vooral van de wortels van grassoorten, de laatstgenoemde van de wortels van struiken (en bomen). De ontwikkelingsduur van deze soorten kan variëren van vier jaar (*Melolontha*) tot één jaar (*Phyllopertha*) en is afhankelijk van zowel de voedselkwaliteit (meer eiwitten, kortere duur) als de omgevingstemperatuur. Beide factoren zijn in de huidige duingraslanden sterk aan verandering onderhevig: dominantie van één of enkele grassoorten kan leiden tot een minder goed voedselaanbod voor de soorten (veelal is niet bekend of er een voorkeur is voor bepaalde soorten en evenmin wat de ondergrenzen zijn van eiwitgehaltes) en vervilting van de grasmat kan leiden tot een lagere omgevingstemperatuur in de wortelzone van de grassen, waardoor de ontwikkeling wordt vertraagd. Het laatste is m.n. dan belangrijk als een zekere synchronisatie wordt doorbroken (leidend tot ofwel directe sterfte, ofwel geforceerd overliggen van nog een seizoen met alle mortaliteitsrisico's van dien).

G.A.J.M. Jagers op Akkerhuis en H.Siepel (Alterra)

Effecten van ontwormingsmiddelen op arthropoden die van mest leven

Met name jong vee is gevoelig voor worminfecties. Daarom worden ze behandeld met ontwormingsmiddelen. De residuen van deze middelen komen in de mest en kunnen een bedreiging vormen voor arthropoden die voor hun levenscyclus van mest afhankelijk zijn. Er zijn ongeveer 250 arthropoden bekend die een nauwe relatie met mest vertonen, waaronder veel zeldzame soorten. Een aantal soorten is bovendien specifiek aangewezen op de mest van een, of enkele grazers, zoals paarden, koeien, schapen, geiten, etc.

Ontwormingsmiddelen worden in de mest uitgescheiden nadat ze via injectie, via voer of via een slow release bolus in de maag aan de dieren zijn toegediend. Gebruikte stoffen zijn ivermectines, benzimidazolen, pyrimidines en imidazothiazolen. De uitscheidingsduur en concentratie in mest hangen af van de wijze van toediening. De langste uitscheiding treedt op bij slow release bolussen. De toxiciteit voor onder andere vliegen en mestkevers is in het laboratorium en in het veld aangetoond voor ivermectine. Over de toxische effecten van de andere middelen bestaat nog erg weinig documentatie (Montforts 1997).

Het gebruik van ontwormingsmiddelen is nog steeds actueel. Ten eerste, omdat de schadelijke neveneffecten van sommige middelen op de mestfauna duidelijk zijn aangetoond. Zorgwekkend is dat over risico's van andere stoffen nog weinig gepubliceerd is, met name wat betreft effecten op eieren en larvale ontwikkeling. Ten tweede, omdat deze middelen in natuurterreinen nog steeds worden gebruikt en een selectief risico inhouden voor de biodiversiteit van de mestfauna. Risico's ontstaan vooral door de mest van jonge, behandelde dieren in relatie tot selectief gebruik door arthropoden van deze mest en het tijdstip en de duur van toepassing. Ten derde kunnen effecten op de arthropodenfauna in natuurgebieden ontstaan door het gebruik van ontwormingsmiddelen op graslanden van boerderijen in de omgeving. Ten vierde, wanneer ontwormingsmiddelen leiden tot lagere abundanties van bijvoorbeeld mestkevers, kan dit van groot belang zijn voor predatoren. Het aanbod aan mestkevers wordt bijvoorbeeld van groot belang geacht voor de zeldzame Grauwe Kauwier.

Behalve uit de literatuur, komen ook uit veldwaarnemingen in de praktijk regelmatig sterke aanwijzingen dat ontwormingsmiddelen negatieve effecten hebben op de mestfauna. Ontwormingsmiddelen blijven daarom een punt van zorg in het natuurbeheer, waarvoor nadere studie gewenst is, zeker gezien het gebrek aan informatie in de literatuur over de toxiciteit van veel middelen voor arthropoden en hun larvale ontwikkeling in/op mest.

In de praktijk kan al vast worden geanticipeerd door in beheersovereenkomsten beperkingen, dan wel uitsluitingen vast te leggen van middelen waarvan het negatieve effect is aangetoond (zoals ivermectine). Bij voortschrijdend inzicht kunnen deze bepalingen dan verder worden gespecificeerd en aangevuld.

Bijlage 4: Sprinkhanen

Enquête R. Kleukers (EIS)

Algemene opmerkingen

De opmerkingen die bij de enquête over de sprinkhanenfauna van de heide gelden, zijn ook hier van toepassing. Gebrek aan kennis over de ecologie van de soorten en onduidelijkheid over de streefbeelden zijn belangrijke problemen bij het invullen.

De tabel in de inleiding is opgesteld met behulp van Bart Lensink (Zuid-Nederlandse duinen, speciaal Voorne), Kees Mostert (Zuid-Hollandse duinen) en Wilbert Kerkhof (Noord-Hollandse duinen, speciaal PWN-gebied).

Enquête

Inleiding

Het duinlandschap is van vrij groot belang voor de Nederlandse sprinkhanenfauna. In vergelijking met het agrarisch en laagveengebied in West-Nederland komen er vrij veel soorten voor, maar in vergelijking met de binnenlandse zandgronden is het soortenaantal laag. De meeste soorten uit het duinen komen ook in het binnenland voor. Alleen de duinsabelsprinkhaan is in Nederland beperkt tot de kustduinen. Ook voor de blauwvleugelsprinkhaan ligt hier momenteel het zwaartepunt. In het binnenland is de soort sterk achteruit gegaan. De wrattenbijter is uitgestorven in de duinen. In onderstaande tabel zijn alle soorten die in het duin voorkomen of kwamen opgenomen, in volgorde van algemeenheid (zie Kleukers et al. 1997).

Tabel 1. Indicatieve plaats van soorten binnen het duinlandschap. In vet staan de soorten die als karakteristiek voor het duinlandschap worden beschouwd, d.w.z. soorten die in Nederland (grotendeels) beperkt zijn tot de duinen.

1. binnenduinrand: schrale graslanden, bermen op overgang naar agrarisch gebied
2. duinbos: aangelegd parkbos, maar ook meer 'natuurlijk' open bos
3. oud duin: grotendeels vastgelegd duin
4. duinvallei: echte duinvalleien, maar ook andere natte plekken
5. jong duin: helmduinen

- X belangrijk deelbiotoop (relatief veel individuen)
- x marginaal deelbiotoop (relatief weinig individuen)
- * hier besproken soort

Soorten	1	2	3	4	5	korte typering habitat
Knotssprietje	X		X	x	x	droge, open, schrale vegetaties, talrijker in het kalkarme duin
Kustsprinkhaan	X		x	x	x	vrij dichte halfhoge grasvegetaties
Bruine sprinkhaan	X		X	X	X	droge, open tot vrij open vegetaties
*Duinsabelsprinkhaan	x		X	X	x	droge, vrij dichte vegetaties (ook laag struweel, bv. dauwbraam), ontbreekt alleen op Voorne
Grote groene sabelsprinkhaan	X	x	x	x	x	ruige vegetatie en struweel, cultuurgebonden, akkertjes, zeedorpenlandschap
*Blauwvleugelsprinkhaan	x		X	x	x	droge, open, beschutte plekken, talrijker in het kalkarme duin
Zanddoortje	X		x	X	x	vochtige, open plekken, vochtigheid is essentieel, onafhankelijk van de plaats in het duin
Struiksprinkhaan	X	x	X	X	x	verspreid door het hele duin op struiken en boompjes
Boomsprinkhaan	X	X	x			boompjes en bomen
Gewoon spitskopje	x			X	x	vrij vochtige vegetaties, maar ook droge helm
Ratelaar	X		X		x	droge, vrij open grasvegetatie
Snortikker	x		X	X	x	droge, vrij open grasvegetatie
Zeggedoortje	x			x		vochtige kale plekken, vochtigheid is essentieel, onafhankelijk van de plaats in het duin
Wekkertje	X			X		vochtige, vrij dichte vegetatie
Gewoon doortje	X		x	X		vochtige kale plekken (lokaal), vochtigheid is essentieel, onafhankelijk van de plaats in het duin
Krasser	X		x			vrij dichte grasvegetatie (lokaal)
Boskrekkel		X				droog eikenbos (lokaal)
Locomotiefje	X		?			droge, vrij open grasvegetatie (lokaal)
*Veldkrekkel	X		?			droge, vrij open grasvegetatie (lokaal), op Goeree op de schurvelingen
Veenmol	x					incidenteel in het duin, beperkt tot de geestgronden (afgegraven duin)
Huiskrekkel					x	incidenteel bij bebouwing (strandhuisjes)
Wrattenbijter	?					? (uitgestorven in het duin)

1.

a. Blauwvleugelsprinkhaan

Komt vooral voor schaars begroeide, beschutte zandige plekken, zoals korstmosvegetaties tegen een helling en zandpaden in wat dichtere vegetatie.

b. Duinsabelsprinkhaan

Komt voor in wat ruigere vegetaties en lage struwelen. Ook op wat meer verstoorde plekken (zoals voormalige akkertjes) in het duin.

c. Veldkrekkel

Komt voor in het schurvelingenlandschap van Goeree en op een grasland in de binnenduintrand van Schouwen. De status van deze recent ontdekte populaties dient nog verder onderzocht te worden. Ook is onduidelijk of het 'natuurlijke' populaties betreft of dat er sprake is van introductie door de mens.

2. Referentiegebieden

In Nederland is de wrattenbijter inmiddels uit het duin verdwenen. Ook de veldkrekkel is op de meeste vindplaatsen verdwenen. De status van de recente duinpopulaties van deze soort is onduidelijk. De echt karakteristieke soorten (die grotendeels) beperkt zijn tot de duinen) lijken het momenteel goed te doen (duinsabelsprinkhaan, blauwvleugelsprinkhaan). Daarom zouden de grote Nederlandse duingebieden (niet de Wadden) kunnen dienen als referentie: Amsterdamse Waterleidingduinen,

Nationaal park Zuid-Kennemerland, Noord-Hollands Duinreservaat, Meyendel. In het buitenland zouden grote duingebieden in Denemarken (met veel wrattenbijter) als referentie kunnen dienen.

3a. bottlenecks vs. ver-thema's (met verschillen met heidelandschappen)

a. blauwvleugelsprinkhaan

In vergelijking met de heide is het lastiger om bottlenecks bij het duinlandschap aan te geven. De blauwvleugelsprinkhaan doet het namelijk vrij goed in de duinen, in ieder geval beter dan op de binnenlandse zandgronden. Waarschijnlijk is er in de duinen, als gevolg van de grotere dynamiek, een ruimere beschikbaarheid van open, schaars begroeide plekken. Desalniettemin zullen de bij heide genoemde bottlenecks in dezelfde volgorde in de duinen gelden (maar dus wel in mindere mate).

- 1 afname variatie in vegetatiestructuur; verruiging (Landschapsstructuur) vs. autonome ontwikkeling eieren (Ei-stadium)
- 2 Afname oppervlakte open/kaal zand (Landschapsstructuur) vs. aanwezigheid voorkeurs habitat voor eiafzet (Ei-stadium)
- 3 Toename primaire productie, toename successie (Vegetatie) vs. balts- en voortplantingsgelegenheid (adult stadium)
- 4 Afname fluctuaties in microklimaat (Abiotiek) vs. thermoregulatie, ... (larvale en juveniele stadia)

b. duinsabelsprinkhaan

De duinsabelsprinkhaan wordt op veel plekken in het Nederlandse duingebied gevonden, van Zeeuws-Vlaanderen tot op Ameland. De soort is beperkt tot de terreindelen met afwisseling van ruigere vegetatie, zoals dauwbraam en meer open zandige of grazige delen. De soort lijkt binnen het duin verder niet erg kieskeurig. Het enige gevaar dat te voorzien is, is dat de vegetatie te zeer verruigt en open zandige plekken helemaal verdwijnen. Ook te sterke verbossing zal in dit opzicht negatief werken.

- 1 overig (landschapstructuur) vs. overig (adult stadium)
- 2 Afname fluctuaties in microklimaat (Abiotiek) vs. thermoregulatie, ... (larvale en juveniele stadia)

c. veldkrekel

Hoewel de recent (her-)ontdekte populaties nog onderzocht moeten worden, mag verwacht worden dat dezelfde bottlenecks als bij het heidelandschap een rol spelen.

- 1 overig (landschapstructuur) vs. overig (adult stadium)
- 2 afname variatie in vegetatiestructuur; verruiging (Landschapsstructuur) vs. aanwezigheid voorkeurs habitat voor nestbouw (Ei-stadium)
- 3 afname fluctuaties in microklimaat (Abiotiek) vs. thermoregulatie, ... (larvale en juveniele stadia).

Door de sterke populatieschommelingen (zie Remmert 1980), lopen deze geïsoleerde populaties grote kans om uit te sterven. De grootte van het geschikte terrein is dan ook essentieel.

4a. bottlenecks vs. uitvoeringsmaatregelen

Zoals bij het heidelandschap zijn bottlenecks in relatie tot uitvoeringsaspecten moeilijk aan te geven. Zowel duinsabelsprinkhaan als blauwvleugelsprinkhaan zijn in de meeste gebieden behoorlijk wijd verbreid. Plaatselijk uitsterven als gevolg van bijvoorbeeld grootschalig plaggen zal meestal makkelijk opgevangen worden. De veldkrekel komt op twee plaatsen in de duinen voor. De status van deze populaties dient nog onderzocht te worden.

5. prioriteit in onderzoek

Sprinkhanen zijn in het OBN-kader geen bijzonder interessante groep voor de duinen. De meest bijzondere soorten zijn ofwel uitgestorven (wrattenbijter) of weinig kritisch binnen het duinenlandschap (blauwvleugelsprinkhaan, duinsabelsprinkhaan). De

veldkrekel is in dit verband wel bijzonder relevant. Hierbij is het essentieel dat beide populaties nauwkeurig in kaart gebracht worden.

Een facet dat in OBN-kader nog niet aan de orde is geweest is het klimaat. Het is mogelijk dat de wrattenbijter in de duinen (en Nederland) achteruit gaat als gevolg van klimaatsveranderingen. De wrattenbijter komt vooral voor in Scandinavië en de bergen van Midden-Europa. In het daartussen gelegen laagland is de soort op veel plaatsen verdwenen, mogelijk een naijleffect van koudere tijden. Hoe dit precies zou werken m.b.t. de fysiologie van de soort is niet bekend. Als het klimaat inderdaad deze rol speelt, dan zijn OBN-maatregelen mogelijk 'dweilen met de kraan open', en je zou kunnen overwegen om aan deze soorten minder (of juist meer?) aandacht te geven. Ook bij andere soorten met een noordelijk of boreomontaan verspreidingsgebied verwacht je deze klimaatseffecten.

6. Publicaties

Handelmann, D. 1998. Dune insects - grasshoppers (Saltatoria) and ants (Formicidae). EUCC Dune Sminar, Skagen, Denmark 1997: 87-90.

Ingrisch, S. & G. Köhler 1998. Die Heuschrecken Mitteleuropas. Die Neue Brehmbücherei 629: 1-460. [*Het belangrijkste samenvattende werk over de oecologie van sprinkhanen en krekels.*]

Kleukers, R.M.J.C., E.J. van Nieukerken, B. Odé, L.P.M. Willemse & W.K.R.E. van Wingerden 1997. De sprinkhanen en krekels van Nederland (Orthoptera). Nederlandse Fauna 1: 1-416. [*een bespreking van de duinfauna op p. 337-338*]

Lensink, B. 1963. Distributional ecology of some Acrididae (Orthoptera) in the dunes of Voorne, Netherlands. Tijdschrift voor Entomologie 106: 357-443.

Lensink, B. 1993. Het voorkomen van sprinkhanen (Orthoptera) in de duinen van Voorne, Goeree en Schouwen. Nieuwsbrief Saltabel 10: 8-14.

Noordam, A.P. 1993. Inventarisatierapport Berkheide 1991, spinnen, sprinkhanen & verwanten. Eigen uitgave, Leiden.

7. consequenties bottleneckanalyse voor richtlijnenprogramma

Aangezien sprinkhanen in OBN-kader geen erg belangrijke rol lijken te spelen in het huidige duinlandschap zijn er geen consequenties voor het richtlijnenprogramma.

8. consequenties bottleneckanalyse voor monitoringprogramma

Voor het monitoringprogramma gelden dezelfde opmerkingen als bij de heide. De wegvangmethode is te arbeidsintensief en beter te vervangen door een methode met aantalsschattingen binnen proefvlakken.

Bijlage 5: Bijen

Enquête I. Raemakers, T. Peeters (Stichting Bargerveen) en F. van der Meer

Inleiding

Als groep zijn bijen te karakteriseren als warmteminnende, bloembezoekende insecten. Ze maken hun nesten in zelf gegraven holten in de grond, holle stengels, rotsspleten of (slechts enkele soorten) bouwen ze geheel zelf. Uit deze gegevens vallen de volgende belangrijke levensvoorwaarden af te leiden:

1. een geschikt klimaat (in dit verband vooral op meso- en microschaal) voor zowel de juveniele stadia (= nestplaatsen) als de adulten,
2. voldoende voedselaanbod in de vorm van een gevarieerd bloemaanbod,
3. geschikt nestmateriaal
4. geschikte nestplaats.

Voor het invullen van deze levensvoorwaarden zijn veel bijen afhankelijk van ruimtelijk gescheiden locaties in het landschap; veel soorten maken op meso- en macroschaal gebruik van het landschap. Het zijn tevens de genoemde levensvoorwaarden waarvan het belangrijk is na te gaan hoe de ver-thema's en herstelmaatregelen er op ingrijpen. Het punt van voldoende voedselaanbod is extra interessant omdat het hierbij mogelijk is een directe koppeling te maken met vegetatiekundige deel van het OBN-programma (in dit stuk niet uitgewerkt wegens niet bekend zijn met de vegetatiekundige gegevens).

Bij het beantwoorden van de enquête zijn parasitaire bijen (koekoeksbijen) buiten beschouwing gelaten. Over het algemeen stellen deze soorten weinig andere eisen aan hun omgeving dan de (aanwezigheid van de) gastheer. Voor een knelpuntenanalyse hebben ze dus weinig toegevoegde waarde. Wel kunnen ze voor monitoring interessant zijn omdat ze qua gedrag en uiterlijk vaak gemakkelijker waarneembaar zijn dan hun waard en mogelijk (ons zijn geen goede referenties bekend) een indicatie geven over de stabiliteit/kwaliteit van de (meta-)populatie van de gastheer. Een nadeel hierbij is dat de meeste koekoeksbijen meerdere gastheren gebruiken.

De hier gepresenteerde gegevens en ideeën zijn allen gebaseerd op 'best amateurish judgement' tenzij anders vermeld.

Enquête

1

Er zijn een vijftal groepen (16 soorten) van karakteristieke duinbijen onderscheiden:

a) In Nederland gebonden aan de kust en van internationale betekenis (vgl. Reemer et al. 1999).

Osmia maritima

noordelijk areaal, in Nederland alleen op de Wadden, voorkeur voor Fabaceae (vooral *Lotus corniculatus*) en nestelend in grond (met name zuidgeëxponeerde steilranden)

Colletes impunctatus

noordelijk areaal, in Nederland vrijwel uitsluitend op de Wadden, polylectisch maar mogelijk voorkeur voor Fabaceae (*Trifolium repens*), nestelt in de grond.

Colletes halophilus

voor voedsel hoofdzakelijk afhankelijk van *Aster tripolium* en dus vooral een kweldersoort maar bezoekt ook *Sonchus arvensis* ssp *maritima*; nestelt op zandige plekken van duinen, dijken en greppels. Op de wadden maakt deze soort ook gebruik van primaire duinvalleien waar door zoutinvloed (bijv. niet geheel gesloten zeereep) nog *Aster tripolium*-vegetaties voorkomen.

b) In Nederland gebonden aan open duinvegetaties (inclusief rivierduinen en binnenlandse stuifzandgebieden).

Andrena apicata

gespecialiseerd op *Salix*, nestelt op zandige plekken

Andrena argentata

polylectisch, nestelt in kaal zand

Anthidium punctatum

nestelt in holten en spleten; polylectisch met in ons land een voorkeur voor *Lotus corniculatus* en *Echium vulgare*; voor het nestmateriaal (plantenharen) wordt bijvoorbeeld *Verbascum* benut. Komt buiten de duinstreek ook nog in Zuid-Limburg voor. Waarschijnlijk is het voorkomen van deze soort meer gerelateerd aan warme, bloemrijke ruigten (Artemisietea: Onopordion, Dauco-Melilotion) dan aan duinvegetaties (Koelerio-Corynepheretea).

Colletes cunicularius

gespecialiseerd op *Salix*, nestelt op schaars begroeide zandgrond

Colletes marginatus

oligolectisch? met een voorkeur voor *Trifolium arvense* en *Reseda lutea*, nestelt in de grond.

Lasioglossum tarsatum

polylectisch? met sterke voorkeur voor Asteraceae, nestelt in de grond, recent alleen van de duinen bekend

Megachile circumcincta

polylectisch met een sterke voorkeur voor Fabaceae, met name *Lotus corniculatus*, nestelt in de grond, momenteel nog vooral in de duinen voorkomend.

Megachile leachella

polylectisch met een sterke voorkeur voor Fabaceae, met name *Lotus corniculatus*, nestelt in de grond (steilrandjes), momenteel vrijwel beperkt tot de duinen

Megachile maritima

polylectisch met een sterke voorkeur voor Fabaceae, nestelt in de grond, momenteel vrijwel beperkt tot de duinen

c) In Nederland gebonden aan kalkrijke schraalgraslanden

Osmia aurulenta

polylectisch met een sterke voorkeur voor Fabaceae, nestelt in lege slakkenhuisjes, recent beperkt tot de duinen en de Zuid-Limburgse kalkgraslanden

Osmia spinulosa

gespecialiseerd op Asteraceae, nestelt in lege slakkenhuisjes, beperkt tot de duinen en Zuid-Limburg

d) In Nederland gebonden aan duinstruwelen

Hylaeus spilotus

polylectisch, nestelt in holle stengels, zuidelijk areaal, geïsoleerd voorkomen in de duinen tussen Vogelenzang en Bergen

e) In Nederland optimaal in natte duinvalleien en langs duinmeertjes

Hylaeus pectoralis

polylectisch, nestelt in oude *Lipara*-gallen in Riet (*Phragmites australis*)

(De voornaamste reden om deze soort op te voeren was om een 'indicatorbij' te hebben voor verdroging/vernatting en evt. eutrofiëring van duinmeertjes en vochtige duinvalleien. De soort komt vrij veel voor in de duinen, maar bijvoorbeeld ook in het laagveenplassengebied.)

2

Uitgaande van de huidige hoge waardering van 'natuurlijke' processen zijn de Noordvaarder op Terschelling (kalkarm) en de Kwade Hoek op Goeree (kalkrijk) interessante referentiegebieden. Op deze plekken spelen processen als duinvorming, verzoeting, ontkalking en secundaire verstuing en er zijn wat de vegetatie betreft mooie successie-reeksen aanwezig.

Hier staat tegenover dat het voorkomen van de (huidige) karakteristieke duinsoorten een resultante is van een historisch proces waarin de mens de laatste duizenden jaren een belangrijke factor heeft gevormd. Enige terughoudendheid bij het gebruik van referentiegebieden lijkt ons dus geboden. Bij buitenlandse duingebieden gaan klimatologische verschillen meteen een rol spelen en zijn daardoor minder geschikt als referentie.

3a

In zijn algemeenheid hebben duinbijen te maken met de volgende knelpunten:

1. toename tolerante flora; vergrassing en afname karakteristieke flora (voor bijen belangrijke drachtplanten als: *Ajuga reptans*, *Campanula* spp., *Hieracium pilosella*, *Jasione montana*, *Lotus corniculatus*, *Salix* spp. en *Thymus pulegioides*) waardoor het moeilijker wordt voedsel te verzamelen voor het nageslacht.
2. verandering in microklimaat; toename primaire productie, toename (beter: versnelling) successie en afname oppervlakte open/kaal zand, waardoor er minder geschikte nestplaatsen voorhanden zijn (en adulten minder snel actief kunnen worden?). De vroege successie (van onbegroeid naar grazig) is momenteel sterk versneld door vermessing en het wegvallen van begrazing. Vroeger bleef door menselijke beïnvloeding de successie goeddeels steken in die grazige fase en waarschijnlijk hebben daar veel organismen van geprofiteerd die we nu als typische duinsoorten beschouwen.

Opmerking:

Belangrijk knelpunt is volgens ons ook het veranderd gebruik door de mens; minder akkertjes en graslandjes; geen kleine boerderijen meer in de duinen; meer recreatie.

Verder zijn er meer soortspecifieke relaties met de ver-factoren:

Colletes marginatus heeft een duidelijke voorkeur voor *Trifolium arvense* en ook voor *Reseda lutea* en wordt relatief veel aangetroffen in de zuurdere, wat voedselrijkere plantengemeenschappen van de Koelerio-Corynephoretea. Daarmee is deze soort mogelijk indicatief voor bepaalde stadia van verzuring en vermessing in het duinlandschap.

Andrena apicata en *Colletes cunicularius* verzamelen uitsluitend pollen op Wilgen (*Salix* spp.) en zijn daardoor tot op zekere hoogte gevoelig voor verdroging (*Salix repens* groeit natuurlijk ook onder vrij droge condities) en vermessing (*Salix repens* kwijnt hierdoor weg).

We denken dat kwantiteit (aanbod) een groter probleem vormt dan kwaliteit. “Verschraling” van de plant leidt eerder tot verminderde of het overslaan van bloei. Mogelijk dat bij de verminderde bloei de nectar en het stuifmeel ook van verminderde kwaliteit is; in het algemeen is het voor de plant echter geen ‘slimme’ strategie om op het voortplantingsmechanisme te beknibbelen.

Osmia aurulenta en *Osmia spinulosa* nestelen in lege slakkenhuisjes. Mogelijk zijn deze bijensoorten indirect gevoelig voor verzuring, indien ontkalking tgv verzuring leidt tot een afname van de betreffende slakkensoorten en daarmee een afname van slakkenhuisjes.

Hylaeus pectoralis nestelt in lege *Lipara*-gallen in Riet. Mogelijk profiteert deze soort van een toename van Riet t.g.v. vermessing van duinwateren en is anderzijds gevoelig voor verdwijning van Riet t.g.v. verdroging.

3b

De knelpunten in het duinlandschap en het heidelandschap zijn grotendeels dezelfde. Door het sterkere reliëf en de grotere winddynamiek (meer verstuiwing) is nestgelegenheid in de duinen minder beperkend. In de zandverstuivingen van het heidelandschap is er bovendien een sterkere achteruitgang van de bloemrijkdom; waarschijnlijk zijn de binnenlandse stuifzandgebieden gevoeliger voor de ver-factoren (minder gebufferd) die zich ook nog eens in heviger mate voordoen dan in het kustgebied.

4a

Een algemeen knelpunt, ook in het natuurbeheer, is de grootschaligheid waarmee beheersmaatregelen worden toegepast en het gebruik van steeds grotere en zwaardere apparatuur. Het probleem is dat, indien herstellingrepen nodig zijn, gevoelige en karakteristieke fauna, ook in duingebieden, zich reeds teruggetrokken heeft op bepaalde “eilandjes” in het gebied waar de omstandigheden nog enigszins gunstig zijn. Indien deze “eilandjes” niet van tevoren herkend en ongemoeid worden gelaten, is de kans op herkolonisatie vaak minimaal. Het gaat hier om “plaggen” en begrazing. Bij planning en uitvoering van deze beheersmaatregelen dient dan ook met bovengenoemde factor rekening te worden gehouden.

Meer soortspecifieke problemen bij beheersaanpassingen of -ingrepen zijn:

- het verloren gaan/ontbreken van lege slakkenhuisjes bij regelmatig maaien
- onderwaardering en dus verwijdering van wilgenstruwelen bij het opschonen van vennen en meertjes; in het voorjaar vormen deze struwelen een zeer belangrijke nectar- en stuifmeelbron voor allerlei bloembezoekende insecten. Het verwijderen / schonen van wilgen langs duinpoelen en duinmeren is in principe geen ramp. Voorwaarde is dat er uitwijkmogelijkheden zijn voor wilgenbezoekers. Het zijn maatregelen waarbij tevens weer nieuwe / kale oevers worden gemaakt die gunstig kunnen zijn voor bijen.
- het te frequent maaien of het doen begrazen van *alle* weinig vitale rietvegetaties waarin *Lipara*-gallen voorkomen (nestplaats voor *Hylaeus pectoralis* en enkele graafwespen).
- het door beheer vernietigen van nestplekken van soorten die in kolonies (en die onopvallend solitair) nestelen (plaggen, vertrapping door vee/paarden).

4b

Ook de beheersknelpunten spelen sterker in het heidelandschap dan in duinen. Waarschijnlijk is het mindere reliëf en de daarmee gepaard gaande geringere gevarieerdheid in het heidelandschap (kleinschalig versus grootschalig) hieraan debet. In het heidelandschap zullen beheersingrepen over het algemeen grootschaliger zijn en de kans op herkolonisatie is door deze grote ingrepen en de uniformiteit van het landschap nog geringer.

5

De huidige kennis over bijen is vrijwel beperkt tot de adulten en de nestplekken. De larvale stadia en het popstadium beslaan echter het grootste deel van de levenscyclus. Deze periode kent in populatie-dynamisch opzicht ook een grote mortaliteit.

Waarschijnlijk vindt de grootste sterfte plaats gedurende het actieve larvale stadium: 2 tot 4 weken (de overige periode als larve rustend ingesponnen in cocon of als pop).

Waarschijnlijk vormt het grootste, indirecte gevaar besmetting van de voedselvoorraad met bacteriën en schimmels. Daarnaast is de etende larve zelf misschien ook kwetsbaarder voor pathogenen. Mogelijk ligt hier een belangrijke verklaring voor de nestplaatskeuze (analoog aan het successie-verhaal bij Helm van Wim van der Putten). De bodem van schaars begroeide of onbegroeide zandplekken en steilranden herbergt mogelijk minder pathogenen. Bovendien is de kans om voedselbederf en eventueel aanwezige pathogenen te ontlopen groter door snelle ontwikkeling dankzij de gunstige (micro-)klimatologische omstandigheden. Binnen de levenscyclus van de bijen zou, puur temporeel gezien, de larvale groei helemaal niet zo snel hoeven te zijn.

Zou dit idee enige waarheid bevatten, dan kan dit consequenties hebben voor de waardering van de herstelmaatregelen wat bijen betreft. Het behoud of het doen ontstaan van weinig begroeide plekken door verstuiwing of andere vormen van dynamiek ('nieuwe' bodem = weinig pathogenen) zou dan minstens zo belangrijk kunnen zijn als herstel of behoud van bestaande weinig begroeide plekken door begrazing of maaien ('oude' bodem: biedt weliswaar een wat meer vaste structuur dus voor veel soorten waarschijnlijk wat beter geschikt voor het graven en in stand houden van nestgangen/broedcellen, maar bevat veel pathogenen). Versnelde successie door vermessing is dan niet alleen bedreigend door verandering van het microklimaat.

N.B.: De larvale groei van sommige duinbijen is nog niet goed uitgezocht. Sommige soorten zouden wel een langere larvale groei hebben (*Colletes halophilus* overwintert als halfwas-larve (zie van Lith 1937); ook bij *Osmia spinulosa* overwinteren beide sexen als halfwas-larve in cocon; een deel van de larven blijft overliggen en doorloopt pas na de tweede overwintering de ontwikkeling tot gevleugeld insect (Müller 1994)).

6

Benno, P., [1950]. Bijen en hommels. - Het Spectrum, Utrecht, serie 'Wat leeft en groeit' 25, 168 p.

Lefebvre, V., 1983. De aculeaten van ons Waddendistrict. I. De bijen (Hym.: Apoidea). - Entomologische Berichten, Amsterdam 43: 33-39.

Lith, J.P. van, 1937. Het zijdebijtje en haar nest. - De Levende Natuur 41: 305-308.

Haeseler, V., 1982. Zur Bionomie der Küstendünen bewohnenden Biene *Osmia maritima* Friese (Hymenoptera: Apoidea: Megachilidae). - Zool. Jb. Syst. 109: 117-144.

Maréchal, P., 1926. Étude biologique de l'*Osmia aurulenta* (Panz.). - Bull. Biol. France Belg. 60: 561-592.

Müller, A., 1994. Die Bionomie der in leeren Schneckengehäusen nistenden Biene *Osmia spinulosa* (Kirby 1802) (Hymenoptera, Megachilidae). - Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ. 68/69: 291-334.

Peeters, T. 1999. Bijen in de duinen. Een verkenning in de Amsterdamse Waterleidingduinen. - Duin 22: 7-9.

Peeters, T.M.J., I.P. Raemakers & J. Smit, 1999. Voorlopige atlas van de Nederlandse bijen (Apidae). - Stichting European Invertebrate Survey - Nederland, Leiden.

Reemer, M., T. Peeters, T. Zeegers & W. Ellis, 1999. Wilde bijen in terreinen van Natuurmonumenten. - Stichting European Invertebrate Survey - Nederland, Leiden.

Vecht, J. van der, 1928. Hymenoptera Aculeata (Geangelde wespen en bijen) in het Meijendel. - De Levende Natuur 33 (3, 5): 90-94, 155-159.

Wallis de Vries, M., 1997. Effecten van begrazing in de duinen op dagvlinders. Een onderzoek op basis van monitoringgegevens. - De Vlinderstichting, Wageningen.

Westrich, P., 1989. Die Wildbienen Baden-Württembergs. Band 1+2. - Ulmer Verlag, Stuttgart.

Wiering, H., 1978. Bijen en wespen in de Verbrande Pan. - Natura 75: 98-104.

7

Voor bijen vormen de droge laagproductieve vegetaties (vooral duingraslanden (Cladonio-Koelerietalia) en Violo-Corynephoretum) een van de belangrijkste biotopen in duinen. Volgens het RUHF komt hier alleen begrazing als beheersmaatregel in aanmerking. Probleem hierbij vormt het feit dat het vinden van de juiste begrazings- en betredingsintensiteit erg lastig is. Enerzijds is de intensiteit vaak te laag. Vooral wanneer begrazing op grote oppervlakken wordt toegepast waarin ook meer productieve gebieden zijn opgenomen. De ingezette grazers blijken deze productievere terreindelen vaak als voedselplek te prefereren. Wel blijkt in dat geval betreding van al dan niet begraasde terreindelen bij te dragen aan het behoud van laagproductieve vegetaties (Wallis de Vries, 1997). Anderzijds is de begrazingsdruk bij herstelbegrazing (initieel) juist vaak te hoog. Hierdoor is het extra belangrijk bepaalde nog redelijk intact zijnde bloemrijke duingraslanden uit te rasteren, met name, voor een groot deel van onze karakteristieke soorten belangrijk, die graslanden waar Fabaceae en dan met name *Lotus corniculatus* talrijk zijn. Bij een later in te stellen natuurlijke begrazing is dan de druk minder hoog en kan wellicht de uitrastering worden opgeheven.

Oorspronkelijk bleven de voor bijen belangrijke, laagproductieve en bloemrijke vegetaties in stand door konijnenbegrazing en instuiving van zand. De konijnenbegrazing is nu op veel plaatsen wegvallen. Het bevorderen van verstuing is zeker een optie. Overigens is het de vraag of na verruiging herstellende schraalgraslanden dezelfde kwaliteiten bezitten als de oorspronkelijke schraalgraslanden. Mogelijk zijn de bodemeigenschappen, bijvoorbeeld organische stofgehalte (en daarmee microklimaat), dermate veranderd, dat er toch sprake is van 'een nieuwe situatie'.

8

Een van de belangrijkste knelpunten in de duinen is een tekort aan stuifmeel en nectar. Dit knelpunt is direct gerelateerd aan de vegetatie. Bovendien zijn veel bijen voor hun voedsel gespecialiseerd op een beperkt aantal planten of hebben een sterke voorkeur voor bepaalde planten. Hierdoor is het mogelijk dit knelpunt te definiëren in termen van plantengemeenschappen of vegetatietypen en is dus een koppeling te maken met de vegetatiekundige monitoring van OBN-projecten.

Overigens kunnen de hier opgevoerde duinbijen niet op dezelfde wijze gemonitord worden als hommels, daarvoor zijn ze te moeilijk herkenbaar in het veld. Voor monitoring gaat de voorkeur uit naar het bemonsteren van een aantal qua vegetatie homogene proefvlakken, waarin de geprefereerde voedselplant (of aantal voedselplanten) voorkomt, gedurende een vaste tijdseenheid. Daarnaast zou een globale gebiedsinventarisatie moeten plaats vinden, om ook de soorten die polylectisch zijn of opvallender op de nestplaatsen aanwezig zijn te kunnen monitoren, alsmede om de waarde van de proefvakken indien noodzakelijk te kunnen relativeren. Voor een aantal bijen zou het aantal nesten in een aantal proefvakken geteld kunnen worden (*Hylaeus pectoralis* - *Lipara*-gallen; *Osmia aurulenta* en *spinulosa* - slakkenhuisjes). Het bemonsteren van koekoeksbijen is ook een optie (zie inleiding).

Bijlage 6: Mieren

Enquête B. Mabelis (Alterra)

1. Karakteristieke duinsoorten

De meeste mieresoorten van de duinen komen tevens voor in de zandgebieden in het oosten van ons land en in het heuvelland van Zuid-Limburg. Slechts enkele soorten zijn tot dusverre (vrijwel) uitsluitend in de duinen gevonden (Boomsma & de Vries 1980, Boomsma et al. 1982, Haeseler 1983, Mabelis 1983, van Boven & Mabelis 1986). Tabel 1 geeft een overzicht van de soorten die in de kustduinen voorkomen (+), alsmede hun optimale biotoop (++): 1 = vochtig duingrasland, 2 = vochtige dwergstruikvegetatie (heide), 3 = droog duingrasland, 4 = droge dwergstruikvegetatie (heide), 5 = duinstruweel, 6 = duinbos.

P = (temporaire of obligate) sociaal parasiet; T = thermofiel, hok Ned. = aantal uurhokken (5x5 km) waar de soort is gevonden in de periode 1970-2000; hok duin = aantal uurhokken in kustduinen waar de soort is gevonden in de periode 1970-2000; % duin = % van het aantal uurhokken in de kustduinen van het totaal aantal hokken waar de soort is gevonden.

Tabel 1. Mieren van de duinen

soort	1	2	3	4	5	6	P	T	hok Ned.	hok duin	% duin	opmerkingen
<i>Anergatus atratulus</i>			+	+			P	T	9	2	22	
<i>Diplorhoptrum fugax</i>			+					T	13	1	8	
<i>Formica cunicularia</i>			+	+				T	73	17	23	
<i>F. exsecta</i>			+	+	+				47	12	26	niet in kalkrijk duin
<i>F. fusca</i>	+	+	++	++	+	+			262	37	14	
<i>F. lusatica</i>			+	+				T	6	2	33	
<i>F. polystena</i>						+	P		174	16	9	
<i>F. pratensis</i>			+				P	T	134	1	1	
<i>F. pressilabris</i>		+	+	+	+				16	8	50	
<i>F. rufa</i>				+	+	+	P		202	36	18	
<i>F. rufibarbis</i>			+	+				T	87	5	6	
<i>F. sanguinea</i>			+	+			P	T	176	5	3	
<i>Formicoxenus nitidulus</i>			+	+	+	+	P		46	10	22	
<i>Lasius brunneus</i>						+			60	1	2	
<i>L. flavus</i>			++	+					183	40	22	
<i>L. fuliginosus</i>					+	++			241	50	21	
<i>L. meridionalis</i>			++	+			P	T	31	6	19	
<i>L. mixtus</i>			+	+			P	T	33	9	27	
<i>L. niger + L. platythorax</i>	+	+	+	+	+	+			428	54	13	
<i>L. psammophilus</i>			+	+		+		T	100	32	32	
<i>L. umbratus</i>					+	++	P		146	19	13	
<i>Leptothorax acervorum</i>				+	+	+			128	22	17	
<i>L. albipennis</i>			+	++	+				15	15	100	

soort	1	2	3	4	5	6	P	T	hok Ned.	hok duin	% duin	opmerkingen
<i>L. muscorum</i>	+	+	+						32	5	16	
<i>Myrmica rubra</i>	++	+		+	+	+			257	38	15	
<i>M. ruginodis</i>	+				+	++			251	37	15	
<i>M. rugulosa</i>			+	+					65	3	5	
<i>M. sabuleti</i>			+	+	+			T	185	34	18	
<i>M. scabrinodis</i>	++	+							215	27	13	
<i>M. schencki</i>			+	+				T	103	17	17	
<i>M. specioides</i>			+	+				T	9	7	78	
<i>Stenamma debile</i>						+			55	4	7	
<i>Tetramorium caespitum</i>			++	+				T	193	42	22	

De soorten waarvan >33% van het aantal uurhokken in de duinen ligt, zouden als karakteristiek voor de duinen kunnen worden aangemerkt (deze zijn vet gedrukt in de kolom % duin):

Leptothorax albipennis (Stengelslankmier). In Nederland was deze soort lange tijd bekend onder de naam *L. tuberculatum*. Volgens onderzoek aan chromosoomaantallen zou het echter om twee aparte soorten gaan (Seifert 1993). De Stengelslankmier is tot dusverre alleen met zekerheid bekend van de duinen van Zuid- en Noordholland, zowel van de kalkarme, als van de kalkrijke duinen. Op de Waddeneilanden is hij niet gevonden. De nesten die (sporadisch) in Brabant en Zuid-Limburg zijn gevonden zouden van *L. tuberculatum* kunnen zijn. De Stengelslankmier komt vrijwel uitsluitend in open vegetaties voor, waar hij nestelt in plantestengels (o.a. van Hondstong), in takjes (o.a. van Struikheide, Duindoorn) en eikels (Boer, 2001).

Myrmica specioides (Duinsteekmier). Deze steekmier is tot dusverre vooral in de duinen gevonden (Haeseler, 1983, Boomsma et al., 1987). In de duinen bij Schoorl komt de soort vooral voor in open, zandige gebieden nabij de kust (Boer, 2001).

Formica lusatica (Duinrenmier). De status van deze soort is nog niet duidelijk. De uiterlijke kenmerken komen deels overeen met *F. rufibarbis* en deels met *F. cunicularia*. Aanvankelijk werd *F. lusatica* dan ook als een hybride van laatstgenoemde twee soorten beschouwd, maar op grond van een taxonomische studie, kwam Seifert (1997) tot de conclusie dat het om een aparte soort gaat (= *F. glauca*, Seifert 1996).

2. Referentiegebieden

Als beste Nederlandse referentiegebieden komen Terschelling en Boswachterij Schoorl in aanmerking. Op het grootste waddeneiland Terschelling komen vrijwel alle kenmerkende vegetaties van het kustgebied voor: kwelder, jonge duintjes, duingrasland, heide, struweel en bos. Het meeste bos is aangeplant. Goed ontwikkeld duin(rand)bos ontbreekt. Boswachterij Schoorl is eveneens een goed referentiegebied: dwars op de kustlijn loopt hier de grens tussen het kalkarme (noordelijke) duingebied en het kalkrijkere en meer ijzerhoudende duingebied in het zuiden. Sinds in dit gebied een kerf in de zeereep is gemaakt (in 1997) kan de zee hier regelmatig binnenstromen, waardoor de dynamiek plaatselijk sterk is toegenomen. Net als op de waddeneilanden vinden we hier overgangen tussen nat en droog, zout en zoet. Aan de binnenduintrand komt plaatselijk oud loofbos voor. In dit bos komen echter geen miersoorten voor die kenmerkend zijn voor de duinen.

Elders in het duingebied zijn eveneens goede referentiegebieden te vinden, zoals het Noordhollands Duinreservaat (Boer & de Gruyter) en het duingebied ten noorden van Den Haag, maar daar zijn duingraslanden en duinheiden deels vergraven (voornamelijk ten behoeve van de duinwaterwinning) of verdwenen door een zich sterk uitbreidend mosdek en opslag van struiken. Ook in de duinen van Voorne is het areaal duingrasland sterk ingekrompen door oprukkend struikgewas (o.a. duindoorn). Als buitenlandse referentiegebieden komen het Duitse waddeneiland Norderney en het Poolse duinreservaat Sowinski in aanmerking.

3. Effecten van vermesting, verontreiniging en verdroging

Effecten van vermesting, verontreiniging en verdroging op de mierenfauna kunnen het gemakkelijkst worden bepaald door veranderingen van nestdichtheden van soorten in de loop van de tijd te volgen (monitoring). De effecten van de in Bijlage 1 genoemde factoren, die samenhangen met vermesting, verontreiniging en verdroging, zal successievelijk worden nagegaan voor alle miersoorten die in de duinen voorkomen. Indien bekend is dat een der genoemde factoren een negatieve invloed heeft op de overlevingskans van een bepaalde mierenkaste (man, koningin, werkster) of van een bepaald stadium van de ontwikkelingscyclus van de mieren (ei, larve, pop, adult) zal dit worden vermeld.

3.1. Abiotische factoren

Toename beschikbaarheid voedingsstoffen:

Verzuring (middels depositie) en vermesting hebben een gecombineerd effect op de mierenfauna middels verrijking van de bodem met nutriënten en de daarmee samenhangende veranderingen van de vegetatie: toename van het mosdek, versneld dichtgroeien van open plekken met struweel (zie onder vegetatie). De nestdichtheid van soorten van droge, schrale duingraslanden en duinheiden neemt hierdoor af. Verhuizing van nestpopulaties is alleen mogelijk als er geschikte plekken in de buurt van de nesten beschikbaar zijn. De uitsterfkans van locale populaties neemt toe naarmate het aantal geschikte plekken afneemt. Bij toename van het nutriëntengehalte van de bodem verschuift de samenstelling van de mierenfauna in de richting van meer algemene soorten, die doorgaans eurytoop zijn. Volgens correlatief onderzoek zouden de mieren bij sterke verontreiniging van de bodem met nitraat lichter wegen en zouden de nestpopulaties en de nestdichtheid kleiner zijn dan onder normale omstandigheden (Puszkas 1978; Petal 1978, 1980). Ook het aantal soorten neemt af. Dit is echter mede als gevolg van een sterke verandering van de vegetatie (i.c. bossterfte).

Toename concentraties zware metalen:

Accumulatie van zware metalen is vastgesteld bij verschillende miersoorten als gevolg van het verzamelen van met zware metalen verontreinigde honingdauw van bladluizen en het slepen van allerlei prooien (met zware metalen) naar het nest (Stary & Kubiznáková, 1987, Rabitsch 1997). Mieren blijken hoge concentraties van zware metalen (Pb, Cd, Cu, Zn) echter vrij goed te kunnen doorstaan (Stary & Kubiznáková, 1987, Krzysztofiak 1991), al is (bij *Lasius niger*) wel een afname van de reproductie en de grootte van de nestpopulaties geconstateerd (Krzysztofiak 1991). Het is echter nog niet duidelijk in hoeverre de overlevingskans van soorten hierdoor negatief wordt beïnvloed (van Loon & Mabelis 1996). Van Eekelen (1999) vond dat het aantal in vangpotten gevangen werksters van de Zwartrugbosmier (*Formica pratensis*) en de Zandsteekmier (*Myrmica sabuleti*) negatief was gecorreleerd met het loodgehalte van de bodem. Relatief ongevoelige (eurytope) soorten kunnen daarentegen positief op bodemverontreiniging reageren door het wegvallen van concurrenten (Petal 1980, Puszkas 1980, van Eekelen, 1999). Negatieve fysiologische effecten van zware metalen zijn aangetoond bij *Formica aquilonia*, een soort die verwant aan de in de duinen voorkomende rode bosmiersoorten (Migula et al. 1993). Volgens Stary & Kubiznáková, (1987) zouden rode bosmieren goede indicatoren zijn voor verontreiniging van de bodem met zware metalen.

Toename sulfide:

Een hoge SO₂ concentratie van de lucht, zoals in Polen voorkomt, schaadt de gezondheid van het bos. In delen van Polen waar het bos het sterkst is aangetast is een sterke achteruitgang geconstateerd van het aantal nesten van de rode bosmier (80% in 13 jaar), terwijl de achteruitgang minder was in minder sterk aangetaste bossen (Szczepanski 1984). Verder is gebleken dat de grootte van de nestpopulaties en de nestdichtheid van verscheidene miersoorten (*Lasius niger*, *Myrmica rubra*, *M. ruginodis*) geringer is in gebieden die met zwavel verontreinigd zijn (0,29 mg/m³), dan in soortgelijke gebieden zonder zwavelverontreiniging (Petal 1978, 1980). In Nederland komen dergelijke hoge SO₂ concentraties echter niet (meer) voor.

Verandering in microklimaat (temperatuur):

Hoewel mieren de temperatuur tot op zekere hoogte in het nest kunnen regelen, zijn de meeste soorten sterk afhankelijk van de stralingswarmte van de zon. Als open plekken dichtgroeien verdwijnen de meeste miersoorten: nestpopulaties verhuizen naar zonnigere plekken of sterven uit.

3.2. Vegetatie

Toename primaire productie (toename snelheid vegetatiesuccessie)

Het dichter en schaduwrijker worden van de vegetatie beïnvloedt niet alleen het microklimaat binnen het habitat van de mieren, maar ook hun prooidichtheid. Deze tendens is nadelig voor miersoorten van schrale (duin)graslanden en duinheiden. Zonder tegenmaatregelen zullen locale populaties van deze soorten op den duur verdwijnen.

Ophoping organisch materiaal (strooisellaag)

Een losse strooisellaag is ongunstig voor het tot stand brengen van een goede temperatuur- en vochtgradiënt in het nest. Dit geldt ook voor soorten die strooisel gebruiken voor de bouw van een nestkoepel. Op plaatsen waar los organisch materiaal zich heeft opgehoopt komen vrijwel geen nesten voor. Een compacte humuslaag is daarentegen wel geschikt voor veel miersoorten, aangezien het warmte en vocht lang kan vast houden.

Toename van nitrofiële planten

Vergrassing van duingraslanden (met Zandzegge en Duinriet) leidt tot een afname van de nestdichtheid van thermofiele miersoorten van droog duingrasland en duinheide (tabel 1). Dit is te verklaren door verslechtering van het microklimaat en door het ontoegankelijker worden van het vegetatiedek voor predatoren met een prooi. Verruiging van de vegetatie met braam en brandnetel heeft eveneens een verslechtering van het microklimaat voor mieren tot gevolg (meer schaduw).

Toename nitrofiële en zuurtolerante mossoorten:

Bij vermossing van het vegetatiedek zal de nestdichtheid van ongeveer de helft van het aantal in tabel 1 genoemde soorten afnemen. Slechts enkele soorten, die vaak onder mos nestelen, zoals *F. fusca* en *Leptothorax muscorum*, zouden van deze ontwikkeling kunnen profiteren.

3.3. Fauna

Toename concurrentie

Bij het dichtgroeien van open vegetaties neemt het aantal geschikte nestplaatsen voor soorten van schrale graslanden en heide af. Hierdoor zou de concurrentie tussen de soorten zo sterk kunnen toenemen dat de meest kwetsbare soorten plaatselijk uitsterven. Liquidatie van nestpopulaties door concurrentie is waargenomen bij territoriale soorten, i.c. *Lasius fuliginosus* door *Formica polyctena* (Mabelis 1984, 1993), maar deze zijn geen van beiden kenmerkend voor de duinen.

3.4. Landschapsstructuur

Afname oppervlakte open/kaal zand

Bij afname van de oppervlakte kaal zand zal ruim 25% van de in tabel 1 genoemde soorten achteruitgaan. Onder hen bevindt zich de Duinsteekmier (*M. specioides*), die kenmerkend is voor de duinen.

Afname variatie in verticale vegetatiestructuur

Afname van de biotoopvariatie leidt tot een afname van het aantal miersoorten (Boomsma & van Loon 1982).

Afname van kleinschalige mozaïkpatronen in de vegetatie.

Veel miersoorten verkiezen warme zuidranden van begroeiingen voor de bouw van hun nest. Ook voor het verzamelen van voedsel is deze ligging gunstig: mieren kunnen enerzijds profiteren van de bladluizen die op de planten voorkomen en anderzijds van de prooien die in het open veld zijn te vinden.

3.5. Vergelijking met heidelandschap

Effecten van vermessing, verontreiniging, verdroging en beheersmaatregelen op de mierenfauna van duinvegetaties gelden in grote lijnen ook voor de mierenfauna van heideterreinen (zie: Mabelis 1976, 1987b). In heideterreinen komen echter een aantal miersoorten voor die in de kustduinen ontbreken, zoals de Veenmier (*Formica transcaucasica*), die uitsluitend voorkomt in hoogvenen en vochtige heidevegetaties, en de zeldzame heidesteeckmier (*Myrmica sulcinodis*), die alleen gevonden is in rijk gestructureerde, min of meer vochtige, heidevegetaties, waar lange tijd (vele tientallen jaren) geen beheersmaatregelen zijn toegepast (Mabelis 1987b).

3.6. Gevoelige stadia

Hoewel bepaalde stadia in de ontwikkeling van een mier gevoeliger voor bepaalde factoren zijn dan andere, kunnen de effecten van vermessing, verontreiniging en verdroging het beste worden beoordeeld op het niveau van de nestpopulatie. Door bovengenoemde factoren kan de extinctie van nestpopulaties zo sterk toenemen dat de soort regionaal uitsterft. Nestpopulaties kunnen verhuizen naar betere plekken, als die tenminste aanwezig zijn, maar de meeste in tabel 1 genoemde soorten leggen daarbij slechts korte afstanden af (maximaal 10 m). Slechts enkele soorten, zoals de rode bosmieren, kunnen over afstanden van 100 meter verhuizen. De aanwezigheid van barrières, zoals wegen of druk belopen paden, kunnen de verhuismogelijkheden beperken.

Verbreiding vindt doorgaans plaats via vliegende koninginnen. Voor de kolonisatie van een habitatplek is zowel de vliegafstand als de vestigingskans van de (bevruchte) koningin van belang. De vestigingskans hangt af van het aantal potentiële nestplaatsen. Voor de sociale parasieten onder de mieren (tabel 1) is de nestdichtheid van de gastheersoort bepalend voor de vestigingskans.

4. Te verwachten effecten herstelmaatregelen

begrazing

Begrazing van duingraslanden en duinheiden is gunstig voor alle miersoorten die in de duinen voorkomen, mits de dichtheid van de grote grazers niet te groot is. In een deel van een grasland (van landgoed Broekhuizen) dat extensief met runderen werd begraaasd kwamen na verloop van 20 jaar meer miersoorten voor dan het andere deel dat jaarlijks werd gemaaid. Het voorgaande neemt niet weg dat het aantal mierenvolken plaatselijk kan afnemen. Zo is de afname van het aantal bosmierennesten in de duinen bij Den Haag (de Bierlap) hoogstwaarschijnlijk een gevolg van een plaatselijk te sterke betreding door Galloway-runderen en Noorse Fjordenpaarden (Nederlof 1997).

maaien

Het maaien van grote oppervlakten leidt tot eenvormigheid van de vegetatiestructuur waardoor het aantal miersoorten zal afnemen. Pleksgewijs maaien kan de structuurdiversiteit van grasland daarentegen verhogen, waardoor de habitatkwaliteit van kenmerkende duingraslandsoorten zal toenemen. Soorten die een nestkoepel bouwen ondervinden nadeel van het maaien doordat de nestkoepel wordt geëgaliseerd. Het betreft ongeveer de helft van het aantal in tabel 1 genoemde

soorten. Alleen soorten die in geringe dichtheden voorkomen zouden hierdoor kunnen verdwijnen. Maaien met zware machines leidt (plaatselijk) tot bodemverdichting, hetgeen ongunstig is voor mieren. Voor zover er voldoende geschikte plekken overblijven kunnen nestpopulaties zich redden door te verhuizen.

plaggen

Het plaggen van de vegetatie over grote oppervlakten kan leiden tot het plaatselijk uitsterven van miersoorten: nesten verdwijnen met de vegetatie of worden te sterk ingedrukt door de zware machines. Kleinschalig plaggen leidt daarentegen tot een toename van de structuurdiversiteit van de vegetatie, waardoor meer habitat voor de miersoorten beschikbaar komt.

verstuiven/grondroeren

Hoewel nestpopulaties kunnen uitsterven als gevolg van een zandverstuiving of grondroering, dragen verstuivingen bij aan het in stand houden van pioniervegetaties, die als habitat voor thermofiele miersoorten van belang zijn. Indien zandverstuivingen (en grondroering) alleen plaatselijk optreden hebben ze een positief effect op het duurzaam voortbestaan van een aantal karakteristieke miersoorten van de duinen.

bekalken

Over het effect van bekalken van vegetaties op de mierenfauna zijn geen gegevens beschikbaar. Er zijn geen argumenten op grond waarvan een negatief effect te verwachten valt.

opslag verwijderen

Het verwijderen van schaduwgevende opslag is gunstig voor thermofiele miersoorten. Anderzijds kunnen struiken en bomen bladluizen bevatten: een belangrijke voedselbron voor veel miersoorten.

opstuwen grondwaterstand

De meeste van de in tabel 1 genoemde soorten gedeien niet in een omgeving met een hoge grondwaterstand. De soorten die er van zouden kunnen profiteren zijn in Nederland algemeen tot zeer algemeen.

5. Kennishiaten

De effecten van begrazing van duinvegetaties op de mierenfauna is nog onvoldoende onderzocht. Het is denkbaar dat ook bij extensieve begrazing van de duinen met runderen (en/of paarden) de mierenfauna lokaal sterk verarmd door een te sterke betreding van de hoefdieren. Dit zou zich bij voorbeeld voor kunnen doen in een duinvallei waar ze graag grazen.

6. Publicaties

Er is nog weinig gepubliceerd naar de effecten van vermesting, verontreiniging en verdroging op mieren. In vrijwel alle gevallen gaat het om correlatief veldonderzoek. Voor het beantwoorden van de vragen is gebruik gemaakt van de volgende publicaties (belangrijke referenties die effecten van bemesting, verontreiniging en beheer behandelen zijn voorzien van een *):

- Boer, P. & Th. de Gruyter, 1999. Mieren in de Noord-Hollandse duinen, Verspreidingsatlas. BOO-rapport 1999-3.
- Boer, P., 2001. Mieren van Boswachterij Schoorl. Verslag.
- Boomsma, J.J. & A. de Vries, 1980. Ant species distribution in a sandy coastal plain. *Ecological Entomology* 5: 189-204.
- Boomsma, J.J. & A.J. van Loon, 1982. Structure and diversity of ant communities in successive coastal dune valleys. *Journal of Animal Ecology* 51:
- Boomsma, J.J., A.A. Mabelis, M.G.M. Verbeek & E.C. Los, 1987. Insular biogeography and distribution ecology of ants on the Frisian islands. *Journal of Biogeography* 14: 21-37.
- Boven, J.K.A. van Boven & A.A. Mabelis, 1986. De mierenfauna van de Benelux (*Hymenoptera: Formicidae*). Wet. Med. KNNV, Hoogwoud.

- Eekelen, R. van, 1999. Abundance of macro-invertebrates in relation to heavy metal pollution in soil. Report Wageningen University, Soil Biology Group.
- Haeseler, V., 1983. Zur heutigen Besiedlung der Ostfriesischen Inseln durch Ameisen. Abh. Naturw. Verein Bremen. 40: 23-38.
- Krzysztofiak, L., 1991. The effect of habitat pollution with heavy metals on ant populations and ant-hill soil. Ekologia Polska 39 (2): 181-202.*
- Loon, A.J. van & A.A. Mabelis, 1996. Flora en Fauna 2030 – Fase III. Deelrapport mieren. Ministerie van VROM, Den Haag. *
- Mabelis, A.A., 1976. Invloed van maaien, branden en grazen op de mierenfauna van de Strabrechtse heide. RIN-Rapport, Leersum.
- Mabelis, A.A., 1983. Mieren. In: RIN, Natuurbeheer in Nederland, Dieren. Pudoc, Wageningen: 399-410.
- Mabelis, A.A., 1984. Interference between wood ants and other ant species (Hymenoptera, Formicidae). Neth. J. Zool. 34 (1): 1-20.
- Mabelis, A.A., 1987a. Mieren als toetssoorten voor het beheer van natuurgebieden. Bosbouwvoorlichting 26 (1): 6-8.
- Mabelis, A.A., 1987b. Heidefauna en heidebeheer. De Levende Natuur 88 (4): 130-141.
- Mabelis, A.A., 1993. Mieren in het duin. Duin 17: 10-12.
- Migula, P., S.L. Nuorteva, E. Gowacka & A. Oja, 1993. Physiological disturbances in ants (*Formica aquilonia*) from excess of cadmium and mercury in a Finnish forest. Proc. III Congress on Ecotoxicology, Amsterdam. Science of the Total Environment, Supplement 1993: 1305-1314.
- Nederlof, L.J., 1997. Rode bosmier en begrazing. Holland's duinen 31: 45-49.
- Petal, J.M., 1978. Adaptation of ants to industrial pollution. Memorabilia Zoologica 29: 99-108.*
- Petal, J.M., 1980. The effect of industrial pollution of Silesia on populations of ants. Polish Ecological Studies 6 (4): 665-672.*
- Puszkarski, T., 1978. Les fourmis (*Formicidae*) de la zone polluee des établissements de lazote de Puławy. Memorabilia Zoologica 29: 129-142. *
- Puszkarski, T., 1980. Ants as a competitive group within the predatory epigenic fauna in agrocenoses subjected to intensive industrial pressure. Insectes Sociaux 27: 276-277.
- Rabitsch, W.B., 1997. Tissue-specific accumulation patterns of Pb, Cd, Cu, Zn, Fe, and Mn in workers of three ant species (*Formicidae*, *Hymenoptera*) from a metal-polluted site. Arch. Environ. Contam. Toxicol. 32: 172-177. *
- Seifert, B., 1996. Ameisen – beobachten, bestimmen. Naturbuch, Augsburg.
- Seifert, B., 1997. Abhandlungen und Berichte des Naturkundemuseums Goerlitz 69 (5): 3-16.
- Szary, P. & J. Kubiznáková, 1987. Content of transfer of heavy metal air pollutants in populations of *Formica* spp. wood ants (*Hym.*, *Formicidae*).*
- Szczepanski, W., 1984. Anthills of the *Formica rufa* group and the unfavourable impact of industry in the forest protective belt of the Upper Silesian industrial district. In: Proceedings of the 2nd Symposium on the Protection of Forest Ecosystems. Warsaw Agricultural University, Warsaw: 95-108.*

7. Wijzigingen en aanvullingen richtlijnen uitvoering

Plaggen

Bij uitvoering:

Voorgesteld wordt om delen van heidevegetaties ongemoeid te laten bij het plaggen. Een oppervlakte van 5% in het geval van horsten van Pijpenstrootje is wel erg gering. Een dergelijke vegetatie is habitat voor de Veenmier. Deze soort wordt bedreigd door verdroging (Mabelis, publicatie in voorbereiding). Een oppervlakte van 25% is veiliger.

Begrazen (7^e regel van boven):

Doel:

1. Plaatselijke (!) afvoer van nutriënten dmv. schapenkudde (meeste nutriënten komen in schaapskooi terecht), seizoensbegrazing of jaarrondbegrazing (meeste nutriënten komen verspreid in het terrein terecht).
2. Tegengaan van opslag van bomen en struiken.
3. Vergroten structuurvariatie van de vegetatie (dmv. variatie in graasdruk)

8. Consequentie “bottleneck”analyse voor opzet monitoring

Voor schraal duingrasland: *Lasius psammophilus* en *Serviformica* groep (*F. rufibarbis*, *F. cunicularia*, *F. lusatica*, *F. fusca*)

Voor beweide duingrasland: *Lasius flavus*

Voor duinbos: *Formica rufa* groep (*F. rufa*, *F. polycтена*)

Voor droge heide: *F. pratensis*, *F. sanguinea*, *F. exsecta*, *F. pressilabris*

Voor vochtige heide (*Erica-Molinia* en *Molinia* vegetatie): *F. trankauasica*

Toelichting: genoemde soorten indiceren een biotoopkwaliteit waar andere miersoorten van kunnen profiteren. De soorten zijn bovendien geselecteerd op gemakkelijke vindbaarheid (Mabelis 1987a).

Wageningen, april 2001.

(met dank aan Peter Boer en André van Loon voor het leveren van commentaar op een vorige versie)

Bijlage 7: Libellen

7A: Enquête R. Ketelaar (De Vlinderstichting)

Inleiding

De libellenfauna in het duingebied is in de afgelopen tien jaar sterk veranderd. De belangrijkste oorzaken hiervoor zijn de relatief warme zomers, de aanleg van vele nieuwe duinwateren, de verhoging en deels stabilisatie van de waterstand en het vrijkomen van veel waterwinningsgebieden. Ook de toegenomen aandacht van duinbeheerders voor het water heeft de libellen overwegend positief beïnvloed. Daarmee is ook meteen aangegeven dat libellen geschikt zijn om zelfs op de korte termijn de effecten van beheermaatregelen en natuurontwikkeling te kunnen toetsen. Veel libellensoorten hebben de afgelopen jaren bewezen mobieler te zijn dan gedacht. De fauna van de duinen komt het meest overeen met die van de binnenlandse hoge zandgronden. De geïsoleerde ligging ten opzichte van deze binnenlandse zandgronden heeft een aantal soorten echter niet belet de duinen te koloniseren (vuurjuffer, platbuik) of daar als zwerver diverse malen te bezoeken (maanwaterjuffer, tangpantserjuffer).

Hoewel er momenteel veel verspreidingsgegevens uit de duinen bekend zijn en globale ecologische informatie (zoals aantalsschommelingen, habitateisen, effecten van natuurontwikkeling) is er nog steeds weinig wetenschappelijk onderzoek voorhanden om de ideeën die bij veldonderzoekers leven te kunnen toetsen. Daarom is veel informatie uit deze enquête gebaseerd op expert-opinion en best professional judgement.

Het beeld van de slecht gedocumenteerde referentie wordt nog eens versterkt omdat de aandacht van vegetatiekundigen in het verleden veelal uitging naar de terrestrische en droogvallende vegetaties. De vegetatie van permanente wateren werd vrijwel nooit beschreven en het water kwam als “open water” op de kaart.

1. De soorten

In het Nederlandse duingebied zijn 44 soorten libellen vastgesteld. Tien soorten hiervan zijn alleen als zwerver vastgesteld.

Tabel 1: Libellen in de Nederlandse duinen

Nederlandse naam	Wetenschappelijke naam
<i>Soorten die optimaal in het duingebied voorkomen</i>	
Lantaarntje	<i>Ischnura elegans</i>
Paardenbijter	<i>Aeshna mixta</i>
Watersnuffel	<i>Enallagma cyathigerum</i>
Bruinrode heidelibel	<i>Sympetrum striolatum</i>
Steenrode heidelibel	<i>Sympetrum vulgatum</i>
Gewone pantserjuffer *	<i>Lestes sponsa</i>
Geelvlekheidelibel *	<i>Sympetrum flaveolum</i>
Viervlek	<i>Libellula quadrimaculata</i>
Grote keizerlibel	<i>Anax imperator</i>
Gewone oeverlibel	<i>Orthetrum cancellatum</i>
Zwervende pantserjuffer *	<i>Lestes barbarus</i>
Houtpantserjuffer	<i>Lestes viridis</i>
Azuurwaterjuffer	<i>Coenagrion puella</i>

Nederlandse naam	Wetenschappelijke naam
<i>Soorten die zich wel voortplanten, maar elders optimaal voorkomen</i>	
Bloedrode heidelibel	<i>Sympetrum sanguineum</i>
Zwarte heidelibel	<i>Sympetrum danae</i>
Blauwe glazenmaker	<i>Aeshna cyanea</i>
Variabele waterjuffer	<i>Coenagrion pulchellum</i>
Glassnijder *	<i>Brachytron pratense</i>
Kleine roodoogjuffer	<i>Erythromma viridulum</i>
Bruine glazenmaker	<i>Aeshna grandis</i>
Zwervende heidelibel	<i>Sympetrum fonscolombii</i>
Grote roodoogjuffer	<i>Erythromma najas</i>
Platbuik *	<i>Libellula depressa</i>
Tangpantserjuffer	<i>Lestes dryas</i>
Noordse witsnuitlibel	<i>Leucorrhinia rubicunda</i>
Tengere pantserjuffer	<i>Lestes virens</i>
Vroege glazenmaker *	<i>Aeshna isosceles</i>
Zuidelijke glazenmaker	<i>Aeshna affinis</i>
Vuurjuffer	<i>Pyrrhosoma nymphula</i>
Bruine winterjuffer	<i>Sympecma fusca</i>
Venwitsnuitlibel	<i>Leucorrhinia dubia</i>
Gevlekte witsnuitlibel *	<i>Leucorrhinia pectoralis</i>
Smaragdlibel	<i>Cordulia aenea</i>
Tengere grasjuffer *	<i>Ischnura pumilio</i>
Bruine korenbout	<i>Libellula fulva</i>
<i>Zwervers in de duinen</i>	
Weidebeekjuffer	<i>Calopteryx splendens</i>
Maanwaterjuffer	<i>Coenagrion lunulatum</i>
Zadellibel	<i>Hemianax ephippiger</i>
Gevlekte glanslibel	<i>Somatochlora flavomaculata</i>
Zuidelijke keizerlibel	<i>Anax parthenope</i>
Vuurlibel	<i>Crocothemis erythraea</i>
Beekrombout	<i>Gomphus vulgatissimus</i>
Hoogveenglanslibel	<i>Somatochlora arctica</i>
Metaalglanslibel	<i>Somatochlora metallica</i>

De waterbiotopen in de duinen zijn het beste als volgt in te delen:

- 1 Opdrogende duinplassen en duinvalleien
- 2 Kleine (kwel)plasjes en ondiepe plassen
- 3 Infiltratieplassen, -kanalen en winningskanalen
- 4 Grote diepe plassen
- 5 Duinrellen
- 6 Pionierbiotopen

De volgende soorten zijn geselecteerd voor de deskundigen-enquête:

- Zwervende pantserjuffer en geelvlakheidelibel als kenmerkende soorten van opdrogende duinplassen en duinvalleien (1).
- Gewone pantserjuffer, gevlekte witsnuitlibel, glassnijder en vroege glazenmaker als kenmerkende soorten van kleine kwelplasjes en ondiepe plassen (2).
- Platbuik en tengere grasjuffer als kenmerkende soorten van pionierbiotopen (6).

Van de grote duinplassen (4) zijn geen kenmerkende soorten bekend. Het is zeer waarschijnlijk dat dit biotoop in het verleden een belangrijk biotoop voor libellen is geweest. Zo is het aannemelijk dat de individuenrijke zwermen van de viervlek afkomstig waren van matig voedselrijke duinmeren (Wasscher, 1998). Tot de jaren

zestig was op het Quackjeswater nog een populatie van de gevlekte witsnuitlibel aanwezig. Door vermessing zijn de bijzondere verlandingsvegetaties in deze meren echter verdwenen. Het is nu niet mogelijk kenmerkende soorten voor dit type aan te wijzen omdat een referentie ontbreekt. Wel is het zo dat sommige waterwinningswateren (3) wellicht een doorkijkje geven van wat de mogelijkheden zijn. De aanwezigheid van deze wateren heeft de libellenfauna in de duinen zeker goed gedaan.

Duinrellen (5) worden verder niet behandeld omdat zij geen kenmerkende libellensoorten herbergen.

2. Referentiegebieden

Er buiten Nederland geen referentiegebieden voor libellen in het duinlandschap. Nergens in Europa is zoveel water in het duingebied aanwezig als in Nederland.

Binnen Nederland zijn momenteel de Amsterdamse Waterleidingduinen en het duingebied tussen Katwijk en de Wassenare Slag de soortenrijkste gebieden. Omdat de libellenfauna momenteel zo sterk in verandering is, en er vrijwel geen referentie uit het verleden is kunnen moeilijk uitspraken worden gedaan over een referentie.

3. Bottlenecks in levenscyclus i.r.t. ver-thema's

Algemeen

De mogelijkheden voor libellen in het duingebied worden in belangrijke mate beïnvloed door het zoutgehalte en het klimaat. Weinig libellensoorten zijn bestand tegen (zwak)brakke omstandigheden. Zilte duinvalleien en -plasjes zijn hierom soortenarm. Open gelegen duingebieden en de Waddeneilanden zijn duidelijk minder soortenrijk dan de meer begroeide (vastelands)duinen. Hoewel deze aspecten niets te maken hebben met de ver-thema's zijn het wel belangrijke bottle-necks voor libellen in het duinlandschap.

Verzuring van wateren is in het duinlandschap vormt voor libellen vrijwel geen bedreigingen. Veel wateren worden gevoed door grondwater of worden gebufferd door het aanwezige kalk. Zelfs in de kalkarme duinen zijn veel plasjes neutraal (Manger, 1999).

Zwervende pantserjuffer

Voortplanting vindt plaats in ondiepe, en daardoor snel opwarmende, wateren zoals heidevennen, duinplasjes en ondiepe oeverzones van grotere plassen. De eieren worden vaak afgezet op droogstaande water- en oeverplanten. Er worden zelfs eieren afgezet op geheel drooggevalen plaatsen. Hierbij wordt een toekomstige natte periode geanticipeerd. Voor de eileg worden vele plantensoorten gebruikt, maar de voorkeur gaat uit naar smalbladige, middelhoge oeverplanten als russen, waterbiezen en zeggen. De eieren overwinteren, waardoor de plasjes gedurende de hele winter droog mogen staan. In het ondiepe en snel opwarmende water ontwikkelen de larven zich razendsnel om voor de zomerdroogte uit te sluipen.

- Verlaging van de grondwaterstand waardoor vochtige duinvalleien en ondiepe plasjes permanent droog vallen
- Toenemende successie van natte duinvalleien en ondiepe plasjes, plaatselijk versneld door een te voedselrijke situatie of "inundatiestress" (zie Koerselman, 1991).
- Afname van verstuing

De zwervende pantserjuffer komt ook in zeer open duingebieden voor is derhalve vrij ongevoelig voor sterke wind. De zwervende pantserjuffer is waarschijnlijk sterk positief beïnvloed door de warme zomers in de afgelopen tien jaar. Enerzijds konden de dieren in deze warme en zonnige zomers ver zwerven (bijvoorbeeld in 1994), anderzijds warmen de ondiepe plasjes sneller op in voorjaar wat de ontwikkeling van de larven versneld.

Geelvlakheidlibel

De geelvlakheidlibel plant zich voort op diverse ondiepe plasjes en laagten op de duin- en binnenlandse zandgronden. Net als bij de zwervende heidelibel overwinteren

de eieren, een strategie waarmee ze uitstekend uit de voeten kunnen op opdrogende wateren. De geelvlekheidlibel vertoont goed ontwikkeld zwervgedrag. Mede hierdoor fluctueren de aantallen van jaar tot jaar. De bottlenecks zijn dezelfde als die voor de zwervende pantserjuffer.

- Verlaging van de grondwaterstand waardoor vochtige duinvalleien en ondiepe plasjes permanent droog vallen
- Toenemende successie van natte duinvalleien en ondiepe plasjes, plaatselijk versneld door een te voedselrijke situatie of “inundatiestress” (zie Koerselman, 1991).
- Afname van verstuing

Bruine winterjuffer

De bruine winterjuffer is een nieuwkomer in de duinen. De recente opmars in Nederland, en ook in de duinen heeft waarschijnlijk voor een groot deel onder invloed van de warme zomers plaatsgevonden. Er zijn geen bottle-necks aan te wijzen voor de bruine winterjuffer, maar het optreden van voedselrijke verlandingsvegetaties met lisdodde in ondiep water heeft deze soort zeker niet benadeeld. In de rottende plantenresten van voornamelijk grote lisdodde worden de eieren afgezet.

Gewone pantserjuffer

De gewone pantserjuffer is in het binnenland een zeer algemene soorten van vennen en andere voedselarme wateren. In de duinen zijn de aantallen duidelijk lager als in het binnenland. Wateren waar de gewone pantserjuffer zich in het duingebied met vrij grote aantallen voortplant zijn kleine, vaak door kwel gevoede en enigszins beschut gelegen plasjes.

- Vermesting leidt tot dominantie van riet en/of lisdodde. Deze vegetatie komen in de plaats van lage russen- en zeggenrijke verlandingsvegetaties. Deze laatste vegetaties worden door de gewone pantserjuffer geprefereerd.
- Sterke verdroging leidt tot het verdwijnen of versneld dichtgroeien van de ondiepe plasjes.

Gevlekte witsnuitlibel

De gevlekte witsnuitlibel plant zich voort in laagveenmoerassen, matig voedselrijke vennen en duinwateren met een rijke en gevarieerde verlandingsvegetatie. De larven leven tussen de oever- en waterplanten.

- Door veresting zijn de bijzondere (matig) voedselrijke verlandingsvegetaties van bijvoorbeeld het Quackjeswater verdwenen.
- Waterstandschommelingen hebben mogelijk ook geleid tot het verdwijnen van verlandingsvegetaties, of het (tijdelijk) droogvallen van de biotoop. Hoewel de gevlekte witsnuitlibel dit mogelijk kort kan overleven is langdurige droogval zeker negatief.

In recente jaren zijn meerdere waarnemingen gedaan in de vastelandsduinen. Op minimaal een plek is mogelijk een kleine populatie aanwezig. Het betreft een vrij grote, min of meer voedselrijke plas met een rijke verlandingsvegetatie. Mogelijk is de gevlekte witsnuitlibel een bruikbare kensoort voor grote duinmeren met een brede gordel moerassige verlanding.

Vroege glazenmaker

De vroege glazenmaker plant zich plaatselijk in vrij lage aantallen in de duinen voort op door kwel gevoede, vrij kleine plasjes.

- Het wegvallen van kwel heeft mogelijk geleid tot al dan niet tijdelijk droogvallen van de kwelplasjes.

Glassnijder

De glassnijder komt voor in diverse voedselrijke biotopen met een rijke verlandingsvegetatie. De eieren worden afgezet in zacht plantenmateriaal, liefst in een ijle riet- en/of lisdoddevegetatie, of langs de rand van een dergelijke vegetatie.

- Het wegvallen van kwel heeft mogelijk geleid tot al dan niet tijdelijk droogvallen van de kwelplasjes.

De glassnijder plant zich in de Nederlandse duinen vooral in de Amsterdamse Waterleidingduinen voort. In de overige duingebieden is het een zeer schaarse soort. De aanwezigheid van goed ontwikkelde verlandingsvegetaties is daar waarschijnlijk een oorzaak van. Zoals bij vrijwel alle libellen in de duinen is er weinig bekend over de historische verspreiding. Er valt daarom weinig te zeggen over de knelpunten voor deze soort. Wellicht wordt de glassnijder zelfs positief beïnvloed door verrijking van het water: dit stimuleert de ontwikkeling van voedselrijke verlandingsvegetaties in ondiep water. Ook de aanleg van de waterwinningswateren heeft de glassnijder mogelijk bevoordeeld.

Platbuik en tengere grasjuffer

Beide soorten worden hier tegelijk besproken gezien de grote overeenkomsten in de ecologie. Het zijn kenmerkende soorten van pionierbiotopen waar de vegetatieontwikkeling in een pril stadium is. Met name ondiepe pionierbiotopen worden door deze soorten bevolkt. De platbuik was in het verleden een vrij algemene soort in de duinen, maar is daar lange tijd afwezig geweest. De aanleg van nieuwe, ondiepe wateren in de duinen heeft deze soort zeker goed gedaan. Ook de tengere grasjuffer heeft zich in de duinen in deze pionierbiotopen gevestigd.

- Vastlegging van de duinen heeft geleid tot het verdwijnen van uitgestoven laagtes die mogelijk voor deze soorten geschikt biotoop vormden
- Het verdwijnen van de menselijke beïnvloeding in de duinen (beweiding, akkerbouw etc.) en het vastleggen van de duinen met bos heeft geleid tot het verdwijnen van de voor deze soorten belangrijke pionierbiotopen.

Libellen algemeen

In het huidige Nederlandse duinlandschap zijn vrij weinig bottle-necks aan te wijzen. Dat komt deels omdat verzuring in deze wateren nauwelijks een rol speelt. Bovendien is het moeilijk aan te geven in hoeverre vermessing een rol speelt. De snellere vegetatiesuccessie heeft zeker invloed op de libellen van kleine (kwel)plasjes. In het meest extreme geval groeit een plasje of een poel helemaal dicht. De poelen in het Zwanenwater zijn behoorlijk dichtgegroeid (EGV rond de 400 microS), terwijl de bomkraters in de nabijgelegen Gafelijkheidsduinen veel minder zijn dichtgegroeid (EGV 200-250).

De volgende bottle-necks zijn het meest relevant:

- Afname dynamiek in het duingebied (verstuiving, graverij door mensen)
- Waterstandschommelingen hebben geleid tot het regelmatig droogvallen van biotopen
- Verdroging hebben geleid tot het verdwijnen van de jaarlijks droogvallende duinvalleien en -plasjes.
- Verrijking van het water leidt tot versnelde successie en in de ultieme vorm tot het dichtgroeien van de biotoop.

Overeenkomsten en verschillen met bottlenecks in het heidelandschap:

Overeenkomsten:

- Bedreiging door verdwijnen en ongeschikt raken van leefgebied door al dan niet tijdelijke verdroging
- Toenemende successie door verrijking (in het heidelandschap van minder groot belang).

Verschillen:

- Verzuring is in het duinlandschap nauwelijks een probleem
- Natuurlijke en antropogene dynamiek is een belangrijker onderdeel in het duinlandschap dan in het heidelandschap. Het verdwijnen hiervan is voor libellen in het duinlandschap dan ook een knelpunt.
- Zoutgehalte en de sterke wind zijn voor libellen weliswaar natuurlijke, maar sterk beperkende factoren. Wellicht dat de aanleg van bossen en het dichtgroeien van de duinen op dit punt voor libellen positief is geweest.

4. Bottlenecks in levenscyclus vs. maatregelen

Maaien, plaggen en grondroeren worden hier beschouwd als niet van invloed zijnde op libellen. Bekalking is in de duinwateren niet nodig; herstel van grondwaterkwel moet hier voorrang hebben.

Zwervende pantserjuffer en geelvlekheidelibel

Begrazing

In principe gunstig, met name in de periode dat de laagtes zijn drooggevallen. Te intensieve begrazing leidt tot teveel vraat en daarmee het verdwijnen van eieren.

Verstuiven

Gunstig, zeker als op deze wijze opdrogende primaire duinvalleien ontstaan.

Opslag verwijderen

Gunstig

Opstuwen grondwaterstand

In principe gunstig, maar te snelle opstuwing kan tot inundatiestress leiden (dominantie van bijvoorbeeld duinriet). Ook kan te diep water tot resultaat hebben, dit is ongunstig voor deze warmteminnende soorten.

Baggeren

n.v.t.

Opschonen oevers

n.v.t., wel kan plaggen van natte duinvalleien gunstig zijn.

Bruine winterjuffer

Begrazing

n.v.t.

Verstuiven

n.v.t.

Opslag verwijderen

gunstig wanneer het struweel te dicht op de oever staat en daarmee de verlandingsvegetatie wegdukt.

Opstuwen grondwaterstand

In principe gunstig; in de zomer droogvallen van de biotoop is voor deze soort negatief.

Baggeren

n.v.t.?

Opschonen oevers

In principe ongunstig, maar bij gefaseerde uitvoering op termijn de enige manier om de biotoop te handhaven.

Gewone pantserjuffer

Begrazing

Waarschijnlijk is de gewone pantserjuffer indifferent voor begrazing. Bij een te intensieve betreding van de oever verdwijnt de gewone pantserjuffer echter.

Verstuiven

n.v.t.

Opslag verwijderen

Gunstig

Opstuwen grondwaterstand

Op korte termijn ongunstig door het verdrinken van de oeervervegetatie en het dieper worden van het water. Dit laatste kan leiden tot een koudere watertemperatuur en is niet gunstig voor de ontwikkeling van larven.

Baggeren

n.v.t.?

Opschonen oevers

Gunstig, zeker als de oevers geleidelijk worden vormgegeven.

Gevlekte witsnuitlibel

Begrazing

onbekend

Verstuiven

n.v.t.

Opslag verwijderen

in principe gunstig, maar de gevlekte witsnuitlibel heeft beschutting nodig.

Opstuwen grondwaterstand

Gunstig

Baggeren

Gunstig, zeker in verrijkte meren.

Opschonen oevers

In principe ongunstig, de gevlekte witsnuitlibel is in goed ontwikkelde verlandingsvegetaties aanwezig.

Vroege glazenmaker en glassnijder

Begrazing

In de Amsterdamse Waterleidingduinen lijkt de vroege glazenmaker niet negatief te worden beïnvloed door extensieve begrazing.

Verstuiven

n.v.t.

Opslag verwijderen

In principe gunstig, maar niet te grootschalig.

Opstuwen grondwaterstand

Gunstig

Baggeren

onbekend

Opschonen oevers

In principe gunstig, maar voortplantingslocaties op dit moment sparen gezien de schaarsheid van de soort (dit geldt wellicht niet voor de glassnijder).

Platbuik en tengere grasjuffer

Begrazing

Ongunstig: begrazing kan tot vermessing en een versnelde vegetatiesuccessie leiden. Aan de andere kant kan vraat van de dieren ook de biotoop wat langer in stand houden.

Verstuiven

Gunstig, maar wellicht niet helemaal van toepassing omdat beide soorten niet echt karakteristiek zijn voor jaarlijks droogvallende wateren.

Opslag verwijderen

Gunstig, maar vaak geen knelpunt

Opstuwen grondwaterstand

n.v.t., eventueel ongunstig omdat dit een koudere watertemperatuur tot gevolg heeft.

Baggeren

Gunstig

Opschonen oevers

Gunstig

6. Literatuur

Artikelen en rapporten met verspreidingsinformatie en vaak ecologische informatie over libellen in het duinlandschap.

Baaijens, A.M. & Joosse, R., & Wagenaar, H. (2000). Jaaroverzicht 1998 Vlinder- en Libellenwerkgroep Zeeland. Vlinder- en Libellenwerkgroep Zeeland, Oost-Souburg.

Botschuyver, A.(1999). Evaluatie van het onderzoek aan libellen in de Amsterdamse Waterleidingduinen. Gemeentewaterleidingen Amsterdam.

Calle, L.(1998). Libellen in Zeeuws-Vlaanderen overzicht tot en met 1997. Insectenwerkgroep, Terneuzen.

- Dijkstra, K.-D.B., Mostert, K., Van Velzen, J.-W. & Witte, R.H. (1999) Recente ontwikkelingen in de libellenfauna van de Hollandse en Zeeuwse duinen. *Brachytron* 3(1): 15-29.
- Dijkstra, K.-D.B. (1998). Libellen in Berkheide en de Coepelduynen 1995-1997. Drie jaar waarnemen tussen Katwijk en Wassenaar. *Holland's Duinen* 32, 7-28
- Dijkstra, K.-D.B. (1998). Libellen in Berkheide en De Klip 1998. *Holland's Duinen* 34, 19-41.
- Dingemans, N.. & Kalkman, V. (1995). Overzicht libellenwaarnemingen van Terschelling. *Amoeba* 69(5), 203-209.
- Gronert, R. (2000). Fladderen in de Wind: dagvlinders en libellen aan de kust.. Marcelis, v.d. Lee, Vlaar BV, Alkmaar.
- Groot, T. de (1997). Libellen van het Zwanenwater en Duin & Kruidberg. onderzoeksrapport 1997. Vereniging Natuurmonumenten, s'Graveland.
- Kalkman, V. (1996). Aanvulling op: Overzicht libellenwaarnemingen van Terschelling. *Amoeba* 70(1), 23.
- Kiauta, B. (1964) Notes on some field observations on the behaviour of *Leucorrhinia pectoralis* Charp. (Odonata: Libellulidae). *Entomologische berichten (AMSTERDAM)* 24, 82-86.
- Manger, R. (1999). Libellen in de duinen van de Noordkop 1999 : Grafelijksheidsduinen, Refugium en Zwanenwater. KNNV afdeling Den Helder e.o..
- Meerman, H. & Wal, H. van der (1997). Waarnemingen van Libellen in Voornes Duin. 1995, 1996 en 1997. Natuurmonumenten, s'Graveland.
- Niemeijer, I. (2001). Het substraat van de Nederlandse libellenlarven (Odonata). de Vlinderstichting, Wageningen..
- Trigt, T. van (1998). Voortplantingsonderzoek Libellen : Amsterdamse Waterleidingduinen. Prive-uitgave, De Zilk.
- Trigt, T. van (1998). Voortplantingsonderzoek Libellen. Eigen uitgave, De Zilk.
- Velzen, J.-W. van & Botschuyver, A. & Wasscher, M. (1998). Libellen in de Amsterdamse Waterleidingduinen. *Duin* 21 (3), 10-11
- Velzen, J.W. van (1999). Waarnemingenoverzicht 1998. KNNV Libellenwerkgroep Zuid Kennemerland, Haarlem.
- Wasscher, M.Th. & Velzen, J.W. van, (1998). Voorlopige Atlas van de Libellen in de Amsterdamse Waterleidingduinen.
- Wasscher, M.Th. (1996). Libellen in de Amsterdamse Waterleidingduinen: Verkennende inventarisatie 1995. Oeco-hydrologisch onderzoek. EIS-Nederland en Gemeentewaterleidingduinen Amsterdam.
- Wasscher, M.Th. (1996). De Viervlek-libellentrek van mei 1925. *De Levende Natuur* 97 (6), 251-255.
- Wasscher, M. (1998). De invasie van de Geelvlakheidlibel in 1995. *Natura (KNNV)* 95 (6), 179-181.
- Witte, R.H. & Groenendijk, D. (1999). Voorkomen van libellenlarven in de Nederlandse Delta in relatie tot saliniteit. *Brachytron* 3 (2), 3-10.

Enkele belangrijke boeken over de ecologie van libellen

- Corbet, P.S. (1999). *Dragonflies: behavior and ecology of Odonata*. Cornell University Press, Ithaca, New York.
- Jödicke, R. (1997). *Die Binsenjungfern und Winterlibellen Europas (Lestidae)*. Die Neue Brehm-Bücherei 631. Westarp Wissenschaften, Magdeburg.
- Knijf, G. de & Anselin, A. (1996). Een gedocumenteerde Rode lijst van de libellen van Vlaanderen.. Med. Instituut voor Natuurbeschoud, 4.
- Kuhn, K. & Burbach, K. (1998). *Libellen in Bayern*. Eugen Ulmer, Stuttgart.
- Schorr, M. (1990). *Grundlagen zu einem Artenhilfsprogramm Libellen der Bundesrepublik Deutschland*. Societas Internationalis Odonatologica S.I.O.. Ursus Scientific Publishers.
- Sternberg, K. & Buchwald, R. (1999). *Die Libellen Baden-Württembergs. Band 1 Allgemeiner Teil Kleinlibellen (Zygoptera)*. Ulmer, Stuttgart.

7. Betekenis bottle-neck analyses voor het richtlijnenprogramma (RUHF) geen opmerkingen

8. Betekenis bottle-neck analyses voor de monitoringopzet (SMPF)

Bij de veranderingen in de lijst met libellen speelt er wellicht een definitie-kwestie m.b.t. zwak gebufferde wateren.

De noordse glazenmaker en venglazenmaker komen niet op zwakgebufferde wateren voor. De eerste is karakteristiek voor hoogveenslenken en vennen met hoogveenvorming, de tweede is karakteristiek voor min of meer zure vennen.

Monitoring is wel belangrijk van beide soorten in het heidelandschap, maar dus niet op zwakgebufferde vennen.

De Gevlekte witsnuitlibel is juist een kensoort voor de matig voedselrijke vennen die gebufferd zijn.

7B: Brainstorm LIBELLEN, 11 april 2001

Aanwezig: Robert Ketelaar (RK; Vlinderstichting), Vincent Kalkman (VK; EIS), Peter Verbeek (PV; Natuurbalans), Chris van Turnhout (CvT; St. Bargerveen), Suzanne Stuijzand (SS; St. Bargerveen; notulen), Hein van Kleef (St. Bargerveen), Marijn Nijssen (St. Bargerveen) en Wilco Verberk (St. Bargerveen).

CvT en SS hebben een enquête opgesteld, waarin de problematiek rond ver-thema's (verzuring, vermessing en verdroging) en beheer voor duinfauna aan de orde wordt gesteld. Deze enquête is door deskundigen voor verschillende diergroepen ingevuld. Van een aantal diergroepen, te weten: vogels, reptielen, amfibieën, dagvlinders, libellen en watermacrofauna, is volgend op deze 'enquête ronde' een brainstormsessie met verschillende deskundigen gehouden, om zodoende nog dieper op de problematiek in te kunnen gaan. De enquête vormde de leidraad tijdens deze brainstorm. De belangrijkste vragen tijdens de brainstorm zijn welke soorten karakteristiek zijn voor de duinen, en welke bottlenecks er bestaan voor de fauna in relatie tot ver-thema's en beheer. Tevens willen we weten welke kennislacunes er bestaan. Onderstaand verslag vormt een aanvulling op de enquête ingevuld door Robert Ketelaar.

Libellenfauna van de duinen: referentiegebieden?

Door het langdurige (eeuwen!) en intensieve gebruik door de mens, en het ontbreken van oude gegevens (de eerste libellengegevens hebben betrekking op losse meldingen uit de jaren twintig en dertig), is het ondoenlijk om een kwantitatieve referentie van de libellenfauna van de Nederlandse duinen te schetsen. Wel kunnen we gebieden aanwijzen die momenteel een diverse libellenfauna herbergen. Binnen Nederland is nog een relatief rijke libellenfauna te vinden in de Amsterdamse Waterleidingduinen (het Eiland van Rolvers), in Meijendel en Berkheide (De Beer), en op Oostvoorne. In de kalkarme duinen wordt nog een natuurlijk open duinlandschap aangetroffen bij Den Helder (Grafelijkheidsduinen), en verschillende 'Plakken' op Terschelling (bv. Griltjeplak). Ook op verschillende 'ijsbaantjes' (gegraven/uitgebaggerde ondiepe, zwak gebufferde plassen, waar 's winters ijs op ligt) is een rijke libellenfauna aanwezig (bv. Castricum). Deze ijsbaantjes zijn waarschijnlijk een goede referentie van de oorspronkelijk aanwezige natte duinvalleien met uitgebreide laagveenachtige verlandingsvegetaties. Vergelijking van de duinen met het buitenland is eigenlijk niet mogelijk, omdat de Nederlandse duinen vrij uniek zijn. Nergens anders zijn zoveel wateren als in de Nederlandse duinen. Wellicht komen delen van de Deense duinen (Hanstholm) overeen met de vroegere grootschalige laagveengebieden die aan de duinen grensden.

Het is lastig om aan te geven welke soorten in de duinen 'thuis horen', omdat historische gegevens ontbreken. Wel is bijvoorbeeld bekend dat de Platbuik in de jaren '20 en '30 algemeen voorkwam, maar dit zijn losse waarnemingen. De mens had een eeuw geleden al een behoorlijke invloed op de duinen. Hoewel de ingrepen over het algemeen ingrijpend waren, waren deze kleinschaliger dan tegenwoordig. Bebossing en vastlegging van de duinen was toen nog niet zo ver gevorderd, daarom mag aangenomen worden dat de libellenfauna rijker is geweest dan nu.

Libellensoorten waarvan bekend is dat ze optimaal in de duinen voorkomen, zijn ook in andere landschapstypen algemeen voorkomend. Er zijn dus niet echt karakteristieke duinlibellen. De meeste libellen die in de duinen voorkomen, worden ook op de hogere zandgronden aangetroffen. Soorten die vroeger meer voorkwamen, die in de zeventiger jaren verdwenen zijn en de laatste jaren weer (met name op het vasteland) terugkeren, zijn de Vroege glazenmaker, Glassnijder, Smaragdlibel, Bruine glazenmaker, Platbuik en de Gevlekte witsnuitlibel. Deze soorten zijn (m.u.v. de Platbuik, een pionier) tegenwoordig vooral typerend voor laagvenen. De verdwijning van deze soorten in de jaren '70 is vooral te wijten aan de verdwijning van kwelplasjes en bijbehorende karakteristieke verlandingsvegetaties. Ook de Noordse witsnuitlibel wordt tegenwoordig weer regelmatig gesignaleerd.

Toch moet niet te voorbarig geconcludeerd worden dat soorten 'terug zijn'. Libellen zijn echte zwervers, en de aanwezigheid van een adult is niet een garantie dat deze soort zich ook op die plek succesvol kan voortplanten. Zo wordt de Noordse witsnuitlibel veel aangetroffen op de Waddeneilanden, met name als het warm weer is en er een oostenwind staat. Voortplanting is echter enkel bij de Herdredersplak op Terschelling vastgesteld. In een warme zomer wordt veel energie geïnvesteerd in vliegspieren. Libellen kunnen zich meer dan 100 km per dag verplaatsen, door zich met de wind mee te laten voeren.

Ver-factoren

Ondanks dat duinplassen kunnen verzuren, speelt verzuring waarschijnlijk geen belangrijke rol voor libellen. Labstudies tonen aan dat libellen over het algemeen niet gehinderd worden door een pH verlaging van het water. Libellen zullen eerder last hebben van indirecte effecten, bijvoorbeeld via veranderingen in de vegetatiestructuur. Bij opdroging van slib zou verzuring kunnen optreden (hoewel het bufferend vermogen van het slib vrij groot is). Libellen zullen in dat geval echter eerder negatieve effecten ondervinden van verdroging dan van verzuring (RK).

De belangrijkste bottlenecks voor libellen in de duinen (t.a.v. ver-factoren) vormen de verdwijning van rijke verlandingsvegetaties als gevolg van vermesting, en het permanent of te vroeg/lang droogvallen van plassen als gevolg van verdroging. Een rijke verlandingsvegetatie is zowel rijk aan plantensoorten als aan structuren, die belangrijk zijn voor de eiafzet, als schuilmogelijkheid en jachtterrein voor de larven, en om uit te kunnen sluipen. Het is niet duidelijk waar hierin de belangrijkste bottlenecks liggen (kennislacune). Het belang van vegetatiestructuren is overigens soortafhankelijk; voor de Gevlekte witsnuitlibel zijn structuren belangrijker dan bijv. de Zwervende pantserjuffer. De Gewone pantserjuffer wordt vaak bij lage, diverse oevervegetaties aangetroffen.

Bij de verdwijning van rijke vegetaties gaat het om het verlies van plantensoorten als Waterdrieblad, Krabbescheer, Wateraardbei en Snavelzegge. Deze soorten, die behoren tot een matig voedselrijke verlandingsvegetatie, worden verdrongen door vegetaties gedomineerd door Riet of Lisdodde.

Sommige soorten zijn weliswaar niet verdwenen uit de duinen, maar komen niet meer zo massaal voor zoals vroeger het geval was. De Viervlek is zo'n soort. Van deze libel wordt gedacht dat het een 'zure' soort is, die niet tegen kalkrijk water kan (PV). Mogelijk is het echter niet zozeer een zure soort, alswel een soort van matig voedselrijke condities, zoals die ook in laagveen voorkomen (RK).

Bij de vergelijking van gegevens over de verspreiding van soorten en de afzonderlijke levenscyclussenmerken, valt een aantal dingen op (SS). In de eerste plaats lijkt het larvale habitat van belang te zijn voor het 'succes' van soorten. Larven van algemene soorten houden zich over het algemeen op in de modder of tussen vergane planten, terwijl minder algemene soorten vooral tussen levende planten voorkomen. Het is goed voor te stellen dat een achteruitgang van de vegetatie (a.g.v. vermesting) dan vooral nadelig is voor laatstgenoemde soorten. Dit wordt bevestigd door de deskundigen; de verdwijning van een rijke verlandingsvegetatie wordt dan ook als één van de belangrijkste bottlenecks aangeduid. (Overigens geldt dit alleen voor

permanente wateren; droogvallende wateren herbergen immers nooit een rijke verlandingsvegetatie.)

Algemene soorten lijken een langere vliegperiode te hebben dan minder algemene soorten. Dit wordt echter door de deskundigen weerlegd; de uiterst waargenomen vliegdata van minder algemene soorten zijn waarschijnlijk niet de werkelijke uitersten. Deze data zijn niet bekend omdat minder algemene soorten per definitie niet vaak (kunnen) worden waargenomen. Er lijkt overigens geen relatie te bestaan tussen het voorkomen van soorten en eisen aan plaatsen voor de eiafzet, terwijl het wel waarschijnlijk is dat de verdwijning van plaatsen voor de eiafzet een bottleneck vormt.

Beheer

Er zijn veel positieve ontwikkelingen te zien van het beheer in de Nederlandse duinen. Met name het laten ontstaan van nieuwe plassen heeft veel winst voor libellen opgeleverd (VK: in de duinen liggen vooral kansen, op de heide bedreigingen). Libellen reageren dankzij hun grote mobiliteit snel op de restauratieprojecten zoals die de afgelopen tien jaar zijn uitgevoerd.

Het grootste risico voor libellen ten aanzien van herstelbeheer is de grootschaligheid waarmee maatregelen genomen worden. Het te snel opzetten van water vormt een grote bedreiging. Libellen die afhankelijk zijn van ondiepe wateren (ten behoeve van een snelle larvale ontwikkeling, bv. de Gewone pantserjuffer) verdwijnen bij het plotseling opzetten van water (het water is te koud, ze maken plaats voor meer concurrentiekrachtige soorten). Daarnaast ontstaat bij teveel en te snel onder water zetten, een dominantie van enkele plantensoorten (bv. Duinriet), waardoor andere plantensoorten verdrongen worden. In sommige gebieden wordt zodanig vernat dat het waterpeil 1 à 2 meter per jaar oploopt. In het RUHF (Bosman et al. 1999) wordt een verhoging van 5 tot 10 cm per jaar (!) als richtlijn aangegeven, met een dergelijke snelheid is het mogelijk voor de fauna om zich aan de veranderende omstandigheden aan te passen.

In sommige gebieden is het waterniveau mogelijk zelfs hoger dan dat het vroeger ooit geweest is. In het Zwanenwater bijvoorbeeld, waar plassen aaneengesloten zijn door vergaande vernatting. Het is niet bekend in hoeverre dit gevolgen heeft voor de libellenfauna. Mogelijk kunnen vissen door de aaneensluiting van wateren goed verspreiden, waardoor het libellenbestand zal slinken als gevolg van predatie (RK). Ook in Zeeland heeft vergaande vernatting plaats gevonden. Vernatting is dus wel essentieel, maar de manier waarop dit gebeurt is bepalend voor de resultaten.

Voor libellen is baggeren over het algemeen geen ongunstige maatregel, ondanks het feit dat het directe vernietiging van individuen met zich meebrengt. Libellen zijn snelle kolonisatoren. Gefaseerd baggeren is voor libellen niet nodig; omdat de duinen aaneengesloten zijn kunnen de libellen snel weer nieuwe geschikte habitats vinden (i.t.t. de heide). Het is wel van belang om intacte verlandingsvegetaties rijke vegetaties te laten staan.

Libellen zullen over het algemeen niet negatief beïnvloed worden door begrazing. Alhoewel vertrapping en in mindere mate inspoeling van meststoffen ongunstig zijn, is begrazing niet negatief indien er meerdere poelen aanwezig zijn (o.h.a. kiest het vee maar één poel om te drinken of te rusten). Het is overigens wel beter om graaseenheden grazers van droge duinen te scheiden van natte duinvalleien. Indien tegelijkertijd in de droge duinen en natte duinvalleien wordt begraasd, zal het vee zich vooral in de natte delen ophouden, waardoor begrazing te intensief wordt (vertrappingseffecten) (PV).

Maaien is ongunstig als dit over grote oppervlakten gebeurt (PV).

Het kappen van bos kan een probleem vormen voor libellen, in verband met de wind. Sommige soorten kunnen echter wel goed tegen de wind, zoals de libellen in de Grafelijkheidsduinen.

Bij de Herdredersplak op Terschelling wordt de Noordse witsnuitlibel veelvuldig aangetroffen. Op deze plaats is gefaseerd geplagd, waardoor allerlei verlandingsstadia naast elkaar voorkomen (met o.a. Draadgentiaan, Moeraswolfsklauw).

Overig: afzonderlijke soorten

- De Bruine winterjuffer is een nieuwkomer in de Nederlandse duinen. Door een verschuiving van de noordgrens van zijn areaal wordt deze soort regelmatig (in lage aantallen) in het hele land aangetroffen. De Bruine winterjuffer is van de 'duinsoorten' de enige die gevoelig is voor verdroging in de zomer. Andere soorten zijn dan al uitgevlogen. Diepe plassen zijn echter ongunstig voor deze juffer, omdat deze te koud zijn.
- De Zwervende pantserjuffer is gebonden aan droogvallende plasjes, waarbij het een voorwaarde is dat in het vroege voorjaar water aanwezig moet zijn. De eieren van deze soort komen uit in het voorjaar, mogelijk na een warmteprikkel. De larven ontwikkelen zich vervolgens in vier weken. Er zijn geen noemenswaardige bottlenecks voor deze larven; alhoewel er weinig prooi-soorten zijn, is het aantal individuen (bv. watervlooien) hoog genoeg om zich mee te kunnen voeden. Daarnaast komt kannibalisme ook voor (RK).
- De Bruine glazenmaker wordt tegenwoordig ook in de duinen gevonden. Het is niet bekend in welke biotoop deze soort voorkomt.
- Eitjes van de Glassnijder worden in de oevervegetatie afgezet. Na het eerste stadium migreren de larven naar het open water, waar ze zich tussen de waterplanten ophouden. In de Amsterdamse Waterleidingduinen wordt de Glassnijder vooral in de diepere wateren aangetroffen (evenals de Gewone oeverlibel, PV).
- De Grote roodoogjuffer bevindt zich in eerste instantie (als eerste stadium larve) juist in het open water, aan de onderkant van bladeren van de Gele plomp of Waterlelie. Latere stadium larven migreren naar de oevervegetatie.
- PV heeft een ordinatie-analyse uitgevoerd van libellen en omgevingsfactoren in de Nederlandse Waterleidingduinen. De belangrijkste eisen die de soortenrijkste libellengemeenschap (incl. minder algemene soorten als Noordse witsnuitlibel, Bruine winterjuffer, Zwervende pantserjuffer, Vuurjuffer en Tengere pantserjuffer) stelt aan het milieu zijn:
- veel waterplanten in de drijfslag, geringe diepte van het water, geen vis aanwezig, rijke structuur van de oevervegetatie, grillige oeverlijn, ruige grazige vegetatie in de omgeving, 'geringe wateroppervlakte in omgeving betreffende water' en een ondiepe oeverzone. Ook was er een positieve correlatie met de hoeveelheid slib op de bodem, maar er bestaat waarschijnlijk geen causaal verband. Waarschijnlijk kan dit beter geïnterpreteerd worden als 'afwezigheid van stroming'.

Kennislacunes

- Evenals voor de libellen van de heide geldt dat er een gebrek is aan kennis over de larvale fase van libellen. Van aspecten als vegetatiestructuur, voedselaanbod en concurrentie is nog vrijwel niks bekend (RK).
- Tevens is er behoefte aan een overzicht van biotopen die ooit aanwezig waren (hoe nat waren de duinen vroeger?), zodat een beeld kan worden verkregen van wat voor de duinen haalbaar is wat betreft vegetatietypen en verspreiding van vegetaties (VK).

Tot slot

Voor zover de kennis nu reikt, kan geconcludeerd worden dat er goede kansen voor libellen in de duinen zijn. Ten opzichte van de heide gaat het met de libellenfauna in de duinen veel beter; in de afgelopen tien jaar zijn geen negatieve trendsesignaleerd. Aan de andere kant is niet goed bekend hoe de libellenfauna er in het verleden heeft uitgezien. Er moet goed gerealiseerd worden dat de huidige libellenstand wordt afgezet tegen een sterk aangetaste situatie van een paar decennia geleden. Dat betekent dat met de terugkeer van enkele, vroeger wellicht algemene, soorten de libellenfauna nog niet hoeft te zijn wat hij vroeger ooit geweest is.

Bijlage 8: Watermacrofauna

8A: Enquête B. Higler (Alterra)

1. In tabel 3 staan de meest indicatieve macrofaunasoorten voor de onderscheiden 10 types. Er zijn enkele soorten, die uitsluitend in duinwateren voorkomen (*Hesperocorixa moesta*, *Corixa affinis*, *Coelambus impressopunctatus*), andere die ook elders gevonden worden, maar vooral in duin- en kustwateren (*Corixa panzeri*, *Notonecta lutea*, *Paracorixa concinna*, *Gerris thoracicus*, *Ochthebius marinus*, *Dytiscus semisulcatus*, *Limnephilus vittatus*, *Limnephilus affinis*, *Grammotaulius nigropunctatus*). Een derde groep komt voor in ondiepe plassen met zandbodem, zoals vennen en zandbodemsloten (*Arctocorisa germari*, *Sigara distincta*, *Sigara scotti*, *Notonecta viridis*) en de overige hebben een meer algemene verspreiding. In de stromende duinwateren kunnen beeksoorten voorkomen zoals *Plectrocnemia conspersa*, *Velia caprai* en *Calopteryx splendens*. De meeste typische duinwatersoorten komen voor in de eerste vijf typen. De bron (type 8) is in de negentiende eeuw verdwenen. Van de fauna is niets bekend.
2. De kennis over de fauna is gehaald uit Verdonschot & Janssen, 2000 en eigen onderzoek in de zestiger jaren, dat voor een deel ook in Verdonschot & Janssen is opgenomen. Er zijn een paar opgaven van aparte soorten van vóór 1960. Er zijn geen voorbeelden uit het buitenland met referentietoestanden. Wel is er een overzicht van libellen van alle Waddeneilanden (Kiauta, 196.?).
 1. Uit tabel 1 blijkt dat verdroging bij bijna alle typen de belangrijkste bedreiging is. Veel soorten waterwantsen en kevers houden van flauwe taluds, die verdwijnen bij indroging. Aangezien de meeste wantsen en kevers goed kunnen vliegen, verplaatsen ze zich bij indroging naar andere wateren. Niet-vliegende soorten en stadia komen echter in het nauw en sterven bij totale uitdroging. Het grootste deel van de karakteristieke fauna van de ondiepe wateren is ingesteld op indroging.

Slibvorming op de bodem en lage zuurstofgehalten zijn voor eieren en larven in het algemeen bottle-necks. Hoewel het voedsel van detritivoren uit organisch materiaal op de bodem kan bestaan, is de kwaliteit hiervan vermoedelijk lang niet altijd optimaal (Henk Moller Pillot?).

Duinwateren lijken in een aantal opzichten op vennen. Het chloride-gehalte in duinwateren is hoger. De bufferende werking is beter dan in de niet- en zwakgebufferde vennen, waardoor de effecten van verzuring minder katastrofaal zijn. Overigens treedt wel verharding t.g.v. atmosferische depositie op.

Overeenkomstige soorten worden bij waterinsekten gevonden, maar in vennen komen meer soorten voor. Dat komt wellicht door de moeilijke bereikbaarheid van duinwateren voor vliegende insecten (meestal westenwind), door het veelvuldig droogvallen en het hogere chloride-gehalte. Veel duinwateren zijn ook relatief jong.

4 en 5 Zie vennenverhaaltje

6. Publicaties

- Higler, L.W.G., 1964. Enige gegevens over de fauna van duinplassen op Voorne. Biologisch Jaarboek Dodonaea, 32^{ste} Jaargang: 345-351
- Higler, L.W.G., 1964. Terschelling als milieu voor waterwantsen. Schylge myn lântse, 1964, 2: 4 pp.
- Higler, L.W.G. & J.P. Duffels, 1965. Waterwantsenonderzoek op Terschelling. DLN 68: 108-113.

Higler, L.W.G. Rapporten en ongepubliceerd materiaal.
 Janssen, S.N., P.F.M. Verdonschot & G.H.P. Arts, 1998. Typologie van zoete duinwateren gebaseerd op macrofauna, macrofyten, diatomeeën en milieuvariabelen. IBN-rapport 390: 1-74.
 Leentvaar, P. & Higler, L.W.G., 1966. Duinplas de Muy op Texel. DLN 69: 110-115.
 Leentvaar, P., 1994. Duinmeren. In Levensgemeenschappen. Beijerinck, H.M. et al. (red.), III. Bos- en natuurbeheer in Nederland. Backhuys Publ. Leiden, Derde herziene druk
 Leentvaar, P., 1997. Communities of dune-lakes. In Ecosystems of the world 2C, Dry coastal ecosystems: general aspects. Van der Maarel, E. (ed). Elsevier.
 Verdonschot, P.F.M. & S.N. Janssen, 2000. Natuurlijke levensgemeenschappen van de Nederlandse binnenwateren deel 12, zoete duinwateren. Achtergronddocument bij het "Handboek Natuurdoeltypen in Nederland". Rapport EC-LNV nr. AS-12. Wageningen 2000.
 Zwart, K.W.R., 1959. Hydrobiologische waarnemingen op Terschelling. DLN 62.

7 en 8. Zie vennenverhaaltje.

Tabel 1. Indeling van duinwateren (Verdonschot & Janssen, 2000)

Duinwatertype	Ontstaanswijze en morfologie	Landschaps-ecologische aspecten	Bedreigingen en trends	Herstel-mogelijkheden
1. <i>Droogvallende, ondiepe, kalkrijke duinwateren</i>	natuurlijk, Ca-rijk, ondiep	primaire duinvallei	veroudering, verdroging	kustaanwas, hydrologie
2. <i>Droogvallende, ondiepe, kalkarme duinwateren</i>	natuurlijk, Ca-arm, ondiep	duinvallei-vorming	veroudering, verdroging	kustaanwas, hydrologie
3. <i>Droogvallende, ondiepe, zwak zure duinwateren</i>	natuurlijk, zwak zuur, ondiep	duinvallei-vorming	veroudering, verdroging	kustaanwas, hydrologie
4. <i>Permanente, ondiepe, jonge duinwateren</i>	natuurlijk, jong, ondiep	duinvallei-vorming	veroudering, verdroging	kustaanwas, hydrologie
5. <i>Permanente, ondiepe, oude duinwateren</i>	natuurlijk, oud, ondiep	binnen-duinen	veroudering, verlanding	kustaanwas, hydrologie, schonen
6. <i>Grote, diepe duinwateren</i>	groot, diep, matig voedselrijk	geïsoleerd	verlanding, guanotrofie	schonen
7. <i>Kleine duinwateren</i>	klein, ondiep, matig voedselrijk	geïsoleerd	verlanding	schonen, aanleggen
8. <i>Duinbron</i>	helocreen	grondwater-hydrologie	verdroging	natuurlijke hydrologie
9. <i>Langzaam stromende (droogvallende) duinwateren</i>	vrije afstroming	grondwater-hydrologie	verdroging	natuurlijke hydrologie
10. <i>Stromende duinwateren</i>	vrije afstroming	grondwater-hydrologie	verdroging	natuurlijke hydrologie

Tabel 2. Hoofdfactoren in duinwateren (Verdonschot & Janssen, 2000)

	Hoofdfactoren				
Duinwatertype	Droogval	Stroming	Vorm en dimensies	Chloride	Kalk
1. Droogvallende, ondiepe, kalkrijke duinwateren	*		*	*	*
2. Droogvallende, ondiepe, kalkarme duinwateren	*		*	*	
3. Droogvallende, ondiepe, zwak zure duinwateren	*		*	*	
4. Permanente, ondiepe, jonge duinwateren	(*)		*	*	
5. Permanente, ondiepe, oude duinwateren			*	*	*
6. Grote, diepe duinwateren			*		*
7. Kleine			*	*	*
8. duinwateren					
9. Duinbron		*			
10. Langzaam stromende (droogvallende) duinwateren		*	*		
11. Stromende duinwateren		*	*		

* = hoofdfactor speelt een belangrijke rol

Wat opvalt is dat verzuring niet aan de orde lijkt. Dat is wél zo. De droogvallende, ondiepe kalkarme en zwak zure wateren komen hier zeker voor in aanmerking.

Tabel 3. Indicatieve soorten macrofauna (Verdonschot & Janssen, 2000)

Type duinwater →	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Sigara distincta</i>	x	x		x						
<i>Arctocorisa germari</i>	x	x	x	x						
<i>Corixa panzeri</i>	x	x	x	x						
<i>Corixa affinis</i>	x	x	x		x					
<i>Notonecta viridis</i>	x				x					
<i>Notonecta glauca</i>	x									
<i>Gyrinus paykulli</i>	x	x								
<i>Ochthebius marinus</i>	x	x								
<i>Galba truncatula</i>	x									
<i>Sigara scotti</i>		x	x							
<i>Hesperocorixa moesta</i>		x	x			x				
<i>Notonecta obliqua</i>		x								
<i>Notonecta lutea</i>		x	x							
<i>Dasystegia varia</i>		x	x							
<i>Limnephilus vittatus</i>		x		x	x					
<i>Grammotaulius nigropunctatus</i>		x	x							
<i>Hydroporus erythrocephalus</i>			x							
<i>Rhantus pulverosus</i>			x							
<i>Argyroneta aquatica</i>			x							
<i>Sigara lateralis</i>				x	x					
<i>Corixa punctata</i>				x	x					
<i>Agabus nebulosus</i>				x						
<i>Coelambus confluens</i>				x						

<i>Cloeon dipterum</i>				X			X			
<i>Caenis moesta</i>				X	X					
<i>Theromyzon tessulatum</i>				X						
<i>Chaoborus crystallinus</i>				X			X			
<i>Hydrobia ventrosa</i>				X						
<i>Porhydrus lineatus</i>				X						
<i>Hygrotus decoratus</i>				X						
<i>Hydroporus striola</i>				X						
<i>Dytiscus semisulcatus</i>				X						
<i>Cymbiodyta marginella</i>				X						
<i>Haliphus apicalis</i>				X						
<i>Coelambus parallelogrammus</i>				X						
<i>Gyrinus caspius</i>				X						
<i>Arrenurus bifidicodulus</i>					X		X			
<i>Arrenurus buccinator</i>					X					
<i>Arrenurus cuspidifer</i>					X					
<i>Arrenurus inexploratus</i>					X		X			
<i>Endochironomus gr. dispar</i>					X					
<i>Dicrotendipes gr. notatus</i>					X					
<i>Hippeutis complanatus</i>					X					
<i>Plea minutissima</i>					X					
<i>Paracorixa concinna</i>					X		X			
<i>Hesperocorixa linnei</i>					X					
<i>Hygrobia tarda</i>					X					
<i>Agrypnia pagetana</i>					X					
<i>Limnephilus affinis</i>					X					
<i>Cloeon simile</i>					X					
<i>Sympetrum flaveolum</i>					X					
<i>Orthetrum cancellatum</i>					X					
<i>Anax imperator</i>					X					
<i>Ablabesmyia longistila</i>						X				
<i>Dicrotendipes gr. nervosus</i>						X				
<i>Endochironomus albipennis</i>						X				
<i>Phaenopsectra sp.</i>						X				
<i>Microtendipes gr. chloris</i>						X				
<i>Polypedilum gr. sordens</i>						X				
<i>Piona clavicornis</i>						X				
<i>Hygrobates longipalpis</i>						X				
<i>Oxus nodigerus</i>						X				
<i>Neumania spinipes</i>						X				
<i>Ecnomus tenellus</i>						X				
<i>Acroloxus lacustris</i>						X				
<i>Hygrotus inaequalis</i>							X			
<i>Haliphus mucronatus</i>							X			
<i>Haliphus variegatus</i>							X			
<i>Haliphus furcatus</i>							X			
<i>Graptodytes bilineatus</i>							X			
<i>Dryops griseus</i>							X			
<i>Dryops similaris</i>							X			
<i>Enochrus isotae</i>							X			
<i>Xenopelopia sp.</i>							X			
<i>Endochironomus gr. dispar</i>							X			
<i>Gerris lacustris</i>							X			
<i>Gerris thoracicus</i>							X			
<i>Cymatia bonsdorfii</i>							X			
<i>Limnephilus rhombicus</i>							X			
<i>Oplodontha viridula</i>							X			
<i>Gammarus pulex</i>									X	X

<i>groot aantal soorten uit bronnen: niet relevant, want de bron is voor het laatst beschreven door Thijssse (1927)</i>									XX		
<i>Velia caprai</i>										X	X
<i>Agabus paludosus</i>										X	X
<i>Conchapelopia melanops</i>										X	X
<i>Diplocladius cultriger</i>										X	X
<i>Macropelopia nebuculosa</i>										X	X
<i>Macropelopsis goetghebueri</i>										X	
<i>Micropsectra atrofasciata</i>										X	X
<i>Prodiamesa olivacea</i>										X	X
<i>Zavrelimyia nubila</i>										X	
<i>Brillia modesta</i>										X	X
<i>Chaetocladius gr. vitellinus</i>										X	
<i>Chaetocladius piger</i>										X	
<i>Aulodrilus pluriseta</i>										X	
<i>Lebertia minutipalpis</i>										X	X
<i>Sperchon squamosus</i>										X	X
<i>Hesperocorixa sahlbergi</i>										X	
<i>Potamopyrgus antipodarum</i>										X	
<i>Arrenurus cylindratus</i>											X
<i>Plectrocnemia conspersa</i>											X
<i>Stenophylax sp.</i>											X
<i>Zavrelilyia sp.</i>											X
<i>Calopteryx splendens</i>											X
<i>Nemoura sp.</i>											X

Watermacrofauna - Duinen	Ei		Larvale en juveniele stadia							Adult stadium				
	Aanwezigheid voorkeurshabitat voor ei-afzet/nestbouw	Autonome ontwikkeling eieren/embryogenese	Dispersie/migratie naar ander voorkeurshabitat	Autonome ontwikkeling larven/juvenielen, vitaliteit	Aanbod/bereikbaarheid plantaardig voedsel	Aanbod/bereikbaarheid dierlijk voedsel	Dekking tegen biotische stress (verstoring, predatie)	Concurrentie	Thermo-, vocht- en osmoregulatie/activiteitsniveau	Dispersie/migratie naar ander voorkeurshabitat	Autonome ontwikkeling adult/fysieke conditie, vitaliteit	Aanbod/bereikbaarheid plantaardig voedsel	Aanbod/bereikbaarheid dierlijk voedsel	Thermo-, vocht- en osmoregulatie/activiteitsniveau
Abiotiek														
Toename anaërobe omstandigheden in waterlaag				3	4							2		
Toename organische sliblagen op waterbodem	4			2	2					1				
Afname helderheid waterlaag												3		
Afname zuurgraad				4					2					3
Toename concentraties zware metalen									3					3
Toename sulfide		3		2										
Toename frequentie van droogvallen oppervlaktewateren	2	1		1	4					4			5	
Vegetatie														
Toename tolerante flora; vergrassing										2				
Afname karakteristieke flora							2							
Toename nitrofiële en zuurtolerante mossen												3	4	
Toename algenbloei in water				1						1				
Fauna														
Afname prooiaantallen					2			3				2		
Afname voedingswaarde prooidieren				1						1				
Toename concurrentie (afname voedsel/nestplaats)										3				
Landschapsstructuur														
Afname oppervlakte open/kaal zand											5			
Afname watervolume en oppervlak		3		4							4			
Afname microreliëf van de bodem				3							3			
Afname variatie in vegetatiestructuur; verruiging	2		1							1				
Afname mozaïekpatronen, randen, overgangen		1		2							2			

8B: Brainstorm Watermacrofauna, 15 mei 2001

Aanwezig: Bert Higler (Alterra), Chris van Turnhout (CvT; St. Bargerveen), Suzanne Stuijzand (SS; St. Bargerveen; notulen), Marijn Nijssen (St. Bargerveen) en Joep Bisselink (St. Bargerveen).

CvT en SS hebben een enquête opgesteld, waarin de problematiek rond ver-thema's (verzuring, vermesting en verdroging) en beheer voor duinfauna aan de orde wordt gesteld. Deze enquête is door deskundigen voor verschillende diergroepen ingevuld. Van een aantal diergroepen, te weten: vogels, reptielen, amfibieën, dagvlinders, libellen en watermacrofauna, is volgend op deze 'enquête ronde' een brainstormsessie met verschillende deskundigen gehouden, om zodoende nog dieper op de problematiek in te kunnen gaan. De enquête vormde de leidraad tijdens deze brainstorm. De belangrijkste vragen tijdens de brainstorm zijn welke soorten karakteristiek zijn voor de duinen, en welke bottlenecks er bestaan voor de fauna in relatie tot ver-thema's en beheer. Tevens willen we weten welke kennislacunes er bestaan. Onderstaand verslag vormt een aanvulling op de enquête ingevuld door Bert Higler. Henk Moller Pilot heeft telefonisch aanvullingen gegeven.

Karakteristieke soorten

Hoewel in de duinen relatief veel onderzoek is gedaan aan fauna, beperkt dit zich voornamelijk tot het terrestrische deel. Vanuit de historie is weinig bekend, er zijn in ieder geval geen verschillen in watermacrofaunagemeenschappen tussen watertypen bekend. In de zestiger jaren is pionierswerk verricht door Bert Higler in Voornes duin, Terschelling en Ameland, gericht op het voorkomen van soorten, maar er is tot op heden geen systematisch, consequent onderzoek gedaan.

De duinen zijn niet erg soortenrijk; er zijn weinig typische duinsoorten. Vanwege het dynamische karakter van de duinen zijn met name de kolonisatoren goed vertegenwoordigd, hieronder vallen de wantsen en de kevers (goede vliegers). Kokerjuffers en haften komen later, terwijl slakken en bloedzuigers (indien niet een plas in de nabijheid ligt) pas na een jaar of zeven te verwachten zijn na het ontstaan van een plas.

De karakteristieke soorten uit tabel 3 van de enquête zijn gebaseerd op recente bemonsteringen (mogelijk in deels aangetaste situaties) en de spaarzaam aanwezige historische gegevens. De soortenlijst bij vraag 1 is een combinatie van tabel 3 en prof. judgement van de 'intacte' situatie.

Opvallend is dat de genoemde typische soorten (bij vraag 1) juist voorkomen in zoete duinwateren, die vergelijkbaar zijn met vennen. Het is geheel onbekend waarom deze soorten alleen in de duinstreek worden aangetroffen. Van de genoemde soorten moet overigens *Coelambus impressopunctatus* vervangen worden door *Coelambus confluens*. *Hesperocorixa moesta* is een aan de kust gebonden soort, maar is waarschijnlijk geen goede vlieger. De genoemde soorten die hun zwaartepunt in de duinwateren hebben, maar ook elders voorkomen, kunnen goed wisselende chloride gehalten verdragen. Deze soorten komen ook wel voor in vennen met 'brak' water (vennen met een hoog ionengehalte). (De aanwezigheid van deze soorten in vennen is dus geen goed teken.)

De buitenlandse duinen lijken niet erg op de Nederlandse duinen. Alleen de Duitse en Deense Waddeneilanden zijn enigszins vergelijkbaar met de Nederlandse Wadden.

Bottlenecks

Bottlenecks zijn in elk stadium te verwachten, maar over het algemeen zijn dieren in het larvale stadium het kwetsbaarst.

Verdroging is veruit de belangrijkste bottleneck voor de watermacrofauna. Naast de genoemde bottlenecks (ook o.a. slibophoping, zuurstofgebrek) spelen andere factoren een rol.

De verdwijning van structuren is een belangrijke bottleneck. Structuren zijn multifunctioneel en de exacte werking van de bottle-neck is dan ook een grote black-box: als plaats voor de eiafzet, als voedselbron (aanhechting van epiphyton), als

schuilplaats, als plek om aan te hechten (bv. bloedzuiger), als plek om vanuit te jagen etc.. Ook onder de watermacrofauna zijn er soorten die selectief zijn in de plaats waar ze de eieren afzetten. Zo zijn mijten selectief in het wel of niet afzetten van eieren in opdrogende wateren. Kokerjuffers benodigen vaak onderwatervegetatie, die nog enigszins boven water uitsteekt.

Verzuring, en daaraan gekoppeld verharding (toename van koolzuur), zullen geen directe effecten hebben op de watermacrofauna. De meeste wateren zijn redelijk gebufferd (ook op Terschelling en Ameland hadden alle gemeten wateren een pH 5-6; natte delen sowieso minder vatbaar voor verzuring dan droge duindelen), en ook aanvoer van 'salt spray' levert (naast zout) mineralen die de buffercapaciteit verhogen. Problemen met de ademhaling als gevolg van verzuring, zoals die in heidevennen wel spelen, zijn in de duinen niet belangrijk. Indirecte effecten, via de vegetatie, zullen wel optreden. Zo kan door verharding Bronmos gaan woekeren. In algemene zin zijn indirecte effecten via de vegetatie veel groter dan directe toxische effecten.

Vermossing vormt mogelijk een bottleneck voor de watermacrofauna. HMP verwacht dat vermossing in ondiepe, kalkarme verzuurde plassen een belangrijk probleem vormt, met name voor pionierssoorten. In de Badhuiskuil op Terschelling blijkt 9 jaar na opschoning Bronmos te domineren op de wat diepere plekken (vanaf 0.5 m). Er is weinig faunadiversiteit aanwezig, slechts een paar soorten mijten en duikerwantsen. Er zijn weinig structuren aanwezig. MN kent dit fenomeen echter niet van andere duinplassen. Op de Badhuiskuil zat zowel voor als na opschoning een meeuwenlaapplaats (guanotrofiëring).

Adulten van *Sigara* en *Hesperocorixa* prefereren flauwe oevers met kaal zand. Dit is een goede plek (warm) om detritus en algen te fourageren. Een afname van kale oevers is dus negatief voor deze dieren.

Beheer

- **baggeren/opschonen oevers**

Droog baggeren is over het algemeen desastreus voor de fauna. In de duinen zal drooglegging echter minder negatief zijn (indien gefaseerd) dan op de heide, aangezien plassen onder natuurlijke omstandigheden ook droogvallen. De meeste dieren zijn hierop aangepast. Het beste is om het baggeren dan ook 's zomers uit te voeren. Dit is de periode dat droogval 'natuurlijk' is, op dat moment (juli/augustus) vliegen de kokerjuffers en libellen. Wantsen en kevers kunnen koloniseren vanuit andere plassen (indien aanwezig, en niet drooggelegd). Andere beestjes passen zich aan de droogte aan door in de bodem te kruipen. Indien ze niet verwijderd worden met baggeren, kunnen eieren vaak ook een periode van droogte overleven. Verder kunnen veel dieren in elk stadium rustperiodes doormaken. Belangrijk is om niet te baggeren in plassen waar nog een goede structuur aanwezig is. Het opschonen van oevers is gunstig om rietgroei tegen te gaan.

Baggeren heeft als nadeel dat het microreliëf van de bodem verdwijnt. In kleine kuiltjes verzamelen detritus en algen, naast 'bergjes' die kaal blijven, wat van belang is voor detritivoren. Verder wordt ook het macroreliëf aangetast. Ook dit is ongunstig omdat het macroreliëf het al dan niet droogvallen van een plas en de vegetatiesamenstelling bepaalt.

- **opstuwing water**

In principe zal opstuwing van water gunstig zijn voor de watermacrofauna. Echter, bij een te snelle opzetting van het water zullen typische duinmeersoorten verdwijnen (*Hesperocorixa moesta*, *Corixa affinis*, *Coelambus confluens*). De echte kolonistoren (bijv. *Sigara lateralis*) zullen in dat geval voorheen droge delen koloniseren.

- **verstuiving**

Verstuiving zal op den duur gunstig zijn voor de watermacrofauna (indien uitstuiving tot het grondwater plaats vindt), tenzij bestaande vochtige duinvalleien dichtstuiven (zoals op Texel gebeurd is (MN)).

- **begrazing**

Begrazing hoeft niet negatief te zijn voor de watermacrofauna. Op plekken waar al jaren gegraasd wordt (extensief?), zoals het Oerd, is de macrofauna nog redelijk rijk. Alleen plekken waar het vee drinkt en rust, zijn ongunstig. Effecten van inspoeling van meststoffen zijn waarschijnlijk minder groot dan effecten van watervogels.

Kennislacunes

Er is heel weinig bekend over de autecologie van soorten. Ten opzichte van andere watersystemen is er in de duinen heel weinig consequent, systematisch onderzoek gedaan, ook niet naar watermacrofaunagemeenschappen en de status van soorten (welke soorten zijn t.o.v. vroeger verdwenen). Ook ten aanzien van beheer is nauwelijks iets bekend over de effecten (nog minder dan van de terrestrische fauna).

Aanvulling RUHF

De soorten die onder vraag 1 (lijst indicatieve soorten) genoemd staan, kunnen worden opgenomen in het RUHF als karakteristieke soorten.

Bijlage 9: Herpetofauna

9A: Enquête A. Groenveld (RAVON)

1.

De soorten die in het duinlandschap voorkomen zijn de volgende (karakteristieke duinsoorten zijn **vetgedrukt** aangegeven):

- Reptielen:

- Zandhagedis** (karakteristieke duinsoort voor het gehele duindistrict)

- Levenbarende hagedis** (Terschelling en Zeeuwse eilanden)

- Hazelworm (waarschijnlijk geïntroduceerd in Zuid-Kennemerland)

- Amfibieën:

- Kamsalamander* (uitsluitend Zeeuws-Vlaanderen)

- Kleine watersalamander**

- Rugstreeppad** (karakteristieke duinsoort voor het gehele duindistrict)

- Gewone pad**

- Bruine kikker**

- Boomkikker* (uitsluitend Zeeuws-Vlaanderen)

- Heikikker** (Zuid-Hollandse delta-eilanden, Texel)

- Groene kikkercomplex**

* = Zeldzame soorten in het duin, komen alleen voor in het kleinschalige agrarische cultuurlandschap in de duinen van Zeeuws-Vlaanderen en zijn daarmee dus geen karakteristieke duinsoorten

** = Algemene, niet karakteristieke soorten.

- **Zandhagedis**: Karakteristieke soort voor het open duin: droog struweelduin en helmduin. In de kalkrijke duinen voornamelijk in duindoornstruweel en helmbegroeiing, in de kalkarme duinen voornamelijk in struikheide- en helmbegroeiing.
- **Levendbarende hagedis**: Struweelduin, bosranden in het strandwallenlandschap en duinheide bij voorkeur in vochtige duinvaleien.
- **Rugstreeppad**: open duin, helmduin en open struweelduin. Zandige pioniersvegetatie in de omgeving van vochtige duinvaleien. Zowel kalkarm als kalkrijk.
- **Heikikker**: Vochtige duinvaleien (kalkarm, voedselarm en licht zuur) met schraalgrasland en open struweel, veelal met venige situaties.

2.

Terschelling zou als referentiegebied voor een relatief intact Nederlands duinlandschap kunnen dienen (van de karakteristieke soorten ontbreekt alleen de heikikker hier). Dit eiland is relatief groot genoeg om de verschillende successiestadia tussen stuifduinen en bebosde strandwallen te huizen en kent een redelijk natuurlijke waterhuishouding. Ook de duinen op Voorne (hier ontbreekt de levendbarende hagedis) lijken enigszins intact maar staan vanwege hun geringe grootte sterk onder invloed van de omgeving (o.a. vergrassing) en het gevoerde terreinbeheer ('intact is dus een zeer relatief begrip). De grote dungebieden op het vasteland zijn vrijwel allemaal verstoord als gevolg van eutrofiëring en de waterwinactiviteiten van de afgelopen eeuw. De overige duinsnippers zijn vrijwel allemaal te klein om de volledige successiereeks te kunnen bieden.

Buiten de landsgrenzen ken ik geen dungebied dat de vergelijking met de Nederlandse situatie zou kunnen doorstaan en een grotere mate van natuurlijkheid

kent dan de Nederlandse kustduinen. Dergelijke kustduinen zijn vaak toeristisch geëxploiteerd of volgebouwd.

3.

Zandhagedis (op basis van eigen onderzoek en expert judgement):

1. Vergrassing (vegetatie) vs thermoregulerende activiteiten en voortbeweging (adult stadium).

Vergrassing en verruiging van het duinlandschap, waarbij de vegetatiestructuur afneemt en vegetatieovergangen vervagen, waardoor het aantal geschikte beschutte zonlocaties ten behoeve van de thermoregulatie afneemt, evenals de mobiliteit van de dieren en mogelijk ook de dieetsamenstelling (dit laatste in samenhang met de mobiliteit en de vegetatiesamenstelling).

2. Vergrassing toename van mossen (vegetatie) danwel afname oppervlakte open/kaal zand (landschapstructuur) vs aanwezigheid voorkeurs habitat voor eiafzet (ei-stadium).

Vergrassing en vermosing dragen zorg voor het dichtgroeien van potentieële eiafzetplekken, die bestaan uit kleine open zandplekken, bij voorkeur op een zuidhelling in de beschutting van struweel.

(N.B. Naast bovenstaande nadelen profiteert de zandhagedis van de versnelde successie in die zin dat struweelvorming in het midden en binnen duin (verbossing) het aantal locaties geschikt voor thermoregulatie en beschutting weer doet toenemen.)

Levendbarende hagedis (op basis van expert judgement):

1. Grondwaterstandverlaging (abiotiek) vs abiotische stress (adult stadium).

Verdroging van vochtige duinvaleien als gevolg van grondwaterstanddaling in samenhang met veranderingen als gevolg daarvan in de vegetatiestructuur en samenstelling hebben op veel plaatsen gezorgd voor ongeschikt raken van duinbiotoop voor de levendbarende hagedis die in principe een soort is van vochtige dwergstruikvegetatie (heide, kruipwilg etc.)

2. Vergrassing (vegetatie) vs thermoregulerende activiteiten en voortbeweging (adult stadium).

Vergrassing en verruiging van het duinlandschap, waarbij de vegetatiestructuur afneemt en vegetatieovergangen vervagen, waardoor het aantal geschikte beschutte zonlocaties ten behoeve van de thermoregulatie afneemt, evenals de mobiliteit van de dieren en mogelijk ook de dieetsamenstelling (dit laatste in samenhang met de mobiliteit en de vegetatiesamenstelling).

Rugstreepad (op grond van eigen onderzoek en expert judgement):

1. Afname watervolume en oppervlak (landschapstructuur) danwel grondwaterstandverlaging (abiotiek) vs aanwezigheid voorkeurs habitat voor eiafzet (Ei-stadium).

Rugstreepad heeft voor de eiafzet een voorkeur voor ondiepe tijdelijke (visvrije) wateren die alleen in het voorjaar water houden. Als gevolg van grondwaterstanddaling verdwijnen dergelijke ondiepe tijdelijke wateren als eerste uit het landschap. Ook onnatuurlijk peilbeheer in waterwingebieden kan ervoor zorgen dat juist tijdens de voortplantingstijd dergelijke wateren indrogen waarbij legfels en larven verloren gaan.

2. Afname oppervlakte open/kaal zand en verruiging (landschapstructuur) danwel vergrassing (vegetatie) vs voortbeweging en thermoregulatie (adult stadium).

De rugstreepad is een soort van vroege pioniersstadia, waarbij hij zich vooral beweegt op open zandplekken met verspreide vegetatie in de vorm van dwergstruiken danwel gras (helm). Eutrofiëring van dergelijke locaties zorgt voor het dichtgroeien met grassen en ruigte waardoor hij in zijn voortbeweging en prooibemachtiging geremd wordt en de samenstelling van het prooideraanbod wijzigt. Tevens graaft de rugstreepad zich overdag vaak in op dergelijke open zonbeschenen plekken. Overschaduwning door toenemende succesie belemmert dit.

Heikikker (op basis van expert judgement):

1. Afname watervolume en oppervlak (landschapstructuur) danwel grondwaterstandverlaging (abiotiek) vs aanwezigheid voorkeurshabitat voor eiafzet (Ei-stadium).

De heikikker heeft voor het afzetten van de eieren een voorkeur voor permanente ondiepe wateren in het venige duinvalleienlandschap. Door grondwaterstandverlaging, en kunstmatige peilbeheer als gevolg van de drinkwaterwinning zijn dergelijke situaties nauwelijks meer voorhanden in de duinen.

2. Afname watervolume en oppervlak (landschapstructuur) vs thermo-, vocht- en osmoregulatie (Adult-stadium).

Als gevolg van de grondwaterstanddaling verdwijnen ook de vochtige duingraslanden die het biotoop van de heikikker vormen. Behalve door het verdwijnen van deze vochtige situaties zou ook het dichtgroeien van dergelijke locaties met struweel een bijkomende achteruitgang kunnen veroorzaken.

3. Afname zuurgraad (abiotiek) vs Autonome ontwikkeling eieren (ei-stadium).

Naar analogie met het voorkomen van de heikikker op de hogere zandgronden, waar verzuring van de zwak-gebufferde voortplantingswateren (heidevennen) waarschijnlijk de belangrijkste oorzaak van achteruitgang is, zou dit ook in de duinen kunnen spelen. Hier is echter bij mijn weten geen onderzoek aan gedaan. (N.B. Over de vroegere verspreiding van de heikikker in de duinen bestaan weinig zekerheden. Het vermoeden bestaat dat de soort in het verre verleden een ruime verspreiding had. Het landschap van de venige jonge duinvalleien was tot in de middeleeuwen een zeer algemeen landschapstype in de duinen. Terwijl het nu slechts zeer sporadisch meer voorkomt, o.a. Voorne, Zwanenwater, Texel.)

4.

Zandhagedis

De zandhagedis is een uitgesproken soort van droog struweelduin met zandige situaties. Daarbij speelt vegetatiestructuur een zeer prominente rol (met name t.b.v. thermoregulatie). Alle beheersmaatregelen die leiden tot een eenvormige vegetatiestructuur zijn dus ongewenst (zoals plaggen, maaien, etc.). Het herstel van een struweelvegetatie heeft veelal enkele jaren nodig zodat een dergelijke beheersmaatregel het terrein nog lang ongeschikt maakt.

Begrazing kan in extensieve vorm verhoging van de vegetatiestructuur bewerkstelligen. Dit is voornamelijk het geval bij duindoornstruwelen (of andere oneetbare gewassen) waar het struweel ongemoeid wordt gelaten, waardoor de randen duidelijker worden. In gebieden zonder doornstruwelen (kalkarme duinen) of bij hogere dichtheden grazers leidt begrazing al snel tot een uniforme vegetatie waar hagedissen niets te zoeken hebben. De mate van 'extensief' begrazingsbeheer moet daarbij vooral gemonitord worden aan de hand van de vegetatiestructuur.

Het verhogen van de grondwaterstand t.b.v. regeneratie van vochtige duinvalleien maakt een gebied ongeschikt voor de zandhagedis, die immers ingegraven in de bodem in ieder geval droog moet kunnen overwinteren. Het snel opzetten van het waterpeil dient dus niet tijdens de winter uitgevoerd te worden.

Het grootschalig verwonden van de bodem t.b.v. het op gang brengen van verstuiwing heeft direct veelal niet zo'n grote invloed op de zandhagedis omdat de stuifkuilen zelf een te dynamische omgeving zijn voor de eiafzet (eieren komen bloot te liggen). De uitstraling van dergelijke verstuiwingen naar de rest van de omgeving zorgt echter wel voor een meer open vegetatiestructuur wat wel weer voordelig kan uitpakken.

Kleinschalige plagplekken (van ca. 2 m²) hebben in sterk vergraste situaties in heidegebieden bewezen veelvuldig door zandhagedissen gebruikt te worden. Het gebruik van dergelijke plagplekken in de duinen is mij niet bekend.

Levendbarende hagedis

Wat betreft beheersmaatregelen met effect op de vegetatiestructuur en het opzetten van het waterpeil, zie zandhagedis.

Rugstreeppad

Vanwege zijn voorliefde voor open zand en zoninstraling op de bodem zijn beheersmaatregelen als plaggen, maaien, chopperen, struweel verwijderen en begrazen (ook intensief), positief voor de rugstreeppad. Deze maatregelen zouden in de winter moeten plaatsvinden wanneer de dieren zich diep ingegraven in de bodem bevinden. Diep plaggen is voor de aanwezige dieren vrijwel in elk seizoen desastreus. Ook het opzetten van het waterpeil zorgt voor het ontstaan van goede voortplantingssituaties. Het versnelt opzetten van het waterpeil dient echter niet tijdens de winter uitgevoerd te worden, wanneer de dieren in de grond zijn ingegraven en kunnen verdrinken.

Heikikker

Over het effect van herstelmaatregelen in de duinen op de heikikkerstand zijn bij mijn weten geen gegevens bekend. Het opzetten van het waterpeil lijkt mij positief voor de heikikker, waarbij het waterpeil constant hoog moet worden gehouden om het proces van vervening opnieuw plaats te kunnen laten vinden. Het openhouden van het gebied door het verwijderen van struweel kan positief aanpakken.

5.

Voor zowel levendbarende hagedis als de zandhagedis geldt dat de effecten van verstoring door recreatie nog niet goed onderzocht zijn. Verder bestaat er bij de beheerders een grote behoefte aan informatie over de effecten van begrazing op verschillende herpetofauna in het duin. Hierover is veel anekdotische informatie bekend, maar er zijn geen harde gegevens beschikbaar. Over de problematiek rondom de heikikker in de duinen is nog nagenoeg niets bekend.

6.

Bergmans, W. & A. Zuiderwijk, 1986. Atlas van de Nederlandse Amfibieën en Reptielen en hun bedreiging. Vijfde Herpetogeografische verslag. KNNV, Hoogwoud.

(verspreidingsgegevens van de Nederlandse reptielen en amfibieën en mogelijke oorzaken van achteruitgang)

Creemers, R.C.M., 1996 Bedreigde en kwetsbare reptielen en amfibieën in Nederland. Basisrapport met voorstel voor de Rode Lijst. Publicatiebureau Stichting RAVON, Nijmegen.

Doing, H., 1988. Landschapsoecologie van de Nederlandse Kust. Stichting Duinbehoud, Leiden. *(Over vegetatie- en landschapontwikkeling in het Nederlandse kustduin)*

Ehrenburg, A., 1994. Landschapskartering van de Amsterdamse Waterleidingduinen. Gemeentewaterleidingen Amsterdam, Amsterdam. *(Over vegetatieontwikkeling in een duingebied)*

Janssen, M. & A. Salman, 1992. Duinen voor de Wind - een toekomstvisie op het gebruik en het beheer van de Nederlandse duinen als natuurgebied van internationale betekenis. Stichting Duinbehoud, Leiden.

Leeuwen, B.H. van, 1991. Duinbeheer en zandhagedis, in: Natuurbeheer voor Reptielen en Amfibieën, WARN publicatie 7, p/a ITZ Amsterdam.

Overleg Duinhagedis, 1999. De duinhagedis voor de toekomst behouden. Over duinbeheer, versnippering en monitoring. Verslagen en Technische Gegevens 79: Instituut voor Systematiek en Populatiebiologie, Universiteit van Amsterdam.

Schoorl, J., 1987. Amfibieën en reptielen in Noord-Holland. Provincie Noord-Holland, Haarlem. *(Over het voorkomen van de heikikker in Noord-Holland)*

Til, M. van, P. Ketner, F. Boersma & L. Geelen, 1999. De duinen in dynamisch perspectief. Landschap 16 (4), p. 273-249. *(met zeer interessante literatuurlijst)*

Vanwege de beperkte beschikbare tijd is het merendeel van de antwoorden op de enquête gebaseerd op best professional judgement en ervaringen tijdens eigen onderzoek.

7.

Vanuit het perspectief van de duinen gezien komen de eisen die aan het beheer gesteld worden in het RUHF, welke ik ook geheel onderschrijf, overeen met die van het heidelandschap.

Niet behandeld in Bijlage 4 is o.a. het verhogen van waterstand. Dit dient gefaseerd te gebeuren, zodat dieren niet tijdens de winterslaap overvallen worden door het water en verdrinken.

Wat in mijn ogen ontbreekt bij het kleinschalige / extensieve maai- en begrazingsbeheer in sterk vergrasde percelen, is het positieve effect hiervan op konijnenpopulaties. Een verhoogde konijnenstand kan door selectief grazen en graven zorgen voor verhoging van de vegetatiestructuur en microreliëf in de bodem en tevens voor eiafzetplekken van zandhagedissen.

Het verwonden van de bodem teneinde verstuiwing op gang te brengen kan zowel voor de zandhagedis (eiafzetlocatie en vegetatiestructuur voor de adulten door 'zandstralen' van de vegetatie in de omgeving) als voor de rugstreeppad (landbiotoop en bij uitstuiwing tot grondwaterpeil ook zeer gunstige voortplantingswateren) gunstig uitpakken. In begrazingsprojecten wordt verwonding van de bodem vaak automatisch bewerkstelligd door betreding van de grote grazers.

8.

Aanvulling bij reptielen in paragraaf 3.5.1.: Het apart onderscheiden van eiafzettende vrouwtjes, lijkt mij enigszins overbodig als er juvenielen gevonden worden en is bovendien zeer moeilijk uitvoerbaar wanneer hier niet echt gericht door een deskundige naar gezocht wordt.

Ik onderschrijf de correcties bij de amfibieën in paragraaf 3.5.1. Hoewel het standaardiseren van het gebruik van het schepnet vrijwel niet doenlijk is. Beter kan de methode toegepast door RAVON Werkgroep-Monitoring gehanteerd worden (zie handleiding). Waarbij vooral avondbezoeken met een zaklamp verspreid over het gehele voorjaar (half maart tot half juni) de voorkeur hebben. Monitoring op het land lijkt mij overbodig daar dit in de duinen slechts zeer lage dichtheden opleverd, terwijl alle soorten zich tijdens de voortplantingsperiode concentreren in het voortplantingsbiotoop en daar dus met veel minder inspanning in grotere dichtheden waargenomen kunnen worden.

Zandhagedis	Ei			Larve/juveniel						Adult						
	Aanwezigheid voorkeurshabitat voor ei-afzet/nestbouw	Autonome ontwikkeling eieren/embryogenese	Thermo-, vocht- en osmoregulatie	Autonome ontwikkeling larven/juvenielen, vitaliteit	Aanbod/bereikbaarheid plantaardig voedsel	Aanbod/bereikbaarheid dierlijk voedsel	Voortbeweging	Dekking tegen abiotische stress (weer)	Thermo-, vocht- en osmoregulatie/activiteitsniveau	Autonome ontwikkeling adult/fysieke conditie, vitaliteit	Aanbod/bereikbaarheid dierlijk voedsel	Voortbeweging	Dekking tegen biotische stress (verstoring, predatie)	Thermo-, vocht- en osmoregulatie/activiteitsniveau	Terreinoverzicht	Balts- en voortplantingsgelegenheid
Abiotiek																
Veranderingen in microklimaat (temperatuur)			?						?						?	
Vegetatie																
Toename tolerante flora; vergrassing	2											1			1	2
Toename nitrofiele en zuurtolerante mossen	2															2
Fauna																
Afname prooi-soorten					?						?					
Afname prooiaantallen					?						?					
Landschapsstructuur																
Afname oppervlakte open/kaal zand	2															2
Afname microreliëf van de bodem									3						3	
Afname variatie in vegetatiestructuur; verruiging									3						3	
Afname mozaïekpatronen, randen, overgangen									3						3	

Rugstreeppad	Ei			Larve/juveniel					Adult							
	Aanwezigheid voorkeurshabitat voor ei-afzet/nestbouw	Autonome ontwikkeling eieren/embryogenese	Thermo-, vocht- en osmoregulatie	Autonome ontwikkeling larven/juvenielen, vitaliteit	Aanbod/bereikbaarheid plantaardig voedsel	Aanbod/bereikbaarheid dierlijk voedsel	Voortbeweging	Dekking tegen abiotische stress (weer)	Thermo-, vocht- en osmoregulatie/activiteitsniveau	Autonome ontwikkeling adult/fysieke conditie, vitaliteit	Aanbod/bereikbaarheid dierlijk voedsel	Voortbeweging	Dekking tegen biotische stress (verstoring, predatie)	Thermo-, vocht- en osmoregulatie/activiteitsniveau	Terreinoverzicht	Balts- en voortplantingsgelegenheid
Abiotiek																
Afname watervolume, grondwaterstandsverlaging	1							1								1
Toename frequentie van droogvallen opp.wateren	1			1												1
Toename peilfluctuaties	1			1												1
Vegetatie																
Toename tolerante flora; vergrassing							2				2	2		2	2	
Landschapsstructuur																
Afname oppervlakte open/kaal zand							2				2	2		2	2	
Afname watervolume en oppervlak	1							1								1

Levendbarende hagedis	Ei			Larve/juveniel						Adult						
	Aanwezigheid voorkeurshabitat voor ei-afzet/nestbouw	Autonome ontwikkeling eieren/embryogenese	Thermo-, vocht- en osmoregulatie	Autonome ontwikkeling larven/juvenielen, vitaliteit	Aanbod/bereikbaarheid plantaardig voedsel	Aanbod/bereikbaarheid dierlijk voedsel	Voortbeweging	Dekking tegen abiotische stress (weer)	Thermo-, vocht- en osmoregulatie/activiteitsniveau	Autonome ontwikkeling adult/fysieke conditie, vitaliteit	Aanbod/bereikbaarheid dierlijk voedsel	Voortbeweging	Dekking tegen biotische stress (verstoring, predatie)	Thermo-, vocht- en osmoregulatie/activiteitsniveau	Terreinoverzicht	Balts- en voortplantingsgelegenheid
Abiotiek																
Afname watervolume, grondwaterstandsverlaging								1		1			1	1		
Vegetatie																
Toename tolerante flora; vergrassing							(2)		(2)			(2)		(2)		
Fauna																
Afname prooi-soorten						?					?					
Afname prooiaantallen						?					?					
Landschapsstructuur																
Afname watervolume en oppervlak									2					2		
Afname microreliëf van de bodem									2					2		
Afname variatie in vegetatiestructuur; verruiging									2					2		

Heikikker	Ei		Larve/juveniel					Adult																									
	Aanwezigheid voorkeurshabitat voor ei-afzet/nestbouw		Autonome ontwikkeling larven/juvenielen, vitaliteit		Aanbod/bereikbaarheid plantaardig voedsel		Aanbod/bereikbaarheid dierlijk voedsel		Voortbeweging		Dekking tegen abiotische stress (weer)		Thermo-, vocht- en osmoregulatie/activiteitsniveau		Autonome ontwikkeling adult/fysieke conditie, vitaliteit		Aanbod/bereikbaarheid dierlijk voedsel		Voortbeweging		Dekking tegen biotische stress (verstoring, predatie)		Thermo-, vocht- en osmoregulatie/activiteitsniveau		Terreinoverzicht		Balts- en voortplantingsgelegenheid						
Abiotiek																																	
Afname zuurgraad		3																															
Afname watervolume, grondwaterstandsverlaging	1																2								1								
Toename frequentie van droogvallen opp.wateren	1																								1								
Toename peilfluctuaties	1																								1								
Landschapsstructuur																																	
Afname watervolume en oppervlak	1																2								1								

9B: Brainstorm Herpetofauna, 27 april 2001

Aanwezig: Raymond Creemers (RC; RAVON), Jeroen van Delft (JD; RAVON), Axel Groenveld (AG; RAVON werkgroep monitoring), Henk Strijbosch (HS), Hein van Kleef (HK; St. Bargerveen), Marijn Nijssen (MN; St. Bargerveen), Suzanne Stuijzand (SS; St. Bargerveen) en Chris van Turnhout (CT; St. Bargerveen; notulen).

CvT en SS hebben een enquête opgesteld, waarin de problematiek rond ver-thema's (verzuring, vermesting en verdroging) en beheer voor duinfauna aan de orde wordt gesteld. Deze enquête is door deskundigen voor verschillende diergroepen ingevuld. Van een aantal diergroepen, te weten: vogels, reptielen, amfibieën, dagvlinders, watermacrofauna en libellen, is volgend op deze 'enquête ronde' een brainstormsessie met verschillende deskundigen gehouden, om zodoende nog dieper op de problematiek in te kunnen gaan. De enquête vormde de leidraad tijdens deze brainstorm. De belangrijkste vragen tijdens de brainstorm zijn welke soorten karakteristiek zijn voor de duinen, en welke bottlenecks er bestaan voor de fauna in relatie tot ver-thema's en beheer. Tevens willen we weten welke kennislacunes er bestaan. Onderstaand verslag vormt een aanvulling op de enquête ingevuld door Axel Groenveld.

Karakteristieke soorten

De Heikikker had vroeger waarschijnlijk een ruimere verspreiding in de vastelandsduinen, omdat die destijds op veel plekken direct aansloten op toenmalige laagveengebieden. Enkele fossiele vondsten wijzen hierop. Recent is de Heikikker ook op Schouwen-Duiveland ontdekt.

Mogelijk kwam ook de Levendbarende hagedis vroeger op meer plekken in de vastelandsduinen voor (voor de duinwaterwinning, toen grote delen van de duinen nog nat waren), maar bewijzen hiervoor ontbreken. De soort is wijd verspreid op Terschelling, maar in lage dichtheden. In de Deense duinen komen Zandhagedis en Levendbarende hagedis door elkaar voor; nichesegregatie vindt plaats op kleine schaal (MN).

Boomkikkers komen weliswaar in de Franse duinen voor, maar zijn in Nederland beperkt tot gegraven poeltjes in de binnenduinstrand van Zeeuws-Vlaanderen. Het is geen echte duinsoort en heeft naar alle waarschijnlijkheid in de vastelandsduinen nooit vaste voet aan de grond gehad. Fossiele vondsten in Noord-Holland en recentere meldingen hebben waarschijnlijk betrekking op uitzettingen of foute determinaties.

De Zandhagedis kwam vroeger overal in de Nederlandse duinen voor, behalve op Texel. De oorzaak hiervoor is onbekend. Op de Waddeneilanden komt de Zandhagedis nu alleen nog voor op Vlieland en Terschelling. Op Schiermonnikoog is de soort recent verdwenen, op Ameland al langere tijd. Zandhagedissen komen vooral voor in grotere aaneengesloten gebieden: Berkheide, Meijendel, Amsterdamse Waterleidingduinen. Er is enige discussie over de trend in aantallen op lange termijn. Waarschijnlijk waren die 100 jaar geleden op de meeste plekken veel hoger, hoewel lokaal de afname veel kleiner zal zijn (dichtheden op geschikte plekken zijn waarschijnlijk hetzelfde gebleven). Verstruiking is in principe gunstig voor de Zandhagedis (hierdoor ontstaan beschutte zandplekjes), net als verdroging. Een afname van korte, open vegetaties is weer ongunstig. Bovendien is ook het areaal afgenomen. Meerdere bronnen geven aan dat Zandhagedissen destijds stapelvoedsel waren voor Grauwe Klauwieren, Grauwe Kiekendieven en Steenuilen in de duinen.

Habitatvoorkeur

Dichtheden van de Zandhagedis zijn het hoogst in Duindoornstruweel. Op open plekjes in de luwte van dit struweel wordt gezond. Buntgrasduin is niet geschikt, omdat het te open is.

Voor de Levendbarende hagedis moet vocht in de buurt zijn (<1 km afstand). Is dat voorhanden, dan kan de soort ook op drogere plekken in de omgeving worden aangetroffen.

De Rugstreeppad kan ook worden aangetroffen in extreem droge delen van het duin, tot op 2 km afstand van het dichtstbijzijnde water (HS).

De aantallen van de algemenere soorten amfibieën (Bruine kikker, Groene kikker, Gewone pad) zijn vroeger waarschijnlijk niet veel groter geweest. Weliswaar was er meer water aanwezig, maar de duinen waren ook veel opener (minder struweel). Alleen de Rugstreeppad zou veel talrijker geweest kunnen zijn.

Referentiegebieden

In de enquête wordt Terschelling als referentiegebied genoemd. Hierbij moet worden aangetekend dat de dichtheden van Zandhagedis en Levendbarende hagedis hier wel relatief laag zijn.

In de Deense duinen zijn de gebieden Blavand en Hanstholm wellicht geschikte referentiegebieden. Hier komen o.a. Adder, Hazelworm, Rugstreeppad, Levendbarende hagedis en Zandhagedis voor. Wel zijn de Nederlandse duinen veel natter dan buitenlandse duingebieden (MN).

Bottle-necks in relatie tot ver-factoren

Versnippering is in de duinen van ondergeschikt belang t.o.v. de andere ver-factoren, in tegenstelling tot op de heide. Versnippering speelt mogelijk wel *binnen* gebieden, maar dit kun je ook afname van kwaliteit noemen. Onderzoek naar het optreden van genetische verschillen en inteeltverschijnselen bij verschillende populaties van de Zandhagedis, gaf zelfs geen verschillen te zien tussen de populaties ten noorden en ten zuiden van het Noordzeekanaal (AG).

• Zandhagedis

De theorie van Gert Baeyens (GWA) dat Zandhagedissen indirect geprofiteerd hebben van de komst van de Vos, doordat Vossen Fazanten eten met als gevolg dat de predatiedruk van Fazanten op Zandhagedissen is verminderd, wordt als onbelangrijk beschouwd.

De mogelijkheid tot thermoregulatie is waarschijnlijk een belangrijkere bottle-neck dan de mogelijkheid tot ei-afzet. Open zandige plekken lijken in de duinen nog steeds voldoende aanwezig, zelfs in sterk vermoste vegetaties op de Waddeneilanden.

Vrouwtjes zijn erg mobiel, en vinden dus waarschijnlijk altijd wel open zandplekjes. Het moeten afleggen van grote afstanden is echter niet erg gunstig, want er is dan een verhoogd risico op predatie. Eventueel kan worden uitgeweken naar paden. Vertrapping van legsels is daar geen belangrijk probleem.

De effecten van ver-factoren op het voedsel van de Zandhagedis is geen bottle-neck. Er is een belangrijke indirecte relatie tussen Konijnen en Zandhagedissen (facilitatie via kort houden van de vegetatie).

• Levendbarende hagedis

De recente vernattingsmaatregelen in de duinen kunnen nauwelijks positief effect hebben op de Levendbarende hagedis, omdat het verspreidingsgebied van de soort al te ver is ingekrompen. Herkolonisatie van de vastelandsduinen is niet meer mogelijk (als de soort daar überhaupt ooit aanwezig is geweest).

In Zeeland staat de Levendbarende hagedis op het randje van uitsterven (door verdroging en versnippering).

• Rugstreeppad

De Rugstreeppad is aangepast aan ondiepe, in de zomer opdrogende plassen (snelle metamorfose). De soort plant zich dan ook nagenoeg alleen voort in kwelplekken. Waterwinkkanalen worden gemeden, ondanks hun zandige oevers.

• Heikikker

Als het beschimmelen van Heikikker-eieren als gevolg van verzuring al optreedt in de duinen, is het sterk ondergeschikt aan de negatieve effecten van verdroging. Zelfs in de kalkarme duinen zijn wateren vaak nog zwak gebufferd (pH 5,5).

Op Texel moet de Heikikker mogelijk concurreren met de geïntroduceerde Groene Kikker (AG).

De exacte biotoopvoorkeur van de Heikikker in de duinen is nog nooit goed onderzocht.

Bottle-necks in relatie tot herstelmaatregelen

Gesteld kan worden dat de meeste maatregelen in principe gunstig zijn voor herpetofauna, mits ze in ruimte en tijd gefaseerd worden.

In de Grafelijkheidsduinen heeft een combinatie van een te intensief beheer en isolatie mogelijk geleid tot verdwijning van de Zandhagedis. Hetzelfde geldt voor de Levendbarende hagedis in Zeeland. De Rugstreeppad reageert goed op de meeste herstelmaatregelen (verstuiving, vernatting).

Opzetten waterpeil

Als gevolg van verdroging zitten Zandhagedissen tegenwoordig ook in opgedroogde natte duinvalleien. Opzetten waterpeil moet dus langzaam gebeuren, en niet in de winter tijdens de winterslaap. Waarschijnlijk is het najaar de beste periode.

Levendbarende hagedissen overwinteren vaak op de lagere plekken, dus opzetten waterpeil ook voor deze soort risicovol. Adders overwinteren weliswaar op hogere plekken, maar doen dat wel gezamenlijk. Op heideterreinen in Groningen en Friesland zijn door te rigoreuze peilopzetting al meerdere Adderpopulaties lokaal uitgeroeid (AG).

Rugstreeppadden komen bij inundatie de bodem uit in de winter, i.t.t. andere amfibieën. Kunnen ze om de een of andere reden de bodem niet snel genoeg uitkomen, dan verzuipen ze.

• Begrazing

Net als op de heide, zijn er in zijn algemeenheid weinig positieve effecten van begrazing op de herpetofauna waar te nemen. Door de aanwezigheid van Duindoornstruwelen en natte vegetaties, zijn de duinen echter minder kwetsbaar dan de heide. Relatief goede ontwikkelingen zijn te zien op het Eiland van Rolvers en Duin & Kruidberg (ponies). Niet goed gaat het op Meijendel en Berkheide (overbegrazing). De overbegrazing in Meijendel, resulterend in zeer korte vegetaties over grote oppervlakten, komt niet uit de monitoring naar voren, omdat de monitoringroutes juist in de relatief goede gebiedsdelen liggen (AG).

In de kalkarme duinen moeten begrazingsdichtheden nog lager zijn dan in de kalkrijke duinen, ongeveer vergelijkbaar met de heide. Er zijn namelijk minder struiken aanwezig (bv. Duindoorn).

Vuistregels voor begrazingsdichtheden zijn moeilijk te formuleren. Het best is om laag te beginnen (zie RUHF) en dan bij te stellen op basis van de effecten op de vegetatie. Het is dus erg belangrijk om de vegetatie te monitoren.

In tegenstelling tot op de heide, leidt runderbegrazing in de duinen wel tot het ontstaan van open zandige plekken, vooral op de hellingen (HS). De verstoring van deze open plekken (vertrappen van de eieren), is geen groot probleem.

Geiten en schapen zijn minder geschikt dan runderen en ponies. Eerstgenoemden grazen de vegetatie zeer kort af. Geitenbegrazing op Terschelling is desastreus geweest.

Het reptielenmeetnet van Ravon is nog niet geëvalueerd op de effecten van begrazing. Dat is ook moeilijk: de effectieve graasdruk is zeer lastig te kwantificeren en hagedissen zijn bv. beter zichtbaar op de looppaadjes die door de runderen worden gemaakt, waardoor de resultaten voor en na begrazing moeilijk te vergelijken zijn (AG).

Levendbarende hagedissen zijn nog gevoeliger voor begrazing dan zandhagedissen, want korte vegetaties hebben een zeer slechte vochthuishouding, wat van groot belang is voor deze soort.

• Plaggen

Grootschalig plaggen en intensief begrazen zijn gunstig voor de Rugstreeppad. Het tijdstip van plaggen is voor herpetofauna eigenlijk nooit goed. Daarom: kleinschalig plaggen om negatieve effecten te minimaliseren.

• Maaien

Gefaseerd maaien (1x per jaar) van natte graslanden is gunstig voor Heikikkers.

Kennislacunes

Bij beheerders bestaat grote behoefte aan onderzoek naar de versturende effecten van recreatie op herpetofauna. Echter, men verwacht dat dit een ondergeschikt probleem is in de praktijk, omdat fasering en zonering van recreatie vaak vanzelf plaatsvindt. Zandhagedissen planten zich vaak ook succesvol voort op de drukste plekken.

Biotoopvoorkeur, status en trend van de Heikikker in de duinen en in het laagveengebied is belangrijke kennislacune.

Onderzoek naar de effecten van begrazing op de herpetofauna in de duinen heeft ook een hoge prioriteit.

Monitoring

Eiafzettende vrouwtjes kom je in het veld zelden tegen, je moet er ook niet speciaal naar gaan zoeken. Juvenielen blijven lang in de directe omgeving van de plek waar ze zijn uitgekomen, dus het is belangrijk om deze in de monitoring te onderscheiden. Amfibieën moeten in principe gemonitord worden volgens de richtlijnen in de Ravon-handleiding. Hierin zijn verschillende soortspecifieke methodes beschreven. Gestandaardiseerd scheppen wordt echter niet beschreven, scheppen is ook zeer lastig te standaardiseren (AG). Bruine kikker en Heikikker zijn goed te monitoren middels het tellen van eiklompjes over een groot gebied met meerdere wateren (om rekening te kunnen houden met verplaatsingen). Andere amfibieën zijn nauwelijks goed te monitoreren, alleen kwalitatief/semi-kwantitatief.

Bijlage 10: Broedvogels

10A: Enquête L. Dijkse (SOVON)

Grotendeels gebaseerd op eigen waarnemingen en “veldindrukken” opgedaan tijdens broedvogelwerk in Westerduinen/Bleekersvallei (Texel) (285 ha) in de periode 1975 tot heden en in mindere mate tijdens broedvogelinventarisaties op Terschelling en Ameland (1991, 1996-tot heden).

Vraag 1.

Karakteristieke soorten voor kalkarme (Waddeneiland) duinen:

Bergeend - Open duinlandschap.

Blauwe Kiekendief - Open landschap, met begroeiing van lage kruiden, heidevelden tot en met verspreide bosschages

Wulp - Open heidevelden, duinvalleien, duinweiden.

Velduil - Zie Blauwe Kiek

Tapuit - Geaccidenteerd open duinterrein, met zonnige hellen en lage vegetatie.

Sprinkhaanzanger - Droge en vochtige duinvalleien met hogere kruidachtige begroeiing. Veel bosschages zijn geen bezwaar.

Vraag 2.

Persoonlijk ben ik van mening dat het niet goed is gebieden als referentie te laten dienen voor het intacte Nederlandse duinlandschap. In de eerste plaats: Wat is een intact duinlandschap? Het is vaak dynamisch, soms ook geheel niet. De mens heeft altijd een flinke rol gespeeld, dus was het ooit intact? Is intact zijn niet synoniem met een natuurlijke successie die meestal leidt tot een min of meer stabiele situatie?. Is het hooggeprezen tropische regenwoud ook geen eindfase in de successie? In de tweede plaats: Ook binnen de Nederlandse duinen en zelfs binnen de duinen van de Waddengebieden en ook binnen de duinen van Texel zijn de verschillen in aard (geomorfologie, hoogte, etc.) zo groot dat een referentie daaraan geen enkele zin heeft. Het blijft appels met peren vergelijken.

Vraag 3.

Bottle necks. (zie bijgevoegde figuren aan het eind van bijlage 10A).

In de figuren het verloop van de stand in drie oude gebieden op Texel gegeven.

A. Eierlandse duinen (279 ha). Van oudsher begrast met schapen. Ca. 400 dieren die ook in het aangrenzende gebied van De Slufter lopen (op totaal 848 ha). Het meest kale en droge duingebied op Texel.

B. Westerduinen/bleekersvallei (282 ha). Vanaf tachtiger jaren sterk vergrast (buiten de zeereep bijna geen zandig plekje meer te zien.). Geen begrazing. Eind negentiger jaren enkele valleien “gechopperd”. Daarbij drie heideveldjes en één vergraste (Duinriet) vallei (totaal ca. 3 ha).

De heidevelden bestonden uit een ca. 50 jaar ongestoorde vegetatie van Kraaihei (dominant), Struikhei, Kruipwilg, Stekelbrem, etc, etc. Nu, na vijf jaar ontstaat hier een vegetatie gedomineerd door Duinriet en Struikheide. Stekelbrem en Kraaiheide zijn voorlopig “uitgeroeid”.

C. Bollekamer. (304 ha). Een deel (het Grote vlak van geschat ca. 50 ha) staat vrijwel permanent onder water of is zeer nat. In 1993 zijn enkele verruigde valleien (vroeger graslandjes) geheel ontgrond (ze staan nu ook vrijwel permanent onder water); vanaf 1994 vindt begrazing plaats met 23 Schotse Hooglanders en 6 Exmoor ponies (= winterbezetting).

In het Grote Vlak is als gevolg van begrazing vrijwel alle Riet verdwenen en bestaat de vegetatie nu uit een monocultuur van Gele Lis.

Bergeend

De soort komt alleen naar de duinen om oude konijnenholen te gebruiken. Verstruiking zal bereikbaarheid van de holen beïnvloeden. Vergrassing/verruiging kan tot gevolg hebben dat de ouders met kuikens het terrein moeilijker kunnen verlaten en een makkelijker prooi voor predatoren vormen. De vergrassing in Westerduinen/Bleekersvallei loopt vrijwel parallel met de afname van konijnen. Oude holen kunnen nog jaren intact blijven natuurlijk. Ook broeden Bergeenden wel onder dichte vegetatie. Het effect van de ver-thema's is dan ook onduidelijk. Hoewel uit de aantallen in de drie duinterreinen opgemaakt zou kunnen worden dat alleen in de met schapen begraasde Eierlandse duinen de stand niet terugloopt. Hier zitten relatief ook de meeste konijnen (veld indruk!).

Blauwe Kiekendief

Bij vergrassing is zijn er geen problemen. In tegendeel in veel gebieden nam de soort toe naarmate de vergrassing toenam (zie figuur met verloop van de stand in een aantal Texelse duingebieden). Mogelijk a.g.v. van hogere muizendichtheden. In Westerduinen/Bleekersvallei (Texel) begon de vergrassing midden tachtiger jaren flink door te zetten; sinds 1989 broedt de Bl. Kiek er. Uit mijn eigen waarnemingen blijkt dat vroeg in het voorjaar zowel man als vrouw hun territorium zeer trouw zijn. M.a.w. de man fourageert hoofdzakelijk in de duinvalleien op muizen en voert daar het vrouwtje mee. W.s. ook omdat in maart er nog niet zo veel zangvogels in de duinen zijn. Als de vrouw opgevet en wel eind april, begin mei met de eilleg begint, gaat de man verder weg jagen. Wanneer er eenmaal jongen zijn tot ver buiten de duinen. Man Bl. Kieken met nest op zuidelijk Texel jagen bijv. op mussen in Den Helder. Toenemende verstruiking zou nadelig kunnen zijn. Hoewel in Schotland ook in open plekken in bossen wordt gebroed.

Wulp

Ook hier is vergrassing niet direct een probleem. In de dichtbegroeide duinheidevelden (vooral Kraai- en in mindere mate Struikheide) zelf speelt vergrassing ook geen rol. Het zijn de valleien zonder heide, en de hellingen die in Westerduinen/Bleekersvallei sterk zijn vergrasd.

Wulpennesten worden overal gevonden. Boven op duinen in de zeereep tussen helm van 80 cm hoog, tot in duinvalleien met lagere gras- en of heide vegetatie met een hoogte van ca. 15 cm. Zelfs in lage Kruiwilg bosjes. In de balts en paartijd fourageren de adulte Wulpen veelal op de weilanden langs de duinen en ook tijdens het broeden, dat afwisselend door man en vrouw gedaan wordt is de niet broedende partner vaak niet in het duin. Vooral in de avond en nacht zijn ze weg. Vanaf midden tachtiger jaren verzamel ik gegevens m.b.t. broedresultaten in Westerduinen/Bleekersvallei (nog niet uitgewerkte gegevens!). De laatste jaren lijkt het uitkomstsucces lager te worden (meer predatie) en het begin van de eilleg minder gesynchroniseerd. Dit zou te maken kunnen hebben met problemen met voedsel in de voor-broedseizoen opvetperiode of in de broedperiode zelf. Er zou eens gekeken moeten worden naar de afname aan graslandareaal achter de duinen.

Wanneer de kuikens geboren zijn, blijft het mannetje ze begeleiden tot ze vliegvlug zijn (5 weken) en pas dan is hij voor voedsel afhankelijk van het duingebied. Er worden dan allerlei tussen de vegetatie levende bodemdieren gegeten en ook bessen (Kraaiheide). Nooit zag ik een Wulp in de duinen zijn snavel in de grond boren! Van cruciaal belang voor de kuikens is dekking tegen de vele predatoren, dus niet te lagen vegetatie.

Verstruiking geeft predatoren (Zwarte Kraaien) goede kans rustig op hun kans te loeren, omdat de Wulpen ze tussen bosjes niet kunnen achtervolgen.

Velduil

Een goede muizenstand is de bottleneck.. Nesten worden overal gemaakt tussen lage (=tot c. 50 cm) vegetatie, vaak op lage duintjes in valleien, maar ook in de Helm bovenop een hoog duin. De Velduil vestigde zich in Westerduinen/Bleekersvallei in

1988 en bleef daar broeden tot 1999 (twee tot vijf paar). In 2000 voor het eerste geen broedgevallen meer. Dat was na twee extreem natte winters waardoor grote delen van het gebied in winter tot ver in het voorjaar onder water bleven waardoor de muizenstand waarschijnlijk decimeerde.

Tapuit

Het voedsel wordt meest lopend (soms ook vanaf uitkijkpost) bemachtigd. Een lage insektenrijke vegetatie is dus van belang. Vergrassing zou wel eens zeer nadelig kunnen zijn. Hoewel het verloop van de stand in de Nederlandse duinen daar niet helemaal mee in de pas loopt (SOVON's BMP 1999 rapport, in voorbereiding). Maar zie het overzichtje m.b.t de stand in 1991 en 1996 op Texel en Ameland en Vlake van het Veen (Vlieland).

Bovendien wordt in de duinen vrijwel alleen genesteld in koiijnenpijpen. De openingen zijn soms verscholen tussen vegetatie, soms geheel open. Sinds de tachtiger jaren is de stand van het konijn in de Texelse duinen, als gevolg van voortdurende weer uitbrekende myxomatose (en nu ook VHS) zeer sterk teruggelopen. In Bollekamer en Westerduinen/Bleekersvallei zeker met 80 tot 90 %. In hoeverre dat nestplaats tekort oplevert is niet bekend.

Sprinkhaanzanger

Behalve de zang vanaf geëxponeerde posten leeft dit diertje in het verborgene van planten en struiken. Hoe ruiger hoe beter zou je bij deze soort zeggen. Dit is echter niet aan de stand in de verschillende duingebieden te zien. Uiteraard kunnen factoren buiten de broedperiode ook bottleneck zijn.

Vraag 4a.

Bergeend

Begrazing zou een beter habitat voor konijnen kunnen scheppen en dus meer hollen. Dit blijkt niet uit de aantallen in Bollekamer waar sinds 1994 begrazing plaatsvindt.

Blauwe Kiekendief

Bij begrazing door runderen en ponies is vertrapping van nesten niet uit te sluiten. Hoewel hiervan tot nu toe in de Bollekamer geen 100% bewijs is, is er wel een nest gevonden dat scheef hing. Wel is gezien dat zowel runderen als de ponies eieren eten. De Schotse Hooglanders lijken voorkeur te hebben te gaan liggen in ruige valleitjes, met Kruipwilg en Galigaan. Hier liggen vaak Kiekendief nesten. Het ontgronden, maaien en/of begrazen waardoor hogere vegetatie verdwijnt of valleien nat worden kan ook nadelig zijn voor de stand van prooidieren zoals muizen.

Wulp

Alle graas en maai-maatregelen behalve het kappen van bosschages, lijken nadelig te werken op Wulpenkuikens (dekking tegen predatoren; voedsel als spinnetjes en andere bodemdieren). Kans op vertrapping door vee van legsels.

Velduil

Hiervoor geldt hetzelfde als voor Bl. Kiek, zij het dat de Velduil nog meer is aangewezen op muizen.

Tapuit

Alleen vernatting (door ontgroning) lijkt nadelig voor deze soort. Het opruimen van bosschages, het maaien en grazen maakt het terrein opener. Hoewel in de Bollekamer de stand na invoering van begrazing is blijven dalen. De grazers maken ook geen nieuwe kale, zonnige insektenrijke hellingen, maar verdichten de korte vegetatiemat.

Sprinkhaanzanger

Alle maatregelen om tot een opener, minder vergrast gebied te komen lijken in te grijpen op de mogelijkheden van deze soort. In de Bollekamer zou dit ook gebeurd kunnen zijn (zie Quattro-file).

Vraag 4b.

Bergeend, Bl. Kiek. en Velduil komen niet voor op de hei. Sprinkhaanzanger weet ik niet.

Tapuit en Wulp zouden in de hei dezelfde bottlenecks kunnen hebben.

Vraag 5.

De gevolgen van de ver-thema's op vogels zijn voor zover ik weet nog weinig onderzocht. Veelal worden toe- en afnamen van aantallen wel in verband gebracht met de ver-thema's.

Studies gericht op veranderingen in beschikbaarheid van prooien (kleine bodemdieren, insecten) voor zangvogels en/of jonge Wulpen zijn mij bijvoorbeeld niet bekend.

Vraag 6.

De broedvogelaantallen zijn alle afkomstig uit inventarisatieverslagen van SBB Texel, SOVON-inventarisaties en/of het BMP-project.

Alle andere gegevens en "aannamen" zijn eigen waarnemingen en/of veldervaringen.

Vraag 7.

T.a.v. van bijlage 4 heb ik niet direct opmerkingen. Wat me opvalt is dat het plaggen, ontgronden, chopperen, begrazen veelal is gebeurd in situaties waarvan wordt aanbevolen het juist niet te doen.

Over een verstuivingsexperiment van RWS en SBB t.h.v. paal 14 aan de rand van de oude duinen, waarvan ca. 800 meter is weggeslagen sinds 1920 van Westerduinen en die nu ter plaatse niet meer dan 500 meter breed zijn, schreef ik kort geleden aan SBB: <citaat>

"Al eerder liet ik mijn bedenkingen daartegen weten. Nu heb ik ook het Projectplan gelezen. De bedenkingen worden alleen maar groter. Immers de keuze van de lokatie moest o.a. voldoen aan de eis dat geen of minimale angst zou zijn voor schade aan natuur en landschap.

Het gebied heeft de afgelopen 10 jaar de hoogste dichtheden op Texel gehad aan Rode Lijst soorten als Velduil en Bl. Kiekendief. Het overstuiven van valleien in het gebied heeft tot gevolg dat er minder fourageergebieden voor die soorten is; ergo: wel angst voor schade.

Op het ogenblik stuift er zand in valleien waar tot voor kort Blauw Glidkruid, Addertong en Rozenkransje voorkwamen. Ook groeit hier Blauwe Knoop is een vrij droge omgeving, hetgeen uniek is in Nederland. Er is dus ook schade aan groeiplaatsen van zeldzame planten.

Verder viel volgens het Projectplan de potentiële lokatie bij paal 8 af omdat men bang was dat de daar gevestigde meeuwenkolonie zich zou gaan verplaatsen en elders overlast zou bezorgen. Het nu gekozen gebied ligt ook in een meeuwenkolonie. Zouden de meeuwen van de Westerduinen elders dan geen overlast bezorgen?? Eem vreemde kronkel in de selectieprocedure!

De vraagstelling van de proef is m.i. deels "gemaakt". Er zou antwoord verkregen moeten worden op o.a. de vraag: Verandert de flora en fauna? Dat is natuurlijk geen vraag. In stuivend zand groeien geen Addertong, Glidkruid, Galigaan, Rozenkransje etc. etc. En er broeden geen Wulpen, Sprinkhaanzangers, Velduilen, Paapjes en Blauwe Kiekendieven. Bovendien zijn veranderingen ten gevolge van overstuiving bekend. Ook uit de Westerduinen, waar de suppletie van 1993 ook al voor een groot deel naar binnen is gestoven en waar we dat dus op de voet hebben kunnen volgen. In eerste instantie (lichte overstuiving waarbij het zand nog tussen de vegetatie verdwijnt) zie je bij stuivend zand over oude uitgeloopte duinen een enorme verruiging optreden. Dauwbraam gaat overheersen. Duinrozen schieten op tot 50 cm en hoger, etc. Dit is ook in de binnenduinen wel te zien aan luwe kanten van hoge duinen waar stuifgaten in de toppen hebben gezeten. Wanneer het zand gaat overheersen kunnen Vlierstruiken kunnen nog geruime tijd "meegroeien", maar Helm gaat al snel overheersen. Die wordt in het verse zand ook wel bijna 1 meter hoog, zodat ook meeuwen er niet meer kunnen broeden.

Een andere vraag is: “krijgen de duinen een natuurlijker aanzien”. Dat antwoord kan ook zonder proef worden gegeven. Nee, het is niet “natuurlijk” als je eerst tonnen zand op het strand spuit en dat dan naar binnen laat waaien. Honderd procent kunstmatig. Waarbij bovendien zand dat naar binnen waait een heel andere structuur heeft, zodat het oude binnenduin ook geomorfologisch wordt “vervalst”. In een natuurlijke situatie grenst oud duin niet aan het stuivend zand van een zeereep. Bij een beleid om de kustlijn op een bepaald nivo te handhaven mag je sowieso niet spreken van een natuurlijk(e) situatie en of aanzien.

Ik vraag me ook af of deze proef niet strijd is met het besluit de kustlijn op het nivo van 1990 te handhaven. Nu al is te zien dat ter hoogte van het proefvlak de kustlijn duidelijk naar binnen buigt.

Zowel de argumenten genoemd in eerdere bedenkingen als hier, wil ik tot een artikel voor het tijdschrift Duin bundelen. Overigens ben ik wel benieuwd naar de deelrapportages van het bureau Arens van 1999 en 2000! Als men uiteindelijk tot de conclusie zou komen dat de proef niet heeft opgeleverd wat er van verwacht en dat er schade is opgetreden, wordt het zand dan ook weer teruggeschoven? Is er aan gedacht geld te reserveren om dan weer een “natuurbouw” project te beginnen?

“<einde citaat>

Tot slot.

M.i. behoort verstuiving ook tot de “vers”. Aan het begin van de vorige eeuw (en in de eeuwen daarvoor) kwamen ook in oude binnenduinen verstuivingen voor waardoor de variatie in het terrein veel groter was dan nu. Die verstuivingen kwamen echter voor het overgrote deel op het conto van menselijke activiteiten. En dat waren dus zeker geen “intacte” duinen. Bij een “normale” successie treden ver(aan)stuivingen vooral op bij een groeiende kust, zoals nu op de zuidwest punt van Texel. Waar RWS dan echter meteen met behulp van takkenschermen en rietmatten “onnatuurlijke” gesloten duinrijen heeft gecreëerd. Op die plaatsen met nog een positieve zandbalans, zou men de boel echt zijn gang kunnen laten gaan.

Bergeend	voortbeweging	balts en voortplantingsgelegenheid
vergrassing	1	1

Velduil	adult
	aanbod/bereikbaarheid dierlijk voedsel
afname variatie	1
vegetatiestructuur;verruiging	
afname mozaïkpatronen, randen,overgangen	1

Tapuit	adult
	aanbod/bereikbaarheid dierlijk voedsel
	balts en voortplantingsgelegenheid
Fauna:	2
afname prooisoorten	?
afname prooiaantallen	?
afname opp. open/kaal zand	2
afname variatie	1
vegetatiestructuur;verruiging	

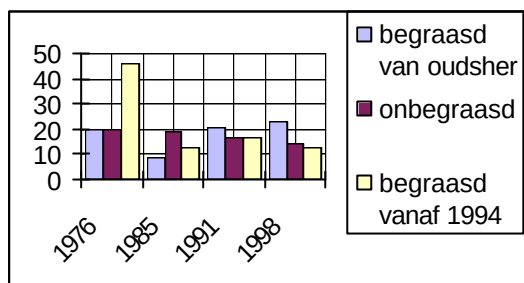
Blauwe Kiekendief	aanbod/bereikbaarheid dierlijk voedsel
afname variatie	1
vegetatiestructuur;verruiging	
afname mozaïekpatronen, randen,overgangen	1

Wulp	juv	adult
	aanbod/bereikbaarheid dierlijk voedsel	aanbod/bereikbaarheid dierlijk voedsel
ophoping organisch materiaal	?	?
afname variatie	1	1
vegetatiestructuur;verruiging		

Sprinkhaanzanger	adult
	aanbod/bereikbaarheid dierlijk voedsel
grondwaterstandverlaging	?
afname variatie	?
vegetatiestructuur;verruiging	

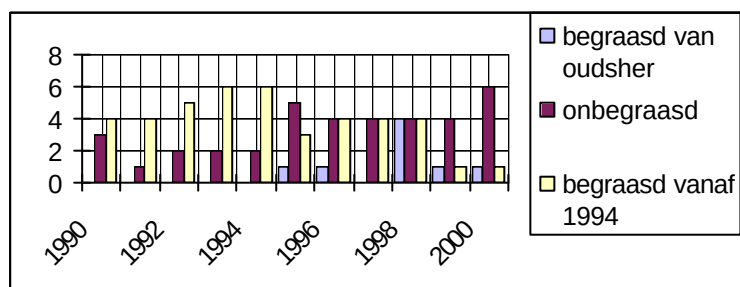
Bergeend

		1976	1985	1991	1998
Eierlandse duinen	begraasd van oudsher	20	9	21	23
Westerduinen/Bleekersvallei	onbegaasd	20	19	17	14
Bollekamer	begraasd vanaf 1994	46	13	17	13



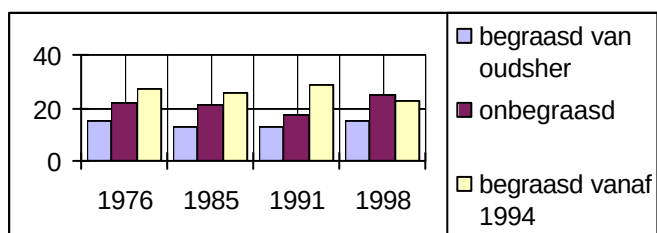
Blauwe kiekendief

		'90	'91	'92	'93	'94	'95	'96	'97	98	'99	'00
Eierlandse duinen	begaasd van oudsher	0	0	0	0	0	1	1	0	4	1	1
Westerduinen/Bleekersvallei	onbegaasd	3	1	2	2	2	5	4	4	4	4	6
Bollekamer	begaasd vanaf 1994	4	4	5	6	6	3	4	4	4	1	1



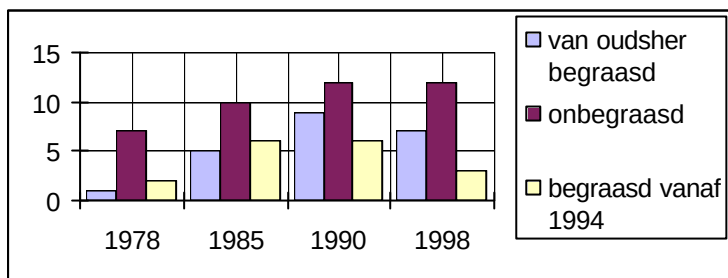
Wulp

		1976	1985	1991	1998
Eierlandse duinen	begaasd van oudsher	15	13	13	15
Westerduinen/Bleekersvallei	onbegaasd	22	21	17	25
Bollekamer	begaasd vanaf 1994	27	26	29	23



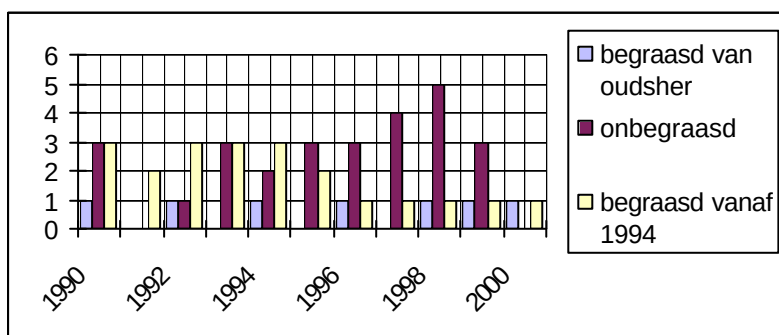
Sprinkhaanzanger

		1978	1985	1990	1998
Eierlandse duinen	begraasd van oudsher	1	5	9	7
Westerduinen/ Bleekersvallei	onbegaasd	7	10	12	12
Bollekamer	begraasd vanaf 1994	2	6	6	3



Velduil

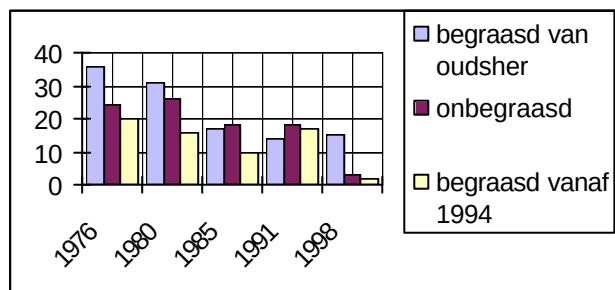
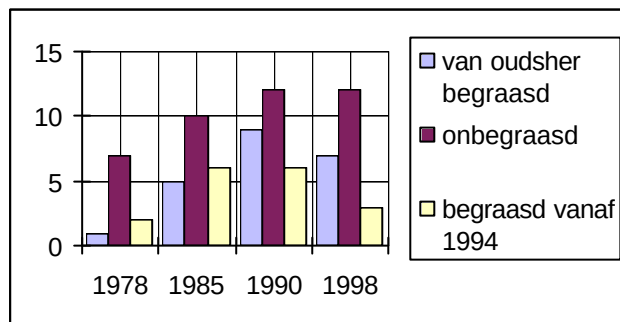
		'90	'91	'92	'93	'94	'95	'96	'97	'98	'99	'00
Eierlandse duinen	begraasd van oudsher	1	0	1	0	1	0	1	0	1	1	1
Westerduinen/ Bleekersvallei	onbegaasd	3	0	1	3	2	3	3	4	5	3	0
Bollekamer	begraasd vanaf 1994	3	2	3	3	3	2	1	1	1	1	1



Tapuit

		1976	1980	1985	1991	1998
Eierlandse duinen	begraasd van oudsher	36	31	17	14	15
Westerduinen/ Bleekersvallei	onbegaasd	24	26	18	18	3
Bollekamer	begraasd vanaf 1994	20	16	10	17	2

		1978	1985	1990	1998
Eierlandse duinen	begraasd van oudsher	1	5	9	7
Westerduinen/ Bleekersvallei	onbegaasd	7	10	12	12
Bollekamer	begraasd vanaf 1994	2	6	6	3



		1991	1996
Ameland 640 ha	onbegaasd	24	28
Texel 470 ha	onbegaasd	33	12

		'92	'93	'94	'95	'96	'97	'98	'99	'00
Vlakte v/h Veen, Vlieland	begraasd	11	?	0	13	15	17	11	8	>10 begraasd

10B: Brainstorm Vogels, 26 april 2001

Aanwezig: Lieuwe Dijkse (LD; SOVON), Theo Verstrael (TV; DWW-RWS), Marijn Nijssen (MN; St. Bargerveen), Suzanne Stuijzand (SS; St. Bargerveen) en Chris van Turnhout (CT; St. Bargerveen; notulen).

CvT en SS hebben een enquête opgesteld, waarin de problematiek rond ver-thema's (verzuring, vermesting en verdroging) en beheer voor duinfauna aan de orde wordt gesteld. Deze enquête is door deskundigen voor verschillende diergroepen ingevuld. Van een aantal diergroepen, te weten: vogels, reptielen, amfibieën, dagvlinders, watermacrofauna en libellen, is volgend op deze 'enquête ronde' een brainstormsessie met verschillende deskundigen gehouden, om zodoende nog dieper op de problematiek in te kunnen gaan. De enquête vormde de leidraad tijdens deze brainstorm. De belangrijkste vragen tijdens de brainstorm zijn welke soorten karakteristiek zijn voor de duinen, en welke bottlenecks er bestaan voor de fauna in relatie tot ver-thema's en beheer. Tevens willen we weten welke kennislacunes er bestaan. Onderstaand verslag vormt een aanvulling op de enquête ingevuld door Lieuwe Dijkse.

Karakteristieke soorten

Het strand wordt niet behandeld in de Inhaalslag OBN-Fauna (duinlandschap).

Karakteristieke soorten zijn dan ook niet geselecteerd in de enquête.

In de enquête komen ook soorten van duinplassen (bv. Lepelaar, Geoorde fuut), struweel- en bosvogels (bv. Nachtegaal, Boomleeuwerik, Nachtzwaluw) en enkele voormalige duinbroedvogels (bv. Griel, Grauwe kiekendief, Grauwe klauwier) niet aan de orde. Enkele worden wel tijdens de brainstorm bediscussieerd.

De Duinpieper is waarschijnlijk nooit een regelmatige broedvogel van de Nederlandse duinen geweest.

Referentiegebieden

Het noemen van (intacte) referentiegebieden voor de duinen is per definitie niet mogelijk. Duinen verschillen sterk van gebied tot gebied, het duinlandschap als zodanig bestaat niet. Er zijn grote verschillen in dichtheden van soorten en zelfs de habitatvoorkeur binnen soorten verschilt. Zo komt het Paapje op de Waddeneilanden voor in droge biotopen, in de vastelandsduinen vooral in natte biotopen (LD).

Actief stuivende duinen zijn nog te vinden in Noord-Denemarken en in Polen. De Poolse duinen verschillen echter van de Nederlandse, in die zin dat er nauwelijks een branding is, veel minder saltspray en dat ze zeer kalkarm zijn.

De duinen zijn een cultuurlandschap. Er vindt al eeuwenlang beweiding plaats (tot WOII) en akkerbouw (vastelandsduinen: zeedorpenlandschap; op de Wadden minder in de duinen zelf en meer tegen de binnenduinstrand).

Gemiddeld 1/3 van de vastelandsduinen was rond 1850 nat tot vochtig. In de Waddenduinen stond minder water. Het regenereren van natte duinbiotopen is echter vooral kansrijk op de Wadden en in de Delta, want daar zijn veel oorspronkelijke hydrologische en geomorfologische processen sterker aanwezig. Het creëren van duinbossen, zeedorpen en duingraslanden is kansrijker in de vastelandsduinen. Primaire duinvalleien ontstaan nauwelijks meer vanzelf, maar zijn relatief makkelijk te regenereren. Dat laatste geldt niet voor latere successiestadia, zoals Kraaiheidevegetaties.

De vegetaties in de binnenduinen zijn op zichzelf soortenarm, maar in het duinlandschap als geheel hebben ze wel een belangrijke toegevoegde waarde. Belangrijkste proces dat in de Nederlandse duinen is weggefallen is de natuurlijke dynamiek.

Het dilemma van het huidige duinbeheer: verstuiwing wordt getolereerd aan de westzijde, maar aan de oostzijde kan overstuiving niet worden getolereerd.

Nachtzwaluw en andere bosvogels (bv. roofvogels) kunnen in de duinen alleen voorkomen dankzij de grootschalige aanplant van dennenbossen t.b.v. vastlegging.

Bottle-necks in relatie tot ver-factoren

• Bergeend

De aantalsontwikkeling van de Bergeend, gereconstrueerd op basis van OT-/BMP-gegevens van Sovon, loopt parallel aan het percentage Konijnen in het voedsel van Bosuilen in de duinen. Dit geldt ook voor de Tapuit. De toename tot de jaren '80 heeft zich waarschijnlijk alleen op de vastelandsduinen voorgedaan. Het gaat om een herstel na de myxomatose-uitbraak in de jaren '50. De afname vanaf 1980 wordt in eerste instantie veroorzaakt door het verdwijnen van dynamiek en een toename van de atmosferische depositie, waardoor de vegetatie verruigde en de Konijnstand afnam. De komst van de Vos heeft deze negatieve trend versterkt, maar niet veroorzaakt.

De Vos is in 1968 waarschijnlijk uitgezet bij Haarlem/Heemskerk. In 1968 werd ook Zuid-Kennemerland gekoloniseerd. Halverwege jaren '70 werd de eerste Vos in Meijndel gezien; de Amsterdamse Waterleidingduinen en Berkheide waren toen waarschijnlijk al gekoloniseerd. De duinen bij Schoorl hebben sinds begin jaren '80 Vossen, zij het aanvankelijk een kleine populatie (TV).

In de vastelandsduinen nestelen bijna alle Bergeenden in Konijnenholen, i.t.t. op de Waddeneilanden. Het ontbreken van Konijnholen is dan ook een belangrijkere bottle-neck dan de voortbeweging van de jongen in vergraste vegetaties. Meeuwen zijn na de komst van de Vos bovendien als belangrijke predator verdwenen (TV). Op de Wadden is de reproductie het hoogst in terreinen die vlakbij water liggen. In andere gebieden worden veel jongen op hun tocht naar het water gepredeerd. Deze predatie lijkt echter recent niet toegenomen (LD). Bergeenden hebben overigens mogelijk een voorkeur voor verse holen (minder risico op infecties etc.).

In de vastelandsduinen kan de defosfatering van ingelaten water, sinds eind jaren '80, tot een voedselprobleem voor jonge Bergeenden hebben geleid. De aantallen muggenlarven daalden hierdoor sterk, wat ook voor Kuifeenden tot problemen heeft geleid (TV).

• Tapuit

De sterke achteruitgang van de Tapuit is moeilijk te verklaren. Er zijn nog veel op het oog geschikte terreinen aanwezig (korte, open vegetaties met Konijnenholen), waar ze ook doortrekken, maar niet meer tot broeden komen. De vraag is of het voedselaanbod op deze plekken ook voldoende is.

De Tapuiten op Texel aten in de jaren '70 en '80 (in een BMP-plot van ca. 280 destijds 25 p., nu 2 p.) vooral rupsen (LD).

De dichtheden van vele soorten plaaginsecten (bv. Rozenkever) zijn nu veel lager dan vroeger. Geldt ook voor bv. Grote Groene Sabelsprinkhaan en andere soorten sprinkhanen (MN/LD).

De Tapuit overwintert in de Sahel. Verwoestijning speelt mogelijk ook een rol in de hier geconstateerde afname.

Predatie door Vossen is van ondergeschikt belang. De omvang van aantalsafnames is op de Wadden, vasteland, Delta en binnenlandse heidegebieden ongeveer gelijk. Bovendien heeft predatie van legsels altijd een rol gespeeld (niet door Vossen maar door bv. Hermelijnen), maar dit had op populatieniveau geen effect. Predatie is in de praktijk bijna nooit een bottle-neck, behalve voor populaties die door andere factoren al sterk bedreigd zijn. Grondbroedende meeuwen zijn een uitzondering op deze regel.

• Blauwe kiekendief

De afname van de Blauwe kiek op de Wadden is niet zo sterk als vaak gedacht. Alleen op Ameland is de soort sterk afgenomen, op de andere eilanden is de stand fluctuerend en op de lange termijn mogelijk zelfs stabiel. Overigens gaan andere muizeneters op Ameland ook sterk achteruit (Veldduil, Ransuil, Torenvalk). Het is onduidelijk waarom de afname op Ameland zo sterk is, nadere studie van muizenpopulaties is gewenst. Overigens begrijpen we de toename van de Blauwe kiek in de jaren '70 niet eens (LD).

Ook de concurrentie met de Bruine kiek is niet zo groot als vaak gedacht. Ondanks vergrassing zijn de meeste populaties van Bruine en Blauwe kiek stabiel.

Gedurende vegetatiesuccessie komen verschillende muizensoorten in verschillende dichtheden voor. In open vegetaties zijn niet of nauwelijks muizen aanwezig. In vergraste vegetaties bereiken Veldmuizen de hoogste dichtheden. In struikvegetaties zijn de dichtheden van Veldmuizen relatief laag, maar de dichtheden van Bosmuizen zijn hoog. Bosmuizen zijn echter nachtactief i.t.t. Veldmuizen. Bij verstruiking gaan dus zowel aanbod als bereikbaarheid van muizen voor dagjagers achteruit, en dit kan wel eens een bottle-neck opleveren.

- **Velduil**

De relatief lage muizendichtheden op de vastelandsduinen in het voorjaar zijn wellicht een bottle-neck voor de vestiging van Velduilen.

Sinds halverwege de jaren '80 zijn er nauwelijks meer overwinterende Velduilen in de vastelandsduinen aanwezig.

De bottle-necks voor de Velduil zijn, net zoals voor de Blauwe kiek, lastig te doorgronden.

- **Wulp**

De afname van de Wulp is groter in de vastelandsduinen dan op de Wadden.

In de vastelandsduinen is verstruiking waarschijnlijk de belangrijkste bottle-neck voor de Wulp (TV). Geschikt habitat verdwijnt hierdoor en vestiging vindt niet meer plaats.

Daarnaast kunnen Wulpen in het broedseizoen niet meer fourageren op aan de duinen grenzende graslanden. Deze zijn vaak omgevormd tot bollenvelden of golfbanen. Op de Wadden is dit mogelijk zelfs de belangrijkste bottle-neck (wijken ze echter niet naar de kwelders uit?). Een derde, minder belangrijk knelpunt in de vastelandsduinen is predatie van nesten door Vossen. Predatie wordt nog eens versterkt door verstruiking. Dit betekent vaak de nekslag voor de toch al kwijnende populaties. Tenslotte leidt toegenomen recreatie tot verstoring, waardoor Wulpen langer van het nest af zijn en de kans op predatie toeneemt. Mogelijk zijn Wulpen ook langer van het nest af omdat ze langer moeten fourageren.

Het voedselaanbod voor adulte Wulpen op de aangrenzende graslanden is waarschijnlijk een groter probleem dan het voedselaanbod voor juvenielen in de duinen zelf.

In de duinen trekken Wulpen niet met kleine jongen naar de aangrenzende graslanden, i.t.t. op de heide (als de jongen ouder worden wel).

- **Boomleeuwerik**

Momenteel is sprake van een stevig herstel van de Boomleeuwerik in de vastelandsduinen. De stand is echter nog niet terug op het niveau van de jaren '70. Ook op de Wadden is de soort in opmars.

Op de vastelandsduinen verschijnen Boomleeuweriken nu weer op plekken waar ze vroeger ook zaten, plekken die ogenschijnlijk niet veranderd zijn. De vraag is dus waarom ze daar tijdelijk verdwenen zijn. Op landschapsschaal zijn nu veel minder plekken met open vegetaties aanwezig, dus de draagkracht van de duinen als geheel is nu kleiner. Ze komen nu waarschijnlijk terug in de beste terreindelen. Waarschijnlijk zijn veranderingen buiten de broedgebieden vooral belangrijk voor de Boomleeuwerik

- **Nachtegaal**

De Nachtegaal heeft sterk geprofiteerd van de toename van geschikt habitat als gevolg van verstruiking (vooral vastelandsduinen). Ze broeden, in tegenstelling tot in het binnenland, ook in droge (Duindoorn)struwelen.

Toename van oppervlakte Rietvegetaties en bossen heeft geleid tot een toename van resp. riet- en bosvogels.

- **Geoorde Fuut**

De populatie van de Geoorde Fuut is niet afgenomen na de desfosfatering van ingelaten water eind jaren '80, i.t.t. de Kuifeend.

Bottle-necks in relatie tot herstelmaatregelen

Begrazing

Begrazing is het afgelopen decennium onterecht beschouwd als een panacée. Begrazingsdichtheden zijn niet goed in de hand gehouden, waardoor als gevolg van overbegrazing lokaal 'fauna-ongelukjes' hebben plaatsgevonden. Vergrassing met Duinriet is door begrazing weliswaar succesvol teruggedrongen, maar karakteristieke kruidenvegetaties zijn nog niet helemaal teruggekeerd. Vallen de negatieve effecten van begrazing in de vastelandsduinen echter in het algemeen nog wel mee (TV), op de Wadden gaat dit allerm minst op. Mooie mozaïekvegetaties veranderen als gevolg van begrazing in korte graslanden. Karakteristieke vegetaties op noordhellingen worden vernietigd (Eikvaren verdwijnt bijvoorbeeld). In de natte delen maken Riet en Galligaan plaats voor monocultures van Gele Lis. Nesten van broedvogels worden vertrapt (LD).

Een degelijke evaluatie van begrazingseffecten is praktisch ondoenlijk, omdat begrazingsaspecten in het verleden niet gekwantificeerd zijn en de fauna niet gemonitord. Een algemeen beeld is dan ook niet te destilleren (TV). Uit de aantalsontwikkelingen van enkele karakteristieke broedvogels op de Wadden blijkt echter dat de soorten in ieder geval niet toenemen als gevolg van begrazing. Zelfs Tapuit en Kievit profiteren niet. Op Ameland lijkt wel de Veldleeuwrik van begrazingsbeheer geprofiteerd te hebben (MN).

In tegenstelling tot runderen, verblijven schapen nauwelijks in natte duinvalleien, en zullen daar dus minder schade aan richten. Het aantal grazers is echter eerder een probleem dan het soort grazer. Daarom: wordt begrazing ingevoerd, dan op kleine schaal met lage veedichtheden beginnen.

In het middenduin (duinbos) ontstaan lokaal wel mooie mozaïekvegetaties als gevolg van begrazing (TV). Begrazing biedt dan ook het meeste perspectief in het midden- en buitenduin van de kalkrijke duinen. In het binnenduin en op de kalkarme Waddeneilanden moet zeer voorzichtig met begrazing worden omgegaan.

Op Texel lijken Grauwe Ganzen de begrazingsfunctie van de nagenoeg verdwenen Konijnen over te nemen (LD).

In de Vallei van het Veen op Vlieland, waar begraasd is in relatief lage dichtheden (1 GVE/15 ha) zijn geen positieve effecten vastgesteld op de evertetratenfauna. Begrazing voorkomt verdere vegetatiesuccessie, maar de effecten van vernatting zijn vele malen groter (MN). LD in naschrift: Ben Koks vertelde nog over de Vallei van het Veen (Vlieland) dat a.g.v. van het vee de Stormmeeuwkolonies daar langzaam verdwijnen. Ook had hij gezien hoe een kudde koeien door struikjes (Kruipwilg) liep, met een heftig alarmerende Blauwe Kiekendief er boven. Bij het volgende bezoek waren de struikjes ter plaatse geheel weg en/of plat omdat de kudde er had gelegen, en was er geen spoor meer van de Bl. Kiek

Plaggen

Plaggen leidt niet tot een duurzame terugkeer van karakteristieke plantensoorten van droge schraallanden. In plaats daarvan profiteren o.a. Zandzegge en Duindoorn. Plaggen daarom alleen in natte milieus.

De vraag is dus hoe je open buntgraslanden in stand houdt. Vooral op de Waddeneilanden treedt een sterke vermossing van deze vegetaties op (nog kalkarmer dan binnenduinen op het vasteland). Begrazing creëert open zandige plekken. Deze worden echter deels weer door het vee verstoord. Daarom: kleinschalig plaggen. Maar dit is een weinig duurzame maatregel en moet telkens worden herhaald.

Kennislacunes

Bladsprietkevers (o.a. Julikevers, Rozenkevers) zitten wel in de braakballen van Grauwe klauwieren in Denemarken, Duitsland en het Bargerveen, en ook in die van Ameland vroeger, maar tegenwoordig niet meer. Nader onderzoek moet plaatsvinden naar de rol van grote insecten in het voedselaanbod van enkele karakteristieke duinvogels.

De effecten van verschillende herstelmaatregelen op fauna in zijn algemeenheid.

Bijlage 11: Zoogdieren

11A: Enquête M. Drees (incl. discussie n.a.v. antwoorden)

Diersoort: Konijn

De situatie rond het onderzoek naar de populatiedichtheden van het konijn is nogal onbevredigend. Vandaar de uitgebreide toelichting op de antwoorden.

1.

Het konijn komt alleen voor op zandgronden, zie de Zoogdieratlas (Broekhuizen et al., 1992).

Doordat er tegenwoordig in Nederland op zoveel plaatsen zand is aangebracht (wegen, industrieterreinen) kent de soort een wijde verspreiding. In Nederland zijn de duinen van oudsher de gebieden waar de soort zijn grootste dichtheden bereikte, je zou het een typische duinsoort kunnen noemen. Het konijn is een belangrijke schakel in het ecosysteem, door zijn invloed op de vegetatie, en als voedsel voor de predatoren waaronder de vos.

Er is tot op heden geen vergelijkend onderzoek gedaan naar de dichtheden in kalkarme of kalkrijke duinen. Op de armste zandgronden (de Veluwe b.v.) en op heidegronden komen ze in lagere aantallen voor dan in de duinen. Op de kalkarme duinen van de Waddeneilanden kunnen ze hoge aantallen bereiken. Mogelijk zijn de aantalschommelingen daar sterker, en de pieken groter, door de afwezigheid van de vos.

CvT: Waar vindt het Konijn binnen het duinlandschap zijn optimum? Ben je het eens met Pluis 1986: "de middelste en bovenste delen van de hellingen (vooral noord- en westhellingen) bezitten de hoogste holendichtheid, in duinvalleien is die het laagst. Verder worden vegetaties met een lage kruidlaag geprefereerd. In struikvegetaties wordt vooral in de winter gegraven."

MD: zie ook Pluis p.,39. Wil je het optimum weten van fourageren, van wonen, of van allebei? Het antwoord op de vraag is ook erg afhankelijk van de onderzoeksmethode, van de schaal waarop landschapseenheden worden bekeken.

2.

Referentie: dat is een heel belangrijke vraag.

'Vroeger' is niet bruikbaar als referentie. Vroeger, d.w.z. voor de eerste myxomatose-epidemie (1954) was het konijn veel talrijker. Voor de Franse tijd werd het konijn in de duinen zelfs commercieel geëxploiteerd. Aan het eind van de 18^e eeuw veranderde dat, toen men begon met het bebossen van de duinen en met pogingen om landbouw in de duinen te vestigen. Naast bebossing werd ook met andere methoden de verstuing van de duinen tegengegaan. Daardoor zijn de duinen ingrijpend veranderd.

Na afname van de virulentie van de myxomatose heeft het konijn niet meer de oude aantallen bereikt. In de toelichting ga ik in op de oorzaken daarvan. Het lijkt het meest verstandig om de huidige situatie als referentie te nemen, of die van 1988, voor het optreden van VHS. Het duin is dankzij de inspanningen van de beheerders, dankzij autonome ontwikkelingen en dankzij vermesting en verzuring in een ander successiestadium dan vroeger. En het ecosysteem is natuurlijker geworden, met de

terugkeer van de vos. Ook het voorkomen van de havik waarvoor de bossen nu broedgelegenheid bieden, is een natuurlijke factor.

CvT: Is er überhaupt informatie over dichtheden in buitenlandse duingebieden?

MD: Het zou kunnen dat er informatie is over Engelse duingebieden. Ik heb het niet paraat, zou er naar kunnen zoeken. Maar dan heb je incidentele getallen uit een bepaald jaar, die je alleen kunt begrijpen in relatie tot vegetatie, voedsel e.d. Op het congres in Sefton Coast waren de aanwezigen onder de indruk van de vele gegevens van onze duinbeheerders.

In een 'normale'situatie, dus zonder epidemieën (ziekten en parasieten zijn er altijd, net zoals predatoren).

3.

De bottle-neck is de overleving van de winter door de adulte konijnen. Dat is afhankelijk van de beschikbaarheid van voedsel van voldoende kwaliteit. Konijnen houden geen winterslaap en leggen geen voorraden aan. Wel zijn ze minder actief in de winter, en hebben waarschijnlijk minder energie nodig. Voedsel moet bereikbaar zijn: zware sneeuwval en ijzel zijn problematisch (b.v. de winter van 1979). Een slechte winter leidt ook tot een lage reproductie doordat vrouwtjes met een laag lichaamsgewicht later jongen werpen dan vrouwtjes met een hoog lichaamsgewicht (Wallage-Drees, 1988).

Waar het aan schort is echter meestal niet de bereikbaarheid, maar de kwaliteit. De relatie met de 'ver'thema's loopt via de voedselkwaliteit: bij eutrofiering groeit het gewas sneller, neemt de biomassa toe, maar de kwaliteit neemt af. Hetzelfde geldt voor verzuring, dat leidt tot en sterkere groei van grassen ten koste van kruiden.

CvT: Wat bedoel je met kwaliteit van het gewas: bedoel je dat geschikte voedselplanten worden vervangen door andere, minder geschikte soorten? Of gaat de voedselkwaliteit van dezelfde soorten achteruit?

MD: Ja, dat eerste bedoel ik, de soortensamenstelling verandert.

CvT: In Pluis 1986 lees ik dat Konijnen in de winter sowieso overschakelen op wortels, bast en twijgen, waardoor ze minder afhankelijk zijn van grassen en kruiden. Zou het kunnen zijn dat de bottle-neck, die in ongestoorde situaties het voedselaanbod in de winter betreft, in door verzuring en vermeting aangetaste situaties naar het zomerhalfjaar verschuift, bv. omdat de nitrofiële grassoorten te snel groeien voor Konijnen om met begrazing 'bij te kunnen benen'? Of omdat de voedselkwaliteit van die grassen, die sowieso al lager is, in de loop van het seizoen sterk achteruit gaat (slecht verteerbaar)?

MD: als de bottle-neck naar het voorjaar verschuift, en de jongen niet meer overleven, is het in een paar jaar gedaan. Het zou kunnen, maar ik heb er nooit iets over gehoord.

Bij een soort zoals het konijn waar de jongen hetzelfde voedsel eten als de ouden, is de vraag naar 'bottle-neck' een andere dan bij insecten.

Zie boven: het gaat niet zozeer om de groeisnelheid van de nitrofiële grassen, maar meer om de verdringing van kruiden, struiken e.d. door nitrofiële grassen.

CvT: Heb je nog een antwoord op vraag 3b: in hoeverre wijkt de situatie in het heidelandschap af?

*MD: zie bij ***

4.

Maatregelen. De relatie tot herstelmaatregelen: zie toelichting. De enige maatregel waarover een eenduidige uitspraak kan worden gedaan is het negatieve effect van vernatting.

Gezien het belang van natuurlijke begrazing door muizen en konijnen op de vegetatie in de duinen (Mourik, 1992 ;Pluis, 1991;van der Hagen, 1994; Slings,1994) zou aan het OBN-pakket eigenlijk nog een maatregel moeten worden toegevoegd, nl. het bevorderen van die natuurlijke begrazing.

5.

Het is onbekend of verzuring en vermesting werkelijk factoren van belang zijn, gezien de overheersende invloed van de voortgaande vegetatiesuccessie als gevolg van het al decennia lang gevoerde beleid om de duinen vast te leggen.

CvT: Ikzelf geloof zeker dat versnelde vegetatiesuccessie als gevolg van vermesting een extra bijdrage levert aan de afname van Konijnen.

MD: er is in de duinen inde 20^e eeuw veel meer gebeurd dan vermesting. De beheerders hebben actief geprobeerd om de duinen vast te leggen, de voortgang in de successie was al lang op gang toen vermesting er ook nog eens bij kwam.

6.

Broekhuizen,S., B.Hoekstra, V.van Laar, C.Smeenk & J.B.M.Thissen, 1992. Atlas van de Nederlandse zoogdieren. KNNV, Utrecht

Langoor, over konijnen en vegetatie in de duinen. Duin 21 (4), december 1998

Breukelen, L.van, M.Bechger en A.Ehrenburg, 1999. Runderbegrazing in het zuidelijk Zeeveld. Effecten op de populatie konijnen. Een tussentijdse rapportage. GWA.

Drees,J.M. Langoor, over konijnen en vegetatie in de duinen. Duin 21 (4), december 1998.

Drees,J.M. en H.Olff, 2001.Rabbit grazing and rabbit counting. In: Proceedings 'Coastal Dune Management: shared experience of European conservation practice'. Eds. J.A.Houston, S.E.Emondson and P.J.Rooney. Pp.86-94. Liverpool University press.

Hagen,H.G.J.M., 1994. Konijnen als beheerders van de Harstenhoek in Meijendel? De Levende Natuur 95(1) :4-8.

Harkel, M.J.ten, 1998. Nutrient pools and fluxes in dry coastal dune grasslands. Proefschrift, Universiteit van Amsterdam

Heil, G.W., Meulen, F.v.d. & Harkel, M.J.ten, 1990. Invloed van atmosferische depositie op de ontwikkeling van droge duingrasland vegetaties. K.N.A.G.Geografisch Tijdschrift XXIV (5): 427-432.

Mourik,J.,1992. De vegetatie van de duinheide bij De Zilk; invloed van maai en inrasteren. De Levende Natuur 93(1): 23-31

Olff,H, & S.F.Boerma, 1998. Lange termijn veranderingen in de konijnenstand van Nederlandse duingebieden. Oorzaken, en gevolgen voor de vegetatie. Natuurbeheer en Plantenecologie, Wageningen.

Pluis, J.L.A.1986. Landschapsecologisch onderzoek van het wilde konijn , *Oryctolagus cuniculus* (L.), in Meijendel. Doctoraalverslag Fysisch geografisch en Bodemkundig laboratorium, UvA.

Slings,Q.R., 1994. De kalkgraslanden van de duinen. De Levende Natuur 95 (4):120-130.

J.M.Wallage-Drees, 1988. Rabbits in the coastal sand dunes; weighed and counted.

Proefschrift Rijksuniversiteit Leiden.

7 en 8: niet van toepassing.

CvT: Als je het met bepaalde richtlijnen uit het SMPF niet eens bent, hoor ik dat graag, ook al is er niet expliciet met de wensen van het konijn rekening gehouden (vraag 7).

Ik denk dat het goed is om konijnen in de monitoring te betrekken. Hoe zou je dat moeten doen (konijnen tellen, keutels tellen, hollen tellen)? Kun je me evt. relevante artikelen over de methodiek van project Langoor toezenden? (vraag 8)

MD: heb je niet alle informatie al van Leltz (DZH?). Ga s.v.p. geen dwaalsporen bewandelen, de keutelmethode heeft echt afgedaan. Holen tellen kan alleen als je een 'time-lag' van een jaar of zo acceptabel vindt.

Ter toelichting

Het konijn is een belangrijke schakel in het ecosysteem in de duinen. Bij OBN- fauna zou niet alleen gekeken moeten worden naar het effect van de maatregelen op het konijn, maar zou ook de begrazing door konijnen als belangrijk effect op de vegetatie moeten worden meegenomen. Hoewel het konijn in aantal sterk is achteruit gegaan, is het niet reeel om te spreken over een bedreigde diersoort. De achteruitgang van het konijn, en de daaruit volgende verminderde begrazing in de duinen, zou wel een bedreiging voor andere soorten kunnen vormen.

CvT: In onze conceptrapport over het heidelandschap hebben we hierover het volgende, uit zijn verband gerukte, stukje geschreven. Vat dit jouw inziens de problematiek goed samen?

Konijnen *Oryctolagus cuniculus* maken op macroschaal van het heidelandschap gebruik en vervullen hierin als herbivoor een belangrijke functionele rol. Konijnen zijn alleen in staat om korte vegetaties te begrazen, die ze ook nodig hebben voor hun uitzicht. Door continue begrazing houden ze als het ware hun eigen fourageergebied geschikt. Treedt vergrassing en verruiging op door een (tijdelijke) dip in de Konijnenpopulatie, dan kunnen ze deze ontwikkeling, na het herstel van de populatie, niet meer terugzetten. De vegetatie is dan te hoog geworden om te begrazen. Dit zal uiteindelijk negatief uitwerken op de Konijnenstand. Geïnitieerd door virusziekten en in gang gehouden door vergrassing, is de Konijnenpopulatie in veel heide- en duingebieden dan ook afgenomen. Begrazing van grasvegetaties is minder intensief en kortgrazige, open en korstmosrijke heiden veranderen in heiden gedomineerd door hoge grassen, wat gepaard gaat met de achteruitgang van veel andere karakteristieke heidesoorten. De biomassa neemt toe, de lichtbeschikbaarheid af, de interceptie van stikstofdepositie neemt toe en de turnover en mineralisatie nemen toe, welke dan weer leiden tot een hogere biomassaproductie. Deze positieve feedbacks dragen bij tot de instandhouding en versterking van de vergrassing. Daarnaast vinden door de afname van de Konijnenstand minder graafactiviteiten plaats (graafgaten, holten, steile kanten), wat leidt tot een afname van de hoeveelheid microreliëf en open zand en dus tot minder plekken met extreem microklimaat, waarvan op hun beurt veel andere dieren afhankelijk zijn (o.a. xerothermofiele insecten). Daarnaast leidt het omhoogbrengen van kalk- en voedselrijk zand tot geschikte groeiomstandigheden voor karakteristieke plantensoorten. Konijnen lijken de belangrijkste veroorzakers te zijn van watererosie in de duinen (Van den Ancker & de Winder 1985), waardoor bovendien winderosie wordt gefaciliteerd. Ook in stuifzanden zouden ze hierdoor een belangrijke rol kunnen hebben bij het instand houden van primaire successiestadia.

MD: De beschrijving is wel ongeveer juist, maar de uitgangssituatie in binnenlandse heide is m.i. altijd anders geweest. Ook vroeger zaten daar niet zoveel konijnen, en was hun invloed niet zo groot.

Historisch is b.v. de commerciële exploitatie van konijnen een verschijnsel van de duinen. In Engeland had je ook 'warrens' op binnenlandse schrale graslanden, maar niet in struikheide gedomineerde vegetaties. (Zie ook RIJK, J.H. DE, 1988. Geschiedenis van het konijn *Oryctolagus cuniculus* in Nederland. Lutra 31: 101-131.

Dit soort vegetaties zijn trouwens ook arm aan kleine zoogdieren (de veldwg. Van de VZZ heeft nog wel eens op de Kampinasche Heide geïnventariseerd).

De achteruitgang is mede aanleiding geweest voor duinbeheerders om grotere grazers in te zetten om de vegetatie open en kort te houden. Doordat deze op een ander schaal actief zijn, en door hun grotere gewicht, hebben zij een ander effect op de vegetatie (zie b.v. van der Hagen, 1994). Voor nadere informatie over de vegetatie kunt u het beste te rade gaan bij vegetatiekundigen als E.Weeda of bij deskundigen in het terreinbeheer van de duinen, H.van der Hagen (DZH, beheert Meijendel) of R.Slings (PWN, beheert Noordhollands Duinreservaat).

Het konijn wordt standaard gemonitored door de een groot aantal beheerders van de vastelandsduinen, en door SBB op Terschelling. Het is jammer dat deze monitoring geen onderdeel uitmaakt van OBN fauna. Dan zou ook zorg gedragen kunnen worden voor een analyse van de resultaten. De gegevens van 1982 tot 1997 zijn gestandaardiseerd en gedigitaliseerd in het project 'Langoor' (Olff en Boersma, 1998; Drees en Olff, 2001). Zij hebben tevens gegevens over de vegetatie-ontwikkeling in die jaren ingevoegd. Een populaire samenvatting van hun rapport heb ik geschreven voor Duin (1998).

Een van de hypothesen uit hun onderzoek was dat er in de laatste jaren een sterke invloed is van de 'nieuwe konijnenziekte', viral haemorrhagisch syndrome (VHS). Deze hypothese komt overeen met de waarnemingen van terreinbeheerders. Het laatste woord is daarmee nog niet gesproken. Het is nog maar een hypothese, het valt te verwachten dat de effecten van de ziekte verminderen als de ziekte zelf minder virulent wordt (a la myxomatose) en er blijven toch veel vragen over de interactie tussen konijnen en de vegetatie, en het effect van grote grazers daarop. Overigens ligt het wel in de bedoeling van de duinbeheerders om een vervolg te geven op 'Langoor', daarvoor kunt u het beste contact opnemen met mw.G.Leltz van DZH (vestiging Katwijk, tel.071-4060633).

Facilitatie

De effecten van de 'ver'thema's op de populatiedynamica van konijnen zijn een gevolg van de waarde van de vegetatie als voedsel voor het konijn.

De konijn is en herbivoor, maar geen herkauwer. De kwaliteit van het voedsel is dus heel belangrijk. Belangrijker dan de kwantiteit: ook een schraal grasland kan een hoge dichtheid van konijnen voeden. Juist een schraal grasland. Belangrijk bij die voedselkwaliteit is de verteerbaarheid. In het algemeen komt het er op neer dat monocotylen een hoger vezelgehalte hebben dan dicotylen. Planten van droge, schrale gebieden zijn beter verteerbaar dan de snelgroeiende planten in natte en voedselrijke gebieden.

De relatie met de 'ver'thema's loopt via de voedselkwaliteit: bij eutrofiëring groeit het gewas sneller, neemt de biomassa toe, maar de kwaliteit neemt af. Hetzelfde geldt voor verzuring, dat leidt tot een sterkere groei van grassen ten koste van kruiden.

Zo valt ook het effect van maatregelen in het kader van OBN te begrijpen:

Vernatting leidt tot een sterkere groei van de vegetatie, met een lagere draagkracht voor de konijnen.

Van maaien en begrazen valt te verwachten dat ze leiden tot een toename van de konijnendichtheid, via het aantrekkelijker maken van het voedsel. Met name de facilitatie door begrazing met grote grazers is door de vg. Natuurbeheer, LUW Wageningen beschreven (Junner Koeland, Overijssel). Daar waar duinvegetaties de kans hadden gekregen zich te ontwikkelen tot een volgend successie stadium, door het tijdelijk wegvallen van konijnen na de myxomatose epidemie of na een strenge winter, leek begrazing het adequate antwoord.

Als de konijnen eenmaal weer een hoge dichtheid hebben bereikt, houden ze zelf de ontwikkeling naar een struik-stadium tegen.

Echter, de uitkomsten van vele experimenten zijn niet eenduidig. Zo beschrijft ten Harkel (1998) een experiment met begrazing door paarden, waarbij na het verwijderen van de paarden toch de konijnen de vegetatiegroei niet konden bijbenen. L.van Breukelen(1999) heeft alle experimenten met begrazing door runderen in de duinen van de Gemeentewaterleidingen bij elkaar gezet, en vond ook geen effect. Eigenlijk zouden de uitkomsten alle experimenten met exclusures en enclosures eens samenhangend geanalyseerd moeten worden. Voorlopig blijft het een onopgeloste vraag. Er zijn een aantal hypothesen in omloop.

- a) Die van Frank van der Meulen (zie Heil et al., 1990), die stelt dat de decennialange inspanningen van beheerders om de duinen vast te leggen, om verstuing te verhinderen, in combinatie met het inbrengen van voedselrijk water voor de drinkwatervoorziening, de successie van de vegetatie in de duinen een dermate grote impuls hebben gegeven dat die niet op korte termijn door begrazen of maaien ongedaan kan worden gemaakt. Successie is weliswaar zichtbaar in de vegetatie, maar vindt ook plaats in de bodem. Dit zou dan vooral gelden in de

kalkrijke duinen. Dat verklaart waarom de facilitatie in het Junner Koeland zo'n succes was, rivierduinen zijn zuur.

- b) De effecten van VHS zijn zo overheersend dat facilitatie niet kan werken (van Breukelen et al., 1999). Het is verbazend dat VHS nog steeds zo virulent is. Mogelijk dat door predatie op zwakke (zieke) konijnen een zwakkere vorm van het virus niet de kans krijg om zich te verspreiden?
- c) Predatie door vos en havik leidt tot een aftopping van de sterke populatieschommelingen en dempt mogelijk de effecten van facilitatie.

Na 1980 werd het konijn steeds minder als een probleem gezien, en recent is er weinig veldwerk gedaan, noch in Groot-Brittannie, noch in Nederland

Diersoort: kleine zoogdieren (muizen en ware muizen)

Er zijn geen kleine zoogdieren typerend voor het duin. De muizen en ware muizen zijn belangrijk voor het voorkomen van roofvogels, uilen en roofdieren.

Ovr de relatie met de 'ver'thema's heeft Jaap Mulder bij de vos al iets geschreven.

Er is een relatie tussen het vegetatietype en de soort die daardoor wordt bevorderd.

Alle gebeurtenissen die leiden tot een vergrassing (vermesting en het voortschrijden van de successie) leidt tot een hogere dichtheid van veldmuizen. Maatregelen die vergrassing tegen gaan zullen ook de dichtheid van de muizen beïnvloeden.

Dit is het beste beschreven in: *Koning, F.J. en G.Baeyens, 1990. Uilen in de duinen.*

KNNV en Gemeenteteaterleidingen Amsterdam. Een samenvatting vindt u in: Koning, F.J. & G.Baeyens, 1998. Uilen en roofvogels in een dynamisch duinlandschap. Natura 1998-2:42-44.

11B: Enquête J. Mulder

Diersoort: Vos

Algemeen:

De enquetevragen zijn voor een soort als de vos nauwelijks relevant. Alleen via het voedsel zijn effecten van de 'ver-thema's' te verwachten, maar van mogelijke bottle-necks is geen sprake. Invullen van de kruistabel is daarom achterwege gelaten.

1.

De vos is een generalist en geen 'karakteristieke' duinsoort; hoort er ecologisch wel thuis, behalve op eilanden.

2.

Referentie-gebieden: vastelandduinen waar niet op vossen gejaagd wordt, bijvoorbeeld Meijndel, Amsterdamse Waterleidingduinen, Noordhollands Duinreservaat. Hier is sprake van niet of nauwelijks (alleen verkeer en jacht aan de randen) door de mens beïnvloede populaties met natuurlijke regulatie van aantallen.

3.

Invloed van ver-thema's, in dit geval op prooidieren van de vos. De vergrassing van de duinvalleien gaat samen met een vermindering van het aantal konijnen, hoe daarbij ook oorzaak en gevolg liggen. Konijnen hebben echter ook te leiden van ziekten (myxomatose en VHS), die de aantallen kunnen terugbrengen tot zulke lage niveaus dat predatie door de vos wellicht kan verhinderen dat de aantallen na een ziektegolf weer toenemen. Zeker lokaal gezien, is bij vergrassing aan de andere kant ook sprake van toename van aantallen prooien, met name bij de kleinere zoogdieren.

Veldmuizen, die in natuurlijke duinen weinig mogelijkheden hebben, nemen bij vergrassing bijvoorbeeld toe. Daar waar de ver-thema's (of het gebrek aan konijnen) leidt tot toename van de struweelvorming, neemt de rosse woelmuis toe. Dit soort schommelingen of wijzigingen in prooi-aanbod zijn voor een vossenpopulatie weliswaar belangrijk, maar niet beslissend voor het voortbestaan.

4.

Ook bij herstelmaatregelen zijn geen echte bottle-necks te ontwaren voor de vos. Begrazing zou kunnen leiden tot toename van het aantal konijnen, maar leidt zeker tot (sterke) afname van kleine zoogdieren (eigen onderzoek Duinwaterbedrijf Zuid-Holland).

5.

Hoogstwaarschijnlijk zijn er geen bottle-necks voor vossen te verwachten van ver-thema's of herstelmaatregelen.

6.

Bronnen: zie onder punt 4; eigen 'best professional judgement'.

7.

Geen gevolgen.

8.

Vossen worden meegenomen met de SOVON-vogelinventarisaties (BMP, PTT), waarbij zichtwaarnemingen worden genoteerd. Vossen kunnen echter nauwelijks goed gemonitord worden. Alleen tellen van worpen in min of meer overzichtelijke (grote) terreinen kan werken, evenals systematische telling van sporen op vele kilometers lange zandstroken, bijvoorbeeld brede ruiterspaden.

Bijlage 12: Interview C. de Vries en R. Slings (PWN), 22 mei 2001

Aanwezig: Cees de Vries (PWN), Rienk Slings (PWN), Chris van Turnhout (St. Bargerveen; notulen), Suzanne Stuijzand (St. Bargerveen) en Marijn Nijssen (St. Bargerveen).

Gezien hun relatief lange ervaring met natuurbeheer in de kustduinen, is besloten om naast de deskundigenenquêtes en brainstormsessies ook interviews te houden met faunadeskundigen van de duinbeherende instanties, in dit geval Cees de Vries en Rienk Slings van het Provinciaal Waterleidingbedrijf Noord-Holland. Belangrijkste discussiepunt was de effecten van het uitgevoerde beheer op fauna in het Noordhollands duinreservaat (NHD) en de Kennemerduinen (onderdeel Nationaal Park Zuid-Kennemerland). Daarnaast is gesproken over de bottle-necks van verschillende diersoorten.

Algemeen

Het natuurbeleid en -beheer in het NHD is gericht op het herstellen van natuurlijke processen (zowel geomorfologisch, bv. verstuiwing en ontstaan natte duinvalleien, als hydrologisch, bv. invloed grondwater) en het herstellen van het vroegere agrarische gebruik van onder andere zeedorpen- en vroongraslanden (bv. begrazing). Het is niet zozeer gericht op het terugkrijgen van karakteristieke soorten in bepaalde dichtheden, of natuurdoeltypen in bepaalde oppervlakteverdelingen op bepaalde plekken. Het referentiebeeld is dus procesmatig. Hier zou ook de monitoring zich bij voorkeur op moeten richten (oppervlakte stuivend zand, natuurlijke waterstandsfluctuaties, etc.). Wel moeten vegetatie en fauna in kaart worden gebracht om te voorkomen dat met grootschalige maatregelen (bv. regeneratie natte duinvalleien) of andere mens-gerelateerde oorzaken zeldzame soorten verloren gaan. Waar natuurlijke processen niet meer op gang kunnen worden gebracht kan deels wel een patroonbeheer worden nagestreefd.

Het zeedorpenlandschap is van oudsher een zeer intensief gebruikt deel van de duinen, waar volop en intensief werd begraasd, gekapt, helmgetrokken, bemest met zeewier, geplagd etc. Dit gebeurde het intensiefst in perioden met slechte visvangst. Omdat het zeedorpenlandschap verrijkt is, is beheer nu noodzakelijk om verstruweling met Duindoorn, Liguster e.d. tegen te gaan. Het NHD is vroeger door de adel gebruikt voor de jacht, nauwelijks voor landbouw. Dit in tegenstelling tot de Kennemerduinen. Hierdoor komen in het NHD nog over relatief grote oppervlakten ongestoorde bodems voor.

Voor de vergrassing van duinvegetaties is in kalkrijke duinen de afname van de Konijnenpopulatie waarschijnlijk een belangrijkere oorzaak dan atmosferische depositie.

In de kalkrijke delen is de vergrassing niet zo erg als vaak gedacht. In principe voldoet Konijnenbegrazing (als de populatie op peil is) om vergrassing van kalkrijke duingraslanden (o.a. Taraxaco-Galietum) tegen te gaan. Het hardnekkig rondzingende verhaal dat konijnen zonder hulp van buitenaf eenmaal vergraste vegetaties niet meer onder controle kunnen krijgen is in het NHD en in de Kennemerduinen herhaaldelijk gebleken onjuist te zijn.

Andere belangrijke aantastingen van het duingebied zijn geweest: verdroging (o.a. verdwijnen Grote Parelmoervlinder), vastlegging duinen middels bos- en Helmaanplant en takkenleggen, stro, compost e.d., overmatig gebruik

bestrijdingsmiddelen in het midden van de vorige eeuw (proeftuin!), verdwijnen van natuurlijke duinvalleien door het aanleggen van akkertjes in de duinen (tuingrond). In de kalkrijke duinen is de gebruiks- en beheerhistorie (bv. wateronttrekking, landbouw) waarschijnlijk een belangrijkere bepalende factor voor de vegetatiesamenstelling dan atmosferische depositie.

Vroeger (uit foto's van de eerste helft van de vorige eeuw blijkt dat duidelijk) kwam kaal zand veel meer voor dan tegenwoordig, vooral in kleinschalige mozaïekpatronen in de vegetatie. Nu staat daar mos of gras. Deze verandering zou sturend kunnen zijn voor veranderingen in de fauna (grote insecten). De bodem is als het ware veel moeilijker toegankelijk geworden ten behoeve van de larvale stadia.

Alleen in de kalkarme delen is sprake van ernstige verzuring. Het grondwater onder dennenbossen is vaak extreem zuur, tot pH 3 in de duinbossen van Schoorl. De duinbossen van Schoorl zijn oud, deze zijn nog kalkarmer dan de meeste Waddeneilanden.

Grijs Kronkelsteeltje woekert vooral op met organisch materiaal vastgelegde stuifplekken, waar vroeger Buntgras- en korstmosvegetaties voorkwamen. Daarnaast lijkt de soort te profiteren als door verdroging de regenwaterinvloed in de bodem toeneemt (verzuring). Grijs Kronkelsteeltje verdwijnt na overstuiving met zand (niet noodzakelijk kalkhoudend zand). In het NHD was de bedekking eind jaren '80 het hoogst, sindsdien lijkt van een afname sprake. De bedekking is het hoogst in het overgangsgebied van kalkarm naar kalkrijk duin, zelfs hoger dan in de kalkarme delen. Het overgangsduin was een actief stuivend gebied, waar veel organisch materiaal is opgebracht om delen vast te leggen. Verschillende vogelsoorten (Zwarte kraai, Fazant) fourageren volop in Grijs Kronkelsteeltje-matten, waarschijnlijk op de smelten van verschillende soorten langpootmuggen.

In het NHD en de Kennemerduinen vindt monitoring plaats van vegetatiestructuren (luchtfoto's met een oplossend vermogen van 0,25x0,25m), vegetatiesamenstelling (600-700 PQ's m.b.v. Braun-Blanquet, Tansley-opnamen van bijv. natuurbouwplekken, plagplekken e.d., de oudste dateren uit de jaren '50), libellen, dagvlinders, Duinhagedis, broedvogels en Konijn. Over het algemeen is deze monitoring echter niet specifiek gericht op het onderzoeken van de effecten van verschillende beheersvormen op fauna (te weinig routes, uitgangssituatie of blanco onvoldoende bemonsterd). Verder vinden karteringen plaats van onder andere mieren, sprinkhanen en nachtvinders.

Het NHD is het drukst bezochte natuurgebied van Nederland (3,5 miljoen bezoekers per jaar). Grote delen van het reservaat zijn opengesteld voor wandelaars en fietsers. Momenteel wordt nagedacht over een eventuele herziening van het recreatiebeleid (o.a. betere zonering). Toerisme en de verstoring daardoor van fauna en versnippering behoren volgens RS en CdV tot de belangrijkste problemen in de duinen.

Het libellenrijke Ijsbaantje van Castricum is geen natuurlijke duinplas, maar voormalige landbouwgrond, die rond 1930 onder water is gezet. Momenteel wordt het Riet jaarlijks gemaaid.

Regeneratie natte duinvalleien

Voor de start van de duinwaterwinning was ongeveer 1/3 deel van de vastelandsduinen vochtig tot nat. In het NHD zou dat neerkomen op 1800 ha. Nu bestaat slechts 200 ha uit vochtige tot natte vegetaties. Na het uitvoeren van onderstaande maatregelen om de verdroging tegen te gaan, is 800 ha het maximaal haalbare. Zou infiltratie met rivierwater gestopt worden, dan leidt dit in het NHD alleen lokaal tot verdroging (grondwatersysteem met veel invloed van gebufferd grondwater nog overal intact, behalve in de infiltratiegebieden). Hierdoor zal ook de regeneratie van natte duinvalleien minder beïnvloed worden door regenwater. In bv. Meijndel is dit wel het geval.

De volgende vier typen maatregelen (zullen) worden uitgevoerd om het oppervlak aan natte vegetaties te vergroten: reductie van de drinkwaterwinning (voor diepte-infiltratie worden geen nieuwe plants meer aangelegd, nieuw is ultra-filtratie, daarnaast duinwater alleen gebruikt als voorraad in geval van calamiteiten en grote verbruikspieken), afgraven van voormalige landbouwgronden o.a. in het

zeedorpenlandschap, aanleggen van hydrologische bufferzones tussen duin en polder (aankoop poldergebieden waar hoog grondwaterpeil gehandhaafd wordt om onttrekking tegen te gaan, aanbrengen kwelschermen tot op de watervoerende klei-/veenlagen zo'n 5m diep) en de omvorming van naaldbos naar loofbos, struweel en stuivend zand (dit laatste is vrij uniek in het duingebied).

De waterwinning wordt al afgebouwd sinds eind jaren '70, van 9 miljoen naar 3.5 miljoen m³ per jaar. In de Zuid-Kennemerland van 12 naar 6, en zal uiteindelijk in 2002 naar 0 teruggebracht worden.

Verstuiving

Natuurlijke verstuiving in de binnenduinstrand vond plaats tot ver in de 19^e eeuw. Daarna vond intensieve vastlegging o.a. middels dennenaanplant, helm, stro, takken, compost etc. plaats en was het afgelopen met de verstuiving. Begin jaren negentig werd dit beleid weer verlaten.

Momenteel is actief stuivend zand nog op grote schaal aanwezig in het buitenduin tussen Egmond en Bergen, in het overgangsgebied van kalkarm naar kalkrijk duin. Het zand is hier al voedselarm (waddenzand bijgemengd) en toch nog kalkrijk, waardoor humus snel wordt afgebroken. Dit zijn geen goede omstandigheden voor plantengroei.

Recentelijk is over een lengte van ca. 9 kilometer (van de ca. 21) gestopt met het onderhoud van de zeewering, om verstuiving na een storm meer ruimte te geven. Zo kunnen weer actieve wandelende duinen gaan ontstaan, zoals paraboolduinen. In de Kennemerduinen is een paraboolduin over een oppervlakte van 12 ha helemaal kaal gemaakt. Dit heeft zich nu tot een lopend duin ontwikkeld. Het vrijmaken van een dergelijk grote oppervlakte is nodig om de verstuiving langdurig (tientallen jaren) zonder hernieuwd ingrijpen aan de gang te houden. Er vindt uitstuiving plaats tot op het grondwater, waardoor nieuwe duinplassen en natte duinvalleien ontstaan. De uitgangssituatie voor afplaggen was landbouwgrond met weinig natuurwaarden.

Begrazing

Begrazing wordt alleen uitgevoerd in de kalkrijke delen (+ ontkalkte Mientenlandschap = Vroon). Hierbij wordt aangesloten bij hoe vroeger met begrazing werd omgegaan. In het zeedorpenlandschap vindt winterbegrazing (1 juli-1 maart; dit is uniek in de duinen) plaats met runderen en paarden in dichtheden van 1 GVE per 5/6 ha. In de middenduingraslanden (De Limiet) wordt sinds kort begraasd met schapen van oktober tot en met maart (5 jaar op proef). Dichtheden waren 1 per 1 ha, maar worden nu opgevoerd naar 2,5 op 1 ha (herstelbegrazing). Het doel van de begrazing is een toename van de oppervlakte kaal zand en terugkeer van het Duinpaardebloemgrasland met Zandviooltjes (*Taraxacum galietum*). Begrazing wordt hier uitsluitend gezien als middel. In de toekomst worden de Kennemerduinen wellicht integraal begraasd (>1000 ha). Hier zijn de natuurlijke processen veel moeilijker op gang te brengen door allerlei maatschappelijke belemmeringen dan in het NHD. Begrazing wordt dan beschouwd als een (surrogaat) natuurlijk proces en wordt dan ook zo natuurlijk mogelijk uitgevoerd (jaarrond, zeer lage dichtheid, primitieve besesten).

Begrazing wordt bij voorkeur uitgevoerd met koeien, in combinatie met enkele paarden. Schapenbegrazing is in de experimentele fase.

Runderen- en paardenbegrazing leiden tot het ontstaan van plekken met kaal zand, vooral op de zuidhellingen. Ook wordt begrazing door Konijnen gefaciliteerd. In de kalkrijke delen is dit te zien in alle vijf begrazingseenheden, in de ene begrazingseenheid in de kalkarme delen (Mientenlandschap) blijft facilitatie echter uit.

Zwerfbeweiding met schapen achter tijdelijke rasters is een vorm van herstelbeheer op plekken waar andere maatregelen moeilijker zijn uit te voeren. Na enkele jaren (ca. 5) worden de natuurlijke grazers geacht het roer weer in handen te nemen.

Frezen

Het 'frezen' (omwoelen) van 0,75-1 meter brede stroken langs paden of van voormalige bouwlanden resulteert in bloemrijke vegetaties (o.a. Slangenkruid-associatie) met veel kaal zand, distels, Kromhals, Slangenkruid, waar bloembezoekende insecten veel gebruik van maken (o.a. Duinparelmoervlinders). Ook allerlei graverijen in het kader van de waterwinningswerkzaamheden resulteren in dit soort bloemrijke vegetaties. Het oorspronkelijke doel van het fresen was het voorkomen van Duindoornuitbreiding onder verharde fietspaden.

In principe zijn Duindoorn en veel andere houtige gewassen gebaat bij een 'losse' bodem. Dit kan op natuurlijke wijze ontstaan (overstuiving) of op kunstmatige wijze (landbouw, recreatie, mijnenvelden, paden etc.). In het zeedorpenlandschap vind verstruweling met Duindoorn en Liguster sneller plaats dan in andere duindelen, omdat het voedselrijker is.

Plaggen

Kleinschalig plaggen in oppervlaktes van vijftig tot enkele honderden vierkante meters (ik heb staan 50-100 m²) wordt uitgevoerd in natte duinvalleien en heeft een puur vegetatiedoel.

In de droge duinen wordt alleen geplagd in met Pijpenstrootje of Braam verruigde struikheidevegetaties. Maar met waarschijnlijk zeer lage frequentie (eens in 40 jaar Kleinschalig plaggen om meer open zand terug te krijgen, is zeer arbeidsintensief.

• Konijn

Sinds 1990 is de Konijnenstand gedecimeerd door de ziekte VHS: van de destijds aanwezige populatie is nog maar ongeveer 10% over. De afgelopen paar jaar lijkt van een licht herstel sprake.

In tegenstelling tot de meeste verhalen, zijn Konijnen wel degelijk in staat om met Duinriet, Strandkweek of Zachte haver vergraste duinvegetaties te begrazen. Zelfs Duinrietmatten tot 90 cm hoog worden aangepakt, vaak 'concentrisch' vanuit zogenaamde konijnenweitjes. Konijnen kunnen de vergrassing waarschijnlijk helemaal terugdringen, mits de stand op niveau is. Alleen Helmvegetaties (de vergrasser in de kalkarme duinen) lijken moeilijker door Konijnen weer kortgegrast te worden. Deze moeten dan ook bestreden worden met maaien en afvoeren. Met Helm vergraste vegetaties worden een keer in de 2 a 3 jaar gemaaid. Vergrassing wordt vooral geweten aan wegvallen van konijnenbegrazing, niet aan atmosferische depositie, behalve in kalkarme duinen. Juist daar is Helm de voornaamste vergrasser. Infectieziektes bij Konijnen komen al eeuwenlang voor, dus periodieke dips in de populaties zijn een min of meer natuurlijk fenomeen.

Hoge Konijnendichtheden resulteren in met o.a. Dicranium vermoste vegetaties. Het wegvallen van de Konijnenbegrazing, en de daardoor optredende vergrassing, is waarschijnlijk de oorzaak van de afname van de Kommaavlinder, Heivlinder en parelmoervlinders.

• Bladsprietkevers

Soorten als Julikever, Meikever etc. hebben waarschijnlijk enorm geprofiteerd van de vastlegging van de duinen middels bebossing en Helmaanplant. Historische bronnen wijzen op plaagbestrijding in die periode. De larven van de Julikever fourageren, behalve op graswortels, namelijk ook op de wortels van jonge Dennen. Toen de bebossing en later ook de Helmaanplant werden gestopt, verdwenen ook de 'zwermen' Julikevers (snel na WOII verdwenen). Afname ook als gevolg van gebruik bestrijdingsmiddelen (landbouw werd intensiever, NHD was bovendien proeftuin).

• Vlinders

Van de parelmoervlinders zijn de Grote parelmoervlinder en de Zilveren maan (niet 100% zeker dat de laatste soort hier voorkwam) door verdroging verdwenen uit het NHD. De Veldparelmoervlinder verdween door het verdwijnen van het zeedorpenlandschap. De Duinparelmoervlinder wordt nog wel aangetroffen. Het NHD kent zelfs de belangrijkste populatie van Nederland. Deze soort komt verspreid voor, maar is soms geconcentreerd langs paden met Slangekruidassociaties.

Het NHD is een belangrijk gebied voor de Kommaavlinder en de Bruine eikenpage. Het herbergt ook veel nachtvlindersoorten, waaronder bedreigde soorten van het zeedorpenlandschap (waar bv. Silenesoorten staan).

- **Vos**

Sinds 1968 zijn Vossen in het NHD aanwezig. De bron betreft waarschijnlijk een uitzetting.

Sinds de VHS-uitbraak wijken Vossen vaak uit naar de aangrenzende polders om te eten. Lokaal gaan weidevogelpopulaties sterk achteruit hierdoor (het weghalen van een enclosure leidde direct tot de sterke achteruitgang van weidevogels). Ook meeuwenpopulaties zijn verdwenen als direct gevolg van vossenpredatie.

Voor andere soorten zijn er belangrijkere oorzaken voor de achteruitgang dan vossenpredatie. De Tapuit gaat bijvoorbeeld vooral door vergrassing achteruit, ze kunnen dan niet meer 'uit de voeten' (hebben korte open vegetaties nodig om te kunnen rennen). Weliswaar wordt 50% van de eerste en 25% van de tweede legsels door Vossen gepredeerd, maar de effecten hiervan op populatieniveau zijn niet doorgerekend. Predatie is een natuurlijk fenomeen en vroeger kwamen andere predatoren in het duin voor (o.a. Hermelijn). Op één locatie in het NHD waar zowel nog veel Konijnen, als veel Vossen voorkomen, komen ook relatief veel Tapuiten voor. Herstelt de Konijnenpopulatie, dan herstelt naar verwachting ook de Tapuitenstand. Tapuiten zaten tot eind jaren '80 overal in het open duin, vooral op mosvlakten (ook Grijs Kronkelsteeltje!).

Begin jaren '80 bestond het Vossendieet nog voor 95-100% uit Konijnen, nu is dat gemiddeld 75%, maar in sommige perioden nog minder. Dan zijn vogels relatief belangrijk. Desondanks komen nog redelijke dichtheden Fazanten voor in het duin en komen Kieviten nog succesvol tot broeden. Wulpen zijn vooral sterk achteruit gegaan als gevolg van verstoring door recreatie en negatieve veranderingen in de polders (bollencultuur). Maar ook hierbij speelde vos waarschijnlijk een rol.

Konijnen worden niet alleen in door Vossen in grote hoeveelheden gegeten, maar ook door de toegenomen aantallen Haviken, Buizerden en Bosuilen.

Vossen eten nauwelijks menselijk afval. Er vindt dus natuurlijke dichtheidsafhankelijke regulatie van de populatie plaats. Daarom wordt in het duin niet op Vossen gejaagd, maar worden wel maatregelen in de aangrenzende polders uitgevoerd om grootschalige predatie te voorkomen (bv. elektrisch raster).

Kennislacune

Hoe en met welke beheersmaatregelen kan gezorgd worden dat grote insecten met meer soorten en in grotere aantallen aanwezig zijn? Opvallend is dat zandpaden nu over het algemeen de insectenrijkste delen zijn. Hernieuwde ontsluiting van de duinbodem ten behoeve van de larvale stadia lijkt een belangrijke sleutelfactor in deze.

Bijlage 13: Interview G. Baeyens (GWA), 24 april 2001

Aanwezig: Gert Baeyens (GWA), Chris van Turnhout (St. Bargerveen), Suzanne Stuijzand (St. Bargerveen; notulen) en Marijn Nijssen (St. Bargerveen).

Gezien de relatief lange ervaring met natuurbeheer in de kustduinen, is besloten naast de deskundigenenquêtes en brainstorms interviews te houden met faunadeskundigen van de duinbeherende instanties, in dit geval Gert Baeyens van Gemeentewaterleidingen Amsterdam (GWA).

Belangrijkste discussiepunten waren: effecten van beheer op fauna in de AWD (Amsterdamse Waterleidingduinen), en de bespreking van de ingevulde deskundigenenquêtes (opmerkingen en aanvullingen).

Referentiebeeld

De mens heeft al eeuwen geleden een stempel gedrukt op het duinlandschap (beweidings met schapen vond al rond 1650 plaats in de AWD, introductie Konijnen in 12^e eeuw, vestiging boerderijen na 1800, invloed nabije inpolderingen). Het is daarom lastig een referentiebeeld te definiëren van hoe het landschap eruit hoort te zien. Voor de droge duinen is het streefbeeld niet geheel duidelijk, maar voor de natte duinen wordt de situatie rond 1850 aangehouden bij het maken van hydrologische modellen. In die tijd was de Haarlemmermeer net gegraven (wat een belangrijke invloed heeft gehad op de hydrologie, en onomkeerbaar is), maar men was nog niet begonnen met de duinwaterwinning. Er is gekeken naar wat er vanaf toen aan vochtige duinvalleien verloren is gegaan (Wat zijn de effecten van waterwinning, en wat kan er nu worden hersteld?). Helaas is maar summier bekend wat de samenstelling van de fauna rond 1850 was, en welke soorten er voorkwamen. Deze referentie is ook moeilijk te achterhalen.

In tegenstelling tot de Waddeneilanden vormt Grijs Kronkelsteeltje geen groot probleem in de GWA. Dit mos is wel (in kleine hoeveelheden) aanwezig, maar is nauwelijks verder toegenomen in de afgelopen decennia. Waarschijnlijk zijn alle kalkarme delen gekoloniseerd, maar is verdere uitbreiding naar kalkrijkere delen niet waarschijnlijk.

Beheer

Over effecten van beheer op fauna zijn wel veel gegevens verzameld, maar voor onderzoek volgens BACI normen (vastleggen uitgangssituatie, monitoren effecten, monitoren controle) was er niet altijd voldoende menskracht. De effecten op broedvogels zijn wel vrijwel altijd gemeten, ook voor de maatregel van kracht was. De loopkevers, nachtvinders en sprinkhanen worden niet altijd over meerdere jaren op één bepaalde plek bemonsterd. Daarnaast worden onbeheerde terreinen (controlesituatie) te weinig meegenomen. Verder is de uitgangssituatie, dus de situatie van voor de toepassing van maatregelen, vaak niet vastgelegd. Momenteel zijn er wel vaste telroutes en meetvlakken waarop de effecten van beheer op broedvogels, dagvlinders, grote zoogdieren, vleermuizen, zoetwaterslakken, libellen en de herpetofauna kunnen worden gecheckt.

T.a.v. waterwinning vs. vernatting: In het Zuidelijk duin is de grootste winst te behalen, mede omdat daar nooit geïnfiltreerd is en geen grootschalige vergravingen hebben plaats gevonden. Daar is het zuid-westelijke winkanaal gedempt. Sommige geïnfiltreerde delen zijn nu vochtiger dan voor de start van de duinwaterwinning in de 19^e eeuw. Dit geldt met name voor de 'vlakke valleien' (grote natte duinvalleien, zoals ook in Berkheide aanwezig) waar de grondwaterstand hoog wordt gehouden door de infiltratie van voorgezuiverd rivierwater. Hier werd van oudsher (rond 1650) al vee geweid, en later werden deze valleien ook in gebruik genomen voor de landbouw.

De stijging tot het oorspronkelijke grondwaterpeil kan snel gaan.

Grondwaterconservering (dempen kanaal) in de Van Limburg Stirumvallei heeft in de eerste drie jaar geleid tot een verhoging van meer dan een meter per jaar. Daarna zorgden de natte winters ook nog eens voor een forse vernatting van het gehele gebied. De effecten op de fauna zijn voorspeld in het kader van het OHO (Ecohydrologisch Onderzoek) en worden nu gemonitord. GB verwacht geen negatieve gevolgen omdat vernatting meer kansen biedt aan vochtminnende diergroepen en omdat de droogteminnende fauna naar hoger gelegen delen kan uitwijken.

Met begrazen zijn goede ervaringen verkregen (afname van hoge grassen (Duinriet), grotere structuurvariatie). In de gebieden waar seizoensbegrazing met runderen wordt toegepast is de vlinderstand verbeterd of gelijk gebleven. Met schapenbeweidning wordt, wat betreft de vlinders, met zwerfbegrazing iets betere resultaten geboekt dan met permanente begrazing (1 schaap/ha.). Met zwerfbegrazing wordt een klein deel van het terrein m.b.v. een flexinet omrasterd en voor korte tijd intensief begraasd (6 schapen/ha, gedurende 4 maanden), waarna het begraasde deel 2 tot 3 jaar met rust gelaten wordt.

Op het Eiland van Rolvers nam de graasdruk van Konijnen in de eerste jaren toe, met name in mosvegetaties en duingraslanden die ontstonden of uitbreidden dank zij de beweiding. (Na 1993 is het effect niet zo duidelijk meer omdat de konijnenpopulatie instortte tgv. het VHS.) Grote grazers trappen soms Konijnenholen in. Dus behalve een facilitatie via de vegetatie, kan het vee ook een belemmering voor Konijnen vormen. Vertrapping door vee kan ook nadelig zijn voor andere kleine bodembewoners, zoals Graafwespen, Zandbijen en Mierenleeuwen. Vertrappingseffecten op deze diergroepen is in de AWD niet gemeten.

Eenmalig maaien kan ook de 'herovering' door konijnen bevorderen. (Op enkele plaatsen was dit jaren geleden het geval, maar dergelijke effecten worden nu versluierd doordat de aantallen konijnen zo drastisch zijn gedaald door het VHS.) Op delen die de afgelopen 10-15 jaar jaarlijks zijn gemaaid zijn goede resultaten geboekt voor de vegetatie (resultaten zijn daarbij afhankelijk van het tijdstip). Voor muizen is dit echter een minder gunstige maatregel, behalve wanneer er struweeleilanden in het grasland verspreid liggen. Die bieden muizen dekking en fungeren als uitvalsbasis bij het foerageren. De natte delen dienen vaker (jaarlijks) dan droge delen (twee- of driejaarlijks) gemaaid te worden.

Heterogeniteit

Eén van de belangrijkste factoren die het voorkomen van een dier bepaalt, is terreinheterogeniteit. Tot op heden komt men bij de meeste diersoorten niet veel verder dan vast te stellen dat, met name karakteristieke soorten, 'een gevarieerde vegetatiestructuur' nodig hebben. Het is van belang om hier beter grip op te krijgen. Een belangrijk doel moet zijn om terreinheterogeniteit te kwantificeren, en uiteindelijk aan de hand hiervan te kunnen voorspellen of een dier op een bepaald terrein voor kan komen of niet.

Bij de GWA is veel ervaring met het maken en interpreteren van luchtfoto's. De schaal is bij voorkeur 1:5000 tot 1:2500, het resultaat is afhankelijk van het tijdstip. Infrarood-foto's worden uitgewerkt met spectrale analyse, waarbij de computer bepaalt wat mos, open zand, kort gras, lang gras, etc. is. Ook is het mogelijk grenslengten en overgangen te bepalen. De pixelgrootte van de foto's is ongeveer 1 m² in het veld. Meer informatie is te vinden in een proefschrift van Wim Droesen (LUW).

Het voorkomen van diersoorten kan uiteindelijk worden gerelateerd aan bepaalde vegetatietypen, of bepaalde combinaties hiervan. Het blijft echter moeilijk om uitspraken te doen, aangezien er meestal onvoldoende bekend is over het terreingebruik van dieren (welke vegetaties of vegetatiestructuren gebruikt een territoriale broedvogel nu werkelijk om te foerageren en te nestelen?).

Opdat een relatie tussen voorkomen en terreintype gelegd kan worden, kan bij de monitoring van dieren in transecten de vegetatietypen en -structuren genoteerd worden. Voor vlinders wordt dit al gedaan, en voor de reeën en damherten is er ook al één en ander uitgewerkt.

Commentaar en aanvullingen op enquêtes

zoogdieren:

- In het artikel van Verstrael & Van Dijk in Limosa ('vos of grassen') wordt het feit dat verstruiking Vossen faciliteert onderbelicht. Het effect van Vossenpredatie zou minder groot zijn geweest als tegelijkertijd verstruiking zou zijn uitgebleven. In open duin komen plevieren bijvoorbeeld nog steeds succesvol tot broeden, ondanks de aanwezigheid van Vossen.
- De aantallen vleermuizen zijn toegenomen na de herinrichting van bunkers, als winter- en broedplaatsen. Een gebrek aan winterverblijven is mogelijk nog steeds een beperkende factor.
- Konijnen kunnen soms wel degelijk hoge Duinrietvegetaties begrazen. Het heroveren van vergraste vegetaties is dus mogelijk wanneer ze kunnen beginnen bij looppaadjes of wissels.

vogels:

- In het Noordhollands Duinreservaat is onderzoek gedaan naar het terreingebruik en het reproductiesucces van Tapuiten. Veel nesten werden gepredeerd door Vossen, maar het is onduidelijk wat de effecten zijn op populatieniveau (wordt er ook te veel gepredeerd?).
- Tapuiten blijken in vergraste vegetaties een lagere pikfrequentie te hebben dan in niet vergraste vegetaties. In kort gras en mos kunnen ze hun prooi zien; in hoog gras landen ze überhaupt veel minder en zo ze dat al doen, pikken ze daar haast niks op.
- De trend van de Tapuit in de duinen, een toename van 1961 tot 1978 en vervolgens weer een afname tot 1999 (gegevens SOVON), komt goed overeen met het aandeel Konijnen in de braakballen van Bosuilen ('Uilen in de duinen'). De aanvankelijke toename is dus naar verwachting een reactie op het herstel van de Konijnenstand na de myxomatose-uitbraak, en de afname komt overeen met de intrede van de Vos en de resulterende afname van de Konijnenstand. Dit alles natuurlijk als indirect effect op de aanwezigheid van kortgrazige vegetaties.
- GB in naschrift: " Wat ik nog vergat te zeggen is dat we nog onvoldoende oog hebben voor interspecifieke concurrentie. De predator-prooi relatie zag ik wel steeds terug keren bij de genoemde effecten (in de trant van verruiging is slecht voor nachtzwaluw, want daardoor verdwijnen waarschijnlijk veel grote insecten). Kettingreacties, zoals in een bepaalde Amerikaanse prairie, dienen we niet te vergeten. Daar kwam plots een grote predator bij die allerlei kleine insectenetende zoogdieren ging eten, waardoor de zangvogels toenamen omdat er ineens veel meer insecten waren. Nog een voorbeeld: Dat de verbossing in het westelijk duin leidt tot een toename van de zwarte kraai, begrijpen we nog wel, maar wat is dan het effect van de verdwijning van de ekster die door de zwarte kraai verdriven is? Wat ook belangrijk is, is de veranderde prooivangbaarheid door verstruiking. De uilen hebben in aanbod gemeten, meer muizen dan ooit, maar in beschikbaarheid gemeten steeds minder en minder. Ze kunnen niet dwars door het struweel heen grijpen... En dit geldt waarschijnlijk ook voor een heleboel zangvogels die zich niet tussen het hoge duinriet kunnen voortbewegen, laat staan daar de miljoenen spinnetjes vangen. Dus bergen voedsel maar ze kunnen er niet meer bij..."

herpetofauna:

- Hoewel effecten van vermesting de hagedissenstand beïnvloeden, spelen ook interacties tussen faunagroepen onderling een belangrijke rol. Zo wordt de Zandhagedis geïmpregeerd door Fazanten en Vossen. Indien de Vos meer Fazanten eet en minder hagedissen, is dit op twee manieren gunstig voor de Zandhagedis. Predatie van het Konijn door de Vos is weer minder gunstig, omdat daardoor facilitatie (creëren van open zandige plekken) voor de Zandhagedis wegvalt.

loopkevers:

- De genoemde karakteristieke soorten zijn soorten van droge duinen. Een aantal hiervan komt niet in de AWD voor. GB noemt nog aanvullende soorten, die ook volgens de literatuur typisch voor de droge duinen zijn: *Amara tibialis*, *Bradycellus distinctus*, *Philorhizus notatus*, *Harpalus attenuatus*, *H. serripes*, *H. pumilus* en *Masoreus wetterhali*. Karakteristieke soorten van natte duinen (soorten gebonden aan natte duinen) zijn er mogelijk niet in de AWD. Er zijn wel (pioniers)soorten die aan oevers of vochtige condities gebonden zijn, maar deze komen ook in andere landschappen voor. Naschrift: "In de literatuur worden enkele soorten van vochtige duinvalleien genoemd die overigens vaak ook in kwelders, schorren en op zeelei voorkomen: *Dyschirius obscurus*, *Bembidion minimum* en *B. pallidipenne*."

bladsprietkevers:

- Henk Siepel signaleert dat veel mestkevers verdwijnen doordat ze blootgesteld worden aan de ontwormingsmiddelen die grazers toegediend krijgen. Ook in de GWA krijgen zowel schapen als koeien ontwormingsmiddelen (Ivomec) toegediend (één keer per jaar, vlak voor beweiding). Vreemd genoeg lijken de mestkevers in de GWA hier geen last van te ondervinden (navragen Siem Langeveld).
- Ook de meikevers lijken niet echt afgenomen te zijn sinds 1967. Dit wordt geconcludeerd op basis van de frequentie van voorkomen van deze dieren in braakballen van de Bosuil (maar: dit hangt ook samen met de beschikbaarheid van andere prooien!).

libellen:

- Opgepast moet worden met het hanteren van de term 'karakteristieke diersoorten'. In de enquête wordt een lijst gegeven met libellensoorten die optimaal voorkomen in de duinen, met o.a. Lantaarntje, Watersnuffel en Paardebijter. Duidelijk moge zijn dat dit geen lijst is met karakteristieke duinsoorten. Dit blijkt ook wel uit de selectie van soorten die later in de enquête behandeld wordt.

vlinders, watermacrofauna:

geen opmerkingen/aanvullingen

Overig

- De Blink is een dynamisch duingebied dat al minstens 20 jaar, zonder specifieke beheersmaatregel, ongestoord ligt te stuiven. Menselijk ingrijpen is na de oorlog (in- en uitgraven van kabels) beperkt tot Helm planten en het plaatsen van takkenschermen. Sinds 1981 wordt een beheer van niets doen gevoerd. In de loop der jaren zijn de vegetatiegrenzen wel 'harder' dan vroeger; er zijn minder gradiënten en open zandige delen grenzen vaak direct aan struikvegetaties.
- Onder de Graafbijen zijn typische duinbewoners. Deze zitten meestal in open zand, op stuifplekken. Het is in deze gebieden beter met schapen te begrazen, deze hebben vaste gewoonten en zullen niet gauw door deze plekken lopen. Koeien daarentegen lopen overal doorheen, en vormen een bedreiging voor bijen doordat ze nestholtes zullen vertrappen.

Kennislacunes

Binnen het kader van de Inhaalslag OBN Fauna is de belangrijkste kennislacune dat er nog te weinig bekend is over de autecologie en het terreingebruik van dieren. Voor vogels is bijv. een 'territoriumstip' niet altijd voldoende, je moet kunnen beschikken over een specifieke waarnemingen (zoals bv. in het tapuitonderzoek van het PWN).

Bijlage 14: Interview H. Lucas (DZH), 9 mei 2001

Aanwezig: Hans Lucas (DZH), Chris van Turnhout (St. Bargerveen; notulen), Suzanne Stuijzand (St. Bargerveen) en Marijn Nijssen (St. Bargerveen).

Gezien hun relatief lange ervaring met natuurbeheer in de kustduinen, is besloten om naast de deskundigenenquêtes en brainstormsessies ook interviews te houden met faunadeskundigen van de duinbeherende instanties, in dit geval Hans Lucas van NV Duinwaterbedrijf Zuid-Holland. Belangrijkste discussiepunt was de effecten van het gevoerde beheer op fauna in Meijendel en Berkheide.

Algemeen

Het natuurbeheer is gericht op het versterken van duineigen *processen* (vooral de processen waardoor open duin ontstaat: procesbeheer) en niet op het laten ontstaan van bepaalde *patronen*. Net zoals andere duinbeheerders, kiest ook DZH voor procesbeheer in plaats van soortbeheer.

Fauna-monitoring vindt uitsluitend plaats door vrijwilligers. Voor de meeste faunagroepen is de monitoringopzet niet geschikt om de effecten van verschillende beheersvormen in verschillende beheersgebieden in de duingebieden Meijendel, Berkheide en Solleveld zelf mee te evalueren, uitgezonderd de broedvogelmonitoring. Inventarisatiegegevens van groepen zoals dagvlinders, amfibieën en reptielen kunnen daarom niet voor beheersevaluatie worden gebruikt. In het algemeen blijkt dat het aantal transecten te laag is om op de schaal van het beheersgebied statistisch verantwoorde conclusies te trekken over aantalsveranderingen, c.q. trends in voor- of achteruitgang; dit geldt in nog sterkere mate voor delen van het gebied. Wel geven deze telgegevens een goed beeld van eventuele veranderingen (presentie) en het al of niet voorkomen van soorten uit de betreffende soortgroepen in de drie duingebieden. Deze kwalitatieve monitoring wordt gecontinueerd door het ondersteunen van de reeds lopende monitoringprojecten door vrijwilligers, die vanuit landelijke meetnetten worden gecoördineerd. Deze gegevens worden daarbij in eerste instantie landelijk verzameld en geregistreerd..

Sinds 1871 vindt duinwaterwinning plaats in Meijendel, sinds 1878 in Berkheide en sinds 1887 in Solleveld. Sinds 1955 vindt rivierwaterinfiltratie plaats. Dit water wordt sinds 1984 voorgezuiverd (defosfatering, ontslibbing). Sinds de jaren '80 wordt een vast waterpeil het hele jaar door gehandhaafd. Dit is een compromis tussen wat ideaal is voor waterwinning (winter laag, zomer hoog) en de natuurlijke peilfluctuaties (winter hoog, zomer laag).

De atmosferische depositie in de kuststrook bedraagt momenteel 25-35 kilo N/ha/jr. Dit was 10 jaar geleden 15-20 kilo. Een natuurlijke belasting zonder negatieve effecten is iets meer dan 5 kilo.

In Meijendel en Berkheide is nooit een intensief agrarisch gebruik geweest, er is dus ook geen goed ontwikkeld zeedorpenlandschap.

Het duingebied Solleveld ligt tussen Kijkduin en Monster. Vergrassing is hier minder een probleem dan in Meijendel en Berkheide. Solleveld bestaat grotendeels uit Oud Duin (kalkarm). Verzuring is hier een probleem. In dit duingebied komen nog enkele open duin broedvogelsoorten voor zoals Veldleeuwerik, Paapje, Roodborsttapuit en Tapuit. Deze soorten zijn in Meijendel en Berkheide vrijwel verdwenen.

Begrazing

In Meijendel en Solleveld wordt geruime tijd begraasd met Noorse Fjordenpaarden en Gallowayrunderen (Helmduinen (1991), de Kijfhoek/Bierlap (sinds september 1990) en Solleveld (1992)). Er wordt jaarrond begraasd binnen een raster met een graasdruk van 1 GVE per 12,5 ha (in het duingebied Meijendel totaal 400 ha en Solleveld 70 ha). Hoewel dit extensief lijkt, is bij aanvang van het begrazingproject het terrein de Bierlap toch te intensief gegraasd. De paarden (in totaal 15 stuks) zijn in de Bierlapvallei losgelaten. Het grootste deel van deze grazers heeft daar eerst alles weggevreten voordat zij verder het gebied ingingen. Dit heeft geleid dat bij aanvang van het begrazingsproject de Bierlap zeer intensief is begraasd.

Daartegenover is in het duingebied Solleveld gekozen voor het gefaseerd invoeren van grazers. In de eerste 5 jaar werden 5 Noorse fjordenpaarden ingezet (ong. 70 ha), in 1994 is dit aantal verhoogd naar 13. Daarnaast zijn in enkele delen van het terrein schapen ingezet om opslag van de Amerikaanse vogelkers tegen te gaan.

De effecten van begrazing worden om de vijf jaar geëvalueerd. Onlangs heeft er een onderzoek plaatsgevonden naar de aantalontwikkelingen van broedvogels in zowel begraasd als in onbegraasd gebied (Van der Niet, 2001). Uit dit onderzoek bleek dat van de 35 geanalyseerde broedvogelsoorten tussen 1991 en 1999 voor negen soorten een significant verschil bestond ten aanzien van een verschil in aantalsontwikkeling tussen het begraasde en onbegraasde gebied. Vijf soorten ontwikkelden zich in het begraasde gebied significant beter dan in het onbegraasde gebied. Deze soorten zijn: Kauw, Ekster, Wilde eend, Houtduif en Vlaamse gaai. Daarentegen ontwikkelden vier soorten zich in het begraasde gebied juist significant slechter dan in het onbegraasde gebied. Deze soorten zijn: Kleine karakiet, Kneu, Nachtegaal en Fitis. Helaas konden de effecten op een aantal karakteristieke, maar zeldzame Rode Lijstsoorten vanwege de te kleine aantallen niet worden aangetoond. Het gebruik van Rode Lijstsoorten, IKC- en regionale Belangrijke soorten bij het evalueren van beheersmaatregelen zoals bijvoorbeeld begrazing, dient heroverwogen te worden. Alleen bij voldoende hoge aantallen kunnen namelijk statistisch verantwoorde uitspraken gedaan worden.

De effecten van begrazing op muis- en spitsmuisspopulaties zijn overwegend negatief. Soorten zoals Dwerg- en Bosspitsmuis zijn vrijwel bij het introduceren van de grazers uit het begrazinggebied verdwenen. Dit laatste geldt ook voor de Rosse woelmuis. Daarentegen is de Bosmuis in aantal stabiel gebleven. De verwachting dat bij begrazing de aantallen per soort zullen afnemen en het aantal soorten zal toenemen, is tot op heden niet uitgekomen. Waarschijnlijk worden effecten pas zichtbaar na een veel langere periode dan de huidige tien jaar.

Konijnen lijken hogere dichtheden te bereiken in de begraasde delen dan in de onbegraasde delen. Mogelijk wordt dit (deels) veroorzaakt door een niet representatieve ligging van de monitoringroutes (langs (fiets)paden) en door een betere zichtbaarheid van Konijnen in begraasde vegetaties..

Begrazing in het Buitenduin lijkt gunstiger uit te werken dan in het Binnenduin. Er ontstaan stuifkuilen, Konijnenbegrazing wordt gefaciliteerd en de bedekking met open zand, open gras en mozaïeken lijkt nog steeds toe te nemen. Mogelijk gaat begrazing in de Helmduinen beter omdat hier noord- en zuidhellingen zijn. In de droge duinen heeft begrazing betere resultaten dan in de natte duinen.

Uit het onderzoek "broedvogelontwikkelingen in begraasd en onbegraasd gebied" blijkt dat de afname van bodembroeders in het begraasd gebied een gevolg is van de afname in de hoeveelheid ondergroei bij o.a. hoge Meidoornstruwelen. Voordat begrazing werd gestart, werd Riet gefaseerd gemaaid (2/3), waardoor gevarieerde rietvegetaties gehandhaafd bleven. Na de invoer van begrazing zijn grote oppervlakten Riet verdwenen.

Sinds de introductie van begrazing zijn de aantallen Mestkevers toegenomen.

Plaggen om o.a. het dynamisch proces "verstuiving" op gang te brengen gebeurt bij het regeneratieproject grootschalig (oppervlaktes van 50 ha). Hierdoor verdwijnen bestaande biotopen en de daar voorkomende Rode Lijst-soorten. Het gaat vooral om rietmoerassen. Voor deze soorten worden elders alternatieven aangeboden. Sommige stukjes met bijzondere vegetaties worden overigens wel gespaard.

Plaggen in vochtige duinvalleien gebeurt fragmentarisch en kleinschaliger om de vegetatie (met o.a. Parnassia, orchis, ratelaar) te herstellen. De effecten op fauna zijn onbekend.

Omvorming

Exoten (Iep, Abeel, Esdoorn) en naalldhout worden verwijderd d.m.v. o.a. gefaseerd omvormingbeheer.

Naschrift Hans Lucas 2 juli 2001:

Begrazing: doordat het vee (paarden en runderen) langdurig in een terreingedeelte binnen het begrazingsgebied verbleef, is het terreingedeelte de Bierlap intensief begraasd. De verandering in de vegetatiestructuur was enorm. Binnen een jaar was een hoog gesloten grasmat veranderd in een kort open grasland. Dit vrijwel ongeaccidenteerd gebied (oud jong duin) bestond uit een hoog dichtgesloten grasland met solitaire meidoorns en berken. In dit gebied kwamen soorten zoals Boompieper en Boomleeuwerik in hoge dichtheden voor. Kort na het introduceren van de grazers waren deze soorten verdwenen. Door de verandering van de vegetatie is het biotoop van deze soorten ongeschikt geworden. Dit geldt eveneens bij muizen en spitsmuizen. Voor de begrazing kwamen een aantal soorten voor zoals Bosmuis, Rosse woelmuis, Dwergspitsmuis en Bosspitsmuis voor.

De hypothese was dat het aantal per soort zouden afnemen en het aantal soorten zouden toenemen. Dit is na tien begrazing niet het geval. De spitsmuizen en de Rosse woelmuis zijn vrijwel verdwenen.

Bijlage 15: Status en levenscycluskenmerken Dagvlinders

groep	soort	voorkomen in duinen	status Nederland	habitat
parelmoervl.	zilveren maan	vroeger plaatselijk, nu Wadden	weinig verspr, zeer talr, zeer sterke afname	Lage tot ruige open begroeiing, vochtig microklimaat. Mozaïeken.
parelmoervl.	keizersmantel	incidenteel Renodunaal	plaatselijk, uiterst schaars, afname	Bos/park met zomen en viooltjes, bloemrijke ruigte. Open bos, ruige bosrand
parelmoervl.	grote parelmoervlinder	vroeger overal, nu Wadden	plaats., tam. talrijk, afgenomen	Schraal grasl., moeras met lage veg, heide met viooltjes. Mozaïek lage veg.
parelmoervl.	duinparelmoervlinder	vroeger overal, nu plaats. en Wadden	plaats., zeer talrijk, afgenomen	Droog schraal grasland. Mozaïeken van lage begroeiing
parelmoervl.	kleine parelmoervlinder	overal	weinig verspreid, tam talrijk	Nat./schraal open grasland. Mozaïeken lage begroeiing/kale grond.
dikkopje	kommavlinder	vroeger overal, nu Wadden	weinig verspr, weinig talrijk, sterke afname	Schraal grasland. Lage veg., mozaïeken van kale grond
dikkopje	aardbeivlinder	plaatselijk en Wadden	sterk afgenomen	Schraal grasland, moeras met lage begroeiing. Bosrand, veldzoom, mozaïek
dikkopje	geelsprietdikkopje	bijna overal	verspreid, tam talrijk	Ruig grasland tot open bos. Ruige veg. langs bosranden
dikkopje	groot dikkopje	bijna overal	sterk verspreid, tam talrijk	Ruige, grazige grensveg., ruige graslanden. Veld- en mantelzomen, bosranden
dikkopje	zwartsprietdikkopje	overal	sterk verspreid, talrijk	Grasland. Ruige grazige veg., veldzomen en mozaïeken.

groep	soort	voorkomen in duinen	status Nederland	habitat
blauwtje	rode vuurvliinder	vroeger plaatselijk bij Wassenaar	verdwenen	Graslanden en moerasveg met begroeiing tot knie. Ruige veg.
blauwtje	gentiaanblauwtje	vroeger plaatselijk	weinig verspreid, weinig talrijk, afname	Ruige begroeiing waar waardpl't en mieren zijn (overgang droog/nat).
blauwtje	heideblauwtje	vroeger bijna overal, nu Wadden	afgenomen	Lage begroeiing met kale grond. Nat./schraal grasland, heide. Mozaïeken.
blauwtje	bruin blauwtje	bijna overal	tam. verspreid, weinig talrijk	Droog, warm, natuurlijk grasland. Mozaïeken.
blauwtje	icarusblauwtje	overal	zeer verspreid, tam talrijk	Kort tot ruig grasland. Mozaïeken.
vos	grote vos	vroeger incidenteel overal	plaatselijk, zeer schaars, afname	Open bos tot park. Bosranden. Ovipositie: vrijstaande bomen.
vos	kleine vos	overal	zeer verspreid, zeer talrijk	Open veld, veldzomen.
witje	groot geaderd witje	vroeger incidenteel	sterk plaats., zeer schaars, sterke afname	Open bos, ruig grasland met struweel. Bosranden en mantels.
witje	groot koolwitje	overal	zeer verspreid, tam talrijk	Ruige veldzomen, ruderaal veg.

soort	generaties	trekgedrag	gedrag vrouwtjes	overwintering	voedselplant rups	vliegtijd
zilveren maan	1-3	honkvast	weinig precies	rups, in strooisel	viooltjes	mid mei-eind jun, beg jul-beg sep
keizersmantel	1	vrij honkvast	weinig precies	rups, in schorsspleten	viooltjes	eind jun-beg sep
grote parelmoervl	1	honkvast	vrij precies	rups, in strooisel	viooltjes	mid jun-eind aug
duinparelmoervl	1	honkvast	vrij precies	ei, op houtstengel bij waardpl't in str	viooltjes	mid jun-mid aug
kleine parelmoervl	3-4	weinig honkvast	weinig precies	rups, in strooisel	viooltjes	beg apr-beg okt
kommavliinder	1	honkvast	vrij precies	ei, basis vrijst. graspol	schapegras, buntgras	beg jul-eind sep
aardbeivliinder	1	honkvast	vrij precies	pop, cocon in strooisel	versch. soorten ganzerik, wilde aardbei	eind apr-eind jul

soort	generaties	trekgedrag	gedrag vrouwtjes	overwintering	voedselplant rups	vliegtijd
geelsprietdikkopje	1	honkvast	weinig precies	rups, in cocon in schede grasstengel	grassen	mid jul-eind aug
groot dikkopje	1	vrij honkvast	weinig precies	rups, in kokertjes bijeengesponnen gras	grassen, zeggen	mid jun-mid aug
zwartsprietdik- kopje	1	vrij honkvast	weinig precies	ei, in bloeiaar/schede dor grasblad	grassen	eind jun-eind aug
rode vuurvlinder	1	honkvast	weinig precies	rups in strooisel	zuringsoorten	eind mei-mid jul
gentiaanblauwtje	1	zeer honkvast	zeer precies	rups, in nest knoopmieren	klokjesgentiaan, kruisbladgentiaan	eind jun-eind aug
heideblauwtje	1	honkvast	vrij precies	ei, houtige delen voedselplt	groeipunt, bloemknop oa hei,brem	beg jun-eind aug
bruin blauwtje	2-3	vrij honkvast	precies	rups, in strooisel	bloemen, onrijpe vrucht, groeipunten	eind mei-mid jun, beg jul- mid sep
icarusblauwtje	1-3	vrij honkvast	vrij precies	rups in strooisel	planten uit vlinderbloemenfam.	mid mei-eind jun, eind jul- eind aug
grote vos	1	zwerflustig	vrij precies	vlinder, in holle boom, holen, grotten	iep, wilg, ratelpopulier, zoete kers	eind mrt-beg jun, beg jul- mid sep
kleine vos	1-3	zwerflustig	precies	vlinder, in holle boom,holen,grot, gebouw	grote brandnetel	eind mrt-eind okt
groot geaderd witje	1	weinig honkvast	vrij precies	rups, in nesten bijeen aan twijg	sleedoornstruiken, meidoorn,prunus	eind mei-eind jul
groot koolwitje	2-3	Trekker	precies	pop, tegen boomstam/steen	allerlei, mn plt uit kruisbloemenfamilie	eind apr-mid jun, beg jul- eind sep

soort	voedselpl. vlinder	duur ei (d)	duur rups (d)	duur pop (d)	duur vlinder (d)
zilveren maan	nectar kruidbloemen	6	24 of 265	12	14
keizersmantel	bloemnectar kruid/struik, boomsap	17	290	18	38
grote parelmoervl	nectar kruidbloemen	17	310	17	20
duinparelmoervl	nectar kruidbloemen	275	54	14	18
kleine parelmoervl	nectar kruidbloemen	6	19 of 210	12	18
kommavlinder	nectar kruidbloemen, mn distel	200	105	18	25
aardbeivlinder	nectar kruidbloemen	9	62	300 of 665	12
geelsprietdikkopje	nectar kruidbloemen	20	320	16	20
groot dikkopje	nectar kruidbloemen	11	320	21	19
zwartsprietdik-kopje	nectar kruidbloemen	265	60	16	22
rode vuurvlinder	nectar kruidbloemen	10	330	16	12
gentiaanblauwtje	nectar kruidbloemen en heide	9	330	22	10
heideblauwtje	bloemnectar kruid/dwergstruik	250	77	17	25
bruin blauwtje	nectar kruidbloemen	5	24 of 210	14	22
icarusblauwtje	nectar kruidbloemen	6	28 of 240-320	12	20
grote vos	boomsap, rot fruit, nectar wilg	19	44	16	300
kleine vos	bloemnectar kruiden/struiken	8	18	10	43 of 320
groot geaderd witje	nectar kruidbloemen	16	330	16	10
groot koolwitje	bloemnectar kruid/struik	6	19	13 of 245	20

Bijlage 16: Status en levenscyclus-kenmerken Libellen

soort	status (1997; Bos&Wasscher)	status (1983: Geijskes & Van Tol))	biotoop
	<i>algemeen, stabiel</i>		
Watersnuffel	algemeen	algemeen, rel. toegenomen	mn voedselarm (vennen)
Paardenbijter	algemeen	algemeen	allerlei
Steenrode heidelibel	algemeen	algemeen	stilst. wateren
Gewone pantserjuffer	algemeen	algemeen	stilst. water, dichte oeverveg.
Viervlek	algemeen	algemeen	stilst. wateren met rijke veg
Gewone oeverlibel	algemeen	algemeen	allerlei, oa laagveen, plas, sloot, verstoorde vennen
Blauwe glazenmaker	algemeen	alg op zandgr, niet op Wadden	stilst. wateren
Grote keizerlibel	algemeen	lokaal voorkomend	stilst. wateren, mn zandgr/duinen
Houtpantserjuffer	algemeen	verspreid, maar niet algemeen	allerlei wateren met bomen langs oever
Vuurjuffer	alg, mn op zandgr.	(regionaal) algemeen	stilst/zwakstr. water
Geelvlakheidelibel	vrij alg	algemeen	moerassig/verlandende, deels opdrogende wateren
Smaragdlibel	vrij alg	(regionaal) algemeen	laagveenmoeras, matig voedselrijke vennen
Zwarte heidelibel	alg op zandgronden	algemeen, rel. toegenomen	vennen en hoogveen
Azuurwaterjuffer	alg op zandgronden	(regionaal) algemeen	allerlei
Variabele waterjuffer	vrij alg op zandgronden	alg, niet in brakke delen	stilst. wateren met rijke veg
Grote roodoogjuffer	alg maar zeldz Wadden, ZH en Zeeland	wijd verspreid, niet op ZH, Zeeland, Wadden	stilst wateren met drijvende veg, fontijnkruiden
Platbuik	vrij alg, minder in duinen	verspreid maar schaars. Niet in Zeeland, Wadden	veg arme kleine wateren. Pionier
	<i>zeldzaam, stabiel</i>		
Zwervende pantserjuffer	wisselend	zeldzaam, lokaal	droogvallende vennen, duinplas, nieuwe plassen
Zwervende heidelibel	zeldzame invasiegast	zeldzaam, zwerver	stilst grote wateren met ondiepesnel opwarm. delen.
Zuidelijke glazenmaker	dwaalgast	uiterst zeldzaam	kleine, ondiepe, veg.rijk, stilst. water
Tengere grasjuffer	vrij zeldzaam	vrij zeldzaam	pionier, ondiepe plassen, kwelplassen, zand-/grindgaten

soort	status (1997; Bos&Wasscher)	status (1983: Geijskes & Van Tol))	biotoop
	toename na afname		
Bloedrode heidelibel	alg op zandgronden	vroeger alg, afname	eutroof, vaak Lisdodde aan oever. Ook ven, droogvall. wat.
Bruinrode heidelibel	algemeen	vroeger gewoon, sterke afn	allerlei stilst. wateren
Bruine winterjuffer	vrij zeldzaam, maar lichte toename	zeldzaam, vroeger plaats. alg.	stilst water dichte oeverveg, vaak bij bos, mn matig eutroof
	algemeen, maar afname		
Lantaarntje	zeer alg, maar afname	zeer alg	allerlei, niet zuur
Bruine glazenmaker	vrij alg, maar lichte afn.	algemeen	stilst wateren
Glassnijder	vrij alg, maar afname	alg in waterrijke streken, ook in duinen	stilst wateren met zomen , mn laagveen
	afname, nu of in verleden		
Venwitsnuitlibel	vrij alg zandgr, zeldzaam in duinen	plaatselijk talrijk, afname	vennen
Tangpantserjuffer	alg-zeldzaam	afname (biotoopverlies)	oligotroof, begroeide, ondiepe delen, vaak wiss. waterst.
Noordse witsnuitlibel	vrij alg, maar zeldzaam in duinen	zeldzaam, afname	hoogveen, vennen, kl watertjes in laagveen en duinen
Bruine korenbout	vrij zeldzaam	vrij schaars, afgenomen	laagveen, gr rivieren, langz strom wateren
Vroege glazenmaker	afn, vrij zeldzaam	lokaal, vrij zeldzaam, afgenomen	mn laagveenmoeras, op zandgr. bij matig eutrofe wateren
Gevlekte witsnuitlibel	vroeger zeldzaam, sterke afname	vroeger niet zeldzaam, nu wel	helder water, vroeger bij matig voedselrijke duinplassen
Tengere pantserjuffer	sterke afn, nu zeldzaam in Drenthe, ZO Ned.	vroeger alg, na '50 region.	venige, dicht met russen en zeggen begr. wateren

soort	habitat larve (Niemeijer)	eiafzet
Watersnuffel	jong&halfwas:fijn sediment, oud:bladafval&waterplt	op drijvende plt, in staande stengel, blaasjeskruid, fonteinkruid,hoornblad,bies
Paardenbijter	bladafval, waterplt	Spaghnum, Els, Mattenbies, Riet, Lis etc
Steenrode heidelibel	fijn sediment, bladafval, waterplt	a-specifiek
Gewone pantserjuffer	waterplt, veenmos	in blad lis,instengel
Viervlek	fijn sediment, bladafval, waterplt,veenmos	bies,rus,paardestaart,fonteinkruid
Gewone oeverlibel	steentjes, grof en fijn sediment, bladafval	a-specifiek
Blauwe glazenmaker	oud:bladafval, jong:waterplt	mn dode pltdelen, 30 cm boven water, maar ook onder water
Grote keizerlibel	waterplt, oud:bladafval	drijvende dode plt, rus, drijf hout, ook levend
Houtpantserjuffer	fijn sediment, bladafval, boomwortels,waterplt	vederkruid, waterpest, fonteinkr in takken, mn els, es, pruim en wilg

soort	habitat larve (Niemeijer)	eiafzet
Vuurjuffer	bladafval, oud:fijn sediment, jong:waterplt	drijvende plt: fonteinkruid, of in water staande stengel
Geelvlakheidelibel	waterplt?	a-specifiek
Smaragdlibel	bladafval, waterplt	a-specifiek
Zwarte heidelibel	fijn sediment, bladafval, waterplt	a-specifiek
Azuurwaterjuffer	fijn sediment, jong:bladafval, oud:waterplt	in fonteinkr, kikkerbeet, pijlkruid, waterweegbree, vederkruid, blaasjeskruid, veenmos
Variabele waterjuffer	bladafval, oud:waterplt	in levende drijvende waterplt
Grote roodoogjuffer	oud:bladafval, jong:waterplt	stengel fonteinkruid, vederkruid, hoornblad, blaasjeskruid, lelie etc
Platbuik	na 2e verv:fijn sediment, jong:bladafval, waterplt	in water bij ondergedoken smalbladige plt, bv vederkruid
Zwervende pantserjuffer	fijn sediment, bladafval, waterplt	kruidachtige stengels (uit water steken): waterweegbree, zeggen, russen, ook wilg, braam
Zwervende heidelibel	fijn sediment, bladafval, waterplt	a-specifiek
Zuidelijke glazenmaker	waterplt?	in vochtige humus of tussen waterplt
Tengere grasjuffer	fijn sediment, bladafval, waterplt	rechttopstaande of liggende stengels
Bloedrode heidelibel	oud:fijn sediment, bladafval, jong:waterplt	ondiep water of vochtige grond bij oever
Bruinrode heidelibel	fijn sediment, bladafval, waterplt	a-specifiek
Bruine winterjuffer	bladafval, waterplt	<u>Snavelzegge, Mattenbies, liesgras, riet, lisdodde</u>
Lantaarntje	waterplanten	drijvende levende waterplt, bv vederkruid
Bruine glazenmaker	bladafval, waterplt	halfvergane pltdelen, boomstronk, turf wand boven water
Glassnijder	bladafval, oud:waterplt	drijvende overjarige stengels lisdodden of andere dikke pltdelen
Venwitsnuitlibel	waterplt, veenmos	drijvend veenmos
Tangpantserjuffer	waterplt	in stengel moerasplt: waterweegbree, gele plomp, biezen
Noordse witsnuitlibel	waterplt, veenmos	waterplt dicht onder opp
Bruine korenbout	waterplt, na 3e verv:grof en fijn sediment, bladafval	a-specifiek
Vroege glazenmaker	waterplt	in drijvende waterplt of in zeggenpollen
Gevlekte witsnuitlibel	bladafval, waterplt, veenmos	a-specifiek
Tengere pantserjuffer	waterplt	oa pitrus

soort	eiontwikk tijd	larvale ontwikk tijd	grootte	vliegperiode
Watersnuffel		1 seizoen	34	eind apr-half okt
Paardenbijter	7-9 mnd	ruim een jaar, 11 stadia	63	half jun-beg nov
Steenrode heidelibel		1 jaar	37	half jun-beg nov
Gewone pantserjuffer	9 mnd	2-3 mnd	37	eind mei-half okt
Viervlek	2-7 w	3 jaar	44	eind apr-half sep
Gewone oeverlibel	6 w	3 jaar	48	half mei-half sep
Blauwe glazenmaker	1 jr	1 jr	72	half mei-beg dec
Grote keizerlibel	3 w	1 jaar, 12 stadia	78	eind mei-eind aug
Houtpantserjuffer	7 mnd	2,5 mnd, 10 stadia	47	beg jul-beg nov
Vuurjuffer	2-4 w	1-3 jaar, 10 stadia	36	half apr-half sep
Geelvlakheidelibel	8-10 w/7 mnd	1 jaar, 11 stadia	35	eind jun-eind sep
Smaragdlibel	3 w	2-3 jaar	52	half apr-eind jul
Zwarte heidelibel		2 mnd, 10 stadia	32	half jun-eind okt
Azuurwaterjuffer	2-5 w	1-2 jaar (Sth Lanc.)	34	eind apr-beg sep
Variabele waterjuffer	2-6 w	1 jr	35	eind apr-beg sep
Grote roodoogjuffer	2 w	1 jr	36	eind apr-half sep
Platbuik	2-5 w	1-2 jr	44	beg mei-half aug
Zwervende pantserjuffer		1 seizoen	43	eind mei-beg okt
Zwervende heidelibel	1 mnd?	1 jr?	39	
Zuidelijke glazenmaker	?	?	63	
Tengere grasjuffer	4 w	1 jr	29	half mei-half sep
Bloedrode heidelibel	7 mnd	4 mnd	35	half jun-half okt
Bruinrode heidelibel	4-6 w	11 mnd	43	beg apr-beg nov
Bruine winterjuffer	3-4 w	10 w, 11 stadia	39	eind feb-beg nov
Lantaarntje		1 jr?	32	eind apr-half okt
Bruine glazenmaker		2-3 jaar	74	half jun-half okt
Glassnijder	1 mnd	3 jaar	59	eind apr-beg aug
Venwitsnuitlibel	3-5 w	2 jaar	36	eind apr-beg sep
Tangpantserjuffer	21 w (Eng)	half nov-eind mei	40	half mei-beg sep
Noordse witsnuitlibel		> 2 jaar	40	eind apr-beg aug
Bruine korenbout	5-7 w	2 jr	44	half apr-beg aug
Vroege glazenmaker	6 w	2-3 jr	65	half mei-eind aug
Gevlekte witsnuitlibel		2 jaar	40	half mei-eind jul
Tengere pantserjuffer	?	?	35	half jul-half okt