

Begrazingsbeheer in relatie tot herstel van faunagemeenschappen in droge duingraslanden

Eindrapportage 2009-2013

Marijn Nijssen
Bart Wouters
Joost Vogels
Annemieke Kooijman
Herman van Oosten
Chris van Turnhout
Michiel Wallis de Vries
Jasja Dekker
Ingo Janssen



UNIVERSITEIT VAN AMSTERDAM





© 2014 VBNE, Vereniging van Bos- en Natuurterreineigenaren

Rapportnr. 2014/OBN190-DK
Driebergen, 2014

Deze publicatie is tot stand gekomen met een financiële bijdrage van BIJ12 en het Ministerie van Economische Zaken

Teksten mogen alleen worden overgenomen met bronvermelding.

Deze uitgave kan schriftelijk of per e-mail worden besteld bij de VBNE onder vermelding van code 2014/OBN190-DK en het aantal exemplaren.

Foto voorkant

Oplage	100 exemplaren
Samenstelling	Marijn Nijssen, stichting Bargerveen Bart Wouters, stichting Bargerveen Joost Vogels, stichting Bargerveen Annemieke Kooijman, Universiteit van Amsterdam Herman van Oosten, Universiteit van Amsterdam Chris van Turnhout, SOVON Michiel Wallis de Vries, de Vlinderstichting Jasja Dekker, Zoogdiervereniging Ingo Janssen, RAVON
Druk	KNNV Uitgeverij/KNNV Publishing
Productie	VBNE, Vereniging van Bos- en Natuurterreineigenaren Bezoekadres : Princenhof Park 9 3972 NG Driebergen Telefoon : 0343-745250 E-mail : info@vbne.nl

Voorwoord

Het doel van het Kennisnetwerk Ontwikkeling en Beheer Natuurkwaliteit (OBN) is het ontwikkelen, verspreiden en benutten van kennis voor terreinbeheerders over natuurherstel, Natura 2000/PAS, leefgebiedenbenadering en ontwikkeling van nieuwe natuur.

In het kader van Natura 2000 worden in Europees perspectief zeldzame soorten en habitattypen in Nederland beschermd. In dit rapport staan het Natura 2000 habitatype Grijze duinen (H2130*) en de duinheiden met kraaiheide en struikheide (prioritaire Habitattypen 2140* en 2150*) centraal.

Het wegvallen van begrazing van duingraslanden door de afname van het agrarisch gebruik en een daling van de Konijnenstand door ziektes, heeft geleid tot vergrassing en verstruweling van grote oppervlaktes duingrasland en duinheiden. Dit proces is nog eens versneld door een verhoogde atmosferische depositie van stikstof. Het resultaat hiervan is een floristische en faunistische verarming van deze gebieden.

Vanaf de jaren '80 van de vorige eeuw zijn duinbeheerders begrazing gaan inzetten (vooral runderen, paarden en schapen) om verruiging tegen te gaan. Zowel in het Waddendistrict als in het Renodunaal district (de duinen van Noord- en Zuid-Holland en Zeeland) leidt de huidige begrazing tot een afname van verruiging en draagt dus bij aan de instandhouding van de graslanden in de grijze duinen en de duinheiden. Ook op de karakteristieke diergemeenschappen van kustduinen is over het algemeen een positief effect van het huidige begrazingsbeheer, maar met verschillen tussen diergroepen en tussen vormen van begrazing. Juist deze verschillen geven belangrijke input voor verdere optimalisatie van het beheer.

In dit rapport worden handvatten aangereikt voor beheerders om het begrazingsbeheer in de kustduinen verder te optimaliseren, zodanig dat de positieve effecten van begrazing op het terugdringen van verruiging blijven bestaan én dat daarnaast tevens ruimte is voor diergemeenschappen om zich te kunnen herstellen. Met de aanbevelingen voor beheer in dit rapport kunnen beheerders beter onderbouwde keuzes maken hoe begrazing in te zetten, wat ongetwijfeld leidt tot meer natuurkwaliteit.

Ik wens u veel leesplezier.

Drs. T.J. Wams

Directeur Natuurbeheer Natuurmonumenten en voorzitter van de OBN
Adviescommissie

Inhoudsopgave

Summary	7
Samenvatting	9
Dankwoord	12
1 Inleiding	13
1.1 Achtergrond en probleemstelling	13
1.2 Doelstelling en afbakening van het project	14
1.3 Begrazing als sturende factor in het duinsysteem	14
1.4 Leeswijzer	16
2 Opzet van dit onderzoek	18
2.1 Doel en algemene opzet van dit onderzoek	18
2.2 Opbouw dataset van begraasde terreinen	18
2.3 Relatie grote grazers met konijnen, broedvogels, zandhagedis en dagvlinders	19
2.4 Microklimaat	19
2.5 Statistische toetsing	21
3 Begrazing in Nederlandse kustduinen	23
3.1 Aantal terreinen en oppervlakte	23
3.2 Begrazingsvormen	23
3.3 Correlaties tussen duinzone, graasdruk en graasduur	27
3.4 Conclusies	29
4 Invloed op bodem en nutriënten in het systeem	31
4.1 Inleiding	31
4.2 Analyse	31
4.3 Bodemverdichting en organisch stof	32
4.4 Beschikbaarheid van stikstof en andere nutriënten	32
4.4.1 Beschikbaarheid nutriënten in de bodem	33
4.4.2 Mineralisatie en beschikbaarheid van stikstof	33

4.5	Plantbiomassa en kwaliteit	35
4.5.1	Plantbiomassa	35
4.5.2	Plantkwaliteit	36
4.6	Conclusies	37
5	Vegetatiesamenstelling, -structuur en microklimaat	39
5.1	Effecten op vegetatiesamenstelling	39
5.1.1	Bedekking van breedbladige grassen	39
5.1.2	Bedekking van kruidachtigen	40
5.1.3	Bloemaanbod	40
5.2	Effecten van begrazing op vegetatiestructuur en microklimaat	40
6	Doorwerking begrazing op bodemfauna	42
6.1	Inleiding	42
6.2	Voedselgilden	42
6.3	Lichaamsgrootte	43
6.4	Mobiliteit	43
6.5	Aantal generaties	44
7	Trend broedvogels en konijn	45
7.1	Inleiding	45
7.2	Methode	46
7.2.1	Vogel- en konijngegevens	46
7.2.2	Selectie van proefvlakken	46
7.2.3	Variatie in begrazingsvorm	47
7.2.4	Selectie van vogelsoorten	48
7.2.5	Analyses	49
7.3	Resultaten	50
7.3.1	Autonome populatieontwikkelingen	50
7.3.2	Effecten van begrazing	53
7.3.3	Wijze van begrazen	56
7.3.4	De invloed van begrazing op de Blauwe Kiekendief als broedvogel	60
7.3.5	Leidt het aanleggen van kunstburchten tot kolonisatie van konijnen in onbezette gebieden?	61
7.4	Conclusies broedvogels en konijnen	63
8	Effecten op dagvlinders	64
8.1	Inleiding	64
8.2	Methode	64
8.2.1	Selectie van monitoringroutes	64
8.2.2	Variatie in begrazingsvorm	64
8.2.3	Selectie van vlindersoorten	65
8.2.4	Statistische analyse	65
8.3	Resultaten	66
8.3.1	Autonome populatieontwikkelingen	66
8.3.2	Effecten van begrazing op soorten met verschillende habitatvoorkeur	67
8.3.3	Effecten van begrazing in ecologische context	70

8.3.4	Leidt begrazing tot facilitatie van eiafzet op locaties van parelmoervlinders?	74
8.4	Discussie	75
8.5	Conclusie dagvlinders	77
9	Effecten op de Zandhagedis	89
9.1	Inleiding	89
9.1.1	Ecologie zandhagedis en begrazing	89
9.1.2	Trend en status van de zandhagedis in Nederland	89
9.2	Methode	90
9.2.1	Gegevens tellingen zandhagedis	90
9.2.2	Selectie van proefvakken	90
9.2.3	Variatie in begrazingsvorm	90
9.2.4	Analyses	90
9.3	Resultaten	91
9.3.1	Populatieontwikkeling sinds 1994	91
9.3.2	Effecten van begrazing	91
9.3.3	Verschillen tussen kalkrijke en kalkarme duinen	93
9.4	Discussie	93
9.5	Conclusies reptielen	93
10	Synthese: patronen door begrazingsbeheer	94
10.1	Toetsing van verwachtingen over effecten van begrazing	94
10.2	Verschillen tussen het Waddendistrict en het Renodunaal district	94
10.3	Effecten van begrazing op de beschikbaarheid van nutriënten	95
10.4	Effecten op vegetatiestructuur en microklimaat in duingraslanden	96
10.5	Effecten van begrazing op de vegetatiesamenstelling en het bloemaanbod	97
10.6	Effecten op de fauna	97
10.7	Optimaliseren van begrazingsbeheer in duingraslanden	99
11	Literatuur	110
	Bijlage I	114
	Bijlage II	117
	Bijlage III	121
	Bijlage IV	122
	Bijlage V	142

Summary

Framework of this project

During the last decades Dutch coastal dunes are encroached with tall grasses and shrubs. Large areas of dune grassland (H2130*) and heathland (H2140* and H2150*) have decreased in quality and quantity resulting in loss of biodiversity of flora and fauna. In this study, effects of grazing management on fauna communities of open coastal dune habitats are analysed, including the direct and indirect mechanisms regulating these effects.

In this project, differences between grazed and ungrazed plots are studied on 113 locations in 24 different dune areas along the whole Dutch coastline. The study includes effects of grazing on species composition, structure and chemical composition of vegetation, flower density, microclimate, soil development and chemistry and soil fauna. In addition, trend analyses in grazed and ungrazed dune areas have been carried out for butterflies, sand lizard, breeding birds and rabbits.

Effects of grazing on vegetation and nitrogen availability

In the Wadden district as well as in the Renodunaal district grazing decreases vegetation height and plant and litter biomass, thus facilitating habitat types dune grassland (H2130*) and heathland (H2140* and H2150*). Grazing in Dutch coastal dunes in general has a positive effect on fauna communities of dry open dune habitat. Effects differ however between grazing management types as well as (groups of) fauna species.

Differences between dune districts

The physio-geographical differences between the calcium rich Renodunaal district and the calcium poor Wadden district strongly influences the sensitivity of dune systems for encroachment. In calcium poor dunes in the Wadden district nitrogen is limiting plant growth and this effect gets stronger with grazing decreasing litter input. In the Renodunaal District, grazing does not lead to nitrogen limitation and only direct effects on biomass and vegetation height are found. Availability of phosphorus is not influenced by grazing and is high in the Wadden district compared with the Renodunaal District. Due to the higher risk of grass-encroachment in the calcium poor Wadden district, grazing started earlier and grazing pressure is high compared with the Renodunaal district and choice in grazer type differs between districts.

In the Wadden district, high grazing pressure as well as long grazing time has strong negative effects on herb cover, possibly because scarce herbs are preferred by herbivores instead of grasses. Flower density is high in the Renodunaal district compared to the WD, because of higher herb cover. In the Wadden district, grazing may lead to low flower densities due to negative effects on herb cover, while in the Renodunaal district a slightly positive response of flower density is found on more calcium rich locations. Open sandy patches increase due to grazing in the Renodunaal District, but not in the Wadden district. In both districts, average plant quality is hardly influenced by grazing.

Grazing leads to a low and uniform vegetation structure in dune grassland in both districts. Although the heterogeneity of the vegetation structure within grasslands decreases due to grazing, variation in microclimate increases. The mosaic patterns of warm and cool spots on soil and vegetation get more complex and the mean distance for fauna species to move to a spot with a warmer or cooler climate decreases with grazing.

Effects of grazing on invertebrate fauna

The effects of grazing on invertebrate fauna in soil and litter ('soil fauna') are mostly indirect via changes in vegetation structure, vegetation biomass and microclimate.

Grazing leads to lower densities of soil fauna and only small invertebrate species seem to profit from a warmer microclimate. Intermediate and larger soil fauna species are more common in ungrazed locations with a high vegetation structure and cooler, homogeneous microclimate. There is a positive effect of plant and litter quality on the densities of soil fauna. However, since grazing hardly influences plant and litter quality, negative effects of a more extreme microclimate due to grazing seem to dominate.

Grazing seems to be profitable for several characteristic butterfly species of open dune habitats while negative effects occur for species which depend on host plants of more nutrient rich habitats. Positive trends of the characteristic species are correlated with low grazing pressure, while no positive correlations were found between high grazing pressure and butterfly species.

Effects of grazing on invertebrate fauna

No significant effect of grazing was found on sand lizard; population trends in grazed as well as in ungrazed areas suggest that maximum population densities have been reached. Rabbit populations increase in grazed areas compared with ungrazed areas. However, RHD and myxomatosis still have strong effects on local populations.

Species of breeding birds of open dune habitats strongly decreased during the last decades. On average, grazing has a slightly negative effect on population trends of breeding birds in open dune habitats and forest, but effects differ between grazing regimes. High grazing pressure with various types of grazers –often used in the Wadden district – has a positive effect on birds of open dune landscape, while low grazing pressure with cattle – often used in Renodunaal district – has a negative effect. Target species Hen Harrier (*Circus cyaneus*) avoids grazed areas for breeding as well as hunting activities and all types of grazing management seems to be unprofitable for this species.

Optimal grazing management in coastal dune grassland

Grazing in the calcium rich dunes of the Renodunaal District decreases vegetation height and biomass of plants and litter, but has no influence on N availability. This is not necessary since these dunes are limited by soil P. The low grazing pressure facilitates rabbits, characteristic butterfly species and other flower-visiting insects and has little effect on soil fauna. Temporal and or local increase of grazing pressure might be necessary for facilitating breeding birds. In calcium poor dunes of the Waddendistrict grazing decreases N-availability, which is necessary to temper plant growth. The high grazing pressure seems profitable for the number of characteristic breeding birds (reproduction was not measured), but unprofitable for soil fauna, butterflies and other flower-visiting insects. Local decrease of grazing pressure might be necessary for optimal grazing, but in general grazing pressure must be high to tackle grass-encroachment. Especially in the Waddendistrict, but also in the Renodunaal district additional measures, like restoration of aeolian dynamics and removal of shrubs, are necessary.

Samenvatting

Onderzoeksopzet

De Nederlandse kustduinen zijn de laatste decennia in sterke mate verruigd met hoge grassen en struweel, waardoor grote oppervlaktes duingrasland in de grijze duinen (prioritair Habitattypen 2130*) en duinheiden met kraaiheide en struikheide (prioritaire Habitattypen 2140* en 2150*) afnemen in oppervlakte en kwaliteit. Hierdoor treedt er ook een sterk verlies aan diversiteit van flora en fauna op. In deze studie is gekeken naar de effecten die begrazing heeft op de faunagemeenschappen van open droge duinen en via welke directe of indirecte mechanismen deze effecten doorspelen.

In deze studie zijn op 113 locaties in 24 verschillende duinterreinen - van Zeeland tot en met de Waddeneilanden - wel en niet begraasde plots vergeleken. Het onderzoek omvat zowel effecten van begrazing op de samenstelling, structuur en chemie van de vegetatie, bloemaanbod, microklimaat, bodemontwikkeling en bodemchemie en bodembewonende ongewervelde fauna. Daarnaast zijn er trendanalyses uitgevoerd voor de Zandhagedis en het Konijn en voor broedvogels en dagvlinders van droge duinen.

Effecten op habitattypen en fauna

Zowel in het Waddendistrict als in het Renodunaal district leidt de huidige begrazing tot een afname van verruiging en strooisel en draagt dus bij aan de instandhouding van grijze duinen (H2130*) en duinheiden met kraaiheide en struikheide (H2140* en H2150*). Ook op de karakteristieke diergemeenschappen van kustduinen is over het algemeen een positief effect van het huidige begrazingsbeheer, maar met verschillen tussen diergroepen en tussen vormen van begrazing. Juist deze verschillen geven handvatten voor verdere optimalisatie van het beheer.

Verschillen tussen het Renodunaal district en Waddendistrict

De fysio-geografische scheiding tussen het Waddendistrict en het Renodunaal district speelt een belangrijke rol in het aansturen van de vegetatie-samenstelling en de gevoeligheid van een duinsysteem voor verruiging. De kalkarme duingraslanden van het Waddendistrict zijn van nature N-gelimiteerd, dit effect wordt versterkt door begrazing. De P-beschikbaarheid is met begrazing niet te sturen: deze blijft relatief hoog in het Waddendistrict en laag in het Renodunaal district. De verruigingsproblematiek als gevolg van stikstofdepositie is in het Waddendistrict groter dan in het Renodunaal district en daarom is begrazing hier gemiddeld eerder en met een zwaardere druk ingezet. Deze vorm van begrazing leidt in het Waddendistrict zowel tot een lagere beschikbaarheid van N, een lagere productiviteit, een lagere kruidbedekking en een lager bloemaanbod.

In het P gelimiteerde Renodunaal district leidt de vigerende begrazing niet tot een lagere N-beschikbaarheid of productiviteit; begrazing heeft daar alleen invloed op de structuur en compositie van de vegetatie en een licht positief effect op bloemaanbod. Voor beide districten geldt dat de voedselkwaliteit van grassen licht toeneemt door begrazing. Begrazing leidt zowel in het Waddendistrict als in het Renodunaal district tot een lagere vegetatiestructuur binnen duingraslanden. In combinatie met een afname van de strooisellaag levert dit een warmer en meer gevarieerd microklimaat op.

Effecten op ongewervelde dieren

Over het algemeen is er sprake van een positief effect van duinbegrazing op de karakteristieke fauna van (half)open duinen. De effecten van begrazing en de manier waarop deze worden toegepast verschillen echter sterk tussen diergroepen en -soorten.

Begrazing heeft een negatieve invloed op de dichtheid van de bodemfauna, zowel voor kleine diersoorten (<0,5 cm), middelgrote dieren (0,5-1,5 cm) en in het Renodunaal district ook voor grote dieren (> 1,5 cm). Anders dan verwacht blijkt een warmer en gevarieerder microklimaat niet gunstig voor grote diersoorten; de hoogste dichtheden van grote diersoorten komen juist voor bij een koel en constant microklimaat in hoge vegetatie, terwijl kleinere diersoorten relatief meer voorkomen bij een warmer en gevarieerder microklimaat in lage vegetatie.

Zoals verwacht nemen herbivoren (o.a. rupsen, keverlarven) en detritivoren (m.n. pissebedden) af als gevolg van begrazing. Een hogere voedselkwaliteit van planten en strooisel (vooral hogere P en N-gehaltes) hebben een licht positief effect op de dichtheden van detritivoren, maar het verlies aan strooisel biomassa is sterker. Het grootste effect van begrazing betreft een afname van diersoorten die als larve meerdere jaren in de bodem ontwikkelen, zoals kniptorren.

Zowel in het Waddendistrict als in het Renodunaal district werkt begrazing positief door op karakteristieke dagvlindersoorten van open duinen. Dagvlindersoorten die positief zijn gecorreleerd met begrazing leven veelal van lage kruidachtigen op arme standplaatsen (Duinparelmoervlinder, Kleine Parelmoervlinder, Kleine Vuurvlinder) of van hoog struweel waar grazers niet bij komen (Eikenpage). Bij een hogere graasdruk is het effect van begrazing op deze soorten echter negatief. Soorten die als rups strikt gebonden zijn aan breedbladige grassen en kruiden op voedselrijkere standplaatsen, zoals dikkopjes en Oranjetipje, gaan achteruit door begrazing omdat hun waardplanten selectief worden weggegeten.

Effecten op de gewervelde fauna

Het Konijn blijkt positief te reageren op het openen van de vegetatie door grote grazers. De soort neemt toe in begraasde terreinen ten opzichte van onbegraasde terreinen, waardoor de maatregel geschikt lijkt om de konijnenpopulaties weer toe te laten nemen. De ziekte RHD heeft echter nog steeds een grote invloed op de populatie ontwikkeling van het Konijn en zowel in begraasde als in onbegraasde gebieden zijn er de laatste jaren (die buiten de huidige analyse vallen) ook afnames van populaties gemeld. Er is geen enkel significant effect van begrazing vastgesteld op de trend van de Zandhagedis in kustduinen.

Broedvogels van open duinen zijn de laatste decennia zeer sterk afgenomen in kustduinen. Gemiddeld heeft begrazing een licht negatief effect op broedvogels van open duin en van hoog struweel. Broedvogels van ruigtes en laag struweel reageren wisselend op het inzetten van begrazing. Er zijn echter grote verschillen tussen graasvormen. Begrazing met gemengde kuddes en een hogere graasdruk, zoals vaak uitgevoerd in het Waddendistrict, heeft een positief effect (toename of minder sterke afname) op broedvogels van open duin, zoals Scholekster, Tapuit en Veldleeuwerik, terwijl een lage graasdruk met runderen, zoals vaker toegepast in het Renodunaal district, veelal een negatief effect heeft op deze groep. De Blauwe Kiekendief mijdt begraasde duinen zowel voor het broeden als tijdens het foerageren en voor deze soort lijkt duinbegrazing daarmee negatief uit te pakken.

Handvatten voor optimaal begrazingsbeheer in kustduinen

De resultaten geven handvatten om het begrazingsbeheer in kustduinen verder te optimaliseren. Zowel de gevonden verschillen tussen het Renodunaal district en het Waddendistrict als de variatie in effecten op verschillende diergroepen en diersoorten zijn hierbij relevant.

De plantengroei in de duinen van het Renodunaal district is P-gelimiteerd of kent een co-limitatie van N en P. De huidige begrazing (gemiddeld 0.14 GVE) leidt tot een afname van vegetatie en strooisel, maar heeft geen invloed op de N-beschikbaarheid in het systeem. Dit is echter niet nodig, aangezien N hier niet limiterend is. Bij deze relatief lage graasdruk profiteren veel karakteristieke dagvlinders, konijnen en bloembezoekende insecten als gevolg van een hogere kruidbedekking en bloemaanbod. Er is geen effect op de zandhagedis en zolang er voldoende ruigere plekken met een koeler microklimaat beschikbaar blijven, is er ruimte voor grote ongewervelden en soorten met een meerjarige ontwikkeling in de bodem. Voor broedvogelsoorten van open duin en hoog struweel pakt deze begrazingsvorm echter negatief tot neutraal uit. Een lokale en/of tijdelijk hogere graasdruk is waarschijnlijk gunstig voor deze broedvogelsoorten, maar dit mag niet ten koste gaan van de lage graasdruk in de rest van het gebied.

In het Waddendistrict is de groei van de vegetatie N-gelimiteerd. De huidige begrazing (gemiddeld 0.18 GVE) leidt zowel tot een afname van strooisel en plantbiomassa, maar ook tot een afname van de beschikbaarheid van N in het systeem. Deze afname is noodzakelijk om de vegetatiegroei te remmen. De hogere graasdruk, vaak uitgevoerd met gemengde kuddes, is positief voor het konijn en broedvogels van open duin. Tegelijkertijd leidt de hoge graasdruk tot een lage vegetatie met een extreem microklimaat, een lage bedekking van kruiden en een laag bloemaanbod. Voor veel bloembezoekers, dagvlinders en grote bodemfauna is de graasdruk hier hoog. Voor deze groepen zou juist een lagere graasdruk positief uit kunnen pakken, maar dit mag niet ten koste gaan van de hogere graasdruk die nodig is om de sterke verruiging tegen te gaan.

Variatie in graasdruk en aanvullende maatregelen

Zoals uit de hierboven beschreven effecten blijkt, is het variëren van graasdruk in tijd en ruimte een zeer belangrijke knop voor optimalisatie van deze beheermaatregel. Het instellen van integrale extensieve begrazing leidt in het Renodunaal district naar verwachting eerder tot positieve resultaten dan in het Waddengebied, waar dan zeer waarschijnlijk verdere verruiging van duingraslanden zal optreden. Het actief sturen van begrazing, bijvoorbeeld met drukbegrazing, roulatie van kuddes tussen gebieden of binnen een gebied door gebruik van verplaatsbare rasters biedt mogelijkheden om de gewenste variatie in graasdruk te krijgen.

Begrazing kan weliswaar verruiging afremmen of verwijderen, maar heeft slechts in zeer geringe mate invloed op de voedselkwaliteit van waardplanten en de mate van kruidbedekking en bloemaanbod. Een goede buffercapaciteit van de bodem, bijvoorbeeld als gevolg van verstuiving heeft hierop een veel grotere invloed. Het herstellen van verstuiving of andere vormen van dynamiek is dan ook – naast begrazing – een belangrijke maatregel voor een verdere optimalisatie van kustduinen voor diergemeenschappen.

Dankwoord

Dank aan alle beheerders van Staatsbosbeheer, Natuurmonumenten, Dunea, Waternet en PWN die het mogelijk maakten om onderzoek in hun terreinen uit te voeren.

Aan dit onderzoek werkten mee: Jan Kuper, Remco Versluijs, Theo Peeters, Marten Geertsma, Stef Waasdorp, Gijs Clements, Jaap Willems & Ankie de Vries-Brock. Het hele deskundigenteam Duin- en Kustlandschap, met speciaal Evert Jan Lammerts, Rienk Slings, Mark van Til, Wouter van Steenis, Peter Esselink voor begeleiding.

1 Inleiding

1.1 Achtergrond en probleemstelling

Het wegvallen van begrazing van duingraslanden door de afname van de agrarische gebruiksactiviteiten en een daling van de Konijnenstand door ziektes heeft geleid tot vergrassing en verstruweling van grote oppervlaktes duingrasland in de grijze duinen (prioritair Habitattype 2130*) en duinheiden met kraaiheide en struikheide (prioritaire Habitattypen 2140* en 2150*). Dit proces is versneld door een verhoogde atmosferische depositie van stikstof, waardoor de successie sneller verloopt en grassen en struwelen bevoordeeld worden ten opzichte van kruidachtige planten en lage dwergstruiken. Een floristische en faunistische verarming van duingraslanden is het resultaat van de verruiging (Van der Meulen *et al.*, 1996; Van Turnhout *et al.*, 2003; Kooijman *et al.*, 2005; Van den Burg *et al.*, 2009).

Het instellen van een begrazingsregime met grote grazers – voornamelijk runderen, paarden en schapen – is een voor de hand liggende maatregel, zowel om verruiging terug te dringen als om het eeuwenlange gebruik om lokaal vee in de duinen te laten grazen te herstellen. Begrazing met geïntroduceerde grote grazers wordt vanaf de jaren '80 van de vorige eeuw toegepast en nog steeds vindt er een uitbreiding van het areaal begraasde duinen plaats. De ingevoerde begrazing is al succesvol gebleken in het terugdringen van verruigde graslandvegetaties en het tot stilstand brengen van oprukkende struwelen. Het verwijderen van bestaand struweel en het eveneens beoogde herstel van diergemeenschappen blijft echter vaak achterwege (o.a. Nijssen *et al.*, 2001; Van Turnhout *et al.*, 2003), al worden er ook successen gemeld, zoals voor dagvlinders (Wallis de Vries & Raemakers, 2001). In andere gevallen zijn juist negatieve effecten op diergemeenschappen vastgesteld door introductie van begrazing, zoals voor broedvogels van kwelders (Mandema *et al.* 2013) en reptielen in binnenlandse natuurterreinen (Stumpel, 2004). Wouters *et al.* (2012) vonden echter geen significant effect van begrazing op dichtheden van de Zandhagedis (*Lacerta agilis*) in kustduinen, noch op de kwaliteit van het leefgebied van deze soort.

Over de effecten van begrazing op de diergemeenschap van de duinen is momenteel onvoldoende bekend, terwijl in steeds meer duingebieden begrazing als beheermaatregel wordt ingezet (Van den Burg *et al.* 2009). Het is dan ook niet bekend hoe het begrazingsbeheer geoptimaliseerd kan worden, zodanig dat de positieve effecten van het terugdringen van verruiging blijven bestaan en dat daarnaast tevens ruimte is voor diergemeenschappen om zich te kunnen herstellen. Om deze kennis te verkrijgen, is monitoring van begrazingsgebieden noodzakelijk, waarbij niet alleen de effecten op de fauna gemeten worden, maar waarin ook de veranderingen in het ecosysteem gekwantificeerd worden. Factoren als bodemchemie en -compactie, vegetatiehoogte, microklimaat en bloemenaanbod dienen immers als verklarende factoren voor de veranderingen in de diergemeenschappen. Voor een juiste effectmeting moet de situatie voorafgaand aan het instellen van begrazing goed worden vastgelegd (de 'nulsituatie') en moet een voldoende groot deel van het terrein buiten begrazing te laten ('controle'), wat leidt tot een zogenaamde BACI-methode (Before-After/Control-Impact; Van Wingerden *et al.* 2001 & 2002). In de praktijk gebeurt dit helaas zelden, waardoor het goed bepalen van de effecten van begrazing uiterst lastig is.

In deze studie is er noodgedwongen voor gekozen om op een groot aantal locaties wel en niet begraasde delen van een terrein te vergelijken (Control-Impact). De nulmeting ontbreekt echter en daarmee de kans om te corrigeren voor autonome, begrazings-onafhankelijke factoren. Om de grote mate van variatie binnen 'begrazing' binnen dit

onderzoek te dekken, zowel met betrekking tot manier van uitvoering, terreintype waar het wordt uitgevoerd en de doelstellingen die bereikt willen worden, is eerst een grootschalig onderzoek gehouden om de variatie in begrazingstypen binnen de Nederlandse kustduinen in de vingers te krijgen. Op basis daarvan zijn er 24 duinterreinen geselecteerd waarbinnen het veldonderzoek heeft plaatsgevonden, gelegen van Zeeland tot en met de Waddeneilanden.

1.2 Doelstelling en afbakening van het project

Het doel van dit onderzoek is om de effecten te bepalen van begrazing, zoals deze de afgelopen decennia in Nederland heeft plaatsgevonden in open droge kustduinen, voor zowel diergemeenschappen als hun leefomgeving en of in deze effecten algemene patronen te herkennen zijn. Juist deze algemene patronen leiden immers tot praktische adviezen voor het optimaliseren van begrazingsbeheer in kustduinen die te vertalen zijn naar meerdere terreinen.

Uiteraard is deze doelstelling te ambitieus om in de gehele kustduinen en voor alle diergroepen uit te voeren. Dit onderzoek heeft zich dan ook gericht op diersoorten en habitat van (half)open droge duinen. Het deelonderzoek naar de leefomgeving van de diersoorten is beperkt tot de effecten van begrazing op open duingraslanden op vlakke delen. Effecten op duinhellingen zijn dus buiten beschouwing gebleven. Het onderzoek omvat zowel de variatie in samenstelling en structuur van de vegetatie, bloemaanbod, bodemontwikkeling en bodemchemie. In de duingraslanden zijn ook de effecten van begrazing op de bodembewonende ongewervelde fauna (inclusief strooisellaag) onderzocht. Daarnaast zijn er trendanalyses uitgevoerd voor de Zandhagedis (*Lacerta agilis*) en het Konijn (*Oryctolagus cuniculus*) en voor broedvogels en dagvlinders van droge duinen.

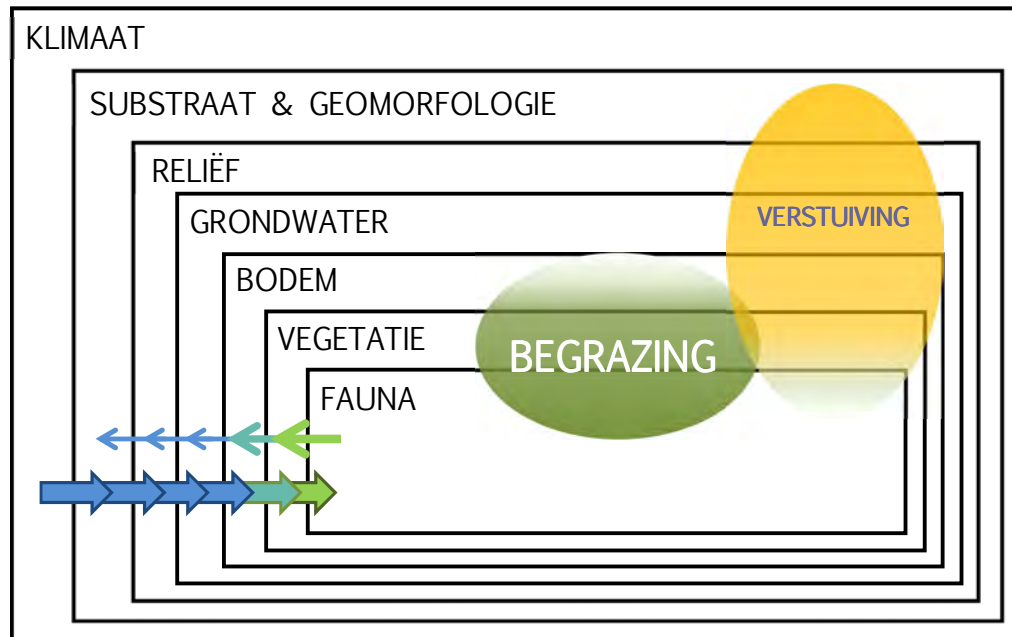
1.3 Begrazing als sturende factor in het duinsysteem

Begrazing is een sturende factor in ecosystemen. Om te begrijpen op welk niveau begrazing invloed uitoefent moet het duinsysteem als geheel worden bekeken. Op deze manier ontstaat er een raamwerk waarbinnen hypothesen kunnen worden gevormd over de effecten van begrazing op de fauna.

In het standaardwerk 'Duinen en duinvallende' (Bakker et al. 1979) is een hiërarchisch model opgenomen van hoe een duingebied wordt aangestuurd. Hierin is een richting aangegeven van dominante sturende processen en ondergeschikte terugkoppelingsprocessen binnen het systeem (figuur 1.1). Hierin is klimaat en gesteente (duinzand) sturend op reliëf (inclusief geomorfologische processen) en grondwater. Deze abiotische factoren sturen de opbouw van de bodem en plantengroei aan en tenslotte de dieren. Het inzetten van dieren als grazers heeft dus invloed in het laagste dominantieniveau van het systeem. Dit wil zeggen dat de invloed van bodemontwikkeling en plantengroei op begrazing groter is dan de invloed die grazers uitoefenen op de plantengroei en de bodemontwikkeling. Grazers behoren tot de fauna en opereren dus in hetzelfde niveau binnen het duinsysteem. Begrazing (herbivorie) heeft daarmee een grote invloed op diersoorten en op de vegetatie, in mindere mate ook op de bodemsamenstelling en chemie. Er treden ook feedbackmechanismen op, zoals de invloed van verminderde strooiselininput op de ontwikkeling van de bodem, maar deze zullen in de regel een kleinere invloed hebben dan de hoofdprocessen.

Uitgaande van dit model kan de hypothese worden opgesteld dat de uitgangssituatie van het duingebied (ligging binnen Nederland, chemie van het moedermateriaal en reliëf) en de daar ontwikkelde bodem en plantengroei in sterke mate bepalend zijn voor de aanwezige fauna, terwijl begrazing op de fauna sterk direct effect heeft (verstoring en concurrentie, met grote verschillen tussen diersoorten), een vrij sterke

indirecte invloed via de vegetatie (samenstelling, kwaliteit en structuur) en een kleine, veelal indirecte rol via bodemontwikkeling.



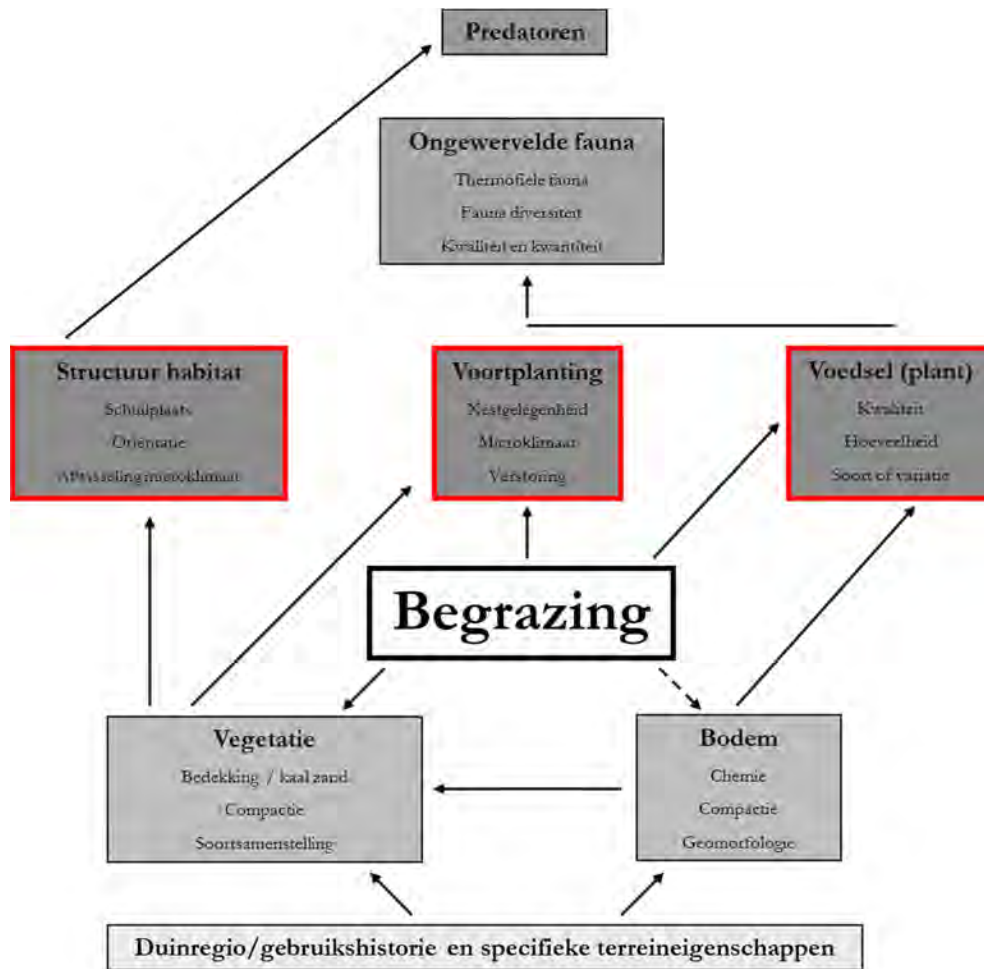
Figuur 1.1. Invloedsfeer van begrazing geprojecteerd op het hiërarchisch rangordemodell voor het duinlandschap van Bakker et al (1979). Het duinsysteem wordt voornamelijk gestuurd door grootschalige factoren: klimaat, substraat en geomorfologische processen bepalen in grote mate het reliëf en het grondwater (blauwe pijlen) en daarmee de bodemontwikkeling, plantengroei en fauna. Begrazing (herbivorie) heeft een grote invloed op diersoorten (concurrentie, facilitatie, etc.) en op de vegetatie, in mindere mate ook op de bodem. Hierdoor ontstaan er ook feedback-mechanismen (groene pijlen).

Figure 1.1 Influence of grazing projected on the hierarchic model of coastal dune systems (after Bakker et al. 1979) Although there are feedback mechanisms (green arrows), the effects of substrate, groundwater, soil and vegetation on fauna (blue arrows) are much larger than the effects of fauna on vegetation and soil properties.

In een overzichtartikel hebben Van Klink et al. (2014) de directe en indirecte effecten van begrazing op diersoorten en hun leefomgeving samengevat. De algemene conclusie is dat een toenemende begrazingsintensiteit geen significant effect heeft op de biodiversiteit van de vegetatie, maar wel een algemeen negatief effect op faunadiversiteit. De mechanismen achter deze negatieve effecten zijn zowel directe verstoring of vernietiging (predatie of vertrapping) van dieren, als concurrentie om voedselbronnen (voor herbivoren en bloembezoekers). Verwacht wordt dat begrazing een positief effect heeft op de fauna wanneer het positieve, faciliterende effect door een verhoging van de landschappelijke heterogeniteit, plantendiversiteit en mestproductie opweegt tegen de eerder genoemde negatieve factoren. Om tot dit optimale effect te komen is over het algemeen een (zeer) lage graasdruk van belang. Wouters & Remke (2011) hebben de verschillende mechanismen waarmee begrazing invloed uitoefent op de fauna in een schema weergegeven. Een aangepaste versie hiervan is weergegeven in figuur 1.2.

In de Nederlandse kustduinen is echter sprake van een sterke mate van verruiging als gevolg van de afname van de agrarische gebruiksactiviteiten, een daling van de konijnenstand door ziektes, decennia van actieve vastlegging van verstuvende duinen en een verhoogde atmosferische depositie van stikstof (Van der Meulen et al., 1996; Van Turnhout et al., 2003; Kooijman et al., 2005; Van den Burg et al., 2009). Om deze verruiging tegen te gaan, is een relatief hoge graasdruk noodzakelijk. Het risico

bestaat dat voor diersoorten het positieve effect van deze graasdruk (het openen van de vegetatie) kleiner is dan het negatieve effect van deze graasdruk (verstoring, concurrentie). De verruigingsproblemen als gevolg van stikstofdepositie spelen voornamelijk in de (primaire of secundaire) kalkarme duinen, waar fosfaat in hoge mate beschikbaar is en de vegetatiegroei dus niet limiteert. Zowel op de waddeneilanden als in het oppervlakkig ontkalkte middenduin van het Renodunale district moet dan ook met zwaardere begrazing worden gewerkt dan in de kalkrijke duinen vlak achter de zeereep en in de oude binnenduinen van het Renodunale district, waar fosfaat deels aan organisch stof zit gebonden (Kooijman *et al.* 2005).



Figuur 1.2. Mechanismen waarlangs begrazing en de overige sturende randvoorwaarden (zie figuur 1) direct dan wel indirect invloed uitoefenen op diersoorten (naar Wouters & Remke 2011).

Figure 1.2. Mechanisms in which way grazing and other factors have direct and indirect effects on animal species (after Wouters & Remke 2011).

1.4 Leeswijzer

Dit rapport is het tweede en laatste rapport van een grootschalige studie naar de effecten van begrazing op de bodem, vegetatie en fauna van kustduinen. De resultaten uit de eerste fase zijn gepresenteerd in Van Oosten *et al.* (2012). In deze huidige rapportage zijn enkele hoofdstukken uit de eerste rapportage in licht gewijzigde staat overgenomen (2 Opzet van dit onderzoek; 3 begrazing in Nederlandse Kustduinen en 7 Trend broedvogels en konijn). Daarnaast is een groot deel van de

data uit de eerste fase met betrekking tot bodemchemie en vegetatie opnieuw geanalyseerd met verbeterde statistische analyses (hoofdstuk 4, 5 en 6). Waar relevant worden verschillen in conclusies tussen de eerste en tweede fase toegelicht. Daarnaast zijn alle onderzoeksresultaten uit de tweede fase verwerkt.

In hoofdstuk 10 is een synthese weergegeven van alle resultaten, waarbij dwarsverbanden tussen de verschillende hoofdstukken worden gelegd. In hoofdstuk 11 tenslotte worden de conclusies vertaald naar adviezen voor het toepassen van begrazingsbeheer in kalkarme en kalkrijke kustduinen.

2 Opzet van dit onderzoek

2.1 Doel en algemene opzet van dit onderzoek

Het doel van dit onderzoek is om te bepalen of er algemene patronen optreden in de effecten van begrazing op diergemeenschappen van open droge duinen. Deze patronen worden vertaald naar adviezen om het begrazingsbeheer in de Nederlandse duinen te optimaliseren.

In dit project zijn effecten van begrazing op bodemarthropoden onderzocht, waarbij deze in relatie zijn gebracht tot de biotische en abiotische variabelen in bodem en vegetatie. Daarnaast zijn op basis van langjarige monitoring-gegevens de effecten van begrazing op populatietrends geanalyseerd van dagvlinders, broedvogels, Zandhagedis en Konijn.

Het veldonderzoek is uitgevoerd in 24 duinterreinen waar begrazing als beheermaatregel wordt toegepast. Het onderzoek betreft dus geen graasexperiment, maar een patroonanalyse van de effecten van begrazing zoals deze vanaf de jaren '80 van de vorige eeuw tot nu wordt uitgevoerd. Daarnaast heeft het veldonderzoek aan bodem, vegetatie en bodemfauna zich gericht op relatief vlakke duingraslanden en niet op de steilere noord- en zuidhellingen.

2.2 Opbouw dataset van begraasde terreinen

Dit onderzoek kent twee onderdelen: een veldonderzoek en trendanalyses op basis van langjarige meetreeksen.

Het veldonderzoek is hoofdzakelijk vergelijkend van aard, waarin onbegraasde en begraasde plots paarsgewijs met elkaar worden vergeleken: ieder onbegraasde plot heeft een begraasde partner-plot die bij voorkeur niet meer dan 50 meter uit elkaar liggen, en nooit meer dan 250 meter uit elkaar. De plots liggen in hetzelfde deel van een duinterrein, maar zijn gescheiden door een buitenraster of een hek van een begrazingsexclosure.

Voor de trendanalyses zijn data uit langjarige monitoringsreeksen gebruikt die door PGO's zijn verzameld. Deels betreft het hier dezelfde en deels andere terreinen dan die van het veldonderzoek.

Opbouw dataset en uitvoering

De eerste stap in de projectuitvoering was het inventariseren van locaties van niet door gedomesticeerde dieren (hierna: grote grazers) begraasde terreindelen met vergelijkbare wel begraasde terreindelen. In totaal zijn voor 82 terreinen gestandaardiseerd begrazingsgegevens verzameld (Bijlage I).

In de eerste fase van het project zijn verdeeld over 24 duinterreinen 121 onderzoekslocaties vastgesteld, met in totaal 242 gekoppelde metingen tussen onbegraasde en begraasde plots. Hiervan bleken in de loop van het project 8 gepaarde plots niet bruikbaar. De analyses in dit rapport zijn derhalve gebaseerd op 113 zuivere gepaarde plots (226 meetpunten). De onderzoekslocaties liggen langs de gehele Nederlandse kust (zie figuur 3.3), grotendeels in gebieden waar al langer effecten van begrazing worden bepaald in het kader van EGM/OBN of inhoudelijk vergelijkbare onderzoeken (zie o.a. Van der Meulen et al. 1996, Kooijman et al. 2005, Assendorp 1990, Fijten en van Zutphen 2008 en Van Wingerden et al. 2001 & 2002).

De 226 gekoppelde metingen vonden plaats in proefvlakken van 20 x 20 m die een representatieve steekproef vormen van de omgeving. Hierbij dient opgemerkt te worden, dat alle proefvlakken in (vrijwel) vlak terrein zijn gekozen en dus geen beeld geven van de effecten van begrazing op noord- en zuidhellingen.

De proefvlakken zijn vier maal bemonsterd: in juli en november 2010, in april 2011 en augustus 2012. In juni 2011 zijn 15 extra plots bemonsterd middels dezelfde methode als in juli 2010, allemaal op voortplantingslocaties van de Kleine parelmoervlinder en Duinparelmoervlinder.

Per proefvlak is een groot aantal variabelen bepaald voor de vegetatiesamenstelling, vegetatiestructuur, bodem, microklimaat en diergroepen. In bijlage II staan de bepaalde variabelen per monsterronde uitgelicht. Een aantal variabelen zijn strikte verklarende variabelen (sturende factoren), terwijl andere variabelen zowel verklarend als een effectmeting kunnen zijn. Naast abiotische en biotische variabelen aan bodem en vegetatie zijn ook (semi-)kwantitatieve bemonsteringen uitgevoerd aan mieren en bodemfauna.

2.3 Relatie grote grazers met konijnen, broedvogels, zandhagedis en dagvlinders

In het kader van het Netwerk Ecologische Monitoring, een samenwerkingsverband tussen verschillende PGO's en het CBS in opdracht van het Ministerie van EZ, worden in Nederland diverse diergroepen op gestandaardiseerde wijze gemonitord.

Tellingen van Konijnen vinden plaats langs vaste routes op Texel, Vlieland, Terschelling, Ameland en een groot deel van de vastelandsduinen, met uitzondering van Zeeland. De routes lopen door alle typen duingebied. De langste reeksen zijn gestart in 1982 (Egmond). De ligging van de routes is vastgelegd in een GIS en kan eenvoudig worden gekoppeld aan andere gegevens.

Sinds 1984 heeft SOVON in een groot aantal proefvlakken een gestandaardiseerde monitoring van broedvogels lopen in de kustduinen, in het kader van het Broedvogel Monitoring Project (BMP). Voor de meeste proefvlakken zijn totale aantallen broedparen per soort per jaar beschikbaar, voor enkele gebieden is echter ook de exacte ligging van territoria vastgelegd. Dit detailniveau liet een betere koppeling met de konijnen- en begrazingsgegevens toe. Er is niet alleen aandacht besteed aan de effecten op broedvogels die karakteristiek zijn voor het open duin (zoals Tapuit, Blauwe Kiekendief, Boomleeuwerik, Wulp, Bergeend, Veldleeuwerik), maar ook op broedvogels van vergraste of struweelduinen (zoals Graspieper, Roodborsttapuit, Sprinkhaanzanger, Nachtegaal).

Sinds 1994 worden reptielen in Nederland gemonitord als onderdeel van het door de overheid geïnitieerde Netwerk Ecologische Monitoring (NEM). De Stichting RAVON coördineert het Meetnet Reptielen waarin vrijwilligers de data verzamelen. Vaste trajecten worden zeven keer per jaar onder geschikte omstandigheden bezocht waarbij alle waargenomen reptielen worden genoteerd op een formulier. Voor de zandhagedis in kustduinen betreft het 159 trajecten waarvan er 136 in de kalkrijke duinen liggen (ten zuiden van Bergen aan Zee). In de kalkarme duinen ten noorden van Bergen aan Zee liggen 11 trajecten en op de wadden liggen 12 trajecten. Van de 159 trajecten liggen er 76 geheel of gedeeltelijk binnen begrazingsgebieden, de overige 83 trajecten worden niet begraasd.

Voor de dagvlinders stammen de telgegevens uit het Landelijk Meetnet Vlinders. Er zijn gegevens van 228 telroutes gebruikt voor de jaren 1992-2012; voor de eerste jaren van het Meetnet 1990-1991 waren onvoldoende routes met verschillend beheer bruikbaar. Op 133 van de gebruikte routes worden alle soorten dagvlinders geteld, de overige 95 routes zijn soortgericht voor de zeldzame soorten.

2.4 Microklimaat

Voor de bepaling van de variatie in microklimaat als gevolg van begrazing is gebruik gemaakt van een warmtecamera. Per locatie zijn 6 foto's gemaakt vanaf 3,5 meter hoogte naar beneden gefotografeerd, altijd tegen de zon in om geen schaduw van de fotograaf of de camera in beeld te krijgen. Dit levert per foto een trapeziumvormig oppervlak op van $\pm 4 \text{ m}^2$ (figuur 2.2).

Per pixel is de stralingswarmte op 0.5 C° nauwkeurig vastgelegd. Alle foto's zijn eerst gestandaardiseerd door te corrigeren voor verschillen in vorm en grootte van pixels. Vervolgens zijn alle foto's gecorrigeerd voor de belangrijkste variabelen die

(verschillen in) microklimaat kunnen bepalen: datum, tijdstip en buitenluchttemperatuur.

Om verschillen in microklimaat te bepalen zijn de ruwe gegevens op verschillende manieren bewerkt:

Mean

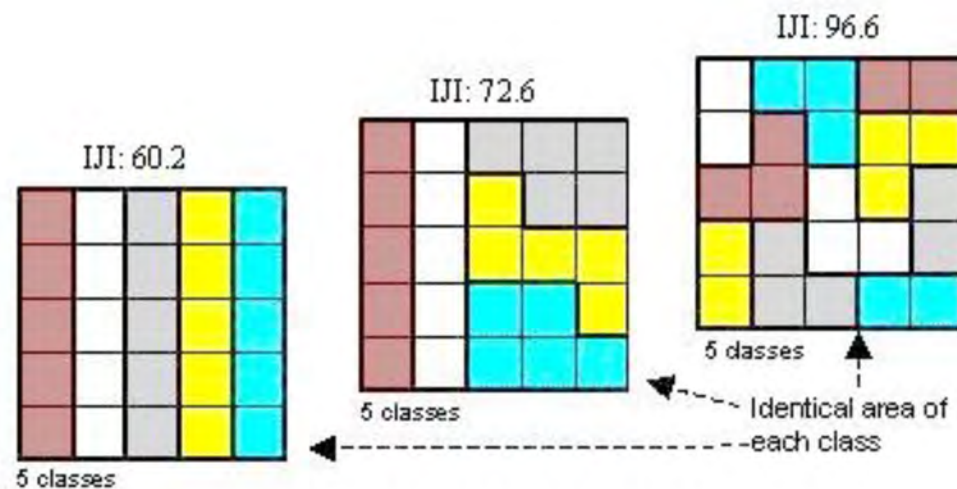
Dit is de gemiddelde temperatuur van de gestandaardiseerde foto. Een hogere 'mean' betekent simpelweg een gemiddelde warmer microklimaat.

Classified Interspersion and Juxtaposition Index (CJI)

De CJI is een maat voor zowel ruimtelijke configuratie (korrelgrootte van een patch) als de relatie tot de buurman van elke patch. Het is gebaseerd op onderstaande vergelijking:

$$IJI = \frac{- \sum_{i=1}^m \sum_{k=i+1}^m [(E_{ik}) * \ln(E_{ik})]}{\ln\left(\frac{m(m-1)}{2}\right)}$$

Waarbij m = aantal Temperatuurklassen en E_{ik} = de totale grenslengte tussen klasse i en klasse k



Figuur 2.1. Voorbeeld van Interspersion and Juxtaposition Index (IJI). In elk blok zijn er 5 klassen die alle met een even groot oppervlak vertegenwoordigd zijn. De IJI neemt toe naarmate de verdeling van de oppervlaktes per klassen complexer worden. Een aangepaste versie van deze methode, waarbij een meerwaarde wordt gegeven aan grenzen tussen klassen die sterk van elkaar verschillen (CJI) is in dit onderzoek gebruikt voor de analyse van variatie in microklimaat.

Figure 2.1. Example of the Interspersion and Juxtaposition Index (IJI). Each square contains 5 classes with identical areas of each class. The IJI increases when mosaic of different classes gets more complex. An alternative index in which borders between strongly divided classes are emphasized (CJI) is used in this study to analyse variation in microclimate.

De CJI is een aangepaste variant van de Interspersion and Juxtaposition Index (IJI: figuur 2.1), die de totale grenslengte tussen verschillende klassen berekent. In veldsituaties kennen temperatuurklassen uiteraard een duidelijke hiërarchie tot elkaar, van koele naar steeds warmere klassen. De IJI is daarom aangepast d.m.v. een wegingsfactor, waarbij ver uiteenliggende temperatuurklassen die aan elkaar grenzen een hogere weging krijgen dan temperatuurklassen die weinig van elkaar verschillen.

Deze wegingsfactor is uitgevoerd over de classificatie die over alle foto's genomen is. Met andere woorden; de weging is gebaseerd op de minimum waarde van alle foto's en de maximum waarde van alle foto's, en niet op het minimum en maximum van de foto in kwestie. CJI kan dus gezien worden als een maat van "functionele" temperatuurheterogeniteit, waarbij hogere waarden zowel een diversere temperatuurverdeling kunnen betekenen en/of een scherper verschillend temperatuurverloop over het vlak.

Range

Range (gebaseerd op de 'Estimated range of correlation of the Spherical variogram model') is een heterogeniteitsmaat die er van uit gaat dat een heterogeen microklimaat een kleinere 'estimated range of correlation' kent dan een homogeen microklimaat. Vertaald naar de praktijk betekent dit, dat een dier in een homogeen microklimaat zich verder moet verplaatsen (een grotere range moet hebben) om in een andere temperatuurklasse te komen dan in een heterogeen microklimaat. Een foto met in elke pixel een ander temperatuurklasse heeft in dit geval een range van 1, een foto met in elke pixel dezelfde temperatuurklasse heeft een range van 'oneindig'. Een nadeel is dus dat zeer homogene vlakken resulteren in sterke outliers: 2 foto's zijn daarom noodzakelijkerwijs uit de modelberekeningen gehouden.

2.5 Statistische toetsing

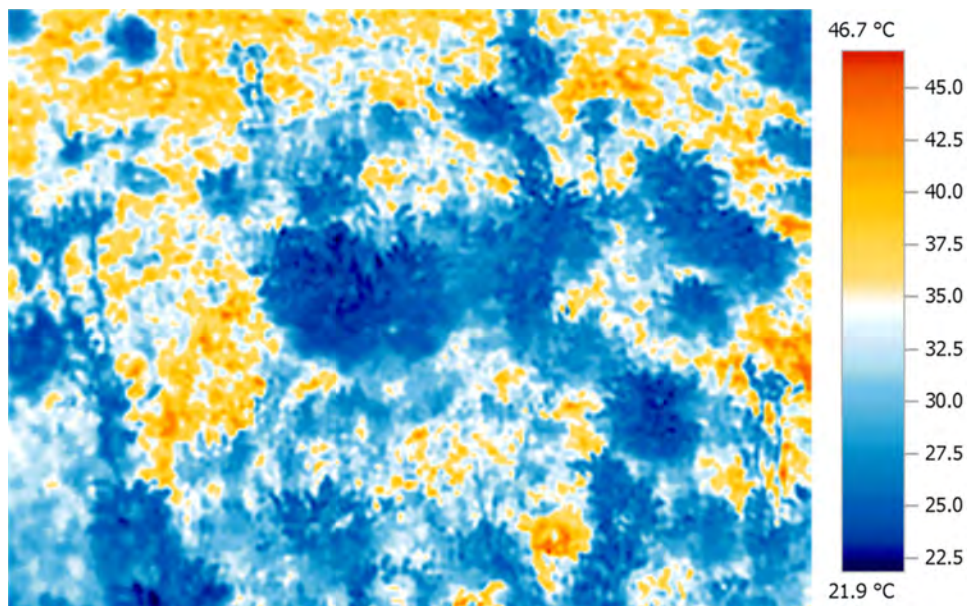
Aangezien de wijze van begrazing (samenstelling van de kudde, graasduur en GVE) significant verschil tussen het Renodunaal district en het waddendistrict zijn alle toetsen voor de veldmetingen voor de districten afzonderlijk uitgevoerd.

Verreweg de meeste data die in het veld zijn verzameld, zijn integer (percentages en tellingen) en bovendien niet normaal verdeeld, met uitzondering van een aantal bodemparameters. Daarnaast treedt er veel colineariteit op tussen verschillende parameters.

Voor de meeste toetsen zijn GLM methoden gebruikt, waarbij eerst alle plots binnen een district zijn getoetst op de factor wel/geen begrazing. Daarna zijn binnen de districten over alle begraasde plots graasintensiteitsmodellen gedraaid om te onderzoeken wat de invloed van graasdruk en graasduur is. In vrijwel alle gevallen waren de graas/onbegraasd modellen inferieur aan de graasintensiteitsmodellen.

In het Renodunaal district zijn GVE en Graasduur collineair en voor dit district zijn alle modellen los van elkaar gedraaid voor graasduur, GVE en "Graasdruk" (=GVE x Graasduur) als interferentie. In het Waddendistrict zijn GVE en Graasduur niet collineair en konden deze factoren en hun interactie telkens binnen één model worden gedraaid.

Bij elk model zijn eerst alle parameters getoetst op colineariteit. Een aantal parameters zijn per definitie zeer collineair (zoals Calcium en som Calcium+Magnesium; Nbodem, NO3 en NH4, etc.) en zijn daarom niet in het initiële model opgenomen. Vervolgens is meestal een Negative binomial regressie toegepast, want de data hebben veelal de vorm van een overdispersed poisson verdeling. Vervolgens zijn er Mixed models gedraaid vanwege de nested structure van de data (m.n. gebied). Ten slotte is er een model simplificatie toegepast, waarbij op basis van AIC de verschillende predictors die niet significant bijdragen aan de verklaring van de aangetroffen variatie, stap voor stap uit het model zijn verwijderd totdat er een 'minimum adequate model' overblijft. In de output van dit model is af te lezen welke predictors afzonderlijk en/of in interactie significant correleren geven voor de getoetste variabele.



Figuur 2.2. Voorbeeld van foto gemaakt met warmtecamera. Van elke pixel wordt de uitstralingstemperatuur tot op 0.5 °C nauwkeurig vastgelegd.

Figure 2.2 Example of picture taken with heat sensitive photo camera. Temperature of each pixel is shown with an accuracy of 0.5 °C.

3 Begrazing in Nederlandse kustduinen

3.1 Aantal terreinen en oppervlakte

Begrazing is de meest toegepaste beheermaatregel in de Nederlandse kustduinen. Een volledig overzicht van begraasde terreinen en de manier waarop begrazing als beheermaatregel wordt uitgevoerd, ontbrak echter bij de start van dit onderzoek. Daarom is bij alle beheerders van kustduinen informatie opgevraagd over de exacte oppervlakte en begrenzing van alle begraasde terreinen en de wijze waarop begrazing in deze gebieden wordt uitgevoerd. Van 82 terreinen zijn de basisgegevens beschikbaar gesteld (Bijlage I), waarbij voor 73 van deze terreinen de gegevens volledig en consistent waren. Uit de set van 73 terreinen is een selectie gemaakt van 24 terreinen waarin in 2010, 2011 en 2012 veldonderzoek is uitgevoerd om de effecten van begrazing op duingraslanden en de daar aanwezige fauna te onderzoeken.

De totale oppervlakte van de 84 begraasde terreinen is 12.120 ha, wat overeenkomt met 32% van het totale Nederlandse duinareaal (39.000 ha; CBS, PBL, Wageningen UR, 2008). Deze oppervlakte begraasd terrein is niet willekeurig verdeeld over het Nederlandse kustduingebied. In de begraasde duinterreinen is duingrasland (habitattype Grijze duinen H2130) sterk vertegenwoordigd; naar schatting wordt meer dan 60% van de duingraslanden begraasd. Onbegraasde duinterreinen bestaan relatief veel uit (dynamische) zeereepduinen, duinbossen, gesloten duinstruweel, open water en waterwingebieden. Hoewel er in het overzicht enkele (kleine) begraasde duinterreinen ontbreken, betreft de informatie in ieder geval meer dan 95% van het totale oppervlak aan begraasd duingebied in Nederland. Het geeft daarmee een zeer goed beeld van de wijze en de omvang waarmee begrazing in de afgelopen decennia is uitgevoerd.

3.2 Begrazingsvormen

Begrazing wordt op veel verschillende manieren en ook steeds vaker toegepast (figuur 3.1), zowel met betrekking tot graasdruk, type grazer(s) als periodiciteit. De keuze voor een bepaalde vorm van begrazing is afhankelijk van verschillende factoren, zowel ecologische factoren (oppervlakte en abiotische omstandigheden van het terrein, specifieke natuurdoelen) als antropogene factoren (cultuurhistorie, persoonlijke voorkeur van beheerders, lokaal aanbod van vee). In deze paragraaf worden de verschillende factoren onafhankelijk van elkaar beschreven voor de Nederlandse kustduingebieden, waarbij telkens gecontroleerd wordt of de 24 terreinen die in deze studie zijn onderzocht een goede afspiegeling vormen van de landelijke situatie.

Graasdruk

De graasdruk in een terrein wordt in eerste instantie bepaald door de oppervlakte van het terrein en het aantal grazers dat wordt ingezet. Om een vergelijking op jaarbasis te maken, moet gecorrigeerd worden voor het aantal maanden per jaar dat de grazers worden ingezet en voor de lichaamsgrootte van de ingezette grazers. Om graasdruk vergelijkbaar te maken is deze omgerekend naar 'Groot-Vee-Eenheden' (GVE) door te corrigeren voor het gemiddelde lichaamsgewicht van het type grazer naar het standaardgewicht van 1 volwassen koe of paard (voor gebruikte GVE equivalenten per grazer zie Bijlage III).

Van de 73 duinterreinen waarvoor volledige gegevens beschikbaar zijn, schommelt de graasdruk tussen 0.03 en 0.72 GVE/ha/jaar (Bijlage I). De graasdruk kent geen normale verdeling en heeft meer uitschieters naar een hoge graasdruk dan naar een

lage graasdruk. In dit geval is het inzichtelijker om niet de gemiddelde graasdruk, maar de meest toegepaste graasdruk (de mediaan) te berekenen; deze ligt op 0.14 GVE/ha/jaar. In de 24 geselecteerde onderzoeksgebieden bedraagt de mediane graasdruk 0.13 GVE/ha/jaar wat goed overeenkomt met de mediane graasdruk in de 73 gebieden.

Type grazers

In duingraslanden blijkt met een grote verscheidenheid aan typen grazers te worden begraasd, waarbij zowel soort, ras en leeftijd meespelen. In totaal zijn er door beheerders 19 'typen' grazers genoemd voor de 73 terreinen, die onder te verdelen zijn in 4 hoofdcategorieën (tussen haakjes de door de beheerders genoemde 'typen'):

- Runderen (Koe, Schotse hooglander, Hereford runderen, runderen, pinken, Galloway runderen, bontvee, Charolais runderen)
- Paarden (Paarden, pony's, IJslandse pony's, Shetlanders, Exmoor pony's, Konikpaarden)
- Schapen (Schapen, Soay schapen, Blackface schapen)
- Geiten (geiten, landgeiten)

Het al dan niet specifiek noemen van soort en/of ras maakt het lastig om graasvormen met elkaar te vergelijken, omdat zowel grootte als gedrag tussen rassen sterk kunnen variëren. Bovendien blijkt ook bij de beheerder niet altijd duidelijk met welk type grazer precies wordt gewerkt; benamingen als 'beesten', 'dieren' en 'onbekend' zijn niet meegenomen in de analyse.

Runderen en de combinatie rund+paard wordt veel vaker ingezet voor begrazing dan schapen en paarden. Dit is ook terug te zien in de verdeling van de 24 duinterreinen die in deze studie zijn onderzocht. Bovendien blijkt een verschillende voorkeur voor graasstype te bestaan tussen duinzones (figuur 3.2). Dit heeft vooral te maken met de voorkeur voor schapenbegrazing op de Wadden, die deels historisch geënt is. In kalkrijke delen van het Renodunaal district wordt significant vaker met runderen begraasd maar minder met de combinatie van rund+schaap. In het Waddendistrict geldt het tegenovergestelde: minder begrazing met runderen maar vaker met rund+schaap. In de ontcalcite delen van het Renodunaal district wordt significant minder vaak met paarden begraasd dan in de andere duinzones.

Hoewel elk type grazer zich anders gedraagt, en daarbij een eigen rol vervult in een ecosysteem (zie o.a. Van Wieren 1995, Wallis de Vries et al. 1998) kon in de meeste analyses geen onderscheid in type grazer worden gemaakt, omdat deze factor een sterke colineariteit vertoont met graasdruk en district (zie figuur 3.2 en § 3.4). Alleen bij de trendanalyses van broedvogels en dagvlinders is naar de invloed van diverse typen grazers gekeken. Welke graasypen zijn gebruikt, verschilt per analyse afhankelijk van de verschillende terreinen die in de analyse gebruikt konden worden. Hierbij is telkens een balans gevonden tussen enerzijds diversiteit aan grazerypen en anderzijds een voldoende grote steekproef van duinterreinen om mee te kunnen rekenen.

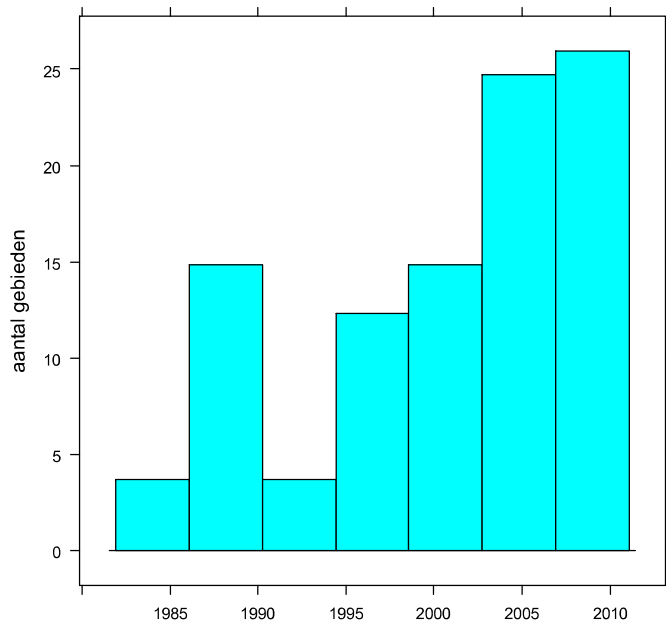
Graasperiode

Van alle 73 terreinen wordt ruim 75 % jaarrond begraasd, de overige terreinen kennen een seizoensbegrazing of worden onregelmatig met een tijdelijke kudde begraasd. Voor het veldonderzoek geldt dat 21 van de 24 gebieden jaarrond worden begraasd (91%). Het type grazer en de graasperiode zijn niet onafhankelijk van elkaar. Paarden en de combinatie rund + schaap worden vrijwel altijd jaarrond ingezet. Als er alleen met rund wordt begraasd, worden deze in 50% van de terreinen jaarrond ingezet, in de andere terreinen 2 tot 8 maanden per jaar. In terreinen waar met zowel rund als paard wordt begraasd, worden de dieren iets vaker dan 50% jaarrond ingezet. Door het geringe aantal terreinen met seizoensbegrazing is het niet mogelijk eventuele verschillende effecten van jaarrond-begrazing en seizoens-begrazing statistisch van elkaar te scheiden. In deze studie is de graasdruk per jaar wel gecorrigeerd voor de lengte van de graasperiode.

Startjaar van begrazing

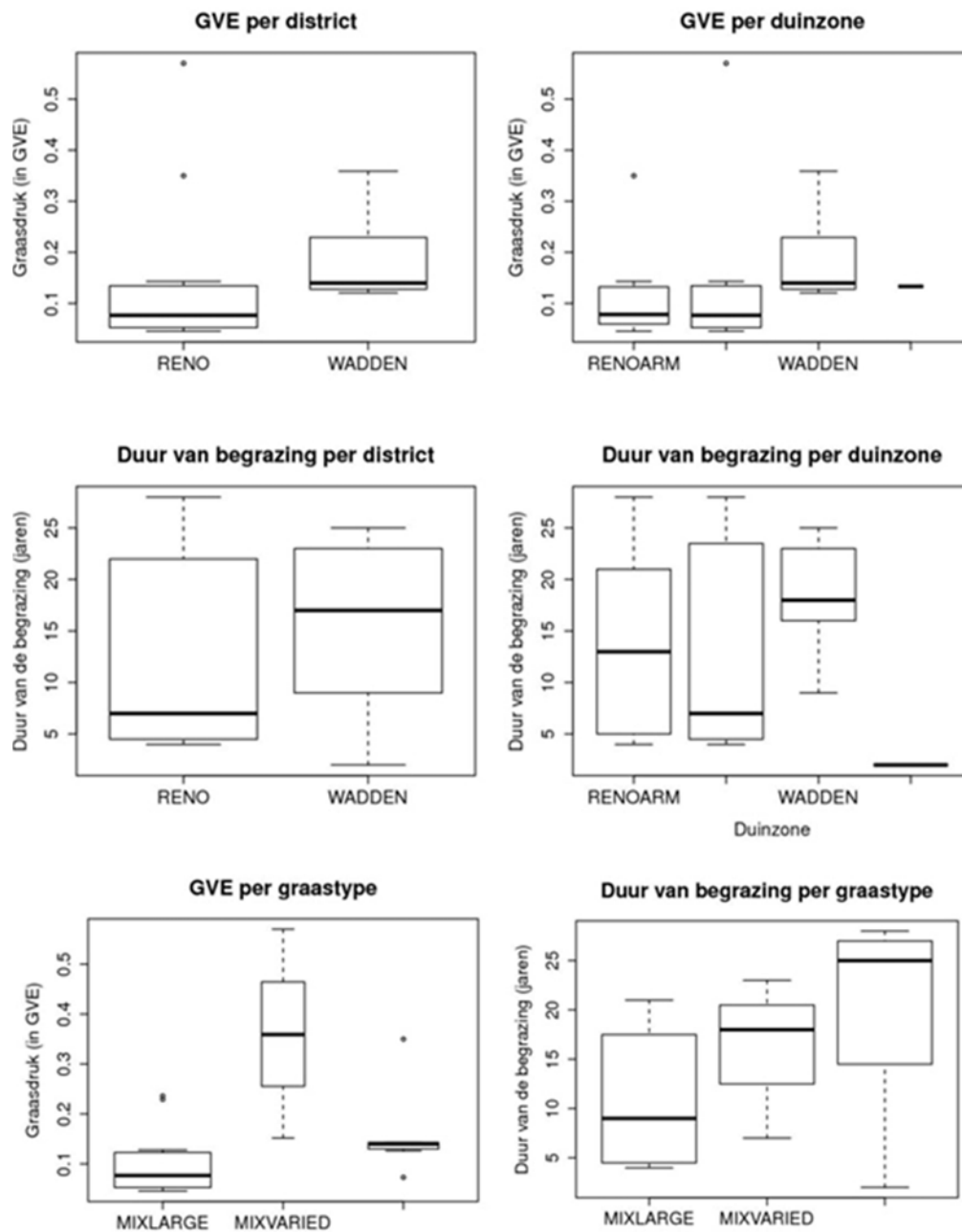
Hoewel de Nederlandse kustduinen al eeuwenlang voor agrarische doeleinden met vee worden begraasd, wordt begrazing ten behoeve van natuurbeheer pas in de laatste 30 jaar ingezet. Vóór 1983 werden er slechts in 5 van de 73 gebieden grazers ingezet. Voor de Westduinen (Zeeland) werd als aanvangsjaar 1200 gegeven, voor De Groede en het Groene Strand op Terschelling ± 1900, en in 3 gebieden in Noord-Holland werd

in de jaren '40 van de 20^{ste} eeuw gestart met begrazing. De eerste terreinen die in het kader van natuurbeheer in begrazing werden genomen zijn de Zeepeduinen op Schouwe-Duiveland (1983) en het Eiland van Rolvers in de Amsterdamse Waterleidingduinen (1985). Na 1985 nam begrazing van kustduinen, zoals ook in het binnenland van Nederland, een grote vlucht (figuur 3.1), veelal nadat de verruigende effecten van stikstofdepositie duidelijk tot uiting kwamen. Daar kwam in 1990 het wegvallen van begrazing door konijnen bij, ten gevolge van decimering van de populaties door RHD. Voor de in dit onderzoek geselecteerde 24 duinterreinen ligt het startjaar geleidelijk verdeeld tussen 1983 en 2009.



Figuur 3.1. Aantal duinterreinen verdeeld in klassen per startjaar van begrazing. In 2011 vindt al in meer dan 80 Nederlandse duinterreinen begrazing plaats, met een totale oppervlakte van 12.120 hectare. Dit is $\pm$ 32% van het totale Nederlandse duingebied.

Figure 3.1. Number of dune areas in classes of introduction of large herbivores. In 2011 more than 80 Dutch dune areas are grazed with large herbivores regarding 12.120 hectares ($\pm$ 32% of total dune area).

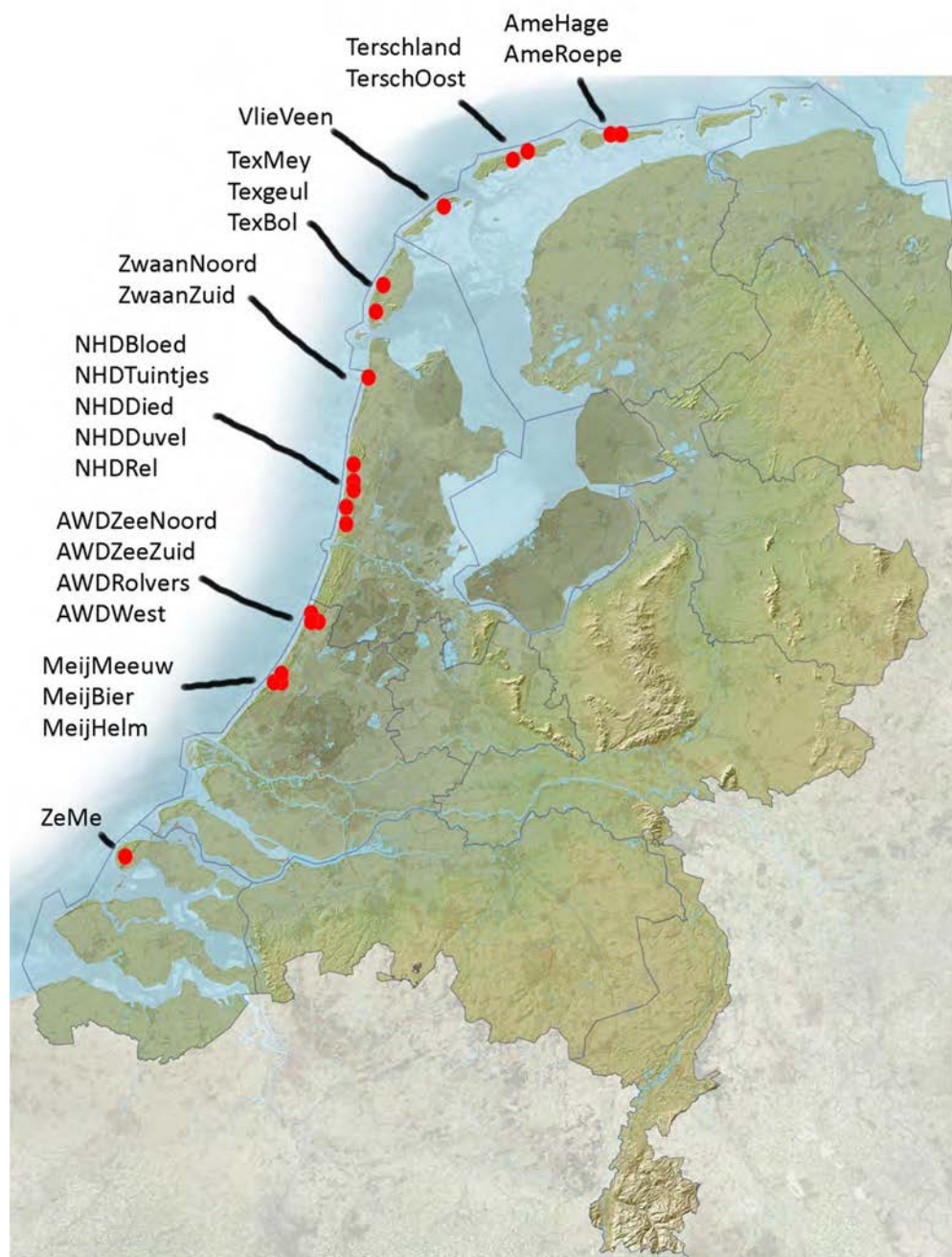


Figuur 3.2. Colineariteit van graasdruk, duindistrict, duinzone en type grazer. Vanwege de sterke colineariteit kunnen in veel gevallen de verschillende factoren niet los van elkaar geanalyseerd worden.

Figure 3.2. Colinearity between grazing pressure, dune district and composition of the herd. Because of this strong colinearity many factors cannot be analysed separately.

3.3 Correlaties tussen duinzone, graasdruk en graasduur

Er bestaan significante verschillen in zowel graasdruk als het startjaar van begrazing – en daarmee de totale graasduur in jaren – tussen de drie onderscheiden duinzones (tabel 3.1). De gegeven waarden in deze paragraaf betreft de medianen. In het Waddendistrict wordt met $0.14 \text{ GVE ha}^{-1} \text{ jaar}^{-1}$ begraasd, wat significant hoger is dan in Renodunaal kalkrijk ($0.08 \text{ GVE ha}^{-1} \text{ jaar}^{-1}$). Ook het aantal jaar dat begraasd wordt, verschilt tussen de duinzones. In het Waddendistrict wordt al 17.0 jaar begraasd, wat significant langer is dan in Renodunaal kalkrijk (13.3 jaar) en Renodunaal ontkalkt (11.5 jaar). De reden achter deze verschillen ligt waarschijnlijk in het feit dat duingraslanden van het Waddendistrict N-gelimiteerd zijn (P is vrij beschikbaar), waardoor effecten van atmosferische N-depositie eerder en sterker optreden dan in de Renodunale duinen die P-gelimiteerd zijn (P wordt hier vastgelegd door Ca; Kooijman & Besse, 2002). Terreinbeheerders in het Waddendistrict hebben dus eerder en sterker met vergrassing te maken gekregen dan hun collega's in het Renodunaal district, en zijn eerder met begrazing begonnen en met hogere graasdruk.



Figuur 3.3 Overzicht van de ligging van de 24 gebieden. Voor betekenis van de afkortingen zie tabel 3.3.

Figure 3.3. Overview of all 24 dune areas used in this study. Codes are explained in table 3.3.

3.4 Conclusies

Tussen duinzones (Renodunaal kalkrijk, Renodunaal ontkalkt en Wadden) wordt gedeeltelijk met andere grazertypen begraasd. Bovendien zijn er tussen duinzones verschillen in graasdruk en in aantal jaren dat gebieden in begrazing zijn. Omdat deze drie factoren (deels) duinzone-specifiek zijn, worden analyses waarbij effecten van begrazing op flora en fauna bemoeilijkt.

De keuze van 24 duinterreinen die voor deze studie zijn geselecteerd uit de 78 terreinen waarvan begrazingsgegevens voorhanden waren, vormen voor alle variabelen een goede afspiegeling van de manier waarop begrazing in de Nederlandse kustduinen wordt ingezet. Alleen niet jaarrond begraasde terreinen zijn licht ondervertegenwoordigd in de selectie. Dit zijn meest kleinere terreinen waar geen goede locatie aanwezig is om een begraasde en onbegraasde onderzoeksplot te plaatsen.

Table 3.1 Karakteristieken van 24 deelgebieden die zijn gebruikt in het veldonderzoek. Duur = Graasduur per jaar (1 = jaarrond). Alle plots liggen vlak of op een zuidhelling van maximaal 10%, waarbij de hellingshoek van de behandelde plot en de controleplot altijd overeenkomt.

Table 3.1. Characteristics of all 24 dune areas used in this study. Duur = grazing period per year (1 = all year); All plots are situated on horizontal or slightly exposed southern slopes (max 10%), always with similar exposure of grazed plot and control plot.

Gebied	# plots	grazertype	Duur	periode	begraasd vanaf	GVE/ha/jr	ha	beheerder	afkorting
Zeepeduinen + Meeuweduinen	20	paard	1		1983	0.143	300	NM + SBB	ZeMe
Meijndel Helmduinen	10	rund - paard	1		1992	0.080	125	Dunea	MeijHelm
Meij/Helm konijnexclosures	4	rund - paard	1		1992	0.080	-	Dunea	MeijHelm
Meijndel Meeuwenhoek	10	rund - paard	1		2004	0.077	473	Dunea	MeijMeeuw
Meijndel Bierlap	2	rund - paard	1		1989	0.077	473	Dunea	MeijBier
AWD Westhoek	10	rund - schaap	1		2004	0.570	115	Waternet	AWDWest
AWD Zeeveld Zuid	6	rund	0.5	feb-juli	1996	0.033	90	Waternet	AWDZeeZuid
AWD Rolvers	10	rund	1		1985	0.126	37	Waternet	AWDRolvers
AWD Zeeveld Noord	10	rund	0.5	aug-jan	1988	0.073	123	Waternet	AWDZeeNoord
NHD Rellen	6	rund	1		1992	0.122	65	PWN	NHDSRel
NHD Duvelshoek	10	rund	1		2005	0.350	23	PWN	NHDDuvel
NHD Diederik	10	rund - paard	1		1995	0.175	57	PWN	NHDDied
NHD Bloedweg Egmond	10	rund - paard	1		2007	0.046	1160	PWN	NHDBloed
NHD tuintjes Egmond	10	rund - paard	1		2006	0.060	875	PWN	NHDTuintjes
Zwanenwater zuid	10	rund	1		1991	0.140	270	NM	ZwaanZuid
Zwanenwater noord	10	rund	1		2005	0.140	270	NM	ZwaanNoord
Texel Geul	10	rund - paard	1		1995	0.128	250	SBB	TexGeul
Texel Bollekamer	10	rund - paard	1		1995	0.123	300	SBB	TexBol
Texel Muy 3	10	rund	1		2009	0.133	150	SBB	TexMuy
Vlieland Vallei van het Veen	10	rund - schaap	1		1993	0.152	220	SBB	VlieVeen
Terschelling Landerumerheide	10	paard	1		1988	0.359	22	SBB	TerschLand
Terschelling Oosterend	8	rund - paard	0.8	juni-mrt	2002	0.229	100	SBB	TersOost
Ameland Jan Roepeheide	10	rund - schaap	1		1990	0.236	42	SBB	AmeRoepe
Ameland Hagedoornveld	10	rund - paard	1		2002	0.121	120	SBB	AmeHage

4 Invloed op bodem en nutriënten in het systeem

4.1 Inleiding

In een ecosysteem zijn de structuur en chemie van het substraat belangrijke factoren die de ecologische processen sturen (zie ook figuur 1.1). De eigenschappen van het substraat bepaald grotendeels in welke mate voedingstoffen en vocht beschikbaar zijn voor planten. Deze planten zorgen vervolgens voor een opbouw van een organische bodem en nemen hierdoor langzaam een steeds belangrijkere rol in bij de aansturing van het ecosysteem.

Begrazing kan op meerdere manieren invloed uitoefenen op de beschikbaarheid van voedingstoffen in het systeem, waarbij de verschillende processen niet altijd goed van elkaar te scheiden zijn. Zo zorgt graasdruk zowel voor een afname van plantbiomassa en daarmee een verminderde strooiselinput, maar ook voor een warmer microklimaat waarin mineralisatieprocessen sneller kunnen verlopen. Daarnaast kan begrazing zowel direct (hergroei na vraat) als indirect (terugkoppeling van de bodem) de chemische samenstelling van planten beïnvloeden.

Uit eerder onderzoek is al gebleken dat verschillen in kalk, ijzer en organisch stof in duinbodems een grote invloed hebben op de beschikbaarheid van fosfaat (P) (o.a. Kooiman *et al.* 1995, 1998, 2005, 2009 en 2013). Zowel de herkomst van het moedermateriaal (Renodunaal versus Waddendistrict) als de ouderdom van de duinen (natuurlijke uitloging en opbouw van organisch materiaal) bepalen daarmee in sterke mate of P (co)limiterend is voor planten. Indien P niet limiterend is, zal een hoge depositie van stikstof (N) eerder tot verruiging met hoge grassen leiden. Dit is het geval in de duinen van de Waddeneilanden waar relatief weinig Ca en Fe in de bodem aanwezig zijn en P dus in hoge mate beschikbaar. Dit is waarschijnlijk ook de reden dat er in het Waddendistrict significant langer en met een zwaardere druk wordt begraasd dan in het Renodunaal district.

In dit hoofdstuk worden de effecten van begrazing op de bodemdichtheid en de chemische eigenschappen van de bodem onderzocht. De resultaten uit dit hoofdstuk vormen een belangrijke onderbouwing voor de effecten van begrazing op de vegetatie die is beschreven in hoofdstuk 5.

4.2 Analyse

Aangezien zowel de graasdruk (GVE/ha/jaar) als de graasduur (aantal jaar dat begrazing wordt ingezet) als de samenstelling van de kuddes verschillen tussen het Waddendistrict en het Renodunaal district zijn de datasets van deze twee districten apart geanalyseerd.

Ten eerste is voor alle bodemvariabelen getoetst of begrazing invloed heeft of niet (GLM: factor = begrazing ja/nee). Daarna zijn er hypothesen opgesteld over hoe verschillende factoren elkaar kunnen beïnvloeden. Deze mogelijke interacties zijn getoetst. Aangezien graasstype (samenstelling van de kudde), graasduur en graasdruk sterk met elkaar samenhangen, kunnen de afzonderlijke effecten niet uit elkaar worden getrokken. Daarnaast zijn in de meeste gevallen de data niet normaal verdeeld. Voor de analyses is daarom gekozen voor Generalized Mixed Lineair Models met Poissonverdeling of Negative Binomial verdeling.

Een deel van deze gegevens is in de eerste fase van dit project op een andere manier statistisch geanalyseerd (Van Oosten *et al.* 2012). Waar relevant wordt naar de resultaten van deze eerdere toetsing gerefereerd.

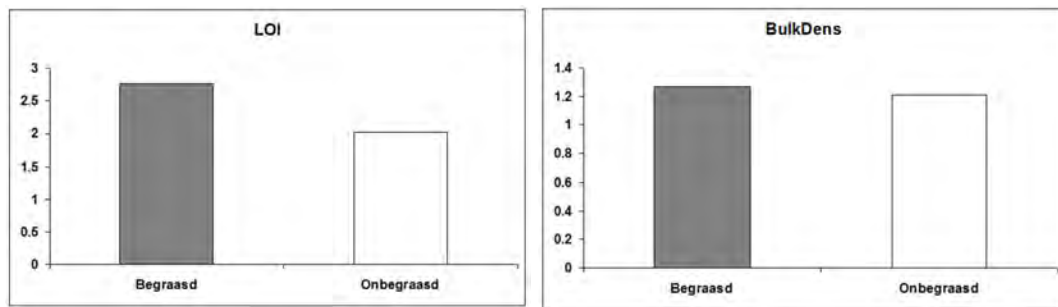
4.3 Bodemverdichting en organisch stof

Bij het inzetten van vee kan door betreding bodemverdichting optreden. De kans op bodemverdichting is het grootst wanneer er een relatief grote fractie fijn bodemmateriaal aanwezig is, zoals klei, leem of (in het geval van duinbodems) organisch stof. Grove zandige bodems kunnen nauwelijks worden aangedrukt, waardoor de bodemverdichting van jonge duinbodems niet wordt verwacht.

In het Waddendistrict is het gewichtspercentage organisch stof gehalte in de bodem in begraasde plots hoger (2,7%) dan in onbegraasde plots (2,0 %) (figuur 4.1). Ook de dichtheid van de bodem is hier in begraasde plots (1,24 g/cm³) significant hoger dan in onbegraasde plots (1,21 g/cm³). Het is echter niet waarschijnlijk dat dit kleine verschil in bodemdichtheid ecologisch relevant is.

In het Renodunaal district verschilt het gewichtspercentage organisch stof (uitgedrukt in Loss on Ignition: LOI) niet tussen begraasde en onbegraasde plots. Ook treedt er in dit district geen bodemverdichting op als gevolg van betreding.

Uit eerdere analyses van deze gegevens (Van Oosten *et al.* 2012) bleek al dat in onbegraasde plots de bulkdichtheid bij hogere organische stofgehalten lager is dan bij lage organische stofgehalten, als gevolg van de veel lagere dichtheid van organische stof dan van zand. In begraasde plots verdwijnt dit verschil echter voor een groot deel, omdat de bodem door vertrapping wordt verdicht. Het is niet duidelijk of de hogere percentages van organische stof in begraasde plots in het Waddendistrict alleen het gevolg zijn van verdichting van de bodem of dat betreding ook actief meer organisch materiaal vanuit de vegetatie en strooisellaag in de bodem brengt.



Figuur 4.1. Verschil in percentage organisch stofgehalte (LOI) en bodemdichtheid (bulk density) in bodems van begraasde en onbegraasde plots in het Waddendistrict. Beide verschillen zijn significant. In het Renodunaal district werden geen significante verschillen gevonden.

Figure 4.1. Statistically significant difference in percentage of organic matter (LOI) and bulk density of the soil in grazed and ungrazed plots in dunes of the Waddendistrict. In the Renodunaal district no significant differences were found.

4.4 Beschikbaarheid van stikstof en andere nutriënten

Een belangrijke reden om begrazing in te zetten is om verruiging tegen te gaan, deels veroorzaakt door een hoge stikstofdepositie. Hoewel begrazing nauwelijks leidt tot een afvoer van nutriënten uit het systeem (tenzij dit langdurig wordt uitgevoerd met een gestuurde kudde die 's avonds uit het terrein wordt gehaald) kan de maatregel lokaal wel gevolgen hebben voor de beschikbaarheid van nutriënten, zoals stikstof. In deze paragraaf wordt onderzocht in hoeverre stikstof en andere nutriënten meer of minder beschikbaar komen als gevolg van begrazing.

4.4.1 Beschikbaarheid nutriënten in de bodem

In het rapport van de eerste fase van dit onderzoek (Van Oosten *et al.* 2012) is uitvoerig gekeken naar verschillen in de beschikbaarheid van nutriënten in de bodem van de begraasde en onbegraasde plots. Hieruit kwam naar voren dat begrazing nauwelijks invloed heeft op de bodemchemie en de hoeveelheid nutriënten zoals deze vaak wordt gemeten, namelijk als momentopname in het groeiseizoen. Wanneer de gegevens met een rangordetoets werden geanalyseerd, bleek dat er een trend is naar een iets hogere beschikbaarheid van P in begraasde gebieden en een hogere beschikbaarheid van NH₄ (en daarmee ook van totaal N) in organisch stof rijke begraasde delen van het Waddendistrict. De verschillen zijn echter zo klein dat deze binnen districten en zelfs binnen duinterreinen volledig wegvallen in de natuurlijke variatie tussen plots.

Op basis van deze resultaten is in de tweede fase meer specifiek onderzoek uitgevoerd naar de nutriëntencyclus in het duinterrein en de manier waarop deze door begrazing wordt beïnvloed. Hiervoor is zowel gekeken naar de mineralisatiesnelheid als naar de hoeveelheid nutriënten in de vegetatie en strooisellaag.

4.4.2 Mineralisatie en beschikbaarheid van stikstof

De mineralisatie in de bodem is bepaald aan de hand van incubatie-experimenten waarbij bodemonsters uit begraasde en uit onbegraasde gebieden gedurende 28 dagen in een warme, vochtige ruimte zijn geplaatst. Zowel voor als na deze behandeling zijn zowel de hoeveelheid totaal mineraal N en de fracties NH₄ en NO₃ bepaald. In principe kan in zowel Renodunaal district als in Waddendistrict de mineralisatie toenemen door begrazing omdat de licht en warmtecondities gunstiger worden en mest sneller omgezet kan worden dan strooisel. Aan de andere kant treedt ook lokaal verarming op door lagere strooiselininput.

In eerste instantie is voor het Renodunaal district en het Waddendistrict afzonderlijk geanalyseerd of er een verschil is in totaal N, NO₃ en NH₄ tussen begraasde en onbegraasde plots (tabel 4.1). Hieruit blijkt dat in het Renodunaal district geen enkel effect van begrazing optreedt. In de kalkarme bodems van het Waddendistrict leidt begrazing echter tot remming van de nitrificatie. Hieraan gekoppeld is ook de hoeveelheid NH₄ in begraasde delen hoger in relatie tot NO₃. De totale hoeveelheid mineraal N in de verse en in de geïncubeerde monsters is echter lager in begraasde gebieden.

Vervolgens is voor alle begraasde gebieden met behulp van een mixed-model geanalyseerd of graasdruk (GVE) en graasduur (aantal jaar begrazing) invloed hebben op de mineralisatiesnelheid, of dat andere factoren hierin een belangrijkere rol spelen. In tabel 4.2 zijn de resultaten van deze toets samengevat. Ook hieruit blijkt dat begrazing in beide districten geen invloed heeft op de mineralisatiesnelheid. Wel is er een positieve invloed van een hoog stikstofgehalte in het strooisel (beide districten), een lage C:N-ratio en een goede buffering van de bodem, terwijl een hoog organisch stofgehalte negatief is gecorreleerd met mineralisatiesnelheid (alleen Renodunaal district).

Tabel 4.1. Verschil in mineralisatie, nitrificatie en stikstoffracties in de bodem tussen begraasde en onbegraasde plots in het Renodunaal district en het WD. B = begraasd, O = onbegraasd; T0 = voorafgaand aan incubatie; t28 = na 28 dagen incubatie. NS = niet significant. (Linear mixed-effects model)

Table 4.1 Differences in mineralisation, nitrification and nitrogen concentrations in the soil of grazed and ungrazed plots in Renodunaal district and Waddendistrict. B = grazed, O = ungrazed; T0 = before incubation; t29 = after 28 days incubation. NS = non-significant (Linear mixed-effects model)

Variabele	Renodunaal district	Waddendistrict
N totaal op T0	NS	B<O p=0.011
N totaal op T28	NS	B<O p=0.045
NH4:NO3 ratio T0	NS	B>O p=0.039
Netto mineralisatie	NS	NS
Nitrificatie (NH4 → NO3)	NS	B<O p=0.046

Tabel 4.2. Invloed van graasdruk, graasduur en andere factoren op mineralisatiesnelheid in het Renodunaal district en het Waddendistrict (toets: Mixed Linear Model). Alleen factoren die significant bijdragen aan de verklaring voor verschillen in mineralisatiesnelheid zijn weergegeven. Getoetste factoren: graasdruk (GVE), graasduur, vegetatiehoogte, organisch stofgehalte (LOI), buffering (tot MEQNaCl), C-gehalte strooisel, N-gehalte strooisel.

Table 4.2 Effect of grazing pressure, years of grazing and other factors on mineralisation in Renodunaal district and Waddendistrict (Mixed Linear Model). Only significant factors are shown. Factors tested: grazing pressure (GVE), years of grazing, vegetation height, organic soil matter (LOI), total buffering capacity (MEQNaCl) and C and N content of litter (strooiC and strooiN).

Begraasde plots Renodunaal	Estimate	Std. Error	T value
Intercept	0.29020	0.2389	1.214
LOI	-0.04577	0.01204	-3.803
MeqNaCl	0.00018	0.00006091	3
StrooiC	-0.00002	6.673E-06	-2.772
StrooiN	0.00078	0.0001793	4.268
Alle plots Renodunaal			
(Intercept)	0.38161	0.01948	19.59
Begraasde plots Wadden			
(Intercept)	0.33194	0.06336	5.239
Alle plots Wadden			
(Intercept)	-0.15651	0.2157005	-0.726
StrooiN	0.00063	0.0002311	2.709

4.5 Plantbiomassa en kwaliteit

Zoals uit bovenstaande resultaten blijkt, heeft begrazing vrijwel geen invloed op de beschikbaarheid van nutriënten in de bodem en alleen in het Waddendistrict een invloed op de beschikbaarheid van stikstof door een remming van de nitrificatie. De mineralisatie wordt echter wel beïnvloed door de C en N gehaltes van het strooisel. Verwacht wordt dat de grootste effecten van begrazing op de nutriëntenkringloop veroorzaakt worden door de verwijdering van staande biomassa en strooisel en in mindere mate een verandering in kwaliteit (chemische samenstelling) van deze vegetatie.

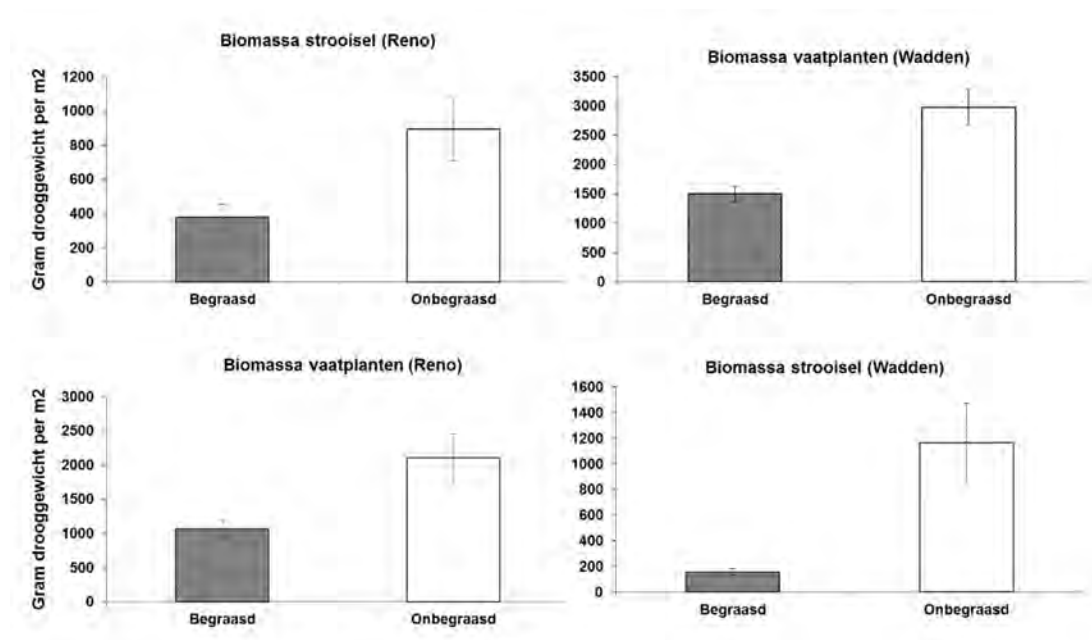
4.5.1 Plantbiomassa

Ten eerste is getoetst wat het effect van begrazing is op de biomassa aan staande vegetatie en strooisel per vierkante meter. Zowel in het Renodunaal district als in het Waddendistrict blijkt dat begrazing tot een sterke afname van de staande vegetatie en strooisel leidt (tabel 4.3, figuur 4.2). Voor mossen en ondergrondse wortelbiomassa is er geen significant effect van begrazing.

Tabel 4.3 Effect van begrazing op biomassa van staande vegetatie en strooisel in Renodunaal district en WD. B = begraasd, O = onbegraasd.

Table 4.3 Effect of grazing on biomass of standing crop and litter in Renodunaal district and Waddendistrict. B = grazed, O = ungrazed

	RD	WD
Biomassa vaatplanten	B<O p<0.001	B<O p<0.001
Biomassa strooisel	B<O p<0.001	B<O p<0.001
Biomassa mossen	NS	NS
Biomassa wortels	NS	NS



Figuur 4.2. Effect van begrazing op biomassa van vaatplanten en strooisel in het Renodunaal district en het Waddendistrict. Alle effecten zijn significant (zie tabel 4.3).

Figure 4.2. Effect of grazing on biomass of standing crop and litter in Renodunaal district and Waddendistrict. All effects are significant.

4.5.2 Plantkwaliteit

Van zowel de bovengrondse staande grasvegetatie (kruiden zijn niet bemonsterd) als van de strooisellaag is de chemische samenstelling bepaald. Verwacht werd dat door begrazing meer hergroei van vers plantenmateriaal optreedt en dat de mineralisatie en nitrificatieprocessen sneller zouden zijn, wat tot hoger N en P waarden in planten leidt. In zowel strooisel als bovengrondse levende biomassa blijkt echter geen verschil in chemie tussen begraasde en onbegraasde plots op te treden (tabel 4.4 en 4.5).

Tabel 4.4 Verschillen in plantchemie ($\mu\text{mol}/\text{gram}$ drooggewicht) van grassen tussen begraasde en onbegraasde plots in het Renodunaal district en het Waddendistrict.

Table 4.4 Differences in plant chemistry ($\mu\text{mol}/\text{gram}$ dry weight) of grasses between grazed and ungrazed plots in Renodunaal district and Waddendistrict.

	Renodunaal district			Waddendistrict		
	onbegraasd	begraasd		onbegraasd	begraasd	
N%	1,64	1,69	NS	1,70	1,66	NS
C%	47,03	46,89	NS	47,73	47,41	NS
C:N-ratio	29,38	28,13	NS	28,72	29,43	NS
P%	1,28	1,29	NS	1,40	1,45	NS
N:P-ratio	13,67	13,80	NS	12,84	11,91	NS
Ca	105,75	112,43	NS	48,64	58,17	NS
Mg	75,85	72,02	NS	68,06	61,92	NS
Mn	1,95	1,78	NS	3,16	4,72	NS
Al	3,27	3,07	NS	3,02	3,15	NS
Fe	1,60	1,72	NS	1,62	1,74	NS
Si	15,91	16,30	NS	12,99	14,16	NS
Zn	0,67	0,79	NS	0,60	0,64	NS
S	51,20	53,21	NS	50,74	54,17	NS

Tabel 4.5 Verschillen in chemie van strooisel ($\mu\text{mol}/\text{gram}$ drooggewicht) tussen begraasde en onbegraasde plots in het Renodunaal district en het Waddendistrict.

Table 4.5 Differences in litter chemistry ($\mu\text{mol}/\text{gram}$ dry weight) between grazed and ungrazed plots in Renodunaal district and Waddendistrict.

	Renodunaal district			Waddendistrict		
	onbegraasd	begraasd		onbegraasd	begraasd	
N%	1,23	1,29	NS	1,28	1,15	NS
C%	42,70	42,39	NS	42,99	42,20	NS
C:N-ratio	35,98	34,04	NS	35,16	38,10	NS
P%	0,72	0,79	NS	0,75	0,73	NS
N:P-ratio	5,85	6,28	NS	5,71	6,26	NS
Ca	159,69	156,83	NS	43,69	53,50	NS
Mg	41,55	39,35	NS	34,92	40,28	NS
Mn	2,10	1,86	NS	3,95	3,40	NS
Al	13,46	9,82	NS	11,67	10,63	NS
Fe	43,81	50,90	NS	35,18	62,60	NS
Si	19,76	15,23	NS	24,23	20,12	NS
Zn	2,22	1,77	NS	1,21	1,23	NS
S	44,99	42,69	NS	45,49	39,26	NS

Wat wel opvalt is dat de N:P-ratio in het waddendistrict afneemt van 12,8 naar 11,9, terwijl deze in het Renodunaal district stabiel blijft rond de 13,7. Dit geeft aan dat in het Renodunaal district N en P een colimitatie kennen, terwijl in het wadden district N meer limiterend is dan P en nog meer limiterend wordt als gevolg van begrazing. Dit patroon klopt met het feit dat totaal N in de bodem in begraasde plots lager is dan in onbegraasde plots (tabel 4.1).

Hoewel er geen effect is op de plantchemie verdwijnt er zoveel biomassa dat er in totaal veel minder nutriënten in het systeem aanwezig zijn in de strooisellaag en in de staande vegetatie (Figuur 4.3 en tabel 4.6).

Tabel 4.6 Effect op totaal stikstof en totaal fosfaat in staande vegetatie en strooisel in Renodunaal district en WD. B = begraasd, O = onbegraasd

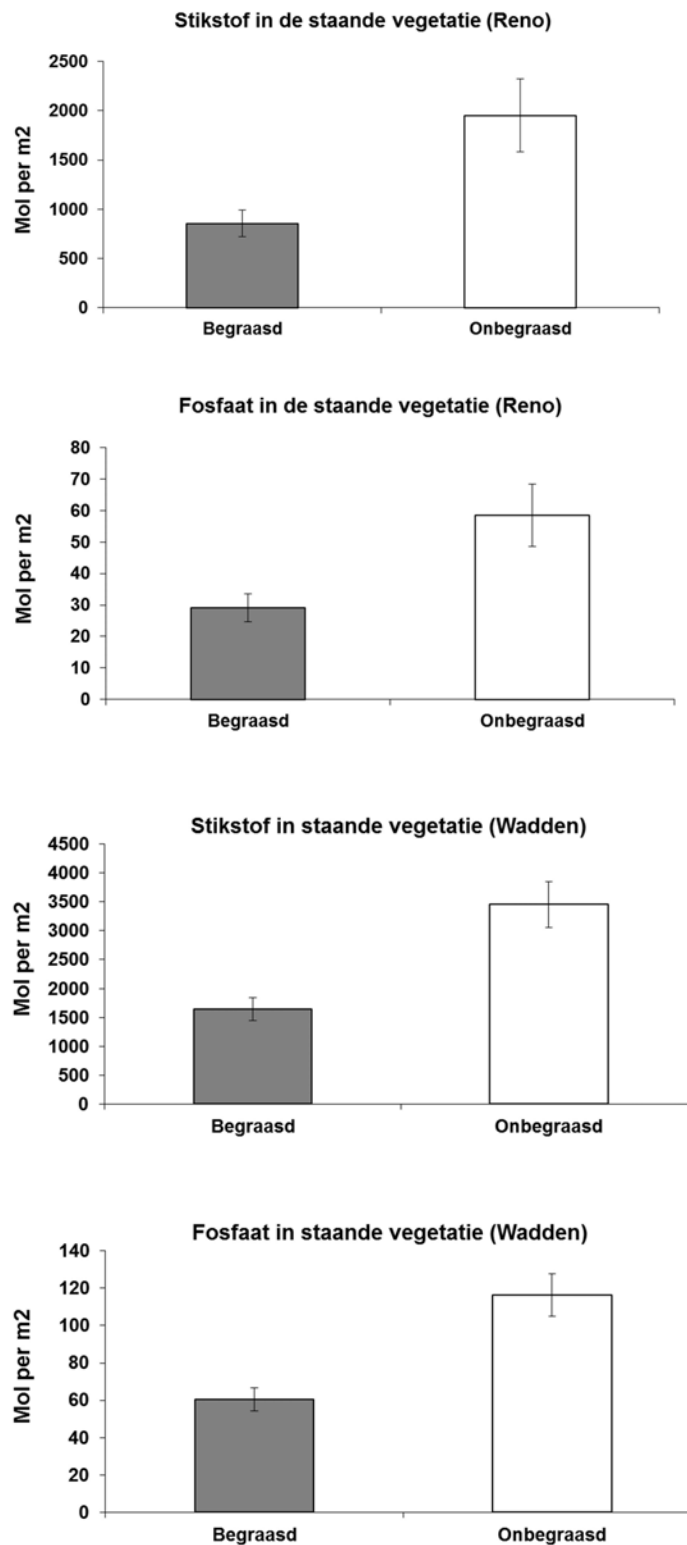
Table 4.6 Effect on total N and total P in standing crop (vaatplanten) and litter (strooisel) in RW and WD. B = grazed, O = ungrazed

	RD	WD
N totaal vaatplanten	B<O p<0.001	B<O p<0.001
N totaal strooisel	B<O p<0.001	B<O p<0.001
P totaal vaatplanten	B<O p<0.001	B<O p<0.001
P totaal strooisel	B<O p<0.001	B<O p<0.001

4.6 Conclusies

De duinen van het Waddendistrict zijn gevoeliger voor veranderingen in input van stikstof (N) dan de duinen van het Renodunaal district (Kooijman et al. 2005). Wanneer begrazing wordt ingezet, wordt een deel van de plantaardige biomassa verwijderd. Bij voldoende graasdruk wordt de input van strooisel verminderd en verdwijnt een deel van de in het systeem beschikbare N. De relatief hoge graasdruk in het Waddendistrict vermindert de bovengrondse biomassa van vaatplanten en daarmee ook de input van strooisel. Hierdoor neemt de beschikbaarheid van stikstof in de duingraslanden af. Dit effect is waarneembaar als een significant verschil in N:P-ratio in grassen, van 12,8 in onbegraasde gebieden naar 11,9 in begraasde gebieden. Deze waarden geven aan dat in alle duingraslanden in de wadden N limiterend is voor de plantengroei, maar dat dit effect sterker wordt als gevolg van de vigerende begrazing. De verminderde beschikbaarheid van N in begraasde terreinen in het Waddendistrict werkt door in het nitrificatie- en mineralisatieprocessen in de bodem.

Ook in de duinen van het Renodunaal district is er sprake van een afname van bovengrondse biomassa van vaatplanten en van de productie van strooisel, maar deze is door de vigerende (relatief lage) graasdruk veel kleiner dan in het Waddendistrict. In het Renodunaal is ook geen effect op mineralisatie, nitrificatie en NH₄:NO₃ ratio's tussen begraasde en onbegraasde gebieden. Dit geeft aan dat de bodemprocessen en vegetatie in de duinen van het Waddendistrict sterk gestuurd worden door de beschikbaarheid van stikstof, terwijl veranderingen in de beschikbaarheid van stikstof in de duinen van het Renodunaal district slechts een marginale rol spelen. Dit sluit aan bij het eerdere EGM-onderzoek naar effectgerichte maatregelen in de droge duinen (Kooijman et al. 2005).



Figuur 4.3. Effect van begrazing op totaal N en P van vaatplanten en strooisel in het Renodunaal district en het Waddendistrict. Alle effecten zijn significant (zie tabel 4.6).

Figure 4.3. Effect of grazing on total N and total P in standing crop (vaatplanten) and litter (strooisel) in RW and WD. All effects are significant (see table 4.6).

5 Vegetatiesamenstelling, -structuur en microklimaat

5.1 Effecten op vegetatiesamenstelling

Begrazing wordt in eerste instantie veelal ingezet om verruiging met hoge grassen en struweel tegen te gaan. In hoofdstuk 4 bleek al dat begrazing overall in staat is om de biomassa van staande vegetatie en strooisel sterk te verminderen. In onderstaande paragrafen wordt verder ingegaan op de verdeling van deze biomassa tussen grassen, kruiden en mossen, de invloed op het bloemaanbod en op de variatie in microklimaat.

Deze te verklaren variabelen zijn uiteraard niet alleen afhankelijk van begrazing, maar ook van andere verklarende factoren (predictors) zoals bodemchemie, organisch stofgehalte of (bij bloemaanbod) de kruidbedekking. Om zowel de predictors die met begrazing te maken hebben (begrazing ja/nee, graasdruk, graasduur) als andere predictors én de interacties hiertussen te toetsen is in dit hoofdstuk gebruik gemaakt van model simplificatie. Voor elke te verklaren variabele zijn modellen gedraaid op basis van alle metingen (toetsing begrazing ja/nee) en met enkel de begraasde plots (toetsing graasduur en graasdruk). Voor elke te verklaren variabele is vervolgens de meest logische set van 5 tot 7 predictors aan het model toegevoegd. Het aantal aanvullende predictors is zowel afhankelijk van het aantal logische predictors als van de grootte van de dataset (aantal vrijheidsgraden). Vervolgens zijn de verschillende predictors die niet significant bijdragen aan de verklaring van variabele, stap voor stap uit het initiële model verwijderd, totdat er een 'minimum adequate model' overblijft. In de output van dit eindmodel is af te lezen welke predictors afzonderlijk en/of in interactie significant correleren geven voor de getoetste variabele.

De tabellen met de volledige output zijn opgenomen in Bijlage II. Hieronder worden in tekst de uitkomsten van deze analyse weergegeven voor het Renodunaal district en het Waddendistrict.

5.1.1 Bedekking van breedbladige grassen

Begrazing ('ja/nee') heeft een significant negatieve invloed op de bedekking van brede grassen in het Renodunaal district ($p < 0.001$) en – iets minder sterk – in het Waddendistrict ($p = 0,0383$). Geconcludeerd kan worden dat de huidige begrazing in alle duingebieden werkt in de bestrijding van brede grassen. In beide districten hebben de factoren graasdruk (GVE), graasduur of een combinatie hiervan afzonderlijk geen effect op de bedekking met brede grassen. In beide districten is bij hoge NO₃ waarden in de bodem sprake van een hogere bedekking van brede grassen (RD; $p = 0.015$, WD; $p = 0.036$), maar dit effect is minder sterk op kalkrijke plekken in het Renodunaal district ($p = 0.035$). In het Waddendistrict zijn hoge Al waardes in de bodem negatief gecorreleerd met bedekking van hoog gras ($p = 0.021$) (complete output in tabel 1, bijlage IV).

5.1.2 Bedekking van kruidachtigen

Begrazing ('ja/nee') heeft zowel in het Renodunaal district als in het Waddendistrict geen direct effect op de kruidbedekking. Echter, in het Waddendistrict leidt zowel een hoge graasdruk (GVE; $p = 0.0035$) als een langere graasduur ($p = 0.0025$) tot een significant lagere bedekking van kruiden. Bovendien is er een positieve interactie: langer begrazen met hogere graasdruk leidt tot een nog sterkere afname dan de som van beiden ($p=0.0183$). Het effect van graasdruk is echter het sterkst.

In begraasde terreinen in het Renodunaal district geeft een hoog Ca gehalte een hoge kruidbedekking ($p = 0.040$), vooral wanneer er ook voldoende Al in de bodem aanwezig is (interactie Ca en Al; $p = 0.0354$). Dit effect is niet aanwezig in het Waddendistrict, maar hier is te zien dat een hoog organisch stofgehalte (LOI) een negatieve predictor is voor kruidbedekking ($p = 0.0198$), waarschijnlijk als proxy voor zure, veen- of heideachtige bodems. De buffering van de bodem is daarmee een veel belangrijke waarde voor de aanwezigheid van kruiden dan begrazing.

Tenslotte is er nog een wat moeilijker te duiden effect van stikstof op de kruidbedekking. In het Renodunaal district is kruidbedekking positief gecorreleerd met NH_4 ($p = 0.0375$), maar deze correlatie wordt minder sterk wanneer er meer NO_3 aanwezig is ($p = 0.0003$). In het Waddendistrict is kruidbedekking juist gecorreleerd met hogere NO_3 waarden ($p = 0.043$), maar deze correlatie wordt minder sterk wanneer er meer NH_4 beschikbaar is ($p = 0.042$) (complete output in tabel 2, bijlage IV).

5.1.3 Bloemaanbod

In het Renodunaal district is er een positief verband tussen begrazing ('ja/nee') en bloemaanbod ($p = 0.012$), maar er is geen enkel verband tussen dit bloemaanbod en kruidbedekking, GVE, graasjaar of een combinatie van deze variabelen. Hoewel begrazing dus positief werkt, lijken er voor de beheerder geen algemene draaiknoppen te zijn bij het inzetten van de maatregel om de bloemdichtheid sterker te beïnvloeden.

In het Waddendistrict heeft geen enkele begrazingsfactor, nog de kruidbedekking een significante correlatie met het bloemaanbod. Er is dus geen directe invloed van begrazing op bloemen (zoals in het RD). Aangezien in het Waddendistrict zowel graasdruk (GVE) en graasduur een negatief effect hebben op kruidbedekking (zie 5.1.2) lijkt de invloed van begrazing vooral indirect door te werken, waarbij de kruidbedekking én het bloemaanbod overal zo laag is dat hier geen patronen in te vinden zijn (complete output in tabel 3, bijlage IV).

5.2 Effecten van begrazing op vegetatiestructuur en microklimaat

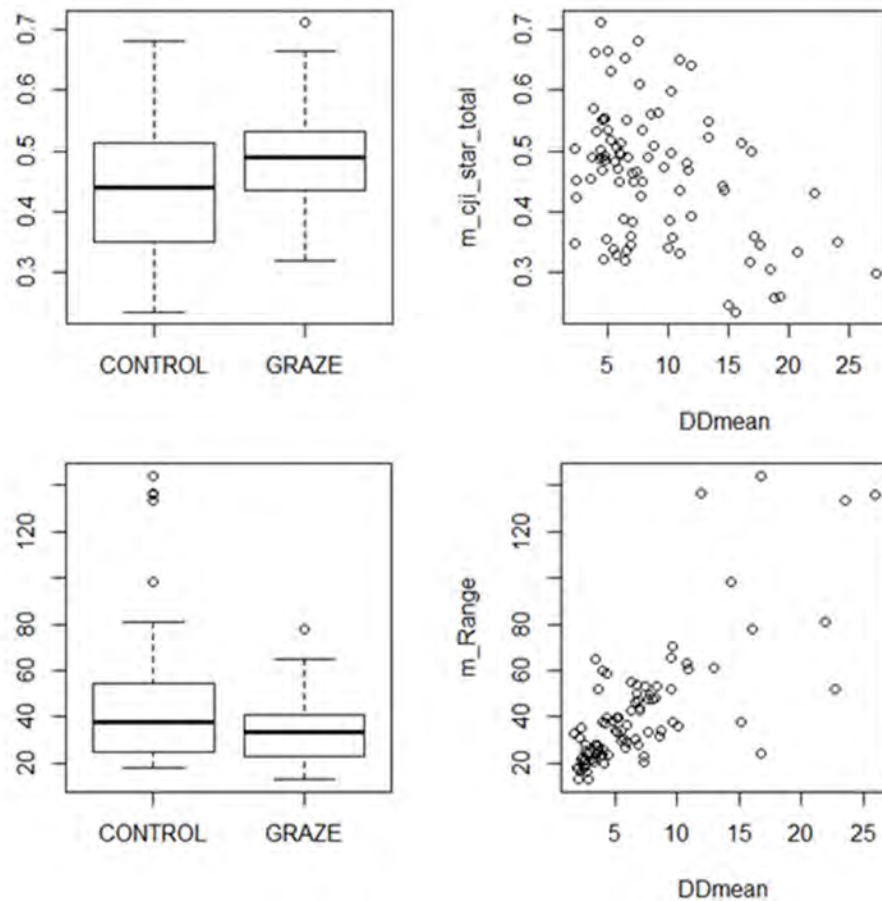
In de eerste fase van dit project werd al vastgesteld dat begrazing in duingraslanden op mesoschaal een nivellerend effect heeft op de vegetatiestructuur: de vegetatie wordt korter, maar ook eenvormiger. De vraag is of hierdoor ook het microklimaat homogener wordt.

Het microklimaat is vastgesteld met behulp van warmtefoto's die vervolgens in ruimtelijke zin zijn geanalyseerd (Zie § 2.4). Zowel de gemiddelde temperatuur is vastgesteld, als de variatie als functie voor dieren. De CJI is een maat voor mozaïekpatronen, waarbij een hoge CJI-waarde aangeeft dat er een grote afwisseling is van warme en koele plekken. De 'Range' is de trefkans dat een dier bij het voortbewegen in een andere temperatuurklasse terechtkomt, dus dat deze op korte afstand makkelijker zijn lichaamstemperatuur kan reguleren. Voor het microklimaat is wederom zowel een set van begrazingsfactoren ('ja/nee', GVE, graasjaar of een combinatie van deze variabelen) als een set van mogelijke andere predictors getoetst.

Begrazing zelf zowel in het Renodunaal district als in het Waddendistrict geen enkel effect op de gemiddelde temperatuur of de variatie in het microklimaat van de bodem en vegetatie. Indirect is er echter een groot effect. Zoals aangetoond in hoofdstuk 4 heeft begrazing een significant effect op de biomassa van staande vegetatie en strooisel én op de (variatie in) vegetatiehoogte. De gemiddelde vegetatiehoogte heeft vervolgens een significant negatieve invloed op gemiddelde temperatuur ($p < 0.05$) en ook een negatieve invloed op CJI ($p < 0.01$) én op Range ($p < 0.05$). Een ruigere

vegetatie levert dus een koeler, maar ook een minder divers microklimaat op. Begrazing doet de vegetatiehoogte afnemen en hierdoor gaat zowel de gemiddelde temperatuur alsook de diversiteit omhoog, wat zich uit in een hogere CJI (ingewikkeldere mozaïeken) en lagere Range (een kortere afstand voor een dier om af te leggen tot een volgende temperatuurklasse).

In het Waddendistrict blijkt er echter wel een negatief effect op de CJI te zijn van graasdruk (GVE) ($p < 0.05$). De plekken die hier met een hoge druk worden begraasd kennen dus een lagere functionele heterogeniteit van het microklimaat dan plekken die met een lagere druk worden begraasd. Dit komt overeen met eerdere resultaten voor de afname van biomassa, N beschikbaarheid en bloemaanbod. Al deze factoren worden in het Waddendistrict, waar gemiddeld met een hogere druk wordt begraasd, sterker door begrazing beïnvloed, waarbij in sommige gevallen de maatregel het doel voorbij schiet en leidt tot een lagere kruidbedekking, minder bloemaanbod en een homogener microklimaat.



Figuur 5.1. Effect van begrazing op de variatie in microklimaat (uitgedrukt in CJI, linksboven) en de gemiddelde temperatuur in °C (linksonder) en de correlatie tussen de gemiddelde vegetatiehoogte gemeten met een dropdisc (DDmean) en de variatie in microklimaat (CJI; rechtsboven) en de range (rechtsonder). In een Mixed Linear Model heeft begrazing geen direct effect op de CJI en de range, maar wel via de gemiddelde vegetatiehoogte.

Figure 5.1. Effect of grazing on variation in microclimate (expressed as GJI, above left), mean temperature in °C (below left), and the correlation between mean vegetation height (Dropdisk mean) and variation in microclimate expressed in CJI (right above) and 'range' (right below). In a Mixed Linear Model grazing has no direct effect on CJI and range, but does have an indirect effect via mean vegetation height.

6 Doorwerking begrazing op bodemfauna

6.1 Inleiding

In dit onderzoek is de ongewervelde bodemfauna bemonsterd in alle begraasde en alle onbegraasde plots. In deze bemonstering zijn plaggen van een standaard oppervlak (cm^2) en 10 centimeter diepte verzameld, waarna met een Tullgren-methode de fauna groter dan 2 mm in de bodem- en strooisellaag is verzameld. Doordat met deze methode een vaste hoeveelheid bodem (met bovenliggende strooisellaag) is bemonsterd, is het mogelijk een uitspraak te doen over verschillen in dichtheden van ongewervelde bodemfauna tussen begraasde en onbegraasde plots.

In de eerste fase van deze studie zijn deze faunabemonsteringen uitgebreid geanalyseerd met behulp van multivariate analyses en toetsing op basis van duinzones (Van Oosten *et al.* 2012). De belangrijkste conclusies uit deze analyses waren dat de bodemfauna veel sterker door begrazing wordt beïnvloed dan hun leefomgeving (chemie of organisch stofgehalte van de bodem) en dat met name in taxa van verschillende voedselgilden sterke verschillen worden aangetroffen tussen begraasde en onbegraasde plots. Zo komen detritivoren als regenwormen, miljoenpoten en pissebedden zoals verwacht minder voor in begraasde plots. De effecten op voedselgilden lijkt echter deels te verschillen tussen duinzones, waarbij verschillen in voedselkwaliteit een rol kunnen spelen.

In deze tweede fase van de studie is de bodemfauna ingedeeld op basis van verschillende ecologische eigenschappen. Naast een iets eenvoudigere indeling op voedselgilde (carnivoor, herbivoor, detriti(fungi)voor, omnivoor) zijn ook grootte ('groot' $>1,5$ cm; middel $1,5-0,5$ cm; klein $<0,5$ cm), manier van voortbewegen (vliegen, lopen of springen, kruipen) en het aantal generaties per jaar. Vervolgens zijn deze groepen op eenzelfde manier geanalyseerd als de vegetatie en het microklimaat. Hierdoor wordt zowel geanalyseerd in hoeverre begrazing ('ja/nee' of de factoren graasdruk, graasduur of een interactie tussen deze factoren) een goede correlatie heeft met de betreffende groep, alsook een aantal andere logische predictors, zoals gemiddelde temperatuur, variatie in microklimaat en chemische kwaliteit van het beschikbare voedsel (N en P van planten en C en N van strooisel). Op deze manier wordt zowel statistisch meer recht gedaan aan de opgebouwde dataset dan met multivariate analyses en daarnaast is het beter mogelijk om patronen in de samenstelling van de bodemfauna te duiden en direct of indirect te koppelen aan het instellen van begrazing. In de onderstaande tekst zijn alleen de belangrijkste resultaten samengevat: de volledige output van de gedraaide modellen zijn te vinden in tabel 7 t/m 20 van Bijlage II.

6.2 Voedselgilden

Zoals ook is geconcludeerd in de eerste fase van dit project heeft begrazing invloed op de verhouding van verschillende voedselgilden binnen de bodemfauna. Zoals verwacht komen er in begraasde plots lagere dichtheden voor van detritivoren, maar met verschillen in mechanismen tussen het Renodunaal district en het WD. In het Renodunaal district heeft begrazing geen direct effect, maar is er wel positief effect van bedekking strooisel ($p < 0.001$) en in mindere mate van kruidbedekking ($p = 0.034$) - die beiden zelf wel door begrazing worden beïnvloed - en een licht positief effect van plant- en strooiselkwaliteit ($p < 0.05$).

In het Waddendistrict daarentegen heeft begrazing wel een direct sterk negatief effect ($p, 0.001$), maar is er geen correlatie met strooisel- en kruidbedekkingen en alleen een licht negatief effect van bedekking brede grassen ($p = 0.024$). Alhoewel graasdruk

en graasduur beiden positief correleren met de dichtheid van detritivoren is er sprake van een negatieve interactie. Begrazing lijkt de detritivoren dus op korte termijn en met lichte begrazing te stimuleren, maar lang én intensief grazen – zoals op de wadden veel plaatsvindt – levert juist minder detritivoren op. Ook hier is een licht positief effect van plant- en strooiselkwaliteit op de dichtheid van detritivoren ($p < 0.05$).

Carnivoren nemen toe bij begrazing, zowel in het Renodunaal district als in het WD, maar ook hier lijken andere mechanismen te werken. In het Renodunaal district is de dichtheid van carnivoren positief gecorreleerd met gras- en kruidbedekking en negatief met strooisel ($p < 0.05$). In het Waddendistrict heeft de bedekking van vegetatie of strooisel geen enkel correlatief verband met de dichtheid van carnivoren, maar plantkwaliteit (Plant N en P) hebben een sterk negatief effect op carnivoren ($p < 0.001$), strooisel N juist een positief effect ($p < 0.001$).

In het Renodunaal district heeft begrazing geen invloed op de herbivoren en ook indirecte effecten zijn zo goed als afwezig. Er is geen algemeen effect van begrazing ('ja/Nee') op herbivoren op de Wadden, maar herbivoren zijn wel sterk negatief gecorreleerd met graasdruk (GVE; $p = 0.0014$). Voor omnivoren zijn zowel in het Renodunaal district als het Waddendistrict geen directe of indirecte effecten van begrazing aanwezig.

6.3 Lichaamsgrootte

De dichtheid van grote ongewervelden ($> 1,5$ cm) in plaggen is negatief gecorreleerd met begrazing ('ja/nee') in het Renodunaal district ($p = 0.014$), maar niet in het WD. In beide districten is er wel een sterke correlatie met hoge stikstofgehaltes in planten ($p = 0.032$) en in Renodunaal district met een lage C:N ratio ($p = 0.032$). Met andere woorden; een hoge hoeveelheid suikers en eiwitten in planten is positief gecorreleerd met grote ongewervelden. Daarnaast zijn de dichtheden van grote ongewervelden hoger in vegetaties met een meer homogeen microklimaat in het Renodunaal district ($p = 0.0093$) en een gemiddeld lagere temperatuur in het Waddendistrict ($p = 0.0032$). Begrazing lijkt dus een negatief effect te hebben op grote ongewervelden in de bodem en strooisellaag, via het creëren van een warmer en heterogener microklimaat.

Ook middelgrote soorten nemen significant af door begrazing in zowel het RD als het WD; andere factoren zijn voor deze groep niet significant. Ook voor kleine soorten (> 0.5 cm) zijn de dichtheden lager bij begrazing in zowel Renodunaal district als het WD. Voor deze groep lijkt er wel een positief verband te zijn met plantkwaliteit, van Plant-P in het Renodunaal district ($p = 0.0015$) en Plant-N in het Waddendistrict ($p = 0.023$). Een mogelijke verklaring hiervoor is dat P en N nodig zijn voor een snelle groei, iets wat noodzakelijk is voor kleine soorten die vaak meerdere generaties per jaar hebben.

6.4 Mobiliteit

Begrazing is voor veel diersoorten in principe een ongunstige factor, zowel door vertrapping, verstoring als vraat (o.a. Van Klink *et al.* 2014). Verwacht wordt dat mobiele dieren hier minder gevoelig voor zijn dan soorten die weinig mobiel zijn. Lopende soorten (m.n. kevers en wantsen) nemen af bij begrazing, met zowel een direct effect van begrazing zelf ($p < 0.001$ in zowel Renodunaal district als WD) als indirect door een hogere temperatuur in het Renodunaal district ($p = 0.001$). De minder mobiele bodembewonende kruipende larven kennen geen direct effect van begrazing, maar zijn wel positief gecorreleerd aan een homogeen microklimaat (hoge Range: $p = 0.0067$ in Waddendistrict en $p = 0.303$ in RD) en in het Renodunaal district ook negatief met een hogere temperatuur ($p = 0.013$), met ook nog een positieve interactie tussen deze twee factoren. Begrazing heeft via het creëren van een warmer en heterogener microklimaat dus waarschijnlijk een indirect negatief effect op de kruipende bodemfauna.

Vliegende soorten (m.n. vliegen en wespjes) kennen als meest mobiele groep een positief effect van begrazing in het Renodunaal district (graasduur; $p=0.0052$) en het Waddendistrict (GVE: $p<0.001$) en hebben ook een licht positief verband met hogere temperatuur en lagere vegetatie.

6.5 Aantal generaties

Conform de verwachtingen in de relatie tussen begrazing en mobiliteit van de soorten, wordt er ook een verband verwacht met het aantal generaties dat diersoorten per jaar kennen. Soorten in het Renodunaal district met 1 generatie per jaar (graasduur; $p=0.028$) of een langjarige ontwikkeling (graasduur; $p<0.001$) zijn negatief gecorreleerd met begrazing in het RD. Deze laatste groep kent ook een negatieve correlatie met graasdruk (GVE; $p=0.018$) en de interactie tussen graasdruk en graasduur ($p=0.02544$) in het WD. Er is geen effect van begrazing op soorten met meerdere generaties of wisselend aantal generaties per jaar.

De mechanismen achter deze effecten zijn nog wat diffuus. In beide districten geven zowel plantkwaliteit, strooiselkwaliteit, gemiddelde temperatuur als heterogeniteit van het microklimaat significante, maar soms tegenstrijdige correlaties met soorten die 1 generatie per jaar kennen of meerdere jaren over hun ontwikkeling doen.

7 Trend broedvogels en konijn

7.1 Inleiding

In dit hoofdstuk wordt de invloed van begrazingsbeheer met grote grazers op veranderingen in de abundanties van broedvogels en konijnen van droge duinen geëvalueerd. De effecten worden gerelateerd aan verschillen in habitatvoorkeuren van de vogels, waarbij onderscheid wordt gemaakt tussen vogelgemeenschappen van open duinen, lage struweelduinen en hoge struweelduinen. Tevens wordt aandacht besteed aan de rol die Konijnen spelen in de driehoeksrelatie met grote grazers en broedvogels: in hoeverre profiteren Konijnen van de introductie van begrazing en in hoeverre heeft de abundantie van Konijnen invloed op de effecten van begrazing op broedvogels?

De onderzoeksvragen kunnen derhalve als volgt worden geformuleerd:

1. Zijn er effecten van begrazingsbeheer op de samenstelling van de broedvogelgemeenschap?
2. Zijn er effecten van begrazingsbeheer op trends in dichtheden van broedvogels?
3. Is er een correlatie tussen begrazingstype (dichtheid, duur, veetype) en de effecten op de broedvogels? Worden deze effecten beïnvloed door de abundantie van Konijnen?
4. Zorgt begrazing voor facilitatie van Konijnen, en hoe hangt dit af van begrazingstype?

Het invoeren van begrazingsbeheer met grote grazers had als doel om de verruiging in de duinen terug te dringen en een meer open, kortgrazig duinlandschap te creëren. Hierin blijkt het ook behoorlijk succesvol te zijn geweest: begrazing heeft verruigde grasachtige vegetaties en oprukkende struwelen teruggedrongen. Onze hypothese is dan ook dat begrazing heeft geleid tot een toename van vogelpopulaties karakteristiek voor open duinen en een afname van vogels van struweelduinen.

Daarnaast valt het te verwachten dat begrazing leidt tot facilitatie van het Konijn. Facilitatie is het verschijnsel dat soort A omstandigheden in een gebied beïnvloed, zodat deze geschikt worden voor soort B, zonder dat soort A hier voor- of nadeel van heeft. Een bekend voorbeeld is de begrazing door grote herbivoren. Grote herbivoren zijn beter in het verteren van gewas van lage kwaliteit (weinig stikstof, veel cellulose etc.), zoals dat te vinden is in vergraste gebieden. Hergroei van gras is voedselrijker en beter verteerbaar, zodat kleinere herbivoren, die minder goed zijn in verteren, profiteren van de begrazing. Experimenten en modellen wezen uit dat een dergelijke facilitatie kan optreden bij konijn en grote grazers (Dekker 2007, Somers et al. 2008). Het is echter aan te nemen dat dit positieve effect van begrazing afgelopen twee decennia werd overschaduwd door de invloed die de virusziekte VHS. Deze ziekte werd voor het eerst signaleerd in 1990 en analyses van de tellingen van konijnen in de duinen, die sinds 1984 worden uitgevoerd, laten zien dat de konijnenpopulatie sindsdien sterk is gedecimeerd (figuur 7.3). Er lijkt echter resistentie te zijn ontstaan (Drees & Dekker 2009), waardoor er de laatste jaren lokaal enig herstel te zien is (Van Strien et al. 2012).

Als facilitatie van konijn door grote grazers inderdaad een rol speelt, zou dit herstel sterker moeten zijn in begraasde dan in onbegraasde gebieden, zeker in regio's met dezelfde bodem en dus grofweg de zelfde plantproductiviteit.

In tegenstelling tot het onderzoek in de vorige hoofdstukken betreft het hier geen 'patroonanalyse' (een vergelijking tussen begraasde en onbegraasde terreinen op basis van een momentopname), maar een 'trendanalyse': er wordt een vergelijking gemaakt

van aantalsontwikkelingen in de tijd tussen onbegraasde terreinen en terreinen die op enig moment gedurende de onderzoeksperiode in begrazing zijn genomen. Hiertoe wordt gebruik gemaakt van steekproeftellingen van broedvogels in proefvlakken en van Konijnen in transecten, zoals die sinds halverwege jaren tachtig worden uitgevoerd in het kader van het Netwerk Ecologische Monitoring van de Rijksoverheid.

7.2 Methode

7.2.1 Vogel- en konijngegevens

Veranderingen in populatiegroottes van broedvogels in de duinen worden gevolgd met het landelijke Broedvogel Monitoring Project van SOVON/CBS, dat loopt sinds 1983. De data worden verzameld door vrijwilligers en medewerkers van terreinbeherende organisaties. De veldwerkmethode is gebaseerd op jaarlijkse territoriumkartering in vast begrensde proefvlakken. Tijdens de kartering worden alle soorten broedvogels, of een vaste selectie van schaarse en zeldzame broedvogels, onderzocht. Territoriumkartering is gebaseerd op 5-10 bezoeken gedurende het broedseizoen. Zowel het veldwerk als de interpretatie van de telgegevens zijn sterk gestandaardiseerd (Van Dijk 2004).

Konijnen worden in de duinen geteld langs transecten, die onderverdeeld zijn in secties. De transecten worden liefst 8 maal (minstens 3 tot 4 keer) in het voorjaar en 8 maal (minstens 3 of 4 keer) in het najaar door medewerkers van de terreinbeherende instanties met een auto gereden. Konijnen die in de koplampen worden gezien worden geteld. De transecten lopen door alle typen duingebied, waarbij is getracht elk transect in slechts 1 een uniform landschapstype te laten lopen. De langste reeksen zijn gestart in 1982.

De ligging van alle broedvogel-proefvlakken en konijnen-transecten is vastgelegd in een GIS, waardoor ze kunnen worden gekoppeld met de ligging van begrazingseenheden. Slechts van een deel van de begrazingseenheden was de begrenzing echter in GIS beschikbaar. Middels interviews en enquêtes met beheerders is de begrenzing van de overige begrazingseenheden daarom zo goed mogelijk achterhaald, en zijn daarnaast gegevens verzameld over de beheergeschiedenis, met name met betrekking tot het startjaar van begrazing, type vee, periode van begrazing (jaarrond/zomer/winter) en de aantallen grazers. Niet altijd konden deze gegevens worden achterhaald. De dataset is zeer volledig ten aanzien van type grazer, periode van begrazing en ook startjaar (één gebied ontbreekt), maar gegevens over aantallen grazers ontbreken voor elf proefvlakken. Informatie over de jaarlijkse variatie in aantallen grazers blijkt zelfs nauwelijks te zijn vastgelegd, en kon dus ook niet in de analyses worden meegenomen.

7.2.2 Selectie van proefvlakken

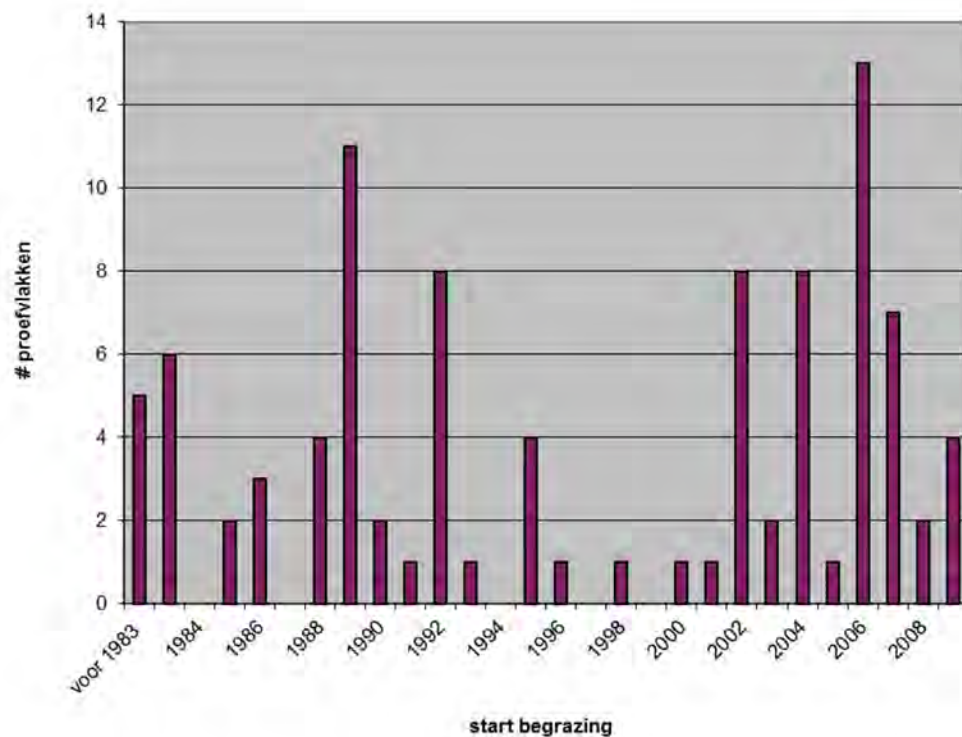
Eerst in een selectie gemaakt van 220 BMP-proefvlakken in de duinen. Hiervan liggen er 137 in de kalkrijke duinen (ten zuiden van Bergen aan Zee) en 83 in kalkarme duinen (Kop van Noord-Holland en Waddeneilanden). Proefvlakken in de bossen van de binnenduintrand zijn hierbij buiten beschouwing gelaten. Alle proefvlakken zijn in de periode 1983-2009 gedurende twee of meer jaren onderzocht. Gemiddeld is een proefvlak in 14 jaren gedurende de onderzoeksperiode onderzocht. Vervolgens zijn de proefvlakken gekoppeld aan begrazingseenheden. 97 proefvlakken bleken geheel of grotendeels te overlappen met begrazingseenheden, de resterende 123 proefvlakken worden niet begraasd ('blanco's'). In totaal zijn 42 verschillende begrazingseenheden in het onderzoek betrokken.

Daarna zijn de proefvlakken gekoppeld aan Konijnen-transecten. Hierbij worden de secties van de transecten die de proefvlakken geheel of gedeeltelijk doorkruisen als representatief voor het hele proefvlak beschouwd. Als in een proefvlak meerdere secties liggen, wordt het aantal Konijnen per kilometer over de betreffende transecten per jaar gemiddeld. Voor 108 van de 220 proefvlakken bleken in een of meerdere jaren Konijntellingen beschikbaar: 45 in begraasde terreinen en 63 in onbegraasde terreinen. Vanwege de epidemie van RHD zijn Konijnendichtheden over het algemeen erg laag in de onderzoeksperiode en de variatie tussen proefvlakken is bovendien klein. In bijna 80% van de proefvlakken werden geen Konijnen vastgesteld en in 95% van de proefvlakken ging het om minder dan 20 Konijnen per kilometer transect.

BMP-proefvlakken zijn behoorlijk over het hele Nederlandse duingebied verdeeld, met enige nadruk op de vastelandsduinen van Noord-Holland en de Waddeneilanden. De konijnen-transecten kennen echter belangrijke hiaten, vooral in de duinen in de Delta.

7.2.3 Variatie in begrazingsvorm

Gedurende de hele onderzoeksperiode zijn gebieden met BMP-proefvlakken in begrazing genomen. Vijf proefvlakken zijn al voor de start van de broedvogeltellingen doorlopend in begrazing geweest, terwijl 26 proefvlakken pas na 2006 in begrazing zijn genomen (figuur 7.1).



Figuur 7.1. Startjaar van begrazing in gebieden met BMP-proefvlakken.

Figure 7.1 Start of grazing management in areas with standardised bird counting.

Er blijken veel verschillende vormen van begrazing te worden toegepast, maar de meeste komen slechts weinig voor. Dit geldt bijvoorbeeld voor winterbegrazing (één proefvlak in de steekproef) en begrazing met alleen paarden (drie proefvlakken) of met alleen schapen/geiten (zes proefvlakken, waarvan drie zomerbegrazing). Daarom moesten verschillende vormen worden samengevoegd om tot bruikbare steekproefgroottes voor analyse te komen. Dit heeft geresulteerd in de volgende vier categorieën:

1. Jaarrond begrazing met runderen: 19 proefvlakken
2. Zomerbegrazing met runderen: 19 proefvlakken
3. Jaarrondbegrazing met een combinatie van grazers (runderen, paarden, schapen): 45 proefvlakken
4. Overige begrazingsvormen: 14 proefvlakken. In 9 gevallen betreft het begrazing met alleen paarden of alleen schapen/geiten.

De graasdruk per gebied is eerst omgezet in aantal grootvee-eenheden per hectare per jaar (GVE/ha/jr). Omdat informatie over variatie in aantallen grazers per jaar ontbrak en derhalve alleen van een analyse van graasdruk op hoofdlijnen sprake kan zijn, is de graasdruk onderverdeeld in drie klassen:

1. <0.10 GVE/ha/jr: 45 proefvlakken
2. 0.10-0.20 GVE/ha/jr: 26 proefvlakken
3. >0.20 GVE/ha/jr: 15 proefvlakken

Hierdoor kan ook beter met uitschieters in graasdruk rekening worden gehouden (maximaal 0.57 GVE/ha/jr). Overigens zijn begrazingsvorm en graasdruk tot op zeker hoogte verstrengd, wat de zeggingskracht van de analyses enigszins bemoeilijkt (bv. graasdruk vaak hoger wanneer begraasd worden met paarden of schapen).

7.2.4 Selectie van vogelsoorten

Niet alle soorten broedvogels zijn in alle proefvlakken onderzocht (in een deel alleen selectie van schaarse soorten) en niet alle soorten zijn in alle proefvlakken aanwezig. Daarom zijn de analyses beperkt tot 32 soorten algemene en schaarse broedvogels van droge duinen, die relatief goed in het materiaal zijn vertegenwoordigd (tabel 7.1). Voor deze soorten waren gegevens uit minimaal vijf proefvlakken beschikbaar voor elk 'startjaar', dit is het aantal jaren dat na de start van de begrazing verstreken is. Het maximum aantal proefvlakken per startjaar bedraagt 55, voor enkele algemene soorten in de eerste jaren na de introductie van begrazing. Voor zeldzamere soorten waren de steekproeven te klein voor zinnige analyses, zoals Blauwe Kiekendief (maar zie kader), Velduil en Paapje. Op basis van hun habitatvoorkeuren kunnen de 32 soorten worden ingedeeld in de volgende drie duinvogelgemeenschappen (naar Sierdsema & Bonte 2002):

1. Broedvogels van open duinvegetaties (zand, mos, kort gras): 7 soorten
2. Broedvogels van ruigtes en lage struwelen, en mozaïeken met meer open vegetaties: 9 soorten
3. Broedvogels van hoge struwelen en bosranden (incl. ondergroei): 16 soorten.

Tabel 7.1. Broedvogels die voor de analyses geselecteerd zijn, inclusief hun habitatvoorkeur en totaal aantal vastgestelde territoria in de steekproef van BMP-proefvlakken.

Table 7.1. Number of territories included in this study for selected breeding bird species, sorted by habitat preference.

Habitat	NL naam	Wetenschap. Naam	#territoria
open duin	Bergeend	<i>Tadorna tadorna</i>	5.364
open duin	Scholekster	<i>Haematopus ostralegus</i>	9.187
open duin	Kievit	<i>Vanellus vanellus</i>	3.243
open duin	Wulp	<i>Numenius arquata</i>	4.176
open duin	Veldleeuwerik	<i>Alauda arvensis</i>	2.237
open duin	Graspieper	<i>Anthus pratensis</i>	15.594
open duin	Witte Kwikstaart	<i>Motacilla alba</i>	1.007
open duin	Tapuit	<i>Oenanthe oenanthe</i>	3.969
laag struweel	Boomleeuwerik	<i>Lullula arborea</i>	1.217
laag struweel	Boompieper	<i>Anthus trivialis</i>	3.403
laag struweel	Nachtegaal	<i>Luscinia megarhynchos</i>	22.893
laag struweel	Blauwborst	<i>Luscinia svecica</i>	2.935
laag struweel	Roodborsttapuit	<i>Saxicola torquata</i>	4.043
laag struweel	Sprinkhaanzanger	<i>Locustella naevia</i>	7.153
laag struweel	Grasmus	<i>Sylvia communis</i>	33.629
laag struweel	Kneu	<i>Carduelis cannabina</i>	11.778

hoog struweel	Fazant	<i>Phasianus colchicus</i>	9.258
hoog struweel	Zomertortel	<i>Streptopelia turtur</i>	1.971
hoog struweel	Koekoek	<i>Cuculus canorus</i>	3.472
hoog struweel	Winterkoning	<i>Troglodytes troglodytes</i>	28.415
hoog struweel	Heggenmus	<i>Prunella modularis</i>	28.022
hoog struweel	Roodborst	<i>Erithacus rubecula</i>	9.391
hoog struweel	Gekraagde Roodstaart	<i>Phoenicurus phoenicurus</i>	3.108
hoog struweel	Merel	<i>Turdus merula</i>	14.590
hoog struweel	Zanglijster	<i>Turdus philomelos</i>	2.181
hoog struweel	Braamsluiper	<i>Sylvia curruca</i>	6.591
hoog struweel	Tuinfluit	<i>Sylvia borin</i>	3.717
hoog struweel	Zwartkop	<i>Sylvia atricapilla</i>	7.119
hoog struweel	Tijftjaf	<i>Phylloscopus collybita</i>	14.476
hoog struweel	Fitis	<i>Phylloscopus trochilus</i>	73.245
hoog struweel	Pimpelmees	<i>Parus caeruleus</i>	8.696
hoog struweel	Koolmees	<i>Parus major</i>	17.558

7.2.5 Analyses

De effecten van begrazing zijn geanalyseerd met behulp van Poisson regressie (loglineaire modellen, McCullagh & Nelder 1989) in GenStat9. Dit type GLM is bij uitstek geschikt voor de analyse van tijdreeksen van tellingen waarin relatief veel gegevens ontbreken. Per soort is een model opgesteld, waarin wordt verondersteld dat het getelde aantal territoria per soort afhankelijk is van het proefvlak, het jaar van onderzoek (om te corrigeren voor autonome trends en bv. jaarspecifieke weersomstandigheden) en het aantal jaren dat na de start van de begrazing verstreken is ('startjaar'). Voor proefvlakken zonder begrazing en voor jaren waarin de begrazing (nog) niet is begonnen, wordt dit laatste op nul gesteld (referentiesituatie). Op deze manier worden de trends in begraasde gebieden gecorrigeerd voor de trends in niet begraasde gebieden. Een positief effect van begrazing wordt zo alleen vastgesteld als de trend in begraasde gebieden significant positiever is dan in niet begraasde gebieden (of significant minder negatief). De effecten van begrazing worden in de eerste plaats uitgedrukt met een enkele schatter inclusief standaardfout, die de lineaire trend in aantallen beschrijft in begraasde gebieden ten opzichte van de trend in niet-begraasde gebieden. Deze schatters zijn vervolgens over de betreffende soorten gemiddeld om de effecten van begrazing voor de drie duinvogelgemeenschappen te verkrijgen. De effecten van begrazing worden in de tweede plaats uitgedrukt met indexen per 'startjaar'. Hierbij is een maximum van 15 jaar aangehouden, omdat er te weinig gebieden waren om zinvolle uitspraken te doen voor de periode na 15 jaar nadat met begrazing is gestart. In zijn algemeenheid geldt voor alle soorten dat indexen voor het vijftiende jaar na de start van begrazing minder betrouwbaar zijn dan de indexen voor de eerste jaren na de start.

Met bovenstaande analyses wordt een goed beeld verkregen van de effecten van begrazing op broedvogels zoals dat sinds de jaren tachtig in de Nederlandse duinen is uitgevoerd. Om meer grip te krijgen op de invloed van verschillende aspecten van begrazing zijn de modellen in een vervolganalyse uitgebreid met interacties tussen startjaar en de variabelen graasvorm (vier categorieën) en graasdruk (drie klassen). Tenslotte zijn interacties toegevoegd met regio (kalkrijk of kalkarm) en aantal konijnen, om de invloed van deze variabelen op de effecten van begrazing bloot te leggen. Omdat voor een deel van de gebieden deze gegevens ontbraken, kon in de vervolganalyse met slechts een deelset van het totaal aantal proefvlakken gerekend worden. Dit resulteerde voor een deel van de soorten in erg kleine steekproeven, waardoor de resultaten alleen als indicatief kunnen worden beschouwd. De resultaten worden daarom alleen gebruikt op het niveau van de duinvogelgemeenschappen (waarbij de effecten over meerdere soorten worden gemiddeld), en niet op het niveau van de individuele soorten.

7.3 Resultaten

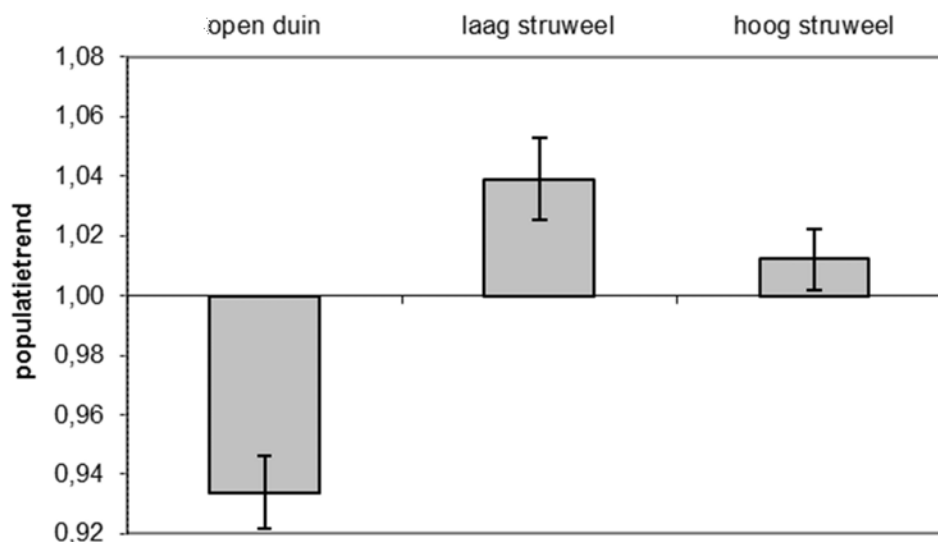
7.3.1 Autonome populatieontwikkelingen

In deze paragraaf worden eerst de 'autonome' populatieontwikkelingen besproken, dat wil zeggen de trends van broedvogels (en Konijnen) in de duinen zonder begrazing. Vervolgens worden de effecten van begrazing gepresenteerd. Voor beide gebeurt dit zowel op het niveau van de individuele soorten als de duinvogelgemeenschappen. Tenslotte wordt de invloed van graasvorm, graasdruk, konijnaantallen en regio op de effecten van begrazing besproken, voor zover de dataset dat toelaat, dat wil zeggen alleen op het niveau van de duinvogelgemeenschappen.

De populatietrends verschillen significant tussen broedvogels van verschillende duinvogelgemeenschappen (ANOVA; $F=15.1$; $p<0.001$) (figuur 7.2). Broedvogels van open duin zijn gemiddeld sterk in aantal afgenomen sinds medio jaren tachtig (t-test; $p<0.01$). De afname is significant voor alle zeven soorten; het sterkst voor Veldleeuwerik en Tapuit, het minst sterk voor Kievit en Bergeend (figuur 7.3). Ook Konijnen namen aanvankelijk sterk in aantal af, maar de stand heeft zich na 2003 hersteld en de aantallen lijken nu weer op het niveau te liggen van halverwege jaren tachtig (figuur 7.3).

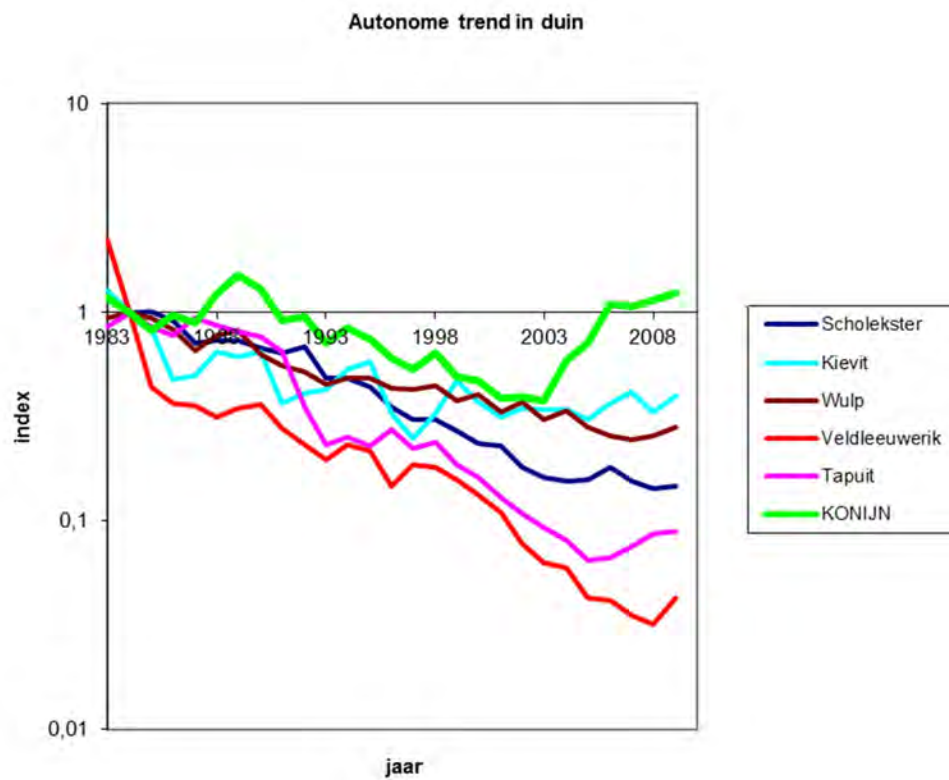
Broedvogels van ruigtes, lage struwelen en mozaïeken zijn gemiddeld juist significant in aantal toegenomen (t-test; $p=0.03$). De toename is significant voor acht van de negen soorten, het sterkst voor Boomleeuwerik, Blauwborst, Roodborsttapuit en Grasmus (figuur 7.4). Alleen de Kneu is significant in aantal afgenomen.

Broedvogels van hoge struwelen en bosranden laten wisselende populatieontwikkelingen zien en vertonen gemiddeld genomen geen significante trend (t-test; $p=0.25$). Tien soorten nemen significant in aantal toe, zoals Tjiftjaf en Zwartkop (figuur 7.5). Vijf soorten vertonen afnemende populatietrends, zoals Zomertortel, Koekoek en Gekraagde Roodstaart. De Heggenmus is stabiel.



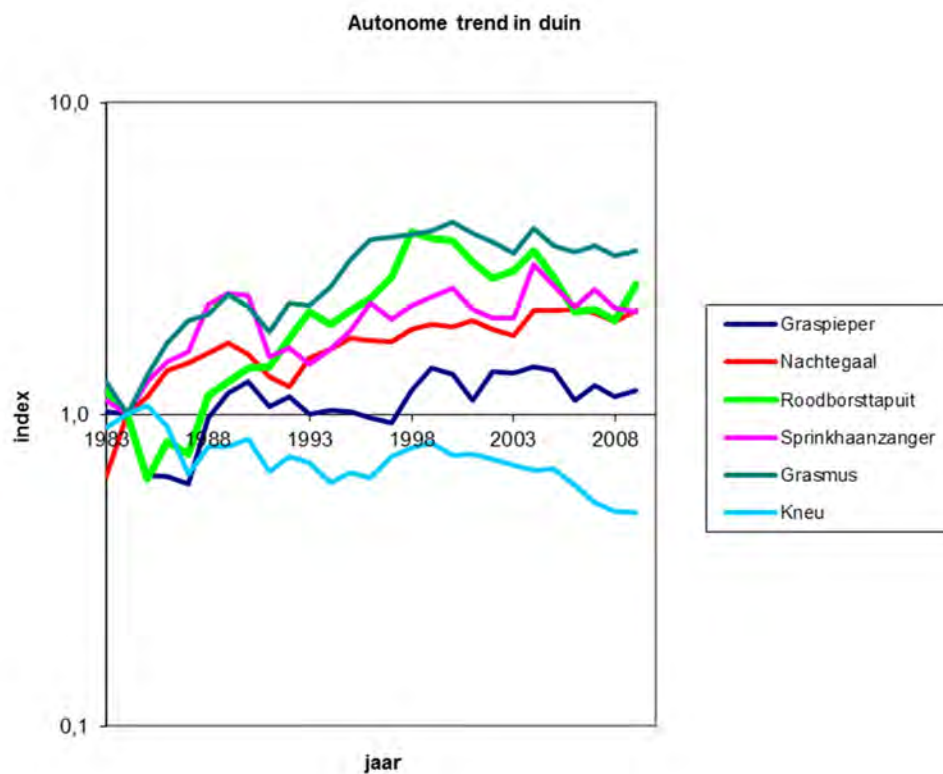
Figuur 7.2. Gemiddelde populatietrends ($\pm$ SE) van 32 soorten broedvogels in de onbegraasde Nederlandse duinen in de periode 1983-2009, waarbij onderscheid wordt gemaakt tussen broedvogels karakteristiek voor open duin, lage struwelen en mozaïeken, en hoge struwelen en bosranden. De trend is weergegeven met een multiplicatieve parameter: een waarde van 1.05 betreft een jaarlijkse toename van 5%, een waarde van 0.95 een jaarlijkse afname van 5%. Een waarde van 1.00 betreft een stabiele populatietrend.

Figure 7.2 Mean population trends ($\pm$ SE) of 32 breeding bird species in ungrazed dunes (1983-2009) for species of open dune habitat, species of half open dune habitat and shrubs and species of high shrub, woodland and forest edges. A value of 1.00 implicates a stable trend; 1.05 implicates a yearly increase of 5%.



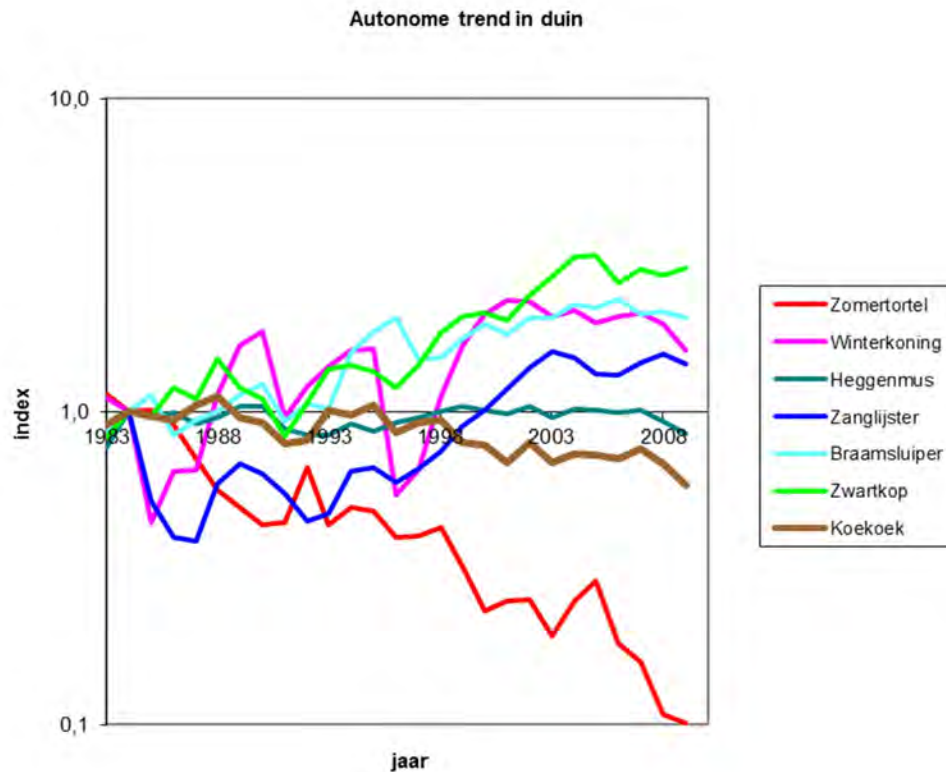
Figuur 7.3. Populatie-ontwikkelingen van enkele broedvogels van open duin en het Konijn in de onbegraasde Nederlandse duinen in de periode 1983-2009.

Figure 7.3. Population index of rabbits and breeding birds of open dune habitat in ungrazed dune areas (1983-2009).



Figuur 7.4. Populatie-ontwikkelingen van enkele broedvogels van ruigte, laag struweel en mozaïekvegetaties in de onbegraasde Nederlandse duinen in de periode 1983-2009.

Figure 7.4. Population index of breeding birds of half open dune and shrub habitat in ungrazed dune areas (1983-2009).



Figuur 7.5. Populatie-ontwikkelingen van enkele broedvogels van hoog struweel en bosranden in de onbegraasde Nederlandse duinen in de periode 1983-2009.

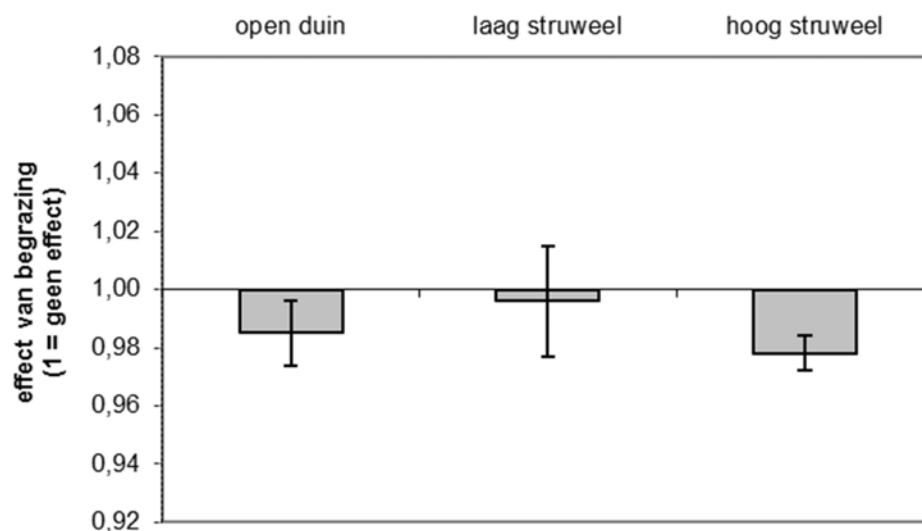
Figure 7.5. Population index of breeding birds of high shrub, woodland and forest edges in ungrazed dune areas (1983-2009).

7.3.2 Effecten van begrazing

De effecten van begrazing verschillen niet significant tussen broedvogels van verschillende duinvogelgemeenschappen (ANOVA; $F=0.71$; $p=0.50$) (figuur 7.6). Broedvogels van open duin reageren gemiddeld genomen negatief op de introductie van grote grazers, maar dit is niet significant (t-test; $p=0.24$). Het effect van begrazing is wel significant negatief voor de populaties van drie individuele open duinsoorten: Bergeend, Wulp en Scholekster (figuur 7.7). Voor geen van de soorten van open duin is het effect van begrazing positief, ook niet voor de Tapuit. Dat is wel het geval voor de invloed van begrazing op Konijnen: de aantallen blijken significant van de introductie van grote grazers te profiteren (figuur 7.7).

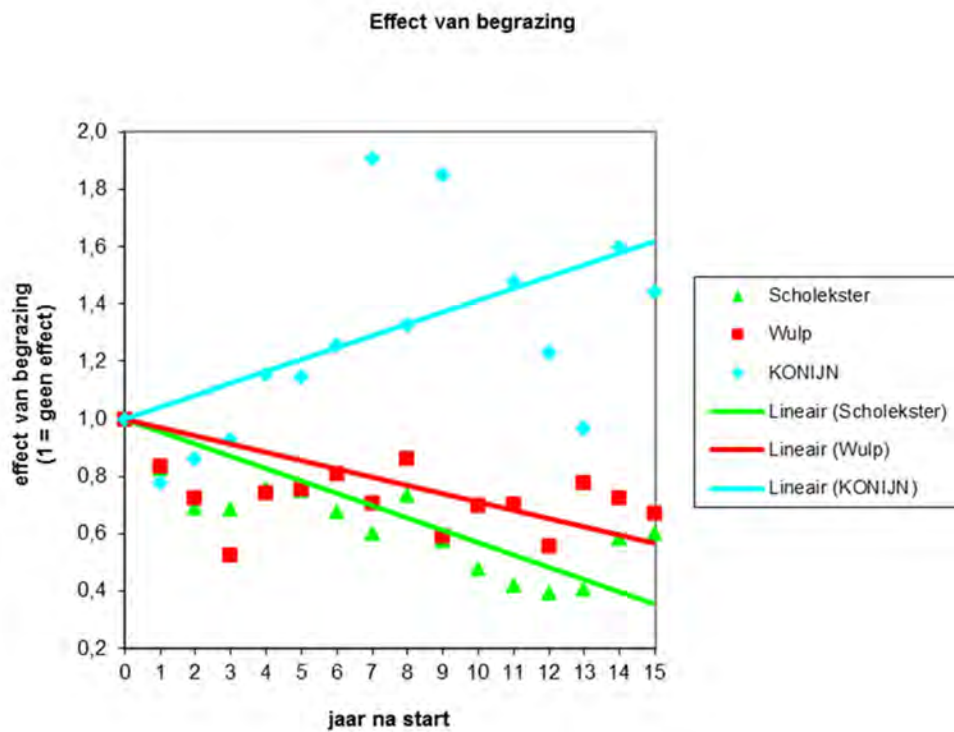
Broedvogels van ruigtes, lage struwelen en mozaïeken reageren nogal verschillend op begrazing, waarbij het effect gemiddeld neutraal is (t-test; $p=0.84$). Vier soorten hebben geprofiteerd van begrazing (Boomleeuwerik, Boompieper, Graspieper en Roodborsttapuit), vier soorten zijn er juist door benadeeld (Nachttegaal, Blauwborst, Sprinkhaanzanger, Grasmus) (figuur 7.8). De populatie van de Kneu is niet significant door begrazing beïnvloed.

Broedvogels van hoge struwelen en bosranden reageren als enige groep gemiddeld wel significant negatief op begrazing (t-test; $p<0,01$). Het negatieve effect is ook zichtbaar op de populaties van elf individuele soorten, zoals Zomertortel, Heggenmus, Zwartkop en Koolmees (figuur 7.9). Vier soorten reageren niet op begrazing, terwijl één soort positief op de introductie van grote grazers reageert (Zanglijster).



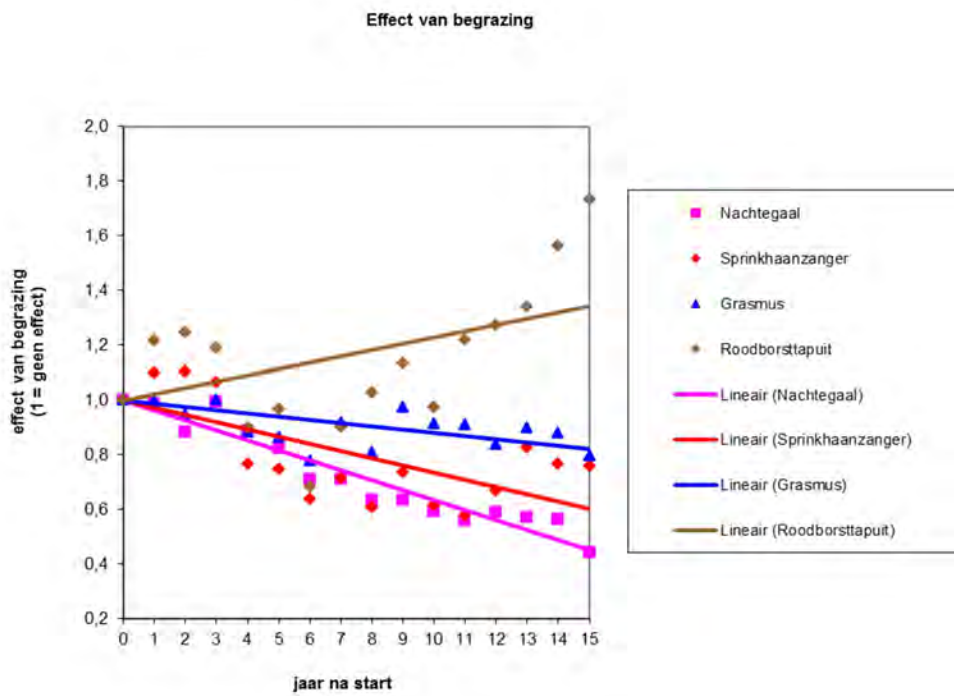
Figuur 7.6. Effect van begrazing ($\pm$ SE) op 32 soorten broedvogels in de Nederlandse duinen in de eerste 15 jaar na de start van begrazing, waarbij onderscheid wordt gemaakt tussen broedvogels karakteristiek voor open duin, lage struwelen en mozaïeken, en hoge struwelen en bosranden. Het effect van begrazing is weergegeven met een multiplicatieve parameter; waarden groter dan 1 duiden op een positief effect, waarden kleiner dan 1 op een negatief effect. Zo betekent een waarde van 1.05 een 5% sterkere toename (of minder sterke afname) per jaar in begraasde gebieden ten opzichte van niet begraasde gebieden. Een waarde van 1.00 betekent geen effect van begrazing.

Figure 7.6. Mean effect of grazing on bird population trends ($\pm$ SE) of 32 breeding bird species during the first 15 years of grazing management for species of open dune habitat, species of half open dune habitat and shrubs and species of high shrub, woodland and forest edges. A value of 1.00 implicates there is no effect of grazing; 1.05 implicates a yearly increase (or less decrease) of 5% in grazed dune areas compared with ungrazed dune areas.



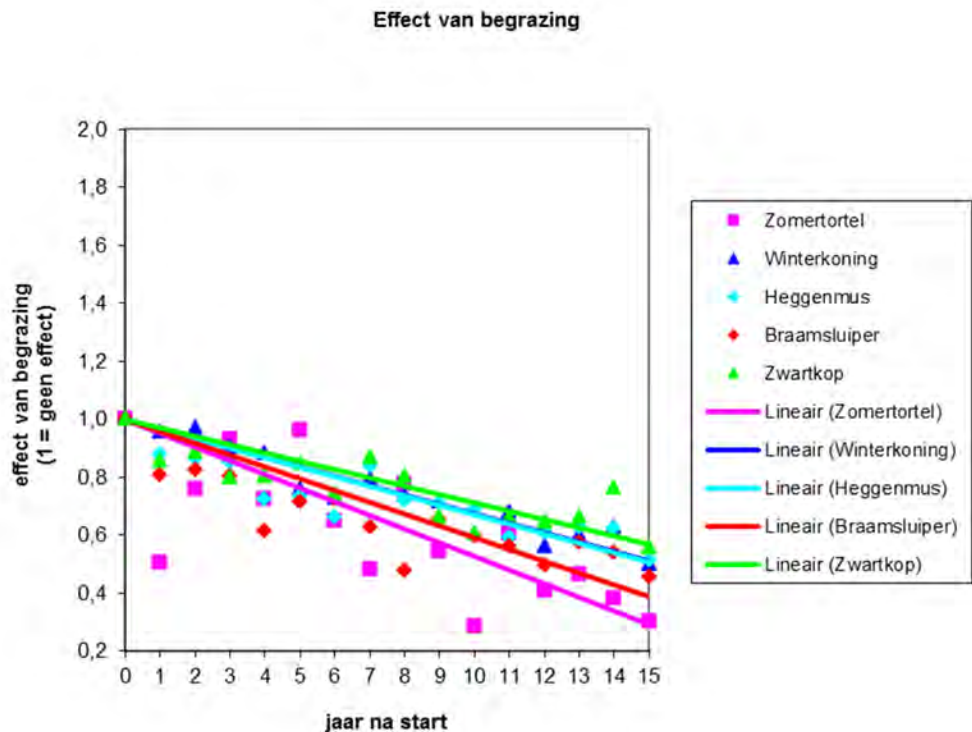
Figuur 7.7. Effect van begrazing op enkele broedvogels van open duin en het Konijn in de eerste 15 jaar na de start van begrazing.

Figure 7.7. Effects of grazing on rabbits and breeding birds of open dune habitat during the first 15 years of grazing management.



Figuur 7.8. Effect van begrazing op enkele broedvogels van enkele broedvogels van ruigte, laag struweel en mozaïekvegetaties in de eerste 15 jaar na de start van begrazing.

Figure 7.8. Effects of grazing on breeding birds of half open dune habitat and low shrubs in dune areas during the first 15 years of grazing management.



Figuur 7.9. Effect van begrazing op enkele broedvogels van enkele broedvogels van hoog struweel en bosranden in de eerste 15 jaar na de start van begrazing.

Figure 7.9. Effects of grazing on breeding birds of high shrubs, woodland and forest edges during the first 15 years of grazing management.

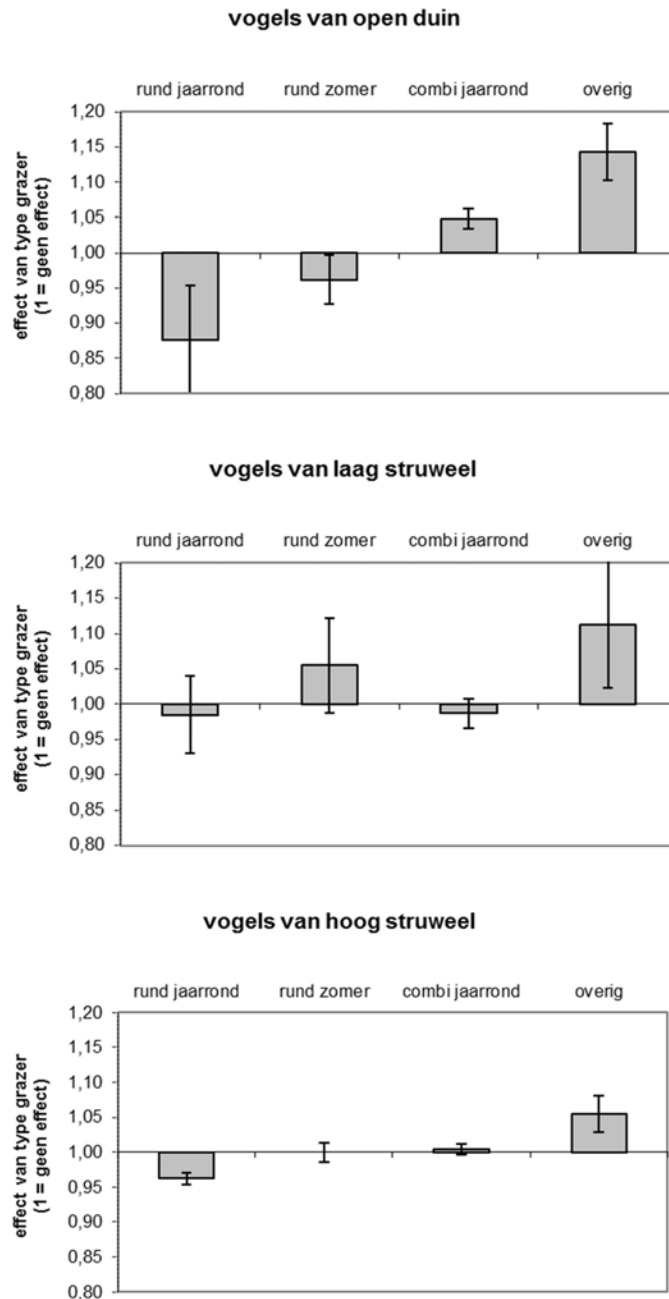
7.3.3 Wijze van begrazen

De effecten van begrazing verschillen significant tussen de verschillende vorm van begrazing. De verschillen zijn significant voor broedvogels van open duinen (gepaarde ANOVA; $F=5.34$; $p<0.01$) en van hoge struwelen ($F=6.23$; $p<0.01$), en bijna significant voor broedvogels van ruigtes en lage struwelen ($F=2.38$; $p=0.09$) (figuur 7.10).

Voor alle drie de duinvogelgemeenschappen is het effect van jaarrond begrazing met runderen gemiddeld negatief. Hoewel dit negatieve effect het sterkst lijkt voor open duinvogels, is het alleen voor broedvogels van hoge struwelen en bosranden significant (t-test; $p<0.001$).

Voor alle drie de duinvogelgemeenschappen is het effect van 'overige begrazing', meestal met alleen paarden of alleen schapen/geiten, positief. Dit is het sterkst het geval voor open duinvogels (t-test, $p=0.01$), maar is ook significant voor broedvogels van hoge struwelen (t-test; $p=0.05$).

Jaarrond begrazing met een combinatie van verschillende soorten grazers heeft voor broedvogels van open duin ook een positief effect (t-test; $p=0.01$). Voor de overige duinvogelgemeenschappen zijn geen duidelijke effecten zichtbaar, en dat geldt ook voor de effecten van zomerbegrazing door runderen.

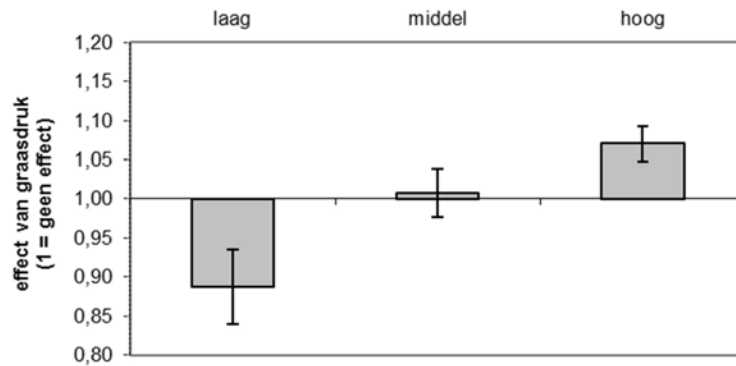


Figuur 7.10. Effecten van vier verschillende vormen van begrazing ($\pm$ SE) op 32 soorten broedvogels in de Nederlandse duinen in de eerste 15 jaar na de start van begrazing, waarbij onderscheid wordt gemaakt tussen broedvogels karakteristiek voor open duin, lage struwelen en mozaïeken, en hoge struwelen en bosranden. De vier begrazingsvormen betreffen jaarrondbegrazing met runderen, zomerbegrazing met runderen, jaarrondbegrazing met een combinatie van grazers en overige begrazingsvormen.

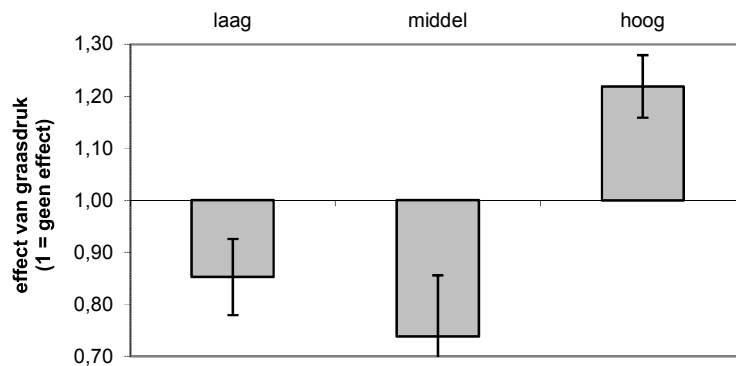
Figure 7.10. Mean effects of different grazing regimes ($\pm$ SE) on 32 breeding bird species in Dutch coastal dunes during the first 15 year of grazing management for species of open dune habitat, species of half open dune habitat and shrubs and species of high shrub, woodland and forest edges. A value of 1.00 implicates there is no effect of grazing; 1.05 implicates a yearly increase (or less decrease) of 5% in grazed dune areas compared with ungrazed dune areas.

De effecten van begrazing lijken bovendien significant te verschillen in afhankelijkheid van de graasdruk, al is enige verstrengeling met graasvorm hierbij niet uit te sluiten. De verschillen zijn significant voor broedvogels van open duinen (gepaarde ANOVA; $F=6.22$; $p=0.01$) en van hoge struwelen ($F=5.29$; $p=0.01$), maar niet voor broedvogels van ruigtes en lage struwelen ($F=0.73$ $p=0.50$) (figuur 7.11).

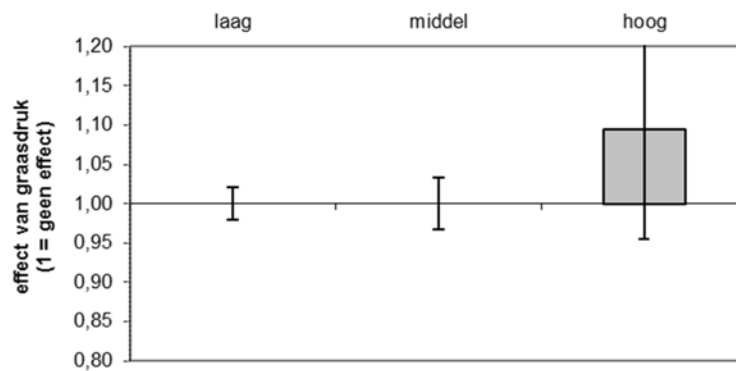
vogels van open duin

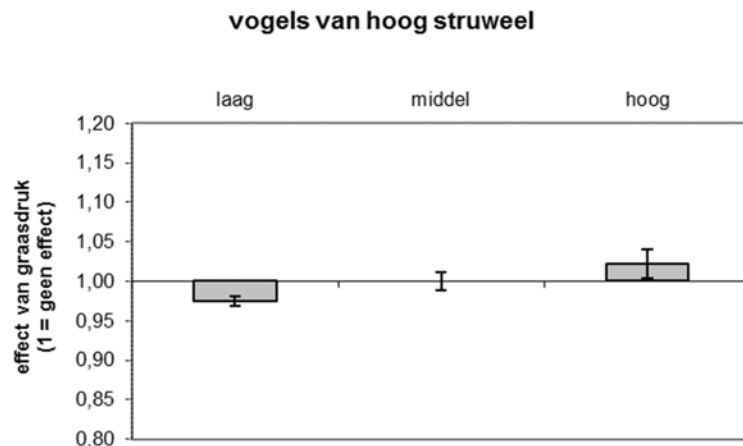


vogels van open duin - vasteland



vogels van laag struweel





Figuur 7.11. Effecten van graasdruk ($\pm$ SE) op 32 soorten broedvogels in de Nederlandse duinen in de eerste 15 jaar na de start van begrazing, waarbij onderscheid wordt gemaakt tussen broedvogels karakteristiek voor open duin, lage struwelen en mozaïeken, en hoge struwelen en bosranden. Graasdruk is gekwantificeerd in drie klassen: laag (<0.10 GVE/ha/jr), middel (0.10-0.20 GVE/ha/jr) en hoog (>0.20 GVE/ha/jr). Aangezien er in het Renodunale district en het Waddendistrict met gemiddeld andere graasdruk wordt begraasd is de analyse voor beide gebieden apart gemaakt

Figure 7.11. Mean effects of different grazing pressure ($\pm$ SE) on 32 breeding bird species in Dutch coastal dunes during the first 15 year of grazing management for species of open dune habitat, species of half open dune habitat and shrubs and species of high shrub, woodland and forest edges. A value of 1.00 implicates there is no effect of grazing; 1.05 implicates a yearly increase (or less decrease) of 5% in grazed dune areas compared with ungrazed dune areas. Grazing pressure is quantified in three classes: low (<0.10 GVE/ha/yr), middel (0.10-0.20 GVE/ha/yr) and high (>0.20 GVE/ha/yr).

Voor alle drie de duinvogelgemeenschappen is het effect van een relatief hoge graasdruk gemiddeld (licht) positief, maar alleen significant voor broedvogels van open duin (t-test; $p=0.04$). Voor broedvogels van hoge struwelen en bosranden lijkt bovendien een lage graasdruk relatief ongunstig (t-test; $p=0.001$).

Er is geen sprake van duidelijke regionale verschillen in de effecten van begrazing. 10 soorten reageren significant positiever op begrazing in de kalkarme duinen dan in de kalkrijke duinen. Voor 9 soorten is dit juist omgekeerd, terwijl er voor 13 soorten geen significante verschillen bestaan. Deze verhoudingen verschillen niet tussen de verschillende duinvogelgemeenschappen. Met betrekking tot de broedvogels van open duin reageren Bergeend, Wulp en Tapuit positiever op begrazing op de Waddeneilanden ten opzichte van het Renodunaal district (waar deze soorten sowieso veel minder algemeen zijn dan op de Wadden), terwijl Kievit juist in dat laatste district positiever reageert. Voor Scholekster, Veldleeuwerik en Witte Kwikstaart is er geen verschil tussen de districten. Het feit dat de algemene populatietrend van deze grondbroeders zowel in begraasde als in onbegraasde terreinen niet positiever is in het Waddendistrict dan in het Renodunaal district is een aanwijzing dat predatie door vossen (die op de wadden ontbreken) alleen of in interactie met begrazing geen sturende rol speelt.

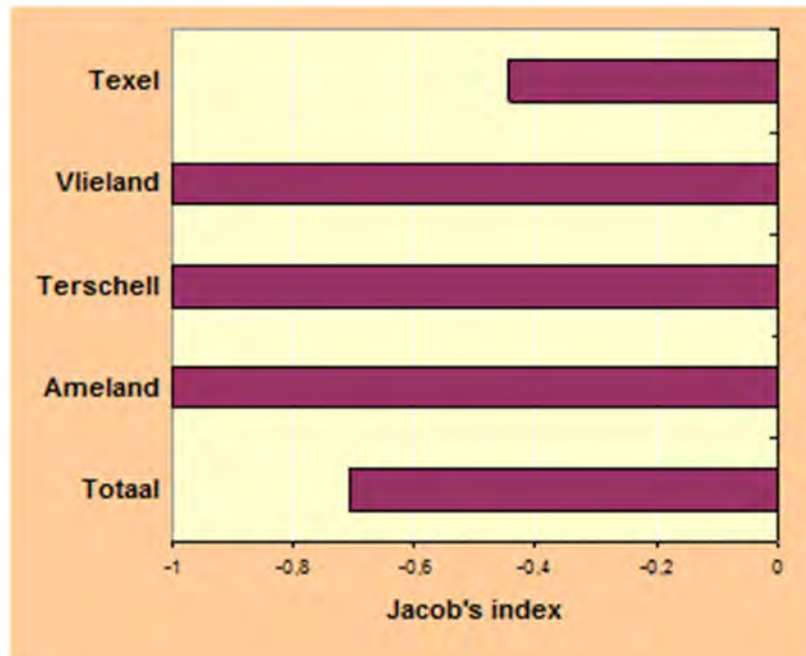
Waarschijnlijk als gevolg van het feit dat Konijnen tijdens de tellingen in veel proefvlakken niet of slechts in zeer lage aantallen werden waargenomen, waarbij de variatie tussen de proefvlakken bovendien erg klein is, werd geen sterke invloed van de abundantie van Konijnen op de effecten van begrazing vastgesteld. 13 soorten reageren significant positiever op begrazing naarmate hogere aantallen Konijnen aanwezig zijn. Voor zeven soorten is dit juist omgekeerd, terwijl er voor twaalf soorten

geen significante verschillen bestaan. De verhoudingen lijken wel wat te verschillen tussen de verschillende duinvogelgemeenschappen, waarbij de open duinvogels nog het meest positief op de aantallen Konijnen lijken te reageren. Gezien de kleine steekproeven zijn deze resultaten echter hooguit indicatief.

7.3.4 De invloed van begrazing op de Blauwe Kiekendief als broedvogel.

De Blauwe Kiekendief is een karakteristieke broedvogel van de duinen op de Waddeneilanden, maar is hard op weg om als broedvogel uit Nederland te verdwijnen. Van de ongeveer 140 broedparen begin jaren negentig, resteerden er in 2009 nog maar 22. Uit onderzoek aan zowel de nestlocaties als het foerageergedrag van jagende mannetjes, komt een sterke voorkeur van Blauwe Kiekendieven voor onbegraasde duinvegetaties naar voren (Klaassen et al. 2006).

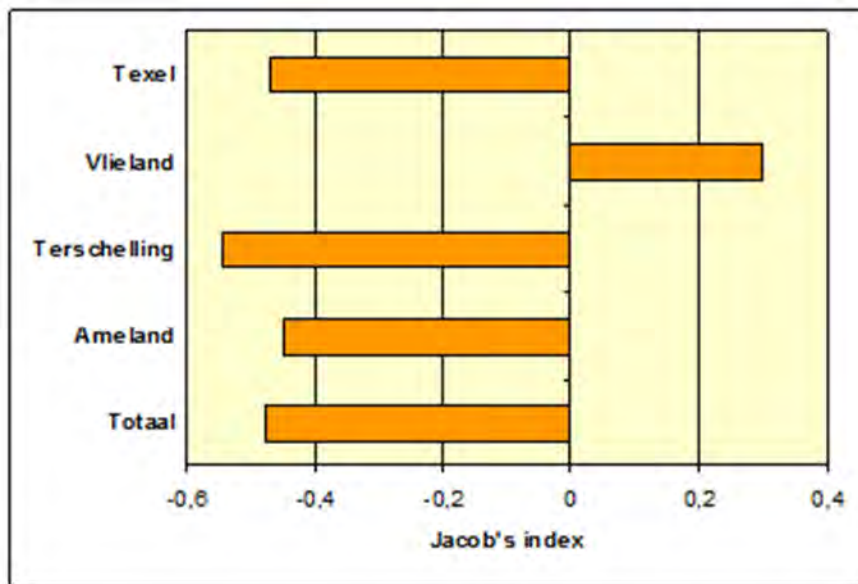
Van 108 nesten op Texel, Vlieland, Terschelling en Ameland is vastgesteld of deze zich in begraasd of onbegraasd gebied bevonden. Hierbij is een uitgesproken voorkeur voor onbegraasde vegetaties te zien (figuur 7.12). Alleen op Texel kwamen nesten in begraasd gebied voor. Hier bevonden zich in 2004-2006 12 van de 57 nesten (21%) in begraasd duingebied, terwijl begraasd gebied 41% van het totale duingebied beslaat. Van deze nesten bevonden er 8 zich in de relatief extensief met schapen begraasde Eierlandsche Duinen. De zuidelijke, door runderen begraasde duingebieden vormen een opvallende onderbreking van de continue verspreiding op zuidelijk Texel. De in dit deel aanwezige nesten bevinden zich grotendeels net buiten de rasters. De nesten binnen de rasters (totaal 4 in 2004-2006) bevonden zich alle aan de randen, die door de grazers minder frequent bezocht worden. In andere begrazingseenheden is de soort broedend (nagenoeg) verdwenen, terwijl in het verleden wel nesten in deze terreinen vastgesteld werden. Het verdwijnen van geschikte nestgelegenheid door begrazing hoeft niet direct problematisch te zijn, mits duinen niet integraal begraasd worden en er daardoor, op korte afstand, genoeg geschikte nestlocaties beschikbaar blijven.



Figuur 7.12. Preferentie voor begraasde vegetaties van Blauwe Kiekendief bij nestplaatskeuze (Jacob's index; -1: volledig gemeden; 0: geen preferentie, benutting conform aanbod; 1: maximale preferentie; n=108 nesten).

Figure 7.12. Nest site preference of Hen harrier for grazed areas (Jacob's index: -1 = full avoidance; 0 = no preference; +1 = maximal preference. N = 108 nests).

Uit waarnemingen van foeragerende mannetjes blijkt echter dat begraasd duin ook veel minder geschikt is als foerageergebied (figuur 7.13). Dit strookt met de uitkomsten van een verspreidingsonderzoek van de Noordse Woelmuis op Texel, waarbij deze soort vrijwel niet meer werd aangetroffen in door hooglanders en pony's begraasde duinen. Begrazing van duingebieden lijkt daarmee een voor Blauwe Kiekendieven zeer negatieve beheersvorm.



Figuur 7.13. Preferentie van foeragerende Blauwe Kiekendieven voor begraasde vegetaties (Jacob's index; -1: volledig gemeden; 0: geen preferentie, benutting conform aanbod; 1: maximale preferentie; n=182 waarnemingen).

Figure 7.13. Foraging habitat preference of Hen harrier for grazed areas (Jacob's index: -1 = full avoidance; 0 = no preference; +1 = maximal preference. N = 108 nests).

7.3.5 Leidt het aanleggen van kunstburchten tot kolonisatie van konijnen in onbezette gebieden?

Het veldexperiment bestond uit het plaatsen van vier kunstburchten op vier locaties. Elke locatie moest in principe geschikt zijn, maar met zonder aanwezige konijnen en in principe binnen de kolonisatie-afstand van een aanwezige populatie liggen.

Er zijn verschillende modellen kunstburchten mogelijk: Dekker (2007) gebruikte grote kasten met inloopbuizen. Deze werden goed gebruikt, maar de dieren waren gevoelig voor predatie door bunzing, en de kasten waren, door het formaat en omdat ze uit de grond staken, minder aantrekkelijk voor gebruik in duinlandschappen. Daarbij bleken in zijn proeven de kasten aantrekkelijk voor vee en moesten worden afgeschermd met een omheining van schrikdraad. Om deze redenen werd besloten dat dit model niet geschikt was voor toepassing in natuurgebieden. Drees et al. (2009) gebruikten bij een bijzetting van konijnen in de duinen hopen stro met een toegangsbuis van PVC als kunstburcht. Deze burchten werden echter door konijnen die in het gebied werden geïntroduceerd nauwelijks gebruikt. Op het Iberisch schiereiland werden diverse modellen getest: grote kasten, zoals de ook door Dekker werden ingezet, en een of meerdere pellets, die werden ingegraven en/of bedekt met grond. Deze kunstburchten werden succesvol gebruikt door jonge, dispergerende konijnen.

Voor dit project werd dan ook voor dit gekozen: een pallet, die wordt ingegraven in een goed gedraineerd stuk duin en wordt bedekt met zoden (figuur 7.14). Het effect van de kunstburchten werd bepaald door middel van keuteltellingen in 5 random plots rond de kunstburchten, en inspectie van de kunstburchten op bezetting of gebruikssporen.



Figuur 7.14. Aanleg van kunstburchten voor konijnen.

Figure 7.14. Creation of artificial burrows for rabbits.

Er zijn 4 kunstburchten geplaatst: twee in de Amsterdamse Waterleidingduinen in april 2011, en twee in de Noordduinen bij Den Helder. De kunstburchten in de AWD zijn in een onbegraasd, halfopen gebied geplaatst, dat zeer geschikt lijkt voor konijnen, maar waar deze niet (meer) voorkomen. De kunstburchten in de Noordduinen zijn in een open duingebied geplaatst, dat wordt begraasd door paarden en runderen. Deze

kunstburchten zijn laat in het seizoen geplaatst, in september 2011. Dit is echter nog wel in de periode dat jonge konijnen, geboren in 2011, moeten dispergeren. De burchten in de AWD zijn twee maal gecontroleerd. In beide gevallen waren de burchten niet gebruikt en onbelopen. De burchten in de Noordduinen zijn eenmaal gecontroleerd en waren ook ongebruikt. Ook de dichtheden van konijnen, bepaald door middel van keuteltellingen, waren onveranderd: geen konijnen. Mogelijk heeft de kolonisatie van de gebieden meer tijd nodig. Dit kan met name gelden voor de geïsoleerde gebieden in de Amsterdamse Waterleidingduinen.

7.4 Conclusies broedvogels en konijnen

- Broedvogels van open duinen zijn gemiddeld sterk in aantal afgenomen sinds medio jaren tachtig. Ook Konijnen namen aanvankelijk sterk in aantal af, maar de stand heeft zich na 2003 hersteld en de aantallen lijken nu weer op het niveau te liggen van halverwege jaren tachtig. Broedvogels van ruigtes, lage struwelen en mozaïeken zijn gemiddeld juist in aantal toegenomen. Broedvogels van hoge struwelen en bosranden laten wisselende populatie-ontwikkelingen zien.
- De effecten van begrazing verschillen niet significant tussen broedvogels van de verschillende duinvogelgemeenschappen. Broedvogels van open duin reageren gemiddeld genomen negatief op de introductie van grote grazers, met name Bergeend, Wulp en Scholekster. Ook broedvogels van hoge struwelen reageren gemiddeld negatief op begrazing. Broedvogels van ruigtes en lage struwelen reageren nogal wisselend.
- Konijnen profiteren juist van begrazing: de aantallen nemen na introductie van grote grazers toe in vergelijking met onbegraasde gebieden.
- De effecten van begrazing zijn afhankelijk van de begrazingsvorm. De invloed van jaar rond begrazing met runderen is gemiddeld negatief voor open duinvogels en broedvogels van hoge struwelen. Het effect van 'overige' begrazingsvormen, meestal begrazing met alleen paarden of alleen schapen/geiten, is voor deze duinvogelgemeenschappen juist positief. Ook jaar rond begrazing met een combinatie van verschillende soorten grazers lijkt voor broedvogels van open duin een positief effect te hebben.
- De effecten van begrazing lijken bovendien significant te verschillen in afhankelijkheid van de graasdruk, al is enige verstrengeling met graasvorm hierbij niet uit te sluiten. Een relatief hoge graasdruk lijkt gemiddeld (licht) positief, vooral voor open duinvogels.
- Er is geen sprake van duidelijke regionale verschillen in de effecten van begrazing. Twaalf soorten reageren significant positiever op begrazing in de kalkarme duinen dan in de kalkrijke duinen. Voor negen soorten is dit juist omgekeerd.
- Waarschijnlijk als gevolg van het feit dat Konijnen tijdens de tellingen in veel proefvlakken niet of slechts in zeer lage aantallen werden waargenomen, werd geen sterke invloed van de abundantie van Konijnen op de effecten van begrazing vastgesteld. 13 soorten reageren significant positiever op begrazing naarmate hogere aantallen Konijnen aanwezig zijn. Voor zeven soorten is dit juist omgekeerd. Open duinvogels lijken nog het meest positief op de hogere aantallen Konijnen te reageren.
- Het plaatsen van kunstburchten leidt in ieder geval niet op korte termijn tot kolonisatie van onbezette plekken.

8 Effecten op dagvlinders

8.1 Inleiding

Over het effect van begrazing op dagvlinders is voor de duinen in het verleden onderzoek gedaan op basis van vlindertellingen langs monitoringroutes. Hierbij zijn de verschillen in de aantallen vlinders in de loop van de tijd vergeleken tussen routes met begrazingsbeheer, maaibeheer of niets doen (Wallis de Vries & Raemakers 2001). Dit betrof een beperkt aantal routes (21) in de kalkrijke duinen en een gering aantal jaren (5). In een later onderzoek werd een groter aantal routes (38) gedurende meer jaren (14) geanalyseerd voor Zuid-Kennemerland, waarbij ook onderscheid gemaakt werd tussen verschillende landschapstypen (Wallis de Vries 2004). In het huidige onderzoek is een nog langere periode onderzocht (21 jaar) met gegevens van 228 routes over het hele duingebied, van Oostvoorne tot Rottumeroog.

8.2 Methode

8.2.1 Selectie van monitoringroutes

De telgegevens stammen uit het Landelijk Meetnet Vlinders van het Netwerk Ecologische Monitoring (NEM), een samenwerkingsverband van De Vlinderstichting en het CBS in opdracht van het Ministerie van EZ. Er zijn gegevens van 228 telroutes gebruikt voor de jaren 1992-2012; voor de eerste jaren van het Meetnet 1990-1991 waren onvoldoende routes met verschillend beheer bruikbaar. Op 133 van de gebruikte routes worden alle soorten dagvlinders geteld, de overige 95 routes zijn soortgericht voor de zeldzame soorten.

De tellingen worden uitgevoerd door vrijwilligers in de periode april t/m september. Elke route is ingedeeld in secties van 50 m, waarbij één route vaak 20 secties telt. Langs deze route worden in principe wekelijks, bij gunstige weersomstandigheden, alle vlinders geteld binnen een denkbeeldige kubus van 5x5x5 m voor de teller uit. De wekelijkse tellingen worden verwerkt tot jaarcijfers per soort per generatie (zie Van Swaay *et al.* 2002 voor details). Alleen de 167 routes met gegevens uit minimaal twee jaren uit de periode 1992-2012 zijn in de analyse meegenomen.

8.2.2 Variatie in begrazingsvorm

Door navraag bij beheerders is net als bij de analyse van vogel- en konijngegevens informatie verzameld over het beheer (niets doen, begrazing, overig beheer [veelal maaien]). Met betrekking tot het begrazingsbeheer zijn de volgende gegevens verzameld: startjaar (eventueel stopjaar) van begrazing, type vee, periode van begrazing (jaarrond/zomer/ winter) en de dichtheid of aantallen grazers. Informatie over de jaarlijkse variatie in begrazingsbeheer was zelden beschikbaar en kon dus niet worden meegenomen in de analyses.

Er zijn vijf beheervormen onderscheiden:

- Niets doen:
86 routes, inclusief 22 routes in jaren vooraf gaand aan de begrazing
- Jaarrond begraasd met runderen en/of paarden:
44 routes; omdat runderen en paarden van een vergelijkbare grootte zijn, zijn deze tot één categorie gerekend
- Zomer begraasd met runderen:
11 routes; zomer begrazing met alleen paarden kwam niet voor
- Overige begrazingsvormen:

10 routes; dit betrof vooral schapenbegrazing of begrazing door pony's en geiten (1x) of winterbegrazing (1x) of wisselende begrazingsregimes met runderen en deels ook paarden (3x)

- Ander beheer:

15 routes, voornamelijk maaibeheer, soms in combinatie met nabeweidings

De graasdruk per gebied is omgezet in aantal grootvee-eenheden per hectare per jaar (GVE/ha/jr). Deze is vervolgens, net als bij de analyse voor vogels en konijnen in drie categorieën verdeeld:

- Laag: <0,10 GVE/ha/jr: 29 routes
- Gemiddeld: 0,10-0,20 GVE/ha/jr: 26 routes
- Hoog: >0,20 GVE/ha/jr: 8 routes

8.2.3 Selectie van vlindersoorten

Op de monitoringroutes zijn in totaal 41 soorten waargenomen. Alleen soorten die op minimaal 10 routes aanwezig waren zijn in de analyse meegenomen. Het Geelsprietdikkopje is door mogelijke verwarring met Zwartsprietdikkopje buiten de analyse gelaten. Ook de Distelvlinder is buiten beschouwing gelaten omdat de aantallen van deze trekvlinder tussen de jaren zeer sterk variëren en voor deze zeer mobiele vlinder bovendien niet door het lokale beheer worden bepaald. Zo is de analyse uiteindelijk versmald tot 30 soorten (zie Tabel 8.1).

De 30 soorten zijn, net als de vogels, op basis van hun voorkomen (Wallis de Vries et al., 1999) toegedeeld aan drie habitattypen:

- Soorten van Open Duinen met overwegend korte vegetatie en open zand: 7 soorten;
- Soorten van Halfopen Duinen met mozaïeken van meer gesloten vegetatie van (deels hogere) grassen en lage struwelen: 10 soorten;
- Soorten van Struweel, variërend van hoge struwelen tot bossen: 14 soorten.

8.2.4 Statistische analyse

Alle vlinderaantallen zijn vanwege variatie in lengte van monitoringroutes eerst gestandaardiseerd naar aantallen vlinders per hectare. Omdat insectenaantallen tussen jaren zeer sterk kunnen variëren en ze beter geschikt te maken voor een trendanalyse, zijn alle vlinderdichtheden vervolgens logaritmisches getransformeerd als $\log_{10}(n+1)$. Alle statistische analyses zijn uitgevoerd in JMP 5.1 (Sall et al. 2005).

Allereerst is een analyse uitgevoerd van de autonome aantal ontwikkeling van de vlindersoorten over het hele duingebied. Hiervoor werd een Generalised Linear Model (GLM) toegepast om voor elke soort de variatie in de getransformeerde dichtheden tussen jaren te verklaren met individuele monitoringroutes als random factor.

Voor de analyse van de effecten van begrazingsbeheer zijn de onbegraasde routes als controle meegenomen. De routes met 'Ander beheer' zijn buiten beschouwing gelaten. Met een GLM is voor elke soort getoetst of er verschillen in de getransformeerde dichtheden waren tussen de vier beheertypen: de drie begrazingsvormen en 'niets doen'-beheer. Voor elke soort werden alleen de beheertypen meegenomen met gegevens van minimaal 5 routes uit verschillende jaren. Individuele monitoringroutes zijn als random factor meegenomen. Daarnaast zijn Jaar, Beheertype en de interactie tussen Beheertype en Jaar meegenomen. Significante effecten van Jaar wijzen in de richting van een autonome trend los van het beschouwde beheer; deze effecten zijn niet verder beschouwd omdat ze al onder de analyse van de autonome aantalsontwikkeling zijn bekeken. Significante effecten van Beheer wijzen op consistente verschillen in dichtheid tussen beheertypen. Significante interacties tussen Beheer en Jaar wijzen op verschillen in trend (aantalsontwikkeling) tussen beheertypen. De meeste variatie in trends tussen beheertypen is hiermee verdisconteerd. Aanvullend is nog onderzocht of het aantal jaren na de start van begrazing nog een verklarende factor was, maar dit bleek niet het geval te zijn.

Verschillen in dichtheid en trend tussen soortgroepen met gelijke habitatvoorkeur onder invloed van het beheer zijn onderzocht door een variantie-analyse van de gemiddelde dichtheid per soort, respectievelijk, de gemiddelde trend (coëfficiënt voor de dichtheid-verandering per jaar) per soort met Soortgroep, Beheertype en hun interactie als verklarende factoren.

De effecten van graasdruk zijn alleen onderzocht voor de meest voorkomende begrazingsvorm van Jaarrond-begrazing door runderen en/of paarden. Dit is gedaan

door de variatie in dichtheid via een GLM te verklaren als functie van Jaar, Graasdruk en hun interactie, met individuele monitoringroutes wederom als random factor. De extreem droge zomer van 2003 leidde voor sommige soorten juist in de duinen tot een meerjarige terugval van de aantallen vlinders. Verwarrende effecten daarvan kunnen zijn dat er ten onrechte een lagere dichtheid of achteruitgang wordt geconstateerd bij routes die pas later in begrazing zijn genomen. Om dat te voorkomen is onderzocht in hoeverre de uitkomsten veranderden wanneer de routes in gebieden met het startjaar van begrazing na 2003 (die tot die tijd dus als onbegraasd zijn meegenomen) buiten beschouwing bleven. Dit bleek alleen het geval te zijn voor Bruin zandoogje, Duinparelmoervlinder en Kleine vuurvlinder. Voor deze drie soorten zijn de analyses dus gebaseerd op de routes met het startjaar van begrazing in 2003 of daarvoor.

8.3 Resultaten

8.3.1 Autonome populatieontwikkelingen

Als achtergrond op de effecten van beheer worden hier eerst de populatietrends van de vlindersoorten in de periode 1992-2012 besproken (Tabel 8.1). Deze autonome ontwikkelingen zijn dus gemiddeld over alle begraasde en onbegraasde monitoringsroutes. Van de 30 onderzochte soorten was de trend in de aantallen stabiel voor 7 soorten, dalend voor 14 soorten en stijgend voor 9 soorten. De dalende trend overheerst dus. Rode Lijst-soorten zijn vooral de soorten van het Open duin. Er waren geen duidelijke trendverschillen tussen de kalkrijke duinen van het Renodunaal district en de kalkarme duinen van het Waddendistrict.

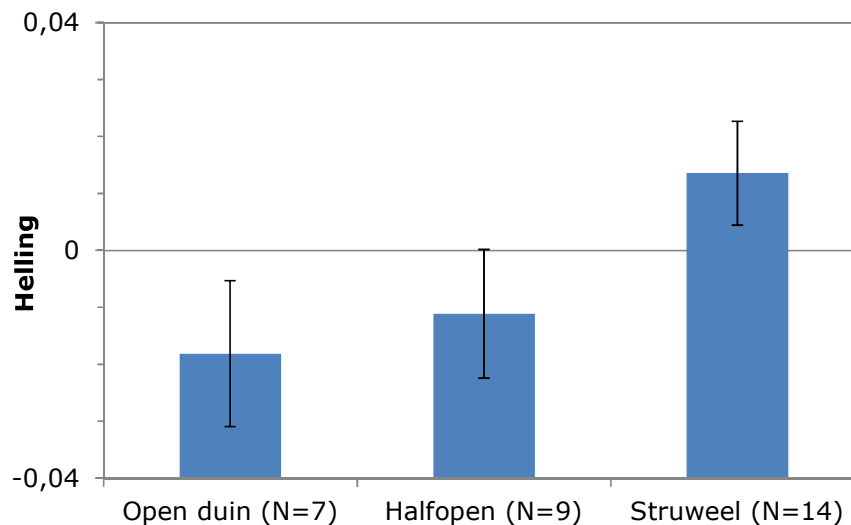
Tabel 8.1. Trend in de aantallen vlinders ($\log[N+1]$) voor 30 soorten dagvlinders op monitoringroutes in de duinen over de periode 1992-2012 met het aantal waarnemingen. Rode Lijst-soorten zijn vet gedrukt. N = aantal routes x aantal jaar dat deze zijn gelopen.

Table 8.1. Trend in butterfly abundance ($\log[N+1]$) for 30 species on monitoring transects in the dunes during the period 1992-2012, with the number of observations. Red-list species in bold print. N = number of analyzed transects x number of years with data.

Soort	Wetenschappelijke naam	Trend	SE	P	N
<i>Open duin</i>					
Aardbeivlinder	<i>Pyrgus malvae</i>	-0,0142	0,0043	0,0009	507
Bruin Blauwtje	<i>Plebeius agestis</i>	-0,0077	0,0037	0,036	968
Grote Parelmoervlinder	<i>Argynnis aglaja</i>	-0,0097	0,0011	NS	139
Heivlinder	<i>Hipparchia semele</i>	-0,0421	0,0037	<0,0001	1082
Hooibeestje	<i>Coenonympha pamphilus</i>	0,0074	0,0025	0,0034	1120
Kleine Parelmoervlinder	<i>Issoria lathonia</i>	-0,0340	0,0032	<0,0001	1197
Kommavlinder	<i>Hesperia comma</i>	-0,0263	0,0083	0,0017	259
<i>Halfopen</i>					
Argusvlinder	<i>Lasiommata megera</i>	-0,0119	0,0036	<0,0001	820
Bruin Zandoogje	<i>Maniola jurtina</i>	-0,0309	0,002	<0,0001	1168
Duinparelmoervlinder	<i>Argynnis niobe</i>	-0,0248	0,004	<0,0001	918
Groot Koolwitje	<i>Pieris brassicae</i>	-0,0111	0,0033	0,0009	938
Icarusblauwtje	<i>Polyommatus icarus</i>	0,0091	0,0036	0,0114	1066
Klein Koolwitje	<i>Pieris rapae</i>	0,0144	0,0036	<0,0001	1033
Kleine Vuurvlinder	<i>Lycaena phlaeas</i>	0,0312	0,0038	<0,0001	1039
Oranjetipje	<i>Anthocharis cardamines</i>	0,0065	0,0034	0,056	718
Zwartsprietdikkopje	<i>Thymelicus lineola</i>	-0,0821	0,0036	<0,0001	1146
<i>Struweel</i>					
Atalanta	<i>Vanessa atalanta</i>	-0,0122	0,0031	<0,0001	1166
Bont Zandoogje	<i>Pararge aegeria</i>	0,0954	0,004	<0,0001	735
Boomblauwtje	<i>Celastrina argiolus</i>	0,0067	0,00304	0,027	554

Bruine Eikenpage	<i>Satyrrium ilicis</i>	-0,0052	0,0051	NS	299
Citroenvlinder	<i>Gonepteryx rhamni</i>	0	0,003	NS	936
Dagpauwoog	<i>Aglaïs io</i>	-0,0377	0,0033	<0,0001	1074
Eikenpage	<i>Favonius quercus</i>	-0,0062	0,0043	NS	566
Gehakkelde Aurelia	<i>Polygonia c-album</i>	0,0174	0,0033	<0,0001	905
Groot Dikkopje	<i>Ochlodes sylvanus</i>	-0,0099	0,004	0,0147	974
Klein Geaderd Witje	<i>Pieris napi</i>	0,0034	0,0035	NS	978
Kleine Vos	<i>Aglaïs urticae</i>	-0,0107	0,0037	0,0045	1071
Koevinkje	<i>Aphantopus hyperantus</i>	0,0646	0,0047	<0,0001	702
Landkaartje	<i>Araschnia levana</i>	-0,0029	0,0032	NS	699
Oranje Zandoogje	<i>Pyronia tithonus</i>	0,088	0,0099	<0,0001	171

Over het geheel namen er naar verhouding meer soorten in aantal af bij de soorten van het Open duin (71%; 5 van de 7 soorten) dan van het Halfopen duin (56%; 5 van de 9) en het minst bij de soorten van Struweel (29%; 4 van de 14). De gemiddelde trend voor de verschillende soorten was significant positiever voor de soorten van Struweel ten opzichte van de soorten van Open of Halfopen duinen (Figuur 8.1; t-toets $P=0.0313$).



Figuur 8.1. Autonome trend in de aantallen dagvlinders ($\pm SE$) voor soorten met verschillende habitatvoorkeur op begraasde en onbegraasde monitoringroutes in de duinen over de periode 1992-2012.

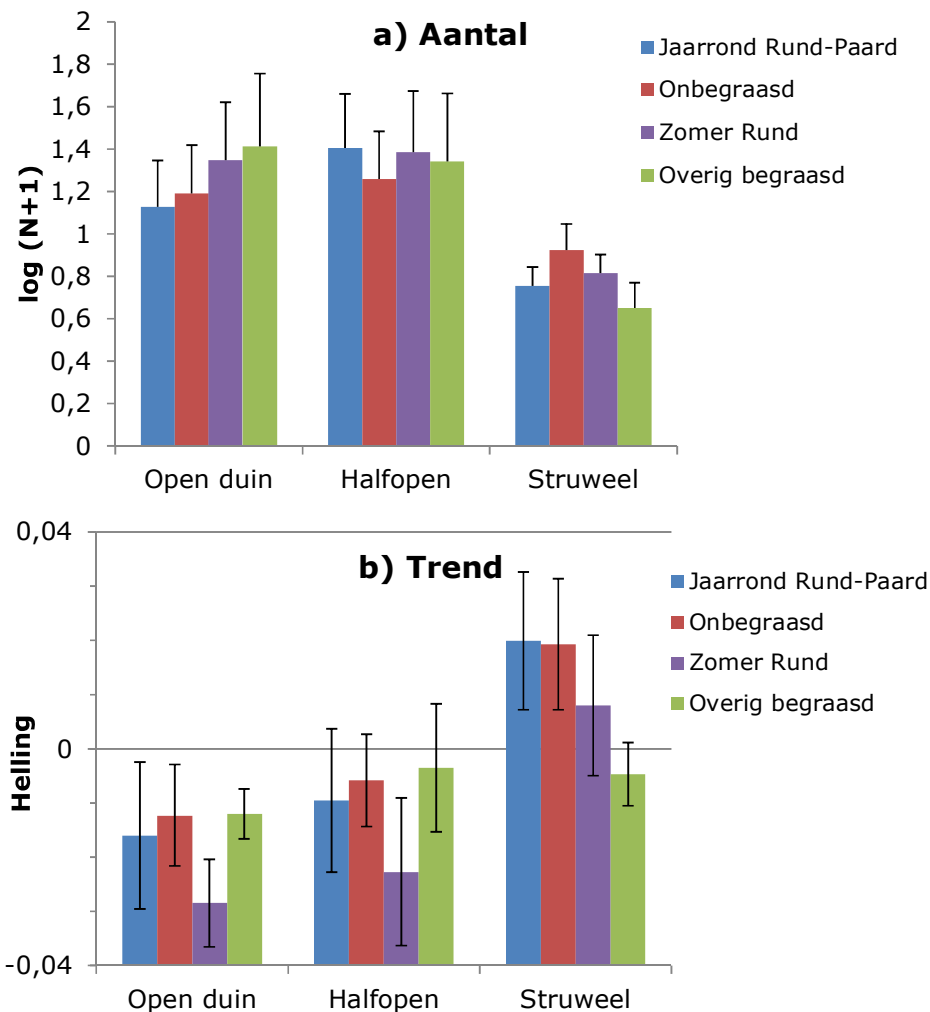
Figure 8.1. Trend in butterfly abundance ($\pm SE$) for species with different habitat affinity on grazed and ungrazed monitoring transects in the dunes during the period 1992-2012.

8.3.2 Effecten van begrazing op soorten met verschillende habitatvoorkeur

Voor het vaststellen van de effecten van begrazing is onderscheid gemaakt naar drie typen begrazing: Jaarrond begrazing door runderen en paarden (incl. pony's), Zomerbegrazing door runderen en Overige begrazingsvormen. Deze zijn vergeleken met onbegraasde terreinen. Verschillen in aantallen en aantalsontwikkeling tussen beheervormen zijn in één analyse onderzocht (zie 8.3.1.). Omdat er geen trendverschillen waren tussen kalkrijke en kalkarme duinen, zijn deze verschillen bij de beheereffecten niet verder onderzocht. Voor de Grote parelmoervlinder waren er te weinig routes per beheertype om de effecten van begrazing te kunnen analyseren. De analyse richtte zich dus op 29 soorten.

Tussen de drie groepen soorten met verschillende habitatvoorkeur was er geen effect van begrazing op de gemiddelde aantallen vlinders of op de aantalsontwikkeling (Figuur 8.2a; ANOVA, $P=0,97$ voor aantal, $P=0.54$ voor trend in de aantallen). Wel

waren de aantallen vlinders gemiddeld significant lager voor de struweelsoorten en was hun aantalsontwikkeling positiever (Figuur 8.2b; ANOVA $P=0,0001$ voor aantal, $P=0,0086$ voor trend in de aantallen; zie voor de trend ook figuur 8.1).



Figuur 8.2. Effecten van begrazingsbeheer op a) aantal en b) trend (beide $\pm SE$) van vlindersoorten voor soorten met verschillende habitatvoorkeur op monitoringroutes in de duinen over de periode 1992-2012.

Figure 8.2. Effects of grazing management on a) butterfly abundance and b) trend (both $\pm SE$) for species with different habitat affinity on monitoring transects in the dunes during the period 1992-2012.

Er waren wel verschillen in de effecten van begrazing op de aantallen (dichtheid) of trend van afzonderlijke soorten (Tabel 8.2; Fig. 8.3-8.5; volledige resultaten in Bijlage V). Voor de soorten met verschillende habitatvoorkeur was er een iets hoger aandeel positieve reacties op begrazing bij de soorten van Open en Halfopen duin (40%, 6 van de 15 soorten) dan bij de soorten van Struweel (14%, 2 van de 14 soorten), maar dit verschil was niet significant (Fisher's Exact-test $P=0,13$). Bij de soorten van Open duin profiteerden Aardbeivlinder en Kleine parelmoervlinder vooral van jaar rond begrazing, in tegenstelling tot het Hooibeestje. Van de soorten van Halfopen duin was de dichtheid vlinders groter bij begrazing voor Argusvlinder, Bruin zandoogje, Duinparelmoervlinder en Kleine vuurvlinder, maar de aantallen van Oranjetipje en Zwartsprietdikkopje waren juist lager. Van de Struweel-soorten vertoonden alleen Bont zandoogje en Eikenpage een (onverwachte) gunstiger aantalsontwikkeling bij

begrazing, maar hadden Groot dikkopje, Kleine vos en Koevinkje juist te lijden van begrazing.

De verschillen tussen begrazingsvormen waren ook op soortniveau niet duidelijk aantoonbaar.

Voor de volledigheid werden de begrazingseffecten ook onderzocht voor de Distelvlinder, een trekvlinder waarvan de aantallen vooral worden bepaald door de omstandigheden buiten Nederland. Voor deze soort werd, zoals mocht worden verwacht, geen enkele significant effect van begrazing gevonden.

Tabel 8.2. *Samenvatting van de analyse van begrazingseffecten op 29 dagvlindersoorten in de duinen (overzicht statistische toetsing in Bijlage V).*

Table 8.2. *Summary of the analysis of grazing impact on 29 butterfly species in the dunes (statistical output included in Bijlage V)*

Soort	Effect begrazing
<i>Open duin</i>	
Aardbeivlinder	Trend negatiever bij Zomerbegrazing dan zonder begrazing of bij Jaarrond begrazing
Bruin Blauwtje	NS (maar negatief effect graasdruk?)
Heivlinder	NS
Hooibeestje	Dichtheid lager bij Jaarrondbegrazing en grotere achteruitgang bij Zomerbegrazing
Kleine Parelmoervlinder	Minder sterke achteruitgang bij Jaarrond en Overige begrazing, (maar negatief effect graasdruk?)
Kommavlinder	NS
<i>Halfopen duin</i>	
Argusvlinder	Dichtheid hoger bij begrazing, maar wel sterkere achteruitgang
Bruin Zandoogje	Dichtheid hoger bij begrazing
Duinparelmoervlinder	Dichtheid hoger bij begrazing
Groot Koolwitje	NS
Icarusblauwtje	NS
Klein Koolwitje	NS
Kleine Vuurvlinder	Dichtheid hoger bij begrazing, maar negatief effect graasdruk
Oranjetipje	Dichtheid lager bij Jaarrondbegrazing
Zwartsprietdikkopje	Dichtheid lager bij Jaarrondbegrazing en achteruitgang groter bij Jaarrond en Zomerbegrazing
<i>Struweel</i>	
Atalanta	NS
Bont Zandoogje	Trend positiever bij Jaarrondbegrazing dan zonder begrazing
Boomblauwtje	NS (maar positief effect graasdruk?)
Bruine Eikenpage	NS
Citroenvlinder	NS
Dagpauwoog	NS
Eikenpage	Trend positiever bij Jaarrondbegrazing dan zonder begrazing
Gehakelde Aurelia	NS
Groot Dikkopje	Dichtheid lager bij begrazing
Klein Geaderd Witje	NS
Kleine Vos	Positieve trend zonder begrazing
Koevinkje	Dichtheid lager bij begrazing en Trend ongunstiger
Landkaartje	NS
Oranje Zandoogje	NS (maar positief effect graasdruk?)

De effecten van verschillen in begrazingsdruk zijn alleen onderzocht in terreinen met Jaarrond begrazing door Runderen en Paarden. Van de 28 onderzochte soorten (alleen voor bruine eikenpage waren onvoldoende gegevens voor analyse) waren er slechts 5 die een significant effect lieten zien: bruin blauwtje, kleine parelmoervlinder (beide Open duin), kleine vuurvlinder (Halfopen duin), boomblauwtje en oranje zandoogje (beide Struweel). Opmerkelijk genoeg waren de aantallen voor de drie soorten van Open en Halfopen duin hoger bij de laagste begrazingsdruk (GLM; Bruin blauwtje $P=0,0028$, Kleine parelmoervlinder $P=0,0476$, Kleine vuurvlinder $P=0,0026$). Voor de twee soorten van Struweel waren de aantallen daarentegen juist hoger bij gemiddelde begrazingsdruk (GLM; Boomblauwtje $P=0,0459$, Oranje zandoogje $P<0,0001$; voor Oranje zandoogje waren er onvoldoende gegevens bij hoge begrazingsdruk). Vanwege de kleine steekproef moeten deze resultaten echter met de nodige voorzichtigheid worden beschouwd.

8.3.3 Effecten van begrazing in ecologische context

De effecten van begrazing zijn het beste te begrijpen wanneer deze worden gespiegeld aan de eigenschappen van dagvlindersoorten en de veranderingen die optreden in hun leefgebied als gevolg van begrazing. In hoofdstuk 5 zijn de veranderingen in de vegetatiecompositie en -structuur beschreven. Op basis van deze veranderingen wordt verwacht dat vlindersoorten die als voedsel en/of overwinteringsplek afhankelijk zijn breedbladige grassen en ruigtekruiden zullen afnemen. Soorten die leven van smalbladige grassen en kruiden in open, schrale vegetaties nemen naar verwachting toe. Daarnaast zullen zeer mobiele soorten en soorten die meerdere generaties per jaar kennen waarschijnlijk beter bestand zijn tegen mogelijke (tijdelijk) verstoringe invloed van begrazing en/of kunnen gebieden na verstoring weer sneller herkoloniseren. Soorten met slechts één generatie per jaar die bovendien honkvast of weinig mobiel zijn, zullen waarschijnlijk eerder negatieve effecten van begrazing ondervinden.

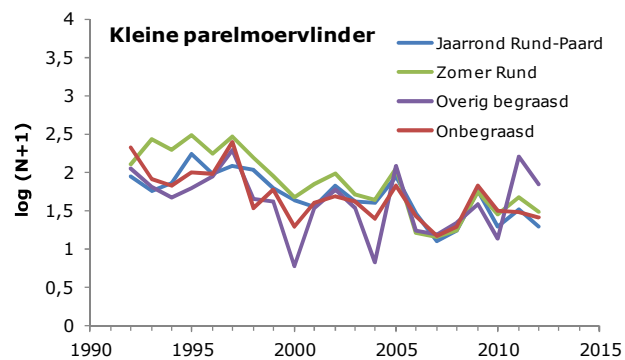
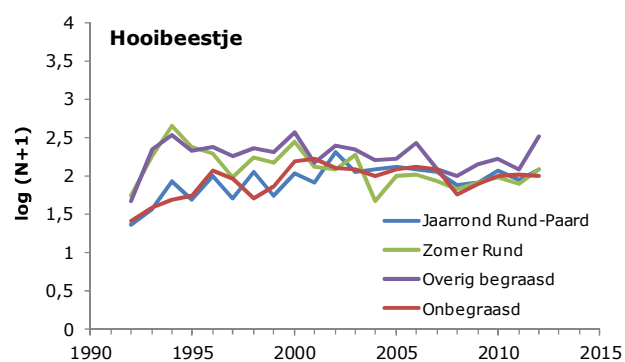
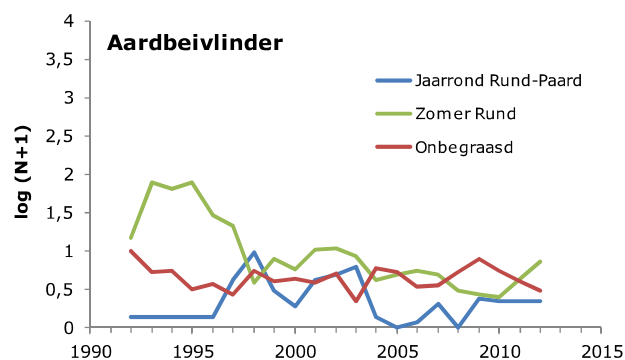
In tabel 8.3 is een aantal soorteigenschappen op een rij gezet die gerelateerd kunnen worden aan directe of indirecte effecten van begrazing. De soorten zijn daarbij gesorteerd op de richting en sterkte van hun reactie op begrazing: trend en dichtheid negatief, alleen trend óf dichtheid negatief, geen effect en trend óf dichtheid positief. Voor geen enkele soort waren zowel de trend als de dichtheid positief gecorreleerd aan begrazing. Andersom waren er wel negatieve effecten van begrazing op zowel trend als dichtheid voor Zwartsprietdikkopje, Koevinkje en Hooibeestje.

De effecten van begrazing op dagvlinders in kustduinen komen in grote lijnen overeen met de verwachtingen en met eerdere analyses (Wallis de Vries & Raemakers 2001, Wallis de Vries 2004). De grootste verklarende variabele lijkt de afhankelijkheid van waardplanten te zijn. Vijf van de zeven soorten (71%) die positief gecorreleerd zijn met begrazing zijn gebonden aan kruidachtigen in schrale vegetaties, of kunnen van smalbladige grassen leven. De meeste van deze soorten hebben bovendien 2 tot 3 generaties per jaar. Vijf van de zes soorten (67%) die negatief zijn gecorreleerd aan begrazing zijn afhankelijk van brede grassen en kruiden van ruige vegetaties en de meeste hebben slechts 1 generatie per jaar. Vier soorten vallen in meer of mindere mate buiten het verwachtingen patroon. Het Bruin Zandoogje is de enige soort die van grassen leeft met 1 generatie per jaar maar wel positief gecorreleerd is met begrazing. De larve leeft op een breed scala van (ook smalbladige) grassen en is ook in de winterperiode zeer actief wanneer de temperatuur dit toelaat. De Argusvlinder heeft 2 generaties per jaar en lijkt met haar grote warmtebehoefte te profiteren van een warmer microklimaat in begraasde grasvegetaties. Ook Elligsen *et al.* (1997) vonden hogere dichtheden in begraasde graslanden, waarbij de vlinders gebruik maakten van zonbeschenen vegetatieranden langs veepaden. Het Hooibeestje heeft ook 2 generaties per jaar en kan op een breed scala aan grassen leven, maar is negatief met begrazing gecorreleerd. Deze soort is echter honkvast en daardoor wellicht gevoeliger voor verstoring. De Eikenpage is de enige soort die voor zijn voedsel afhankelijk is van struweel en bosranden die positief gecorreleerd is met begrazing. Dit kan eventueel een 'inhaal-effect' betreffen; in onbegraasde gebieden is de toename van deze soort al lange tijd gaande en wellicht wordt deze landelijke toename door begrazing vertraagd, maar niet voorkomen.

Tabel 8.3. Soort eigenschappen van dagvlindersoorten, gesorteerd op hun reactie op begrazing op trend (T) en dichtheid (D).

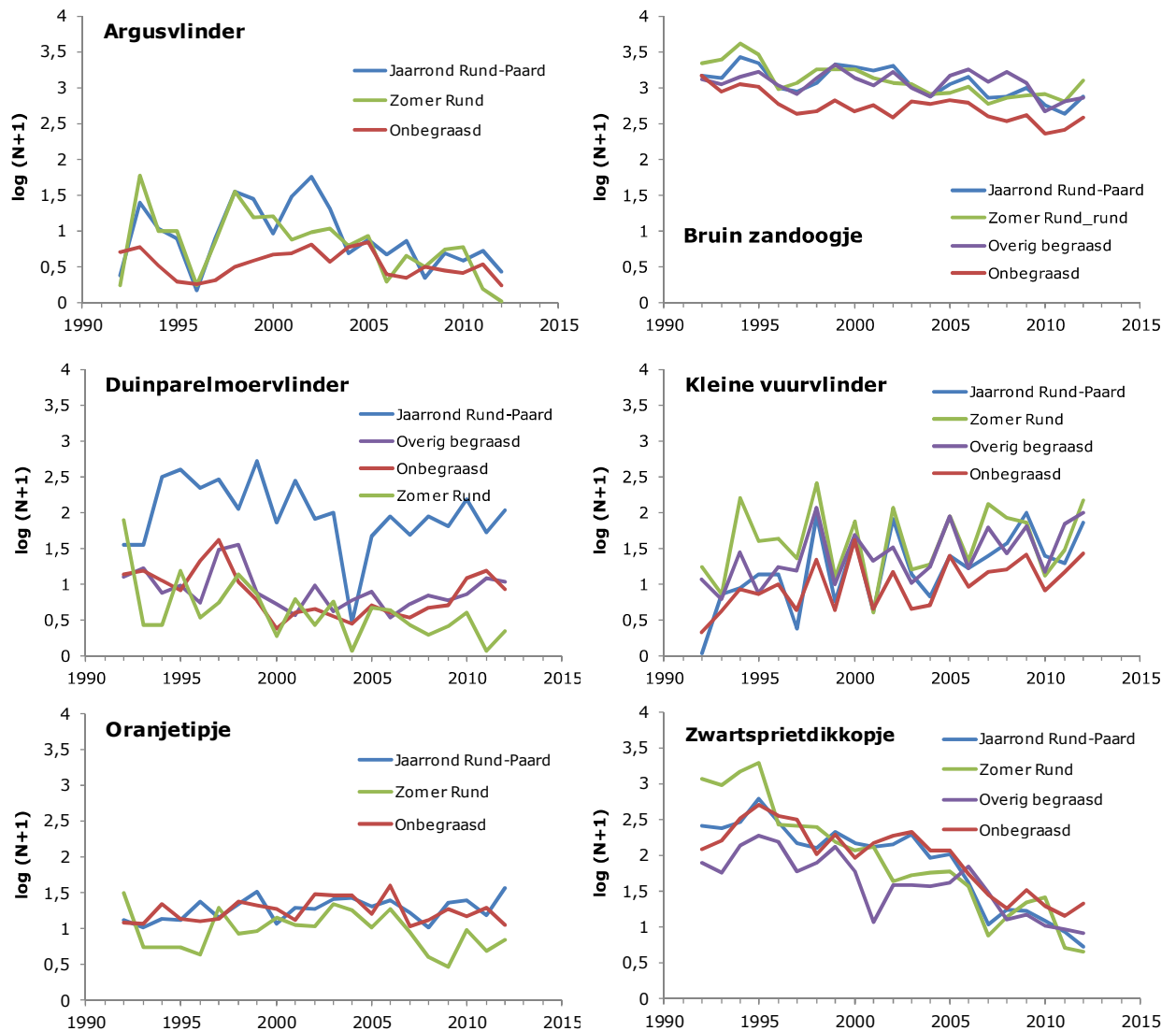
Table 8.3. Species traits of butterflies. Species are sorted on effect of grazing on trend (T) and density (D).

Soort	waardplant	overwintering	overwintering	mobiliteit	generaties	T	D
Zwartsprietdikkopje	brede grassen	ei	grasbladen	+	1	-	-
Koevinkje	brede grassen	rups half	graspollen	-	1	-	-
Hooibeestje	grassen	rups half	grasbladen	-	2	-	-
Groot Dikkopje	brede grassen	rups half	grasbladen	+	1	NS	-
Oranjepipje	kruiden rijk	pop	vegetatie	+	1	NS	-
Kleine Vos	kruiden rijk	adult	holen	++	2	-	NS
Aardbeivlinder	dauwbraam	pop	strooisel	--	1	NS	NS
Heivlinder	smalle grassen	rups half	graspollen	+	1	NS	NS
Kommavilinder	smalle grassen	ei	graspollen	-	1	NS	NS
Atalanta	kruiden rijk	trek	buitenland	++	1	NS	NS
Bruine Eikenpage	struweel	ei	struweel	-	1	NS	NS
Citroenvlinder	struweel	adult	struweel	+	1	NS	NS
Dagpauwoog	kruiden rijk	adult	holen	++	1	NS	NS
Oranje Zandoogje	grassen	rups half	graspollen	+	1	NS	NS
Icarusblauwtje	kruiden mid	rups half	strooisel	+	2	NS	NS
Bruin Blauwtje	kruiden arm	rups half	strooisel	-	2	NS	NS
Gehakkelde Aurelia	kruiden mid	adult	holen	+	2	NS	NS
Landkaartje	kruiden rijk	pop	vegetatie	++	2	NS	NS
Boomblauwtje	struweel	pop	strooisel	+	2	NS	NS
Groot Koolwitje	kruiden mid	pop	vegetatie	++	3	NS	NS
Klein Koolwitje	kruiden mid	pop	vegetatie	++	3	NS	NS
Klein Geaderd Witje	kruiden mid	pop	vegetatie	++	3	NS	NS
Duinparelmoervlinder	kruiden arm	ei	lage vegetatie	+	1	NS	+
Argusvlinder	grassen	rups half	lage vegetatie	+	2	NS	+
Kleine Vuurvlinder	kruiden arm	rups half	lage veg. /strooisel	+	3	NS	+
Kleine Parelmoervlinder	kruiden arm	rups jong	lage vegetatie	++	3	+	NS
Bruin Zandoogje	grassen	rups half	graspollen	+	1	+	NS
Bont Zandoogje	brede grassen	pop	vegetatie	+	3	+	NS
Eikenpage	struweel	ei	struweel	-	1	+	NS



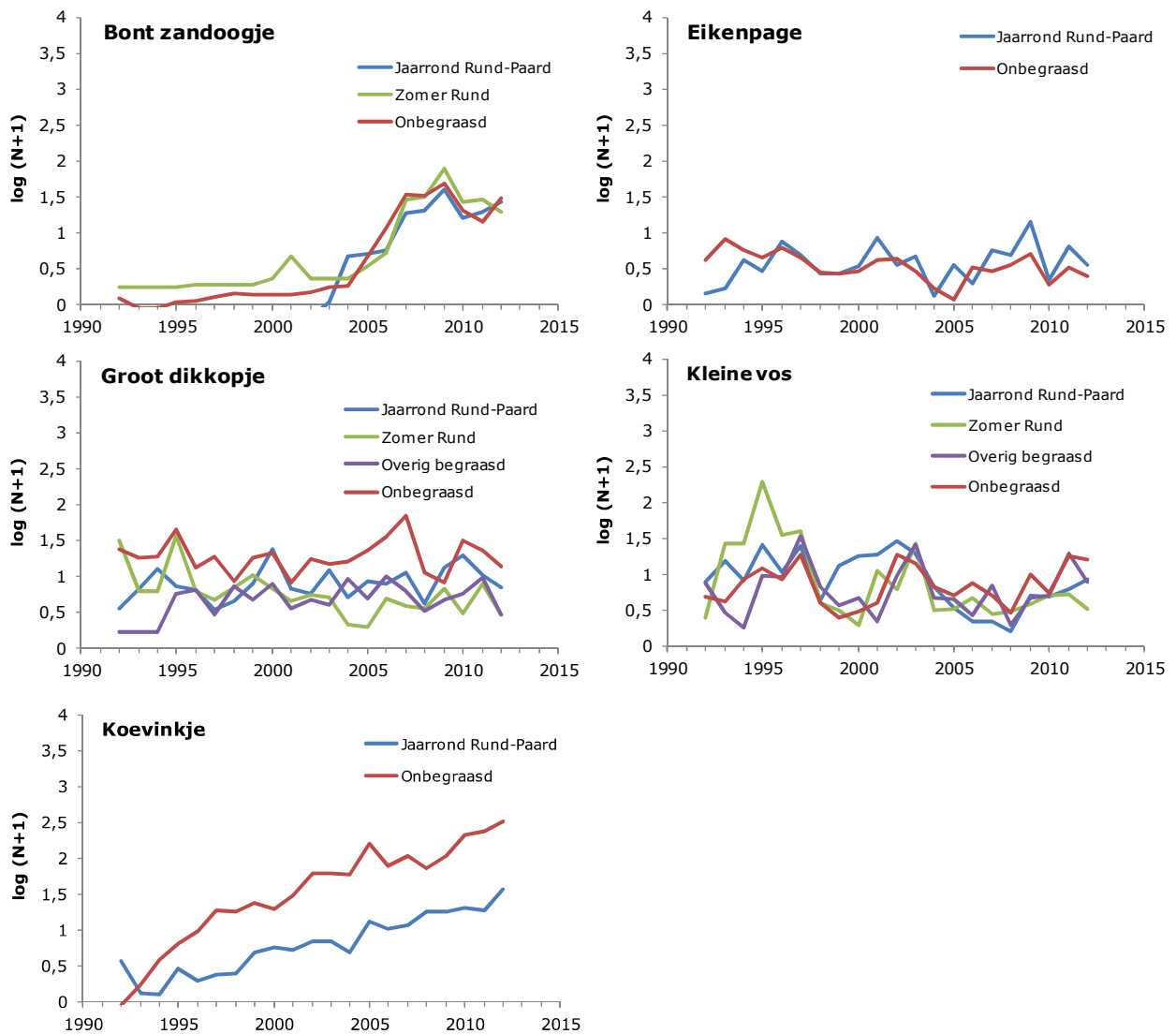
Figuur 8.3. Aantalsontwikkeling voor de vlindersoorten van Open duin met significante verschillen tussen beheertypen.

Figure 8.3. Changes in abundance for butterfly species of Open dune landscapes that responded to differences in management.



Figuur 8.4. Aantalsontwikkeling voor de vlindersoorten van Halfopen duin met significante verschillen tussen beheertypen.

Figure 8.4. Changes in abundance for butterfly species of Semi-open dune landscapes that responded to differences in management.



Figuur 8.5. Aantalsontwikkeling voor de vlindersoorten van Struweel met significante verschillen tussen beheertypen.

Figure 8.5. Changes in abundance for butterfly species of Scrub and Shrubs that responded to differences in management.

8.3.4 Leidt begrazing tot facilitatie van eiafzet op locaties van parelmoervlinders?

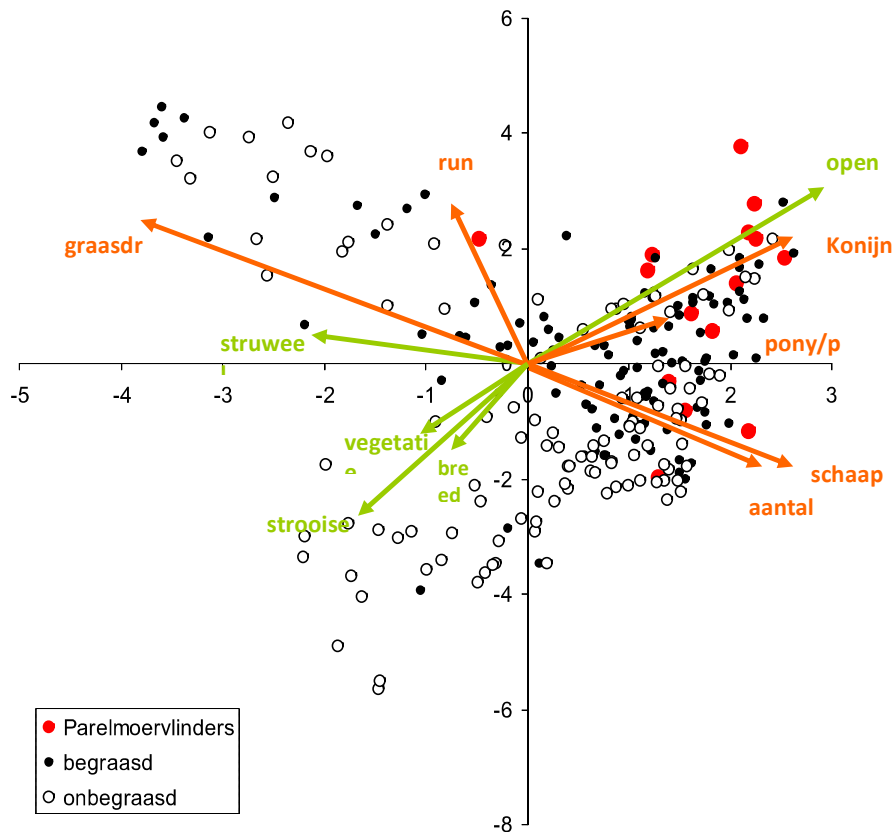
In fase 1 is een multivariate analyse gemaakt van de eigenschappen van eiafzetplekken voor Kleine Parelmoervlinder en Duinparelmoervlinder. Hierdoor is het mogelijk om te beoordelen of begrazing leidt tot een facilitatie van deze dagvlindersoorten. Om te onderzoeken of de veranderingen die begrazing teweeg brengt de omstandigheden gunstiger maken voor eiafzet van deze vlindersoorten, zijn 15 locaties waar eiafzet van parelmoervlinders is vastgesteld op eenzelfde manier beschreven als de 224 reguliere onderzoeksplots van het grootschalige begrazingsonderzoek. Daarna zijn al deze plots in een CCA geanalyseerd. Het resultaat van deze analyse is weergegeven in figuur 8.6. Uit deze figuur is op te maken dat geschikte eiafzetlocaties gekenmerkt worden relatief veel open zand, een geringe vegetatiehoogte en een lage bedekking van breedbladige grassen. Alhoewel in alle eiafzet-locaties uiteraard viooltjes aanwezig waren, was de kruidbedekking niet sterk sturend op de eerste twee assen. Wanneer naar de verschillende typen begrazing

wordt gekeken, blijkt dat vooral Konijnen en in mindere mate begrazing met paarden of pony's en schapen leiden tot omstandigheden die gunstig lijken voor parelmoervlinders. Runderen zijn in dit opzicht indifferent of licht werken negatief. De graasdruk is opvallend genoeg negatief gecorreleerd met de omstandigheden van de eiafzetplekken, graasduur was nauwelijks verklarend (niet in de figuur opgenomen).

Figuur 8.6 CCA analyse van alle begraasde en onbegraasde plots in combinatie met 15 plots die zijn opgenomen op locaties waar eiafzet van Kleine Parelmoervlinder of Duinparelmoervlinder is waargenomen.

Figure 8.6 CCA Analyses of all grazed and ungrazed plots combined with 15 plots where oviposition of Queen of Spain Fritillary (*Issoria lathonia*) or Niobe Fritillary (*Argynnis niobe*) was observed.

Onderzoekspots parelmoer CCA



8.4 Discussie

De duinen vormen binnen Nederland een belangrijk leefgebied voor negen bedreigde soorten dagvlinders (Bos et al. 2006). Zeven van deze soorten zijn kenmerkend voor Open tot Halfopen duinlandschappen. De Duinparelmoervlinder komt tegenwoordig zelfs uitsluitend nog in de duinen voor. Van tevoren werd verwacht dat begrazing in de duinen een positief effect heeft op dagvlindersoorten van Open en Halfopen duinen (Wallis de Vries & Raemakers 2001), net als in heidegebieden (Wallis de Vries et al. 2013). Omgekeerd werd een negatief effect verwacht op de soorten van Struweel. Deze effecten konden echter niet worden bevestigd voor het hele soortenspectrum. Evenmin werden duidelijke verschillen tussen begrazingsvormen gevonden.

Voor afzonderlijke soorten werden vaker positieve effecten van begrazing gevonden voor soorten van Open en Halfopen duinen (40% van de 15 soorten) dan voor soorten van Struweel (14% van de 14 soorten), maar dit verschil was niet statistisch significant. Hierbij past echter een kanttekening, omdat de positieve effecten voor de twee Struweelsoorten waarschijnlijk artefacten zijn: de positievere trend door begrazing is waarschijnlijk te wijten aan een langzamere successie naar Struweel onder begrazing, waardoor de toename pas recent heeft plaats gevonden in begraasde gebieden, terwijl deze al achter de rug was in de onbegraasde gebieden. Er is voor deze soorten waarschijnlijk dus geen positief effect van begrazing, eerder het omgekeerde: door de begrazing is de kolonisatie uitgesteld. De dichtheden van beide soorten zijn uiteindelijk ook niet hoger in begraasde gebieden (Figuur 8.5). Hiermee rekening houdend daalt het aandeel Struweel-soorten met een positief effect van begrazing tot 0%. Het positievere effect van begrazing op de soorten van Open en Halfopen duinen ten opzichte van de Struweel-soorten wordt dan wel significant (Fisher's Exact test, $P=0,0105$).

De belangrijkste factoren die de effecten van begrazing op dagvlinders verklaren, lijken waardplantkeuze en aantal generaties per jaar te zijn. De 6 soorten die een negatief effect ondervonden van begrazing op dichtheid en/of trend zijn vrijwel allemaal afhankelijk van waardplanten op voedselrijkere standplaatsen (brede grassen, brandnetel, look-zonder-look) en kennen 1 of 2 generaties per jaar. De zeven dagvlindersoorten die een hogere dichtheid kennen of een positievere trend in begraasde terreinen zijn veelal afhankelijk van waardplanten van schrale omstandigheden (smalle grassen, viooltjes, schapenzuring) of struweel en kennen vaak 2 tot 3 generaties per jaar.

In grote lijn kwamen de gevonden verschillen overeen met eerdere analyses van Wallis de Vries & Raemakers (2001) en Wallis de Vries (2004). Voor 18 van de 23 (78%) eerder onderzochte soorten was er overeenstemming in de gevonden effecten van begrazing. Voor Kleine vuurvliinder en Groot dikkopje werden er ook op de Brabantse heide vergelijkbare effecten gevonden (Wallis de Vries et al. 2013). Verschillen waren er voor vijf soorten. In het eerdere onderzoek werden geen effecten van begrazing gevonden voor Aardbeivliinder, Bruin zandoogje en Kleine vos. Voor Oranjetipje vond Wallis de Vries (2004) verschillende effecten voor verschillende landschapstypen met positieve effecten van seizoensbegrazing door runderen in het Open duin en negatieve effecten van jaarrondbegrazing met paarden in het kalkarme duinrooslandschap. Voor de Heivliinder werd in dit onderzoek geen effect gevonden in tegenstelling tot de positieve effecten van begrazing in met name het Open duinlandschap (Wallis de Vries 2004) en op de heide (Wallis de Vries et al. 2013). Mogelijk dat een nader onderscheid naar landschapstypen een beter zicht levert op de effecten van het beheer.

In het algemeen moeten de uitkomsten rond de effecten van het begrazingsbeheer met de nodige terughoudendheid worden beschouwd. De gegevens van de monitoringroutes betreffen tenslotte geen experimentele opzet. Er is dus volop ruis door variatie tussen gebieden (geografisch maar ook landschappelijk en qua historie van beheer) en tussen jaren (ook wat betreft de start van het gevoerde beheer). Bovendien is er ook binnen de drie onderscheiden begrazingsvormen variatie in de uitvoering. Al met al is de grootte van de steekproef met name voldoende groot voor een verantwoorde vergelijking Jaarrond-begrazing ten opzichte van Onbegraasde duinen.

De grote lijn van positieve effecten van begrazing op diverse soorten van Open en Halfopen duinen en negatieve effecten op diverse soorten van Struweel sluit aan bij eerdere bevindingen (Wallis de Vries et al. 2001; Wallis de Vries 2004). Daarbij past ook het resultaat dat er geen overduidelijke effecten over de hele reeks soorten worden gevonden. Inderdaad moet ook rekening gehouden worden met negatieve effecten op de dichtheid van zelfs soorten van lage vegetatie (Wallis de Vries et al. 2007; Dumont et al. 2009), hoewel warmteminnende soorten van korte vegetatie vaak wel positiever reageren dan soorten van hogere vegetatie (Bourn & Thomas 2000; Wallis de Vries et al. 2013). Op korte termijn kan de verstoring of sterfte door begrazing ook voor dagvlinders zeker van betekenis zijn (Kruess & Tschardt 2002, Pöry et al. 2006). Op de lange termijn kan het voordeel van het behoud van korte

vegetatie door begrazing echter de doorslag geven. In de omgeving van de kustduinen is echter ook de dynamiek van wind en konijneninvloed bepalend voor de successie. Dit verklaart waarom ook in onbegraasde duinen aanzienlijke dichtheden van soorten van Open duinen kunnen voorkomen. Het oprukken van de Struweel-soorten geeft echter aan dat de duinen op veel plaatsen de neiging vertonen om zonder verder beheer dicht te groeien, waardoor de soorten van Open en Halfopen duinen uiteindelijk verder onder druk zullen komen te staan.

Het is voornamelijk de vraag of begrazing op zichzelf voldoende is om ook de pionierstadia van met name de secundaire successie in stand te houden dan wel te herstellen. Voor bijvoorbeeld de ernstig bedreigde grote parelmoervlinder is daarom wel aanbevolen om stuifkuilen achter de zeereep via mechanische ingrepen te reactiveren, zodat de waardplanten Duin- en Hondsviooltje (*Viola curtisii* en *V. canina*) zich weer in grotere aantallen kunnen vestigen (Wallis de Vries & Rossenaar 2000, Bos et al. 2006)

8.5 Conclusie dagvlinders

De dagvlinders van open en halfopen duinlandschappen staan naar verhouding sterk onder druk: ze tellen relatief veel Rode Lijst-soorten en hun aantallen vertonen een overwegend dalende trend in tegenstelling tot de soorten van Struwelen en bossen. Over het geheel namen er in de periode 1992-2012 naar verhouding meer soorten in aantal af bij van Open duin (5 van de 7) en Halfopen duin (5 van de 9) en het minst bij de soorten van Struweel (4 van de 14 soorten).

Begrazing heeft een positief effect op een deel van deze soorten. Een groter deel van de soorten van Open en Halfopen duinen profiteert van begrazing dan van soorten van Struwelen: 40% ten opzichte van 0%.

De verschillen tussen begrazingsvormen waren noch op het niveau van de soortengroep noch op soortniveau duidelijk aantoonbaar. Het relatief kleine aantal monitoringroutes met een andere begrazingsvorm dan Jaarrond begrazing met runderen of paarden beperkte ook de mogelijkheden om dergelijke verschillen op te sporen.

De effecten van verschillen in begrazingsdruk zijn alleen onderzocht in terreinen met Jaarrond begrazing door Runderen en Paarden. Slechts 5 soorten lieten een significant effect lieten zien. Vanwege de kleine steekproef moeten ook deze resultaten echter met de nodige voorzichtigheid worden beschouwd. Wel was het opmerkelijk dat de aantallen voor de drie soorten van Open en Halfopen duin hoger waren bij de laagste begrazingsdruk terwijl deze voor de twee soorten van Struweel juist lager waren bij de laagste begrazingsdruk.

De effecten van begrazing zijn over de hele groep van soorten met gelijke habitatvoorkeur al met al niet bijzonder sterk. Wanneer echter ecologische soorteigenschappen worden bekeken, dan blijkt dat het belangrijkste effect via waardplantkeuze lijkt te werken: soorten die afhankelijk zijn van brede grassen of kruiden van voedselrijkere omstandigheden (en daar ook vaak overwinteren) lijken vaker negatieve effecten te ondervinden van de geïntroduceerde grote grazers. Soorten die afhankelijk zijn van kruiden van schrale omstandigheden of ook op smalbladige grassen kunnen leven worden niet, of juist positief door begrazing beïnvloed.

Hoewel sommige soorten duidelijk op begrazing reageren – positiever voor de soorten van Open en Halfopen duin dan voor de soorten van Struweel – vertoont een flink deel van de soorten geen aantoonbaar effect. Dit kan deels te wijten zijn aan de grote variatie in de gegevens, maar het is aannemelijk dat andere factoren dan begrazing een bepalend zijn voor het herstel van de dagvlinderfauna in de duinen, zoals het voorkomen van kruidenrijke pionierstadia als gevolg van winddynamiek. Daarvoor verdient het aanbeveling om de dynamiek van de landschappelijke successie in de duinen, in ruimte en in de tijd, in een breder verband van herstelbeheer te beschouwen.

9 Effecten op de Zandhagedis

9.1 Inleiding

In de Nederlandse kustduinen heeft de zandhagedis (*Lacerta agilis*) als enig Nederlands reptiel een ruime verspreiding. Slechts in duinen van Schouwen, Walcheren en Terschelling komt de levendbarende hagedis, *Zootoca vivipara*, voor. Op enkele plaatsen in het duin leeft de hazelworm, *Anguis fragilis*. Dit zijn hoogstwaarschijnlijk nakomelingen van de hazelwormen die rond 1900 door E. Heimans zijn uitgezet en zich tot op heden weten te handhaven. In deze studie is alleen gekeken naar de effecten van begrazing op de zandhagedis, de typische duinbewoner onder de inheemse reptielen.

9.1.1 Ecologie zandhagedis en begrazing

De zandhagedis, plaatselijk ook wel duinhagedis genoemd, is een eierlegend (ovipaar) reptiel dat in Nederland de noordwest grens van haar areaal bereikt. In Nederland zet de zandhagedis in juni haar eitjes af in een zelf gegraven hol in het zand. Deze holletjes op het kale zand bevinden zich nooit verder dan 40cm van rand van de vegetatie (Strijbosch, 1988).

Afhankelijk van de incubatietemperatuur komen de eieren na 32-65 dagen uit; hoe hoger de incubatietemperatuur des te sneller komen de eieren uit. Het is dus van belang dat de nestholten op warme plekken worden gegraven. Vaak zijn deze gelegen op zuidhellingen. Aangezien het voor een zandhagedis onmogelijk is om in vergraste vegetatie een nesthol te graven kan begrazing een positieve invloed hebben op de zandhagedis in het verruigde en vergraste duin. Door het grazen én betreding wordt de vegetatie dunner en ontstaan er open plekken in de vegetatie die geschikt kunnen zijn als eiafzetplek.

Zandhagedissen zijn ectotherm en dienen derhalve hun lichaamstemperatuur door middel van een zonnebad te verhogen totdat deze de voorkeurs-temperatuur van 31°C heeft bereikt (Spellerberg, 1976). Het zonnen gebeurt op de zogenaamde solaria, dit zijn plekken met een zeer gunstig microklimaat met voldoende dekking in de directe nabijheid. Deze dekking is noodzakelijk om predatie te ontlopen want tijdens het zonnen zijn de hagedissen zichtbaar en derhalve kwetsbaar. De temperaturen op deze solaria kunnen oplopen tot ruim boven de 60 °C (Hofstra, 2010). In volledig verruigde en vergraste duinen zijn deze solaria schaars en in theorie zou begrazing dus een positieve invloed moeten hebben op de zandhagedis in deze terreinen omdat door begrazing en betreding een opener vegetatiestructuur ontstaat. Hierbij is een kanttekening te maken want bij overbegrazing verdwijnen structuurvormende elementen die belangrijk zijn voor de zandhagedis omdat deze het microklimaat van de solaria beïnvloeden en voor dekking zorgen.

9.1.2 Trend en status van de zandhagedis in Nederland

De zandhagedis is in Nederland beschermd middels de Flora en faunawet en is opgenomen op Bijlage IV van de Habitatrictlijn. De soort is opgenomen in de Rode Lijst in de categorie 'kwetsbaar'. Dit op basis van een afname van 28% ten opzichte van de referentieperiode (voor 1950). Belangrijkste oorzaken van deze afname in de tweede helft van de 20ste eeuw zijn grootschalige ontginningen van heide en bebossing van leefgebieden met naaldbout. Recenter zijn door atmosferische depositie leefgebieden in de duinen en op heide vergrast waardoor deze minder geschikt zijn als leefgebied voor de zandhagedis.

Sinds 1994 vertoont de zandhagedis op de trajecten van NEM (Netwerk Ecologische Monitoring) Meetnet Reptielen een toename die wordt toegeschreven aan verbeterd beheer en klimaatverandering (Groenveld, 2009; Janssen & de Zeeuw, 2012).

De volgende onderzoeksvragen kunnen worden geformuleerd:

1. Zijn er effecten van begrazingsbeheer op trends in abundantie van de zandhagedis?
2. Is er een correlatie tussen begrazingstype (dichtheid, duur, veetype) en de effecten op de zandhagedis?

Analoog aan de analyses bij broedvogels en vlinders betreft het hier geen 'patroonanalyse' maar een 'trendanalyse' op basis van de resultaten van het NEM Meetnet Reptielen zoals dat sinds 1994 bestaat.

9.2 Methode

9.2.1 Gegevens tellingen zandhagedis

Sinds 1994 worden reptielen in Nederland gemonitord als onderdeel van het door de overheid geïnitieerde Netwerk Ecologische Monitoring (NEM). De Stichting RAVON coördineert het Meetnet Reptielen waarin vrijwilligers de data verzamelen. Vaste trajecten worden zeven keer per jaar onder geschikte omstandigheden bezocht waarbij alle waargenomen reptielen worden genoteerd op een formulier.

9.2.2 Selectie van proefvakken

Voor de analyses zijn gegevens van trajecten van het Meetnet Reptielen in de duinen gebruikt. De trajecten in de duinen van Walcheren en Schouwen zijn hierbij buiten beschouwing gelaten omdat de zandhagedis hier niet voorkomt. Ervaring van de waarnemer speelt een belangrijke rol bij de aantallen waargenomen hagedissen tijdens de monitoring (Van Strien, 1999). Daarom zijn trajecten waarop een waarnemerswisseling met grote onderlinge verschillen in ervaring heeft plaatsgevonden beschouwd als aparte trajecten, dit was op negen trajecten het geval. In totaal betreft het 159 trajecten waarvan er 136 in de kalkrijke duinen liggen (ten zuiden van Bergen aan Zee). In de kalkarme duinen ten noorden van Bergen aan Zee liggen 11 trajecten en op de wadden liggen 12 trajecten.

Van de 159 trajecten liggen er 76 geheel of gedeeltelijk binnen begrazingsgebieden, de overige 83 trajecten worden niet begraasd.

De trajecten op de Waddeneilanden worden gemiddeld minder frequent bezocht dan die in de Renodunale duinen. Het aantal trajecten dat op de waddeneilanden gemiddeld per jaar wordt gelopen in onbegraasde gebieden (3,4) en in begraasde gebieden (2,2) is dermate laag dat hier geen betrouwbare analyse op kan worden uitgevoerd.

9.2.3 variatie in begrazingsvorm

Er worden meerdere vormen van begrazing toegepast in de duinen. Om tot bruikbare steekproefgroottes te komen zijn verschillende begrazingsvormen samengevoegd:

1. Jaarrondbegrazing met runderen: 8 trajecten
2. Zomerbegrazing met runderen: 5 trajecten
3. Jaarrond begrazing met een combinatie van grazers (runderen, paarden, schapen): 5 trajecten
4. Overige begrazingsvormen: 58 trajecten

Voor de onbegraasde kalkarme duinen van het Renodunaal district en de kalkrijke duinen met wisselbegrazing en zomerbegrazing ligt het aantal bruikbare trajecten gemiddeld op minder dan 5 per jaar. Derhalve kan alleen een goede vergelijking worden gemaakt voor de kalkrijke duinen tussen onbegraasde (30) en jaarrond begraasde (22) trajecten kan een betrouwbare statistische analyse worden uitgevoerd.

9.2.4 Analyses

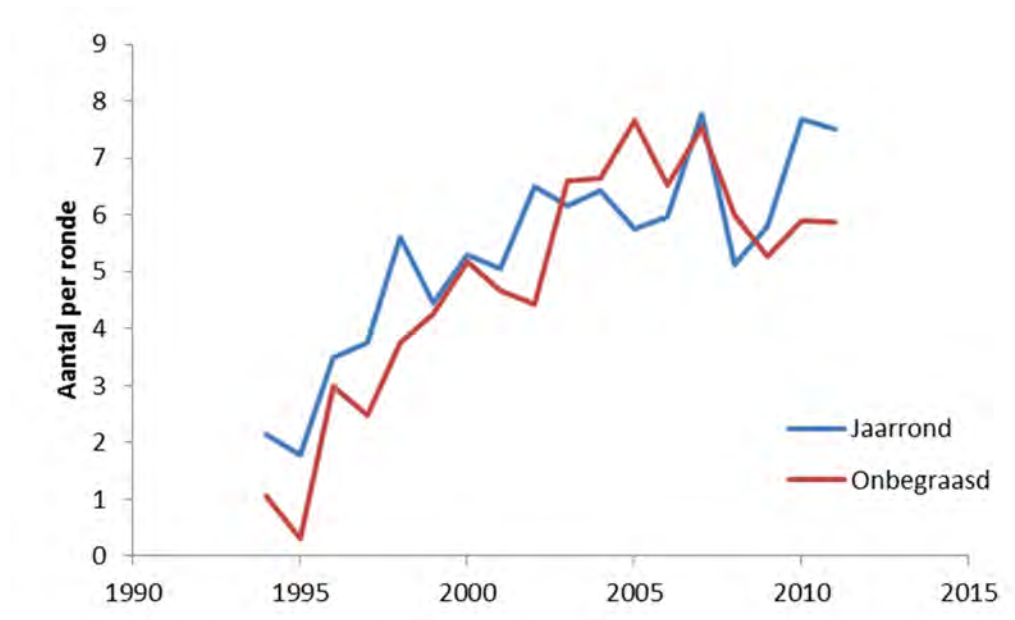
Allereerst is een analyse uitgevoerd van de autonome aantal ontwikkeling van de zandhagedis over het hele duingebied. Hiervoor werd een Generalised Linear Model (GLM) toegepast om de variatie in dichtheden tussen jaren te verklaren met

individuele monitoringroutes als random factor. Voor deze analyse is het totaal aantal waargenomen zandhagedissen per ronde genomen. Voor de analyse van de effecten van begrazingsbeheer zijn de onbegrasde routes als controle meegenomen. Met een GLM is getoetst of er verschillen in de dichtheden waren tussen 'niets doen' en alle begrasde terreinen. Aanvullend is nog onderzocht of de begrazingsvorm, het aantal jaren na de start van begrazing (begrazingsduur) of de begrazingsintensiteit verklarende factor zijn.

9.3 Resultaten

9.3.1 Populatieontwikkeling sinds 1994

De zandhagedis op de trajecten van het Meetnet Reptielen in de duinen vertoont een duidelijke toename, zowel in begrasde als in onbegrasde trajecten ($p < 0.0001$) (figuur 9.1). Het gemiddelde aantal hagedissen per bezoek neemt toe tot 2003 van waarna er een stabilisatie optreedt.

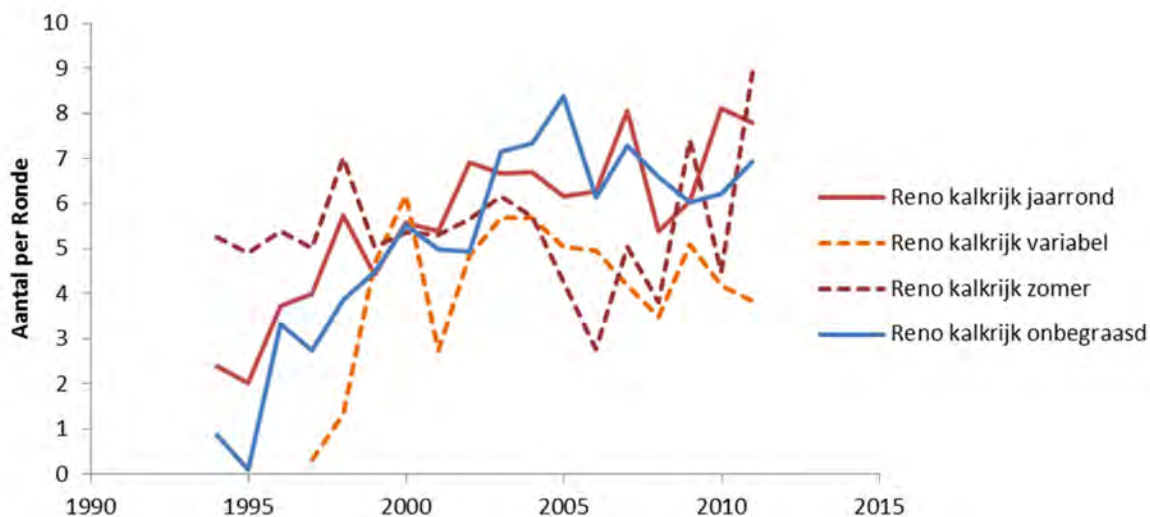


Figuur 9.1. Gemiddeld aantal waargenomen zandhagedissen per ronde per traject in de periode 1994-2011 in begrasde en onbegrasde Nederlandse duinterreinen.

Figure 9.1. Mean number of Sand Lizards on monitoring transects in the period 1994-2011 in grazed (blue) and ungrazed (red) dune areas.

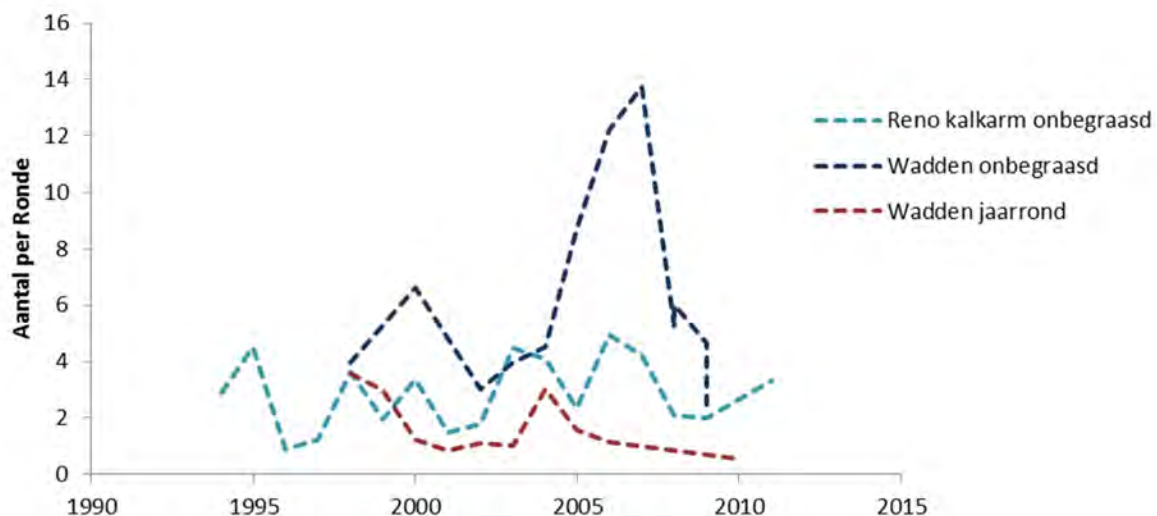
9.3.2 Effecten van begrazing

Begrazing heeft geen effect op de trend van de zandhagedis in de duinen. De populatieontwikkeling in begrasde en onbegrasde duinterreinen wijken niet van elkaar af (figuur 9.1). Zowel de begrazingsvorm ($p=0,5892$), de begrazingsduur ($p=0,1111$) alsmede de begrazingsintensiteit ($p=0,8265$) hebben geen significante invloed op de trend van de zandhagedis in de duinen. Ook wanneer het aantal waargenomen zandhagedissen wordt vergeleken tussen kalkrijke gebieden in het Renodunaal district die verschillen in begrazingsvorm (jaarrond, zomer, variabel graasbeheer en geen begrazing) dan zijn hier geen significante verschillen te zien (figuur 9.2).



Figuur 9.2. Gemiddeld aantal waargenomen zandhagedissen per ronde per traject in de periode 1994-2011 in begraasde en onbegraasde kalkrijke duinterreinen in het Renodunale district. Het aantal trajecten dat per jaar wordt gevolgd in terreinen met variabel graasbeheer en zomerbegrazing is zodanig laag dat deze gegevens minder betrouwbaar zijn.

Figure 9.2. Mean number of Sand Lizards on monitoring transects in the period 1994-2011 in grazed and ungrazed calcareous Dutch dune areas. Number of transects in areas with variable grazing management and summer grazing (dotted lines) are low and data are less reliable.



Figuur 9.3. Gemiddeld aantal waargenomen zandhagedissen per ronde per traject in de periode 1994-2011 in begraasde en onbegraasde kalkarme duinterreinen in het Renodunale district en in het waddendistrict. Het aantal trajecten dat per jaar wordt gevolgd in al deze terreinen is zodanig laag dat deze gegevens minder betrouwbaar zijn.

Figure 9.3. Mean number of Sand Lizards on monitoring transects in the period 1994-2011 in grazed and ungrazed calcium poor Dutch dune areas. Number of transects in all these areas (dotted lines) are low and data are less reliable.

9.3.3 Verschillen tussen kalkrijke en kalkarme duinen

De zandhagedis is op de Waddeneilanden zeldzamer dan in de kalkrijke duinen van het Renodunale district. In figuur 9.3 is het aantal waargenomen zandhagedissen per traject weergegeven voor de kalkarme terreinen van het Renodunaal district (alleen onbegraasd) en het Waddendistrict. Conclusies moeten voorzichtig worden getrokken omdat het aantal gelopen trajecten per jaar waarop de grafiek is gebaseerd zeer laag is (2,2 tot 4,3). Het meest opvallende verschil met de kalkrijke duinen van het Renodunaal district is dat het aantal waarnemingen van de zandhagedis in begraasde terreinen een negatieve trend lijkt te hebben ten opzichte van de onbegraasde terreinen.

9.4 Discussie

De zandhagedis in de duinen neemt sinds 1994 sterk toe. Eerdere analyses toonden aan dat deze toename reëel is en niet is toe te schrijven aan ervaring van de waarnemers en trefkansproblematiek (o.a. Kéry *et al.* 2010).

De resultaten van dit onderzoek tonen aan dat beheer met grote grazers negatieve noch positieve invloed heeft op de trend van de zandhagedis in de duinen. Dezelfde conclusie is ook in eerder onderzoek op kleinere schaal gevonden (Wouters *et al.* 2012). Uit dat laatste onderzoek kwam naar voren dat de heterogeniteit binnen een plot ruimtelijk verandert, maar dat dit geen invloed heeft op de gemiddelde geschiktheid van de habitat voor de zandhagedis.

De situatie in de duinen betreffende de invloed van begrazing op reptielen (in dit geval de zandhagedis) wijkt sterk af van vergelijkbare onderzoeken naar de invloed van begrazing op reptielen in het binnenland. Voor de levendbarende hagedis op heidevelden in Noord-Brabant werd een sterk negatieve invloed van begrazing vastgesteld (Wallis de Vries *et al.*, 2013) en ook andere auteurs hebben een negatieve impact van begrazing op reptielen geconstateerd. Deze onderzoeken vonden merendeels plaats op de binnenlandse heideterreinen, het voornaamste leefgebied voor reptielen in noordwest Europa (o.a. Strijbosch, 2002). De impact van begrazing op reptielen in de Nederlandse duinen wijkt derhalve sterk af ten opzichte van de resultaten uit eerdere onderzoeken die plaatsvonden in het binnenland. Hierbij dient te worden opgemerkt dat begrazing in de duinen geen positieve invloed heeft op de zandhagedis en de geconstateerde toename derhalve niet kan worden toegeschreven aan het instellen van begrazingsbeheer.

9.5 Conclusies reptielen

- de zandhagedis is in de duinen sterk toegenomen sinds 1994, vanaf 2003 lijkt er een stabilisatie van de populatie op te treden
- Begrazing heeft geen positief of negatief effect op de ontwikkeling van de populatie zandhagedissen in de kalkrijke Nederlandse duinen. Voor de kalkarme duinen op de wadden is er misschien een negatief effect, maar de monitoringsdata zijn te mager om hier betrouwbare conclusies over te kunnen trekken. Een intensivering van tellingen op de Waddeneilanden (zowel het aantal trajecten als de frequentie waarmee deze worden gelopen) is zeer wenselijk.
- Verschil in duur, intensiteit en type begrazing hebben geen meetbare invloed op de trend van de zandhagedis in de duinen.

10 Synthese: patronen door begrazingsbeheer

10.1 Toetsing van verwachtingen over effecten van begrazing

Begrazing wordt gebruikt om verruiging met hoge grassen en struweel tegen te gaan en zodoende zowel de aanwezigheid als de kwaliteit van het (half)open duinlandschap te verbeteren. De algemene conclusie is dat deze doelen over het algemeen gehaald worden. Zowel in het Waddendistrict als in het Renodunaal district leidt de huidige begrazing tot een afname van verruiging en strooiselophoping en draagt dus bij aan de instandhouding van grijze duinen (H2130*) en duinheiden met kraaiheide en struikheide (H2140* en H2150*). Daarnaast kan worden geconcludeerd dat begrazing zoals deze de laatste decennia in kustduinen is ingezet, bijdraagt aan het in stand houden en herstel van diergemeenschappen van het (half)open duinlandschap en duingraslanden. De effecten van de diverse vormen van begrazing op verschillende diergroepen variëren echter sterk en bieden aanknopingspunten voor een verdere optimalisatie van het begrazingsbeheer.

Het doel van deze studie is om te analyseren of er algemene patronen optreden in de effecten van begrazing op diergemeenschappen. Er is daarom gekozen om geen effecten voor afzonderlijke terreinen of terreintypen te beschrijven. Een tweedeling die wél wordt gemaakt in dit rapport is die tussen het Renodunaal district en het Waddendistrict. Deze districten verschillen sterk in bodemchemie en daarmee ook in beheerproblematiek. In het Renodunaal district wordt dan ook op een andere wijze begraasd (graasdruk, graasduur, samenstelling van de kudde) dan in het Waddendistrict. Hoewel het vaak niet mogelijk is om de effecten van verschillen in begrazingsvorm en bodemkwaliteit van elkaar te scheiden, kan er voor de twee afzonderlijke districten wel worden aangegeven hoe de huidige begrazingsvormen uitpakken en aangepast kunnen worden.

10.2 Verschillen tussen het Waddendistrict en het Renodunaal district

De fysio-geografische scheiding tussen het Waddendistrict en het Renodunaal district speelt een belangrijke rol in het aansturen van de vegetatie-samenstelling en de gevoeligheid van een duinsysteem voor verruiging. Een belangrijke conclusie uit dit onderzoek is dat zowel de manier waarop begrazing in kustduinen wordt ingezet als de uitwerking van deze begrazing op vegetatie en fauna verschilt tussen deze twee districten.

Verschillen in N-gevoeligheid van duingraslanden

Het belangrijkste verschil tussen de districten betreft de hoge hoeveelheid kalk en ijzer in de bodem in het Renodunaal district en relatief lage waarden van deze elementen in het Waddendistrict (Kooijman et al. 2005, 2014). Fosfaat (P) wordt sterk gebonden door calcium en in mindere mate ook door ijzer, waardoor duinen van het Renodunaal district vaak P-gelimiteerd zijn. In het Waddendistrict zijn zowel kalk- als ijzergehalte laag, waardoor vastlegging van P niet aan de orde is. De duinen in het Waddendistrict kennen hierdoor een hoge beschikbaarheid van P, waardoor de vegetatiegroei door de hoeveelheid stikstof (N) wordt gelimiteerd (Kooijman et al. 2005, 2009). Ook in dit onderzoek geven de lage N:P ratio's van plantmateriaal in het Waddendistrict aan dat

N daar een beperkende factor is. De duinen in het Waddendistrict zijn daarom gevoeliger voor hoge stikstofdepositie dan de duinen van het Renodunaal District. Samen met de afname van graaf- en graasactiviteit van konijnen, verstuiwing en begrazing als gebruiksvorm leidt de N depositie tot verruiging van (half)open duinlandschappen. In het Waddendistrict heeft dit proces zich eerder en over een groot deel van de duinen voltrokken. In het Renodunaal district verloopt het verruigingsproces in kalkrijke delen van de duinen (H2120 en H2130) trager en is later op gang gekomen. Het middenduin is echter ook sterk verruigd, door verzuring van de bovenste bodemlaag en versnelde oplossing van calciumfosfaat in de bodem, waardoor de P die voorheen was vastgelegd beschikbaar komt voor de vegetatie (Kooijman & Besse 2002). Hierdoor werd ook hier de gevoeligheid voor N-depositie van de van oorsprong kalkrijke duinen sterk verhoogd (Kooijman et al. 1998, 2009). Dit proces speelt in delen van de Renodunale kustduinen en verloopt trager dan in het Waddendistrict.

Verschillen in begrazingsvorm tussen de districten

In de verschillende duindistricten zijn beheerders dan ook op een andere manier aan de slag gegaan met begrazing als maatregel tegen verruiging (hoofdstuk 3). In het Waddendistrict, waar verruiging eerder en intensiever speelde dan in het Renodunaal district, is gemiddeld eerder gestart en wordt er met een gemiddeld hogere druk begraasd dan in de duinen van het Renodunaal district. Daarnaast wordt er, voornamelijk vanwege verschillen in cultuurhistorische achtergrond, op de wadden vaker met gemengde kuddes (veelal runderen met schapen en/of paarden) begraasd en in de vastelandsduinen vaker met alleen runderen.

10.3 Effecten van begrazing op de beschikbaarheid van nutriënten

Limitatie van stikstof en fosfaat

Doordat de duinen van het Waddendistrict N-gelimiteerd zijn, zijn deze gevoeliger voor veranderingen in input van N dan de duinen van het Renodunaal district (Kooijman et al. 2005). De N input wordt zowel bepaald door aanvoer uit de lucht, alsook door de toegepaste beheersmaatregelen. Wanneer begrazing wordt ingezet, wordt een deel van de plantaardige biomassa verwijderd. Bij voldoende graasdruk wordt de input van strooisel verminderd en verdwijnt een deel van de in het systeem beschikbare N. Begrazing heeft geen significant effect op de P-beschikbaarheid in de bodem.

De hoge graasdruk in het Waddendistrict vermindert de bovengrondse biomassa van vaatplanten - en daarmee ook de input van strooisel - veel sterker dan de lagere graasdruk in het Renodunaal district. Door de sterke afname van strooiselproductie in het Waddendistrict neemt hier de beschikbaarheid van stikstof in duingraslanden af. Dit effect is waarneembaar door een significant afname van de N:P-ratio in plantenmateriaal, van 12,8 in onbegraasde gebieden naar 11,9 in begraasde gebieden (hoofdstuk 5). Deze waarden geven aan dat N-limitatie voor de plantengroei door begrazing sterker wordt. In het Renodunaal district leidt begrazing niet tot een verandering in N:P-ratio in plantenmateriaal. In onbegraasde terreinen is deze ratio gemiddeld 13,8 en in begraasde terreindelen 13,7. Deze ratio's wijzen op een co-limitatie van N en P in de onderzochte duingraslanden in dit district.

Effecten op mineralisatie en nitrificatie

De verminderde beschikbaarheid van N in begraasde terreinen in het Waddendistrict werkt door in het nitrificatie- en mineralisatieprocessen in de bodem. De totale hoeveelheid mineraal N in de bodem van het Waddendistrict is significant lager in begraasde dan in onbegraasde terreinen. Ook verloopt de nitrificatie in begraasde terreinen duidelijk lager, wat wijst op een lagere N-beschikbaarheid voor micro-organismen (hoofdstuk 4). Ook de netto mineralisatie laat een afnemende trend zien, maar deze is niet significant als gevolg van de grote spreiding tussen de onderzochte locaties.

In het Renodunaal is geen effect op de hoeveelheid mineraal N, mineralisatie en nitrificatie tussen begraasde en onbegraasde gebieden. Ook deze resultaten geven aan dat de bodemprocessen en vegetatie in de duinen van het Waddendistrict sterk gestuurd worden door de beschikbaarheid van stikstof, terwijl dit in de duinen van het

Renodunaal district slechts een marginale rol speelt. Dit sluit aan bij het eerdere EGM-onderzoek naar effectgerichte maatregelen in de droge duinen (Kooijman et al. 2005).

Voedselkwaliteit van de planten voor herbivoren

In verschillende onderzoeken is aangetoond dat de voedselkwaliteit van planten toe kan nemen door begrazing (o.a. Kleinebecker et al. 2011). Kleine verbeteringen in voedselkwaliteit van grassen en strooisel door begrazing zijn ook in dit project aangetoond, in het Waddendistrict sterker dan in het Renodunaal district (tabel 11.1). Het C-gehalte van grasbladeren in begraasde terreinen is iets lager dan in onbegraasde terreinen, waardoor de C:N-ratio afneemt. Daarnaast zijn Ca en Mn gehalten in grassen iets hoger in begraasde terreinen. De voedselkwaliteit van grassen neemt hiermee zeer licht toe, zeer waarschijnlijk door jonger bladmateriaal als gevolg van hergroei na vraat (hoofdstuk 5). De hoeveelheid stikstof in de bladeren van grassen verschilt niet tussen begraasde en onbegraasde terreinen. Waarschijnlijk als gevolg van een betere verteerbaarheid van de grasbladeren neemt het N-gehalte van het strooisel iets af.

10.4 Effecten op vegetatiestructuur en microklimaat in duingraslanden

Afname van biomassa en vegetatiehoogte

Zowel in het Waddendistrict als in het Renodunaal district leidt de huidige begrazing tot een afname van biomassa van vaatplanten en strooisel. Dit is vooral een gevolg van een sterke afname in breedbladige grassen en leidt tot een veel lagere vegetatie. In het Renodunaal district neemt het oppervlak aan (kleine) open zandige plekken toe, van 1,7 naar 3,2 %. Hoewel er een hogere graasdruk is in het Waddendistrict vindt hier geen significante toename (0,7 naar 0,9 %) van open zand plaats als gevolg van begrazing.

Door begrazing neemt de vegetatiehoogte sterk af, maar vermindert ook de variatie in vegetatiehoogte. De huidige begrazing leidt binnen duingraslanden dus tot een lagere, meer eenvormige vegetatiestructuur. Doordat struweel en boomopslag door begrazing slechts deels wordt beïnvloed (o.a. Van Breukelen & Van Til 2005, Wouters et al 2011) ontstaat op grotere landschapsschaal, in complexen van duingraslanden en struweel, in veel gevallen wel een grotere variatie in vegetatiestructuur (figuur 10.1).



Figuur 10.1. Door begrazing neemt de vegetatiehoogte binnen graslanden af en wordt eenvormiger. Op grotere schaal, in complex met duinstruweel, kan de structuurvariatie van het landschap door begrazing wel toenemen.

Figure 10.1. Grazing leads to a low and homogeneous height of grassland vegetation. On a larger scale, in a grassland-shrub complex, habitat heterogeneity can increase due to grazing.

Dit effect is in dit onderzoek buiten beschouwing gebleven. De verwachting is dat begrazing in van oorsprong gevarieerde, halfopen landschappen deze variatie herstelt of zelfs versterkt (Adler *et al.* 2001).

Variatie in microklimaat

In beide districten leidt de lage vegetatie als gevolg van begrazing voor een gemiddeld warmer microklimaat in duingraslanden. De verwachting was dat de eenvormige structuur zou leiden tot een afvlakking van de variatie in microklimaat, maar dit blijkt niet het geval: de variatie in temperatuur van de vegetatie en het bodemoppervlak in duingraslanden neemt toe door begrazing. De variatie in microklimaat is op verschillende manieren geanalyseerd, altijd gebaseerd op de manier waarop dieren hun leefomgeving gebruiken voor thermoregulatie. Zowel de complexiteit van de verdeling van warme en koele plekken als de afstand die een dier gemiddeld moet afleggen om in een koeler of juist warmere omgeving te komen, worden negatief beïnvloed door de hoogte van de vegetatie en dus positief door het inzetten van begrazing. In beide districten is een positief effect vastgesteld op de variatie in microklimaat van het aantal jaren dat een terrein in begrazing is, maar in het Waddendistrict is een negatief effect van de hoge graasdruk. Een langdurige begrazing met een lage druk levert hier dus een meer gevarieerd microklimaat op in duingraslanden.

10.5 Effecten van begrazing op de vegetatiesamenstelling en het bloemaanbod

Als gevolg van begrazing neemt in beide districten de biomassa van vaatplanten (vooral breedbladige grassen) en strooisel af. De huidige vorm van begrazing is dus in staat om de verruiging van duingraslanden tegen te gaan en daarmee de habitattypen grijze duinen (prioritair Habitatype 2130*) en duinheiden met kraaiheide en struikheide (prioritaire Habitattypen 2140* en 2150*) te behouden. Hierbij neemt de bedekking van smalbladige grassen in beide districten toe, maar de bedekking met korstmossen, houtige planten en mossen verandert niet of slechts marginaal. Het Waddendistrict kent een drie keer lagere kruidbedekking dan het Renodunaal district en zowel de hogere graasdruk als een langere graasduur heeft op de Wadden een negatief effect op de kruidbedekking. De kruidbedekking wordt in het Renodunaal district niet door begrazing beïnvloed, maar wel door de beschikbaarheid van calcium en N in de bodem, conform de bevindingen van Tahmasebi Kohyani *et al.* (2008). Begrazing heeft in het Waddendistrict een negatief effect op het bloemaanbod omdat het de kruidbedekking verder doet afnemen. Dit effect was significant in het droge seizoen 2010, maar in het meer gematigde seizoen 2011 niet. Het bloemaanbod in het Renodunaal district is hoger dan in het Waddendistrict, als direct gevolg van een hogere bedekking van kruiden. In het Renodunaal district is een klein positief effect van begrazing op het bloemaanbod gevonden in het gematigde seizoen 2011, maar niet in het droge seizoen 2010.

10.6 Effecten op de fauna

In dit onderzoek zijn de effecten van begrazing op de broedvogels, dagvlinders, het Konijn en de Zandhagedis geanalyseerd op basis van langjarige meetreeksen in begraasde en onbegraasde terreinen. Deze soorten worden zowel direct als indirect beïnvloed door begrazing. Of soorten profiteren of juist negatief worden beïnvloed door begrazing hangt af van de balans tussen faciliterende veranderingen (nestgelegenheid, verbetering voedselkwaliteit, warmer microklimaat, etc.) en versturende processen (concurrentie om voedsel, verstoring, predatie) (Van Klink *et al.* 2014). In figuur 11.1

en 11.2 zijn de verschillende directe en indirecte effecten van begrazing op diersoorten voor het Renodunaal district en het Waddendistrict weergegeven.

De effecten op de ongewervelde dieren zijn in het veld onderzocht voor de bodemfauna: dit zijn alle diersoorten die in de bovenste 10 centimeter van de bodem en in de strooisellaag leven. Deze dieren worden direct beïnvloed door een verandering in strooisel, microklimaat en betreding en zijn bovendien goed kwantitatief te meten op een vaste oppervlakte binnen de plots waar ook het bodem en vegetatieonderzoek plaats vond. Waarschijnlijk kunnen grote ongewervelde soorten die niet of slechts een deel van het jaar in de bodem leven en op een groter schaal gebruik maken van het landschap, zoals bijen, dagvlinders en sprinkhanen, wel profiteren van het meer afwisselende microklimaat (o.a. Wunsch *et al.* 2012, Wouters & Remke 2012). Deze dieren zijn in dit project echter niet in het veld bemonsterd.

Dichtheden van bodemfauna

Begrazing negatieve invloed op de dichtheid van de bodemfauna, zowel voor kleine diersoorten (<0,5 cm), middelgrote dieren (0,5-1,5 cm) en in het Renodunaal district ook voor grote dieren (> 1,5 cm) (Hoofdstuk 6). Anders dan verwacht blijkt een warmer en gevarieerder microklimaat niet gunstig voor grote diersoorten; de hoogste dichtheden van grote diersoorten komen juist voor bij een koel en constant microklimaat in hoge vegetatie, terwijl kleinere diersoorten relatief meer voorkomen bij een warmer en gevarieerder microklimaat in lage vegetatie. Dit komt overeen met de bevindingen in Van Oosten *et al.* (2014) dat Tapuiten voor hun voedsel afhankelijk zijn van ruigere vegetaties. Daarnaast is de voedselkwaliteit van planten sterk sturend op dichtheden van de bodemfauna; Hoge gehalten van P en N en een lage C:N-ratio zijn positief gecorreleerd met de dichtheid van diersoorten. Het feit dat begrazing geen positieve invloed heeft op de dichtheid van bodemfauna, doet vermoeden dat het positieve effect van begrazing op de plantkwaliteit (hoofdstuk 5) te klein is om een ecologisch verschil te maken, waardoor het negatieve effect van een warmer microklimaat overheerst. Effecten van overstuiving met vers zand op de plantkwaliteit (o.a. Wouters & Remke 2012) zijn veel groter dan van begrazing en hebben waarschijnlijk ook meer invloed op de fauna (zie tabel 11.1)

Voedselgilden, mobiliteit en generatiecyclus

Zoals verwacht nemen herbivoren (vooral rupsen en keverlarven) en detritivoren (met name pissebedden en kevers die behoren tot de zwartlijven) af als gevolg van begrazing. Een hogere voedselkwaliteit van planten en strooisel (vooral hogere P en N-gehalten) hebben een licht positief effect op de dichtheden van detritivoren, maar het verlies aan strooiselbiomassa is veel sterker. De dichtheid aan carnivore bodemfauna neemt in beide districten toe door begrazing. Mobiele, vliegende soorten profiteren van begrazing terwijl lopende of kruipende diersoorten veelal negatief gecorreleerd zijn met begrazing. Het grootste effect van begrazing betreft een afname van diersoorten die als larve meerdere jaren in de bodem ontwikkelen, zoals kniptorren. Voor soorten met één generatie per jaar zijn de effecten van begrazing zeer klein en lijkt voedselkwaliteit van planten een belangrijker rol te spelen.

Effecten van begrazing op dagvlinders

Zowel in het Waddendistrict als in het Renodunaal district werkt begrazing positiever door op karakteristieke dagvlindersoorten van open duinen, zoals parelmoervlinders en Kleine Vuurvlinder, dan op meer algemene dagvlindersoorten. Dagvlindersoorten die positief zijn gecorreleerd met begrazing leven veelal van lage kruidachtigen op arme standplaatsen (Duinparelmoervlinder, Kleine Parelmoervlinder, Kleine Vuurvlinder) of van hoog struweel waar grazers niet bij komen (Eikenpage). Soorten die als rups strikt gebonden zijn breedbladige grassen en kruiden op voedselrijkere standplaatsen, zoals dikkopjes en Oranjetipje, gaan achteruit door begrazing omdat hun waardplanten selectief worden weggegeten. Soorten van (half)open duin, zoals Kleine Vuurvlinder, Kleine Parelmoervlinder en Bruin Blauwtje zijn positief gecorreleerd met een lage graasdruk. Bij een hogere graasdruk is het effect van begrazing ook op deze soorten negatief.

Effecten van begrazing op de gewervelde fauna

Er is geen enkel significant effect van begrazing vastgesteld op de trend van de Zandhagedis in kustduinen. De soort is de laatste decennia sterk toegenomen en lijkt op basis van de afvlakkende trend zowel in begraasde als in onbegraasde terreinen

momenteel aan de maximale dichtheid te zitten. Ook in eerder onderzoek in de Renodunale duinen van Noord-Holland (Wouters *et al.* 2012) is aangetoond dat begrazing weliswaar de hoogtestructuur van de vegetatie kan veranderen, maar dat de geschiktheid van de habitat voor de Zandhagedis hierdoor niet verandert.

Het Konijn blijkt positief te reageren op het openen van de vegetatie door grote grazers. De soort neemt toe in begraasde terreinen ten opzichte van onbegraasde terreinen, waardoor de maatregel geschikt lijkt om de konijnenpopulaties weer toe te laten nemen. De ziekte RHD heeft echter nog steeds een grote invloed op de populatie ontwikkeling van het Konijn en zowel in begraasde als in onbegraasde gebieden zijn er de laatste jaren (die buiten de huidige analyse vallen) ook afnames van populaties gemeld. Het Konijn blijft daarmee een belangrijke, maar door haar gevoeligheid voor ziektes onbetrouwbare bondgenoot voor duinbeheerders (Van Breukelen & Van Til 2005).

Broedvogels van open duinen zijn de laatste decennia zeer sterk afgenomen in kustduinen. Gemiddeld heeft begrazing een licht negatief effect op broedvogels van open duin en van hoog struweel. Broedvogels van ruigtes en laag struweel reageren wisselend op het inzetten van begrazing. Er zijn echter grote verschillen in effecten tussen graasvormen. Begrazing met gemengde kuddes en een hogere graasdruk (zoals vaak uitgevoerd in het Waddendistrict) heeft een positief effect op broedvogels van open duin, zoals Scholekster, Tapuit en Veldleeuwerik, terwijl een lage graasdruk met runderen (zoals vaker toegepast in het Renodunaal district) veelal een negatief effect heeft op deze groep.

Dit positieve effect van hoge graasdruk is opvallend, omdat een hogere graasdruk zowel wordt geassocieerd met lagere dichtheden en gemiddeld kleinere soorten ongewervelde prooien in de bodem (deze studie) en een hogere mate van verstoring tijdens de broedperiode (Mandema *et al.* 2013).

Verschillende verklarende factoren (of combinaties hiervan) kunnen worden aangedragen, waarbij alleen gericht vervolgonderzoek naar het reproductiesucces van de verschillende vogelsoorten tot een definitief antwoord kan leiden.

De Blauwe Kiekendief mijdt begraasde duinen zowel voor het broeden als tijdens het foerageren en voor deze soort lijkt duinbegrazing daarmee negatief uit te pakken. Van alle onderzochte soorten heeft de Blauwe Kiekendief verreweg de langste nestperiode, 10 tot 12 weken van nestbouw tot en met uitvliegen. De genoemde zangvogelsoorten zijn kleiner en hebben een nestperiode van 5 tot 6 weken. Grotere soorten als Scholekster, Kievit, Wulp, Bergeend hebben een eileg- en broedperiode van 4-5 weken, waarna de jongen als nestvlieder kunnen migreren. Voor Tapuit en Veldleeuwerik neemt door intensievere begrazing de nestgelegenheid waarschijnlijk toe, bij Tapuit deels indirect door facilitatie van Konijnen.

10.7 Optimaliseren van begrazingsbeheer in duingraslanden

Begrazing in de vorm zoals deze de afgelopen drie decennia is uitgevoerd in de Nederlandse kustduinen heeft gemiddeld een licht positief effect gehad op de diergemeenschappen van (half)open droge duinen. De effecten verschillen echter tussen zowel de verschillende vormen van begrazing als tussen verschillende diergroepen. Er bestaat dan ook geen vorm van begrazing waar alle karakteristieke soorten van verschillende diergroepen positief op reageren.

Doordat de verschillende factoren die de graasvorm bepalen (graasdruk, graasduur, samenstelling van de kudde) sterk afhankelijk zijn van elkaar en bovendien niet gelijk zijn verdeeld over de duinen van het Renodunaal district (kalkrijk) en die van het Waddendistrict (kalkarm), kunnen er geen losse 'knoppen' worden vastgesteld waaraan een beheerder kan draaien om het begrazingsbeheer te optimaliseren.

De duinen van het Waddendistrict zijn N-gelimiteerd en worden begraasd met een hogere graasdruk (gemiddelde 0,18 GVE) en veelal met gemengde kuddes (veelal runderen met paarden en/of schapen). Dit leidt tot grote veranderingen in de vegetatiestructuur en in de beschikbaarheid van N voor de planten, wat overigens niet leidt tot sterke verbetering in de voedselkwaliteit van planten. Broedvogels van open duinen lijken hiervan te profiteren, met als belangrijke uitzondering de Blauwe Kiekendief die begraasde terreinen vermijdt, zowel bij het broeden als bij het

foerageren. Ondanks deze hogere graasdruk ontstaat er niet meer open zand, wat zowel veroorzaakt kan worden door het gebruik van schapen als door het feit dat de dichtheden aan Konijnen lager lijken te zijn dan in Renodunale duinen. Met de huidige begrazing neemt de bedekking aan kruiden en bloemaanbod af. Dagvlinders profiteren dan ook minder van een hoge graasdruk en ook de dichtheid aan bodemfauna is lager in de zwaardere begraasde duingraslanden.

De Renodunale duinen zijn niet N-gelimiteerd en hier wordt met een gemiddeld lagere graasdruk gewerkt (0,14 GVE/ha/jaar) en relatief vaak met runderen. De vegetatiestructuur wordt lager, maar er treedt geen verandering op in N-beschikbaarheid of in plantkwaliteit. De broedvogels van zowel open duin als van hoog struweel reageren negatief op een lage graasdruk ($< 0,20$ GVE/ha/jaar), waarschijnlijk doordat de vegetatie niet sterk genoeg wordt geopend, maar er wel verstoring optreedt. Het aandeel open zand neemt echter wel toe, wat zowel veroorzaakt kan worden door een hogere dichtheid van Konijnen als door de inzet van runderen in plaats van schapen. Ook de kruidbedekking en bloemdichtheid nemen lokaal toe, vooral op plekken met veel kalk in de bodem. De karakteristieke dagvlinders van (half)open duin, zoals parelmoervlinders en Kleine Vuurvlinder reageren positief op de vigerende lage graasdruk. Populaties van de Zandhagedis worden niet beïnvloed door begrazing in het Renodunaal District.

Graasdruk, timing en samenstelling van de kudde

Hoewel karakteristieke diergemeenschappen van kustduinen over het algemeen profiteren van de begrazing zoals deze in de afgelopen decennia is ingezet, is een verdere optimalisatie van het begrazingsbeheer wel mogelijk. De knoppen waar een beheerder aan kan draaien bij begrazing zijn de graasdruk, de timing van begrazing en de samenstelling van de kudde.

In dit onderzoek kon de invloed van verschillende soorten grazers op de fauna niet worden bepaald, omdat deze factor compleet verweven is met het bodemtype, graasdruk en graasduur. Voor welk type grazers wordt gekozen is vooral afhankelijk van het type verruiging dat tegengegaan moet worden. Afhankelijk van het type grazer wordt er meer gras of meer houtig gewas gegeten (browsers en grazers). Meer direct op diergemeenschappen heeft het type grazer verder invloed op het creëren van open zandige woelplekken en daarnaast op de mate van activiteit in het gebied. Herkauwende runderen hebben een veel lagere activiteit dan niet herkauwende paarden en hebben dan ook een minder versturende invloed op broedvogels (Mandema *et al* 2013).

Een factor die veel directer invloed heeft op de effecten op fauna is de graasdruk waarmee wordt gewerkt. Waar sommige soorten profiteren van een hoge graasdruk (zoals broedvogels van open duin), zijn andere soorten juist gevoelig voor een hoge graasdruk (verschillende soorten dagvlinders). Om karakteristieke soorten uit verschillende diergroepen te laten profiteren van begrazing is het werken met een gevarieerde graasdruk noodzakelijk. Hiervoor zijn verschillende opties, waarbij kan worden gekozen voor het ontwikkelen van natuurlijke graasgradiënten of voor een sterke actieve sturing op de graasdruk (Kader 1). In dit laatste geval kan er ook voor gekozen worden om de timing van begrazing in het jaar of tussen jaren te variëren. De kalkarme waddenduinen die N-gelimiteerd zijn, en daardoor gevoeliger voor verruiging, zijn minder geschikt voor extensieve, integrale begrazing dan de door P gelimiteerde Renodunale duinen. Voor het in stand houden van een (half)open duinlandschap, prioritaire habitats als Duingraslanden en Duinheide en voor diersoorten van open duin zullen in het Waddendistrict in ieder geval meer en intensiever aanvullende maatregelen moeten plaatsvinden dan in het Renodunale district, zoals het herstellen van kleinschalige en grootschalige verstuing en het verwijderen van bosopslag.

Aanvullend beheer

Het bodemmateriaal stuurt op een hoger hiërarchisch niveau het duinsysteem aan dan dat begrazing dat doet (Figuur 1.1). Duinbodems die rijk zijn aan kalk en ijzer binden P, waardoor deze limiterend wordt. Kalkarme of ontkalkte bodems hebben een veel lagere P-fixatie, waardoor de vegetatiegroei hier sterk wordt aangestuurd door de beschikbare hoeveelheid N. Ook blijkt dat de kruidenrijkdom in de duinen, en daarmee het bloemaanbod, sterk wordt gestuurd door de kalkrijkdom in de bodem (dit onderzoek en Tahmasebi Kohyani *et al.* 2008). Uit dit onderzoek blijkt verder dat

voedselkwaliteit van planten en strooisel positief gecorreleerd is met hoge dichtheden van zowel grote als kleine soorten bodemfauna, maar dat begrazing slechts een klein effect op deze voedselkwaliteit. Dynamiek van de bodem, waarbij vers kalkrijk zand aan de oppervlakte komt, heeft zowel voor de voedselkwaliteit van planten als voor de kruidenrijkdom een veel groter positief effect (tabel 10.1.).

In een eerder onderzoek (Wouters & Remke 2012) is de plantkwaliteit van smalbladige grassen onderzocht onder invloed van overstuiving, zowel in het veld als in een kasexperiment. Hieruit blijkt dat het N% van grassen die worden overstoven hoger is dan van niet overstoven (begraasde dan wel onbegraasde) grassen (Tabel 10.1). Hierdoor is de C:N-ratio gemiddeld veel lager, wat de grassen veel voedzamer maakt voor herbivoren.

Bodemdynamiek in de vorm van erosie, verplaatsing en accumulatie van zand is dan ook een zeer belangrijke sturende factor in het duinsysteem. Deze dynamiek kan deels worden veroorzaakt door betreding met vee en een toename van de populatie Konijnen als gevolg van begrazing, maar aanvullende maatregelen zullen voorsnog nodig zijn om kleinschalige dynamiek (stuifkuilen) en grootschalige dynamiek (zeereep) te herstellen en behouden. Door het lage kalkgehalte van de bodem in het Waddendistrict en de beperkte bodemdynamiek die begrazing hier teweeg brengt, is de noodzaak voor het herstellen van dynamiek hier hoger dan in het Renodunaal district.

KADER 1: Gradiënten in graasdruk

Natuurlijke gradiënten in graasdruk

Een manier om natuurlijke gradiënten in graasdruk te creëren, is beschreven door Slings (2011), namelijk door in grote terreinen met relatief kleine kuddes te werken. Naar verwachting zullen er gradiënten in graasdruk ontstaan die sterk worden gestuurd door de aanwezigheid van water en voedselrijkere plekken in het gebied, zoals duinvalleien en voormalige landbouwgronden. De grootte van de kudde moet zodanig worden ingesteld dat een deel van het terrein (zo goed als) nooit wordt begraasd. Of dit in de praktijk altijd haalbaar is, is nog niet duidelijk: uit onderzoek in de Vallei van het Veen (Vlieland) bleek dat bij een graasdruk van 0,14 GGVE/ha/jaar de vegetatiehoogte van 13 van de 14 random gekozen proefvlakken in het terrein significant door begrazing te worden beïnvloed (Van Wingerden 2001). Een voordeel van deze integrale aanpak is dat een kudde het landschap leert kennen en er voor diersoorten voorspelbare patronen van begrazing zullen ontstaan. Variatie in graasdruk op standplaatsniveau zal gering zijn en vooral gestuurd worden door wisselende weersomstandigheden tussen jaren die de groei van biomassa en de aanwezigheid van drinkwater beïnvloeden. Zolang de populatie van het Konijn niet sterk toeneemt, zal de mate van dynamiek in de vorm van verstuiwing klein zijn. Deze dynamiek en eventueel andere doelen (zoals tegengaan van bosopslag) die niet met de lage graasdruk worden bereikt, moeten met aanvullende maatregelen worden bewerkstelligd. De gemiddelde graasdruk zal in grote delen van het terrein laag zijn, wat waarschijnlijk gunstig is voor dagvlinders, maar minder gunstig voor broedvogels van het open duin. Ook kan deze lage graasdruk de huidige verruiging van het duin waarschijnlijk te slecht tegen gaan, zodat grote delen van het duin zonder aanvullend beheer ruig blijven.

Sturen van graasdruk in ruimte en tijd

Een andere optie is om als beheerder te gaan sturen met begrazing. Deze vorm van beheer is over het algemeen kostbaarder dan integrale begrazing en wordt als minder natuurlijk ervaren. In kleiner terreinen, waar het laten ontstaan van natuurlijke begrazingspatronen niet mogelijk is, zal een beheerder eerder kiezen voor sturing. Ook in grote terreinen kan actief sturen van graasdruk echter zeer functioneel zijn om specifieke beheerdoelen te bereiken.

Werken met gestuurde begrazingsdruk betreft in de praktijk vrijwel altijd een combinatie van variatie in tijd als in ruimte. Een van de meest toegepaste vormen van sturen met graasdruk is het instellen van tijdelijke drukk begrazing. In deze vorm wordt binnen één of enkele seizoenen met een grote graasdruk een groot deel van de biomassa verwijderd. Daarna wordt de graasdruk - al dan niet geleidelijk - verlaagd. Een bekend voorbeeld van drukk begrazing betreft de Landerummerheide, waar na 5 jaar intensieve begrazing met schapen en geiten (tot 0.55 GVE) en geleidelijke omvorming tot extensieve winterbegrazing geiten en pony's een open landschap werd gecreëerd. Karakteristieke soorten als Tapuit, Kommavlinder en Heivlinder (Vogelbescherming 2014) hebben sterk geprofiteerd van deze maatregel. Het directe effect van de drukk begrazing is voor zeer veel diersoorten sterk negatief en het is afhankelijk van de schaal waarop de maatregel wordt ingezet en de nabijheid van bronpopulaties binnen welke tijd herkolonisatie en herstel van populaties optreedt van diersoorten.

Begrazing kan ook plaatsvinden door middel van een (schaaps)kudde die met verplaatsbare rasters tijdelijk wordt ingezet (wisselbegrazing of zwerfbegrazing); dit is vergelijkbaar met drukk begrazing, maar voor kortere periodes (weken tot maanden) en vaak minder intensief. In sommige terreinen wordt gewerkt met het verplaatsen van een kudde tussen twee terreinen, waarbij bijvoorbeeld het ene terrein in de winter en het andere terrein in de zomer wordt begraasd. Een variant hierop die nog niet wordt toegepast is roulatiebegrazing (Wouters & Remke 2012), waarbij een terrein in meerdere grote delen wordt gesplitst en de kudde zodanig wordt verplaatst dat elk jaar een deel van het terrein onbegraasd blijft.

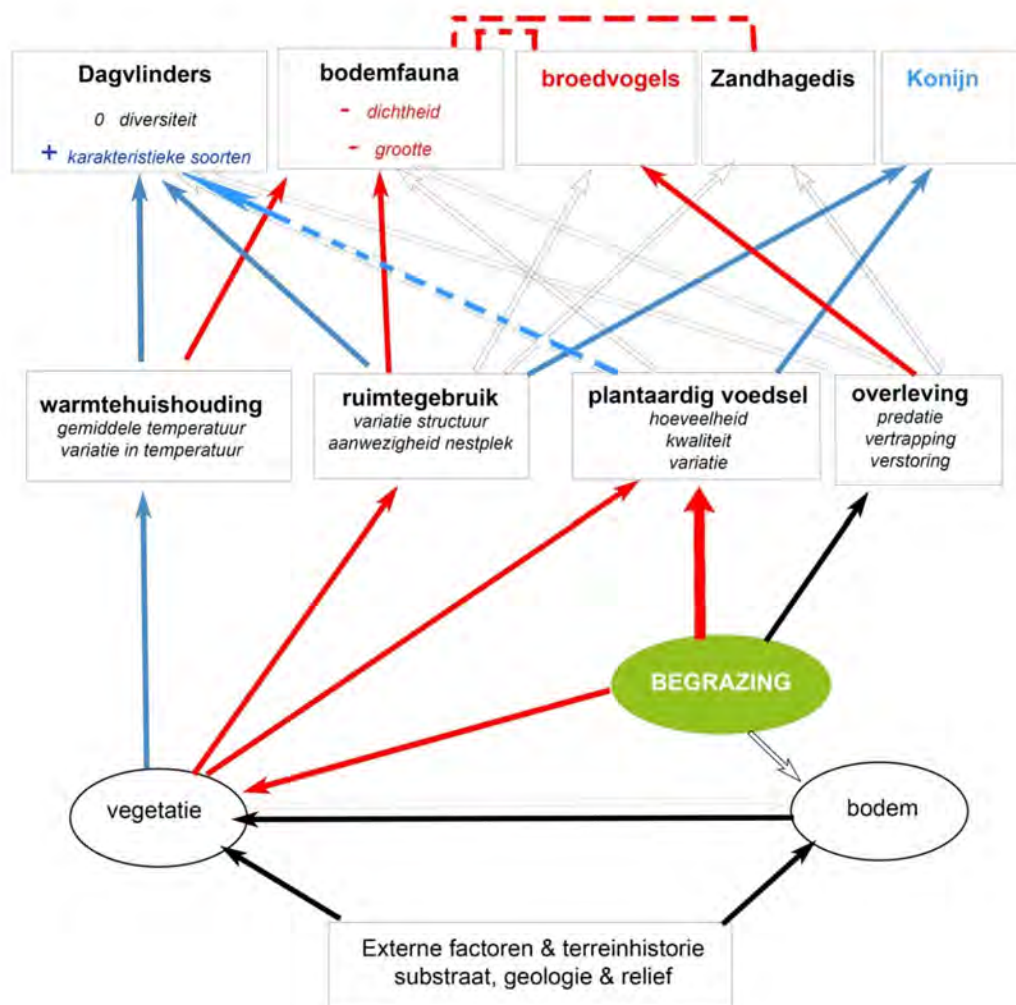
Tabel 10.1. Voedselkwaliteit van grassen die onder invloed staan van begrazing dan wel overstuiving. De gegevens van OLD zijn afkomstig uit Wouters & Remke (2012).

Table 10.1. Food quality of grasses with influence of grazing (this study) and artificial sand dynamics in the OLD project (after Wouters & Remke 2012).

	Dit onderzoek				OLD 2012					
	VELD - alle grassen		VELD - alle grassen		VELD - fijnbladige grassen		Kas - Rood Zwenkgras			
	Renodunaal		Wadden		overstuiving		Overstuiving:			
	onbegraasd	begraasd	onbegraasd	begraasd	geen	matig	veel	veel		
N%	1,6	1,7	1,7	1,7	2,0	2,5	2,1	2	3	4
C:N-ratio	29,4	28,1	28,7	29,4	24	18	26	21	15	12
N:P-ratio	13,7	13,8	12,8	11,9	8,8	8,8	8	10	12	16

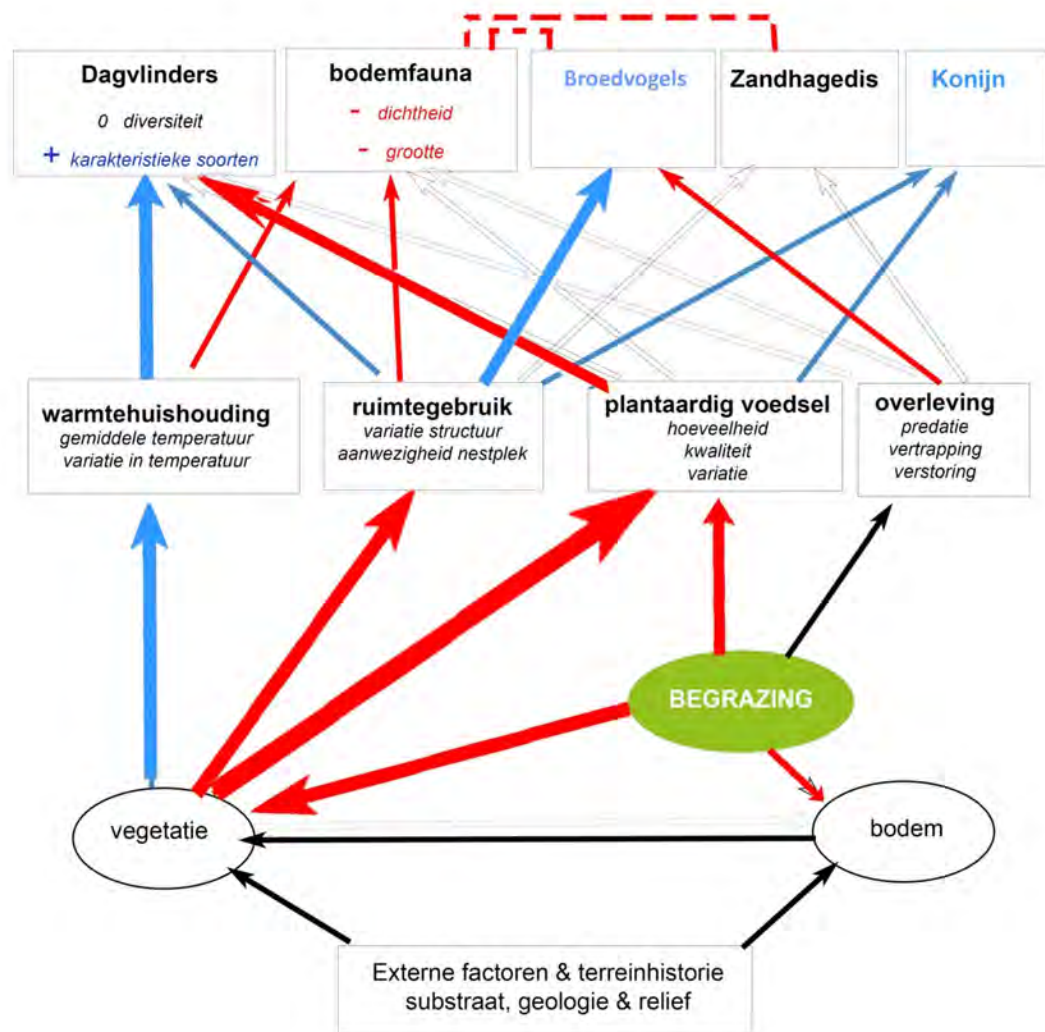
Figuur 10.2. Vereenvoudigde weergave van positieve (blauw) en negatieve (rood) effecten van begrazing op het duinsysteem en de daarin levende diersoorten in het Renodunaal district. Effecten die worden verwacht, maar niet zijn onderzocht (zwart) of waarvan de impact onduidelijk is (stippellijnen) zijn apart aangegeven. De effecten van begrazing zijn kleiner (dunne pijlen) dan in het Waddendistrict (zie fig 11.2) door de relatief lage graasdruk, en spelen vooral via de vegetatie en in mindere mate via de bodem.

Figure 10.2. Positive (blue) and negative (red) effects of grazing management on the Renodunaal dune system and animal species. Also expected effects which are not studied (black) or of which impact is uncertain (dotted lines) are shown. Effects of grazing on vegetation and soil are smaller (thin lines) compared with the Waddendistrict (figure 11.2) caused by relative low grazing pressure in a calcium rich, P and N co-limited dune system.



Figuur 10.3. Vereenvoudigde weergave van positieve (blauw) en negatieve (rood) effecten van begrazing op het duinsysteem en de daarin levende diersoorten in het Waddendistrict. Effecten die worden verwacht, maar niet zijn onderzocht (zwart) of waarvan de impact onduidelijk is (stippellijnen) zijn apart aangegeven. De effecten van begrazing zijn groter (dikke pijlen) dan in het Renodunaal district (zie fig 11.1) door de relatief hoge graasdruk, en spelen vooral via de vegetatie en in mindere mate via de bodem.

Figure 10.3. Positive (blue) and negative (red) effects of grazing management on the Wadden dune system and animal species. Also expected effects which are not studied (black) or of which impact is uncertain (dotted lines) are shown. Effects of grazing on vegetation and soil are larger (bold lines) compared with the Renodunaal district (figure 11.1) caused by relatively high grazing pressure in a calcium poor, N-limited dune system.



11 Literatuur

- Adler, P., Raff, D., & Lauenroth, W. 2001. The effect of grazing on the spatial heterogeneity of vegetation. *Oecologia*, 128(4), 465-479.
- Assendorp, D., 1990. Het effect van het buitensluiten van konijnen op vegetatie en bodem van duingraslanden in Meijendel, Den Haag. Vakgroep FGBL, Universiteit van Amsterdam en Duinwaterbedrijf Zuid-Holland, Den Haag.
- Bakker, T. W. M., Klijn, J. A., & Van Zadelhoff, F. J., 1979. *Duinen en duinvalleien: een landschapsecologische studie van het Nederlandse duingebied*. Wageningen: Pudoc.
- Bakker, E. S., Ritchie, M. E., Olff, H., Milchunas, D. G., & Knops, J. M., 2006. Herbivore impact on grassland plant diversity depends on habitat productivity and herbivore size. *Ecology Letters*, 9(7), 780-788.
- Bos, F., Bosveld, M., Groenendijk, D., Swaay, C. van, Wynhoff, I. & De Vlinderstichting (2006). De dagvlinders van Nederland : verspreiding en bescherming (Lepidoptera: Hesperioidea, Papilionoidea). Nederlandse Fauna 7 - Nationaal Natuurhistorisch Museum Naturalis, Leiden; KNNV Uitgeverij, Utrecht & European Invertebrate Survey-Nederland, Leiden
- Bourn, N.A.D., Pearman, G.S., Goodger, B., Warren, M.S. & Thomas, J.A. (2000). Changes in the status of two endangered butterflies over two decades and the influence of grazing management. - In: Rook, A.J. & Penning, P.D. (Editors) *Grazing management : the principles and practice of grazing, for profit and environmental gain, within temperate grassland systems*. Proceedings BGS occasional symposium No. 34, Institute of Grassland and Environmental Research, Okehampton (Devon), pp. 141-146
- Dekker, J.J.A. 2007. Rabbits, refuges and resources. How living in burrows affects foraging of herbivores. Proefschrift. Wageningen University, Wageningen.
- Drees, J. M., Dekker, J. J., Wester, L., & Olff, H. 2009. The translocation of rabbits in a sand dune habitat: survival, dispersal and predation in relation to food quality and the use of burrows. *Luntra*, 52, 109-122.
- Elligsen, H., Beinlich, B., & Plachter, H. (1997). Effects of large-scale cattle grazing on populations of *Coenonympha glycerion* and *Lasiommata megera* (Lepidoptera: Satyridae). *Journal of Insect Conservation*, 1(1), 13-23.
- Feijten, M. & Ch. Van Zutphen, 2008. Kleine en grote grazers in het Zuidelijk Zeeveld -Evaluatie van 11 jaar runderbegrazing. Onderzoek naar de ontwikkeling van de vegetatie en konijnenstand in het Zuidelijk Zeeveld van de Amsterdamse Waterleidingduinen met en zonder runderbegrazing. Afstudeerverslag Van Hall Larenstein
- Groenveld, A., 2009. Zandhagedis, *Lacerta agilis*. In: Creemers, R.C.M. & J.J.C.W. van Delft (RAVON)(redactie) 2009. De amfibieën en reptielen van Nederland. Nederlandse Fauna 9. Nationaal Natuurhistorisch Museum Naturalis, European Invertebrate Survey, Nederland, Leiden.
- Hofstra, J., 2010. Habitattypen van de zandhagedis en levendbarende hagedis in Overijssel. RAVON 12(4): 63-69.
- Janssen, I. & M. de Zeeuw, 2012. Resultaten Meetnet Reptielen 2011. Schubben & Slijm 12:12-15

- Kéry, M., R.M. Dorazio, L. Soldaat, A. van Strien, A. Zuiderwijk & J.A. Royle, 2010. Trend estimation with imperfect detection. *Journal of Applied Ecology* 46: 1163-1172.
- Klaassen O., Dijkse L., de Boer P., Willems F., Foppen R. & Oosterbeek K. 2006. Broedsucces, voedselécologie en dispersie van de Blauwe Kiekendief op de Waddeneilanden in 2004-2006. SOVON-onderzoeksrapport 2006/15. SOVON Vogelonderzoek Nederland, Beek-Ubbergen
- Kooijman, A. M. & M. Besse 2002. The higher availability of N and P in lime-poor than in lime-rich coastal dunes in the Netherlands. *Journal of Ecology* 90: 394-403.
- Kooijman, A. M., H. Noordijk, A. van Hinsberg, & C. Cusell 2009. Stikstofdepositie in de duinen - een analyse van N-depositie, kritische niveaus, erfenissen uit het verleden en stikstofefficiëntie in verschillende duinzones. Universiteit van Amsterdam & Planbureau voor de Leefomgeving. 56 p.
- Kooijman, A. M., J.C.R. Dopheide, J. Sevink, I. Takken & J. M. Verstraten 1998. Nutrient limitations and their implications on the effects of atmospheric deposition in coastal dunes; lime-poor and lime-rich sites in the Netherlands. *Journal of Ecology* 86: 511-526.
- Kooijman, A.M. & M.W.A. de Haan 1995. Grazing as a measure against grass encroachment in Dutch dry dune grasslands: effects on vegetation and soil. *Journal of Coastal Conservation* 1: 127-134.
- Kooijman, A. M., M. Besse, R. Haak, J.H. Bostel, H. Esselink, C. ten Haaf, M. Nijssen, M. van Til & C. van Turnhout 2005. Effectgerichte maatregelen tegen verzuring en eutrofiëring in open droge duinen. "Eindrapport fase 2". Directie Kennis, Ministerie van Landbouw, Natuur en Voedselkwaliteit, Ede. Rapport DK nr. 2005/dk008-O. 158 p.
- Kooijman, A.M., J. Bloem, C. Cerli, G.A.J.M. Jagers op Akkerhuis, K. Kalbitz & R.H. Kemmers, 2013. N-opslag in organische stof bij hoge N-depositie in kalkrijke en kalkarme duinbodems. OBN rapport.
- Mandema, F. S., Tinbergen, J. M., Ens, B. J., & Bakker, J. P., 2013. Livestock grazing and trampling of birds' nests: an experiment using artificial nests. *Journal of Coastal Conservation*, 17(3), 409-416.
- Milieu- en Natuurplanbureau 2006. Natuurbalans. MNP, Bilthoven. 141 p.
- Nijssen, M., G.J. van Duinen, M. Geertsma, J. Jansen, J. Kuper & H. Esselink, 2001. Gevolgen van verzuring, vermesting en verdroging en invloed van beheer op fauna en flora van duingebieden op Ameland en Terschelling. Rapport Stichting Bargerveen, Nijmegen, 175p
- Pöyry, J., Luoto, M., Paukkunen, J., Pykälä, J., Raatikainen, K. & Kuussaari, M. (2006). Different responses of plants and herbivore insects to a gradient of vegetation height: an indicator of the vertebrate grazing intensity and successional age. *Oikos* 115 (3), 401-412.
- Sall, J., Creighton, L. & Lehman, A. (2005). JMP Start Statistics : a guide to statistics and data analysis using JMP and JMP IN software. Brooks/Cole-Thomson Learning, Belmont (CA), USA.
- Slings, Q. L. (1994). De kalkgraslanden van de duinen. *De Levende Natuur*, 95(4), 120-130.
- Slings, 2011. Een visie op het Nederlandse Duinbeheer. Lezing Natuurplaza 29-09-2011 (www.natuurplaza.org)
- Spellerberg, I.F., 1976. Adaptations of reptiles to cold. In Bellairs, A. d'A. & C.B. Cox (eds.): *Morphology and Biology of Reptiles*. Linnean Society Symposium Series 3:261-285.
- Van den Burg, A.B. (ed) 2009. Preadvies Duin- en Kustlandschap. Directie Kennis, Ministerie van Landbouw, Natuur en Voedselkwaliteit, Ede. 171 p.
- Van der Meulen, F., A.M., Kooijman, M.A.C. Veer & J.H. van Boxel, 1996. Effectgerichte maatregelen tegen verzuring en eutrofiëring in open droge

- duinen; eindrapport fase 1. Fysisch Geografisch en Bodemkundig Laboratorium, Universiteit van Amsterdam.
- Dekker, J.J.A. 2007. Rabbits, refuges and resources How foraging of herbivores is affected by living in burrows PhD-thesis, Department of Environmental Sciences, Resource Ecology Group. Wageningen University, Wageningen, The Netherlands.
- Dijk A.J. van, 2004. Handleiding Broedvogel Monitoring Project. SOVON Vogelonderzoek Nederland, Beek-Ubbergen
- Drees, J.M., J.J.A. Dekker, L. Wester, H. Olff, 2009. The translocation of rabbits in a sand dune habitat: survival, dispersal and predation in relation to food quality and the use of burrows. *Lutra* 52 (2): 109-122.
- Breukelen, L., & van Til, M. (2005). Evaluatie begrazing in de Amsterdamse Waterleidingduinen. Waternet.
- Van Klink, R., F van der Plas, C.G.E. van Noordwijk, M.F. WallisDeVries & H. Olff, 2014. Effects of large herbivores on grassland arthropod diversity. *Biological Reviews* (online 2014)
- Van Oosten, H., A. Kooijman, C. van Turnhout, J. Dekker, A. van den Burg & M. Nijssen, 2012. Begrazingsbeheer in relatie tot herstel van faunagemeenschappen in droge duingraslanden. Eindrapportage 1e fase 2010-2011. OBN-Rapport Stichting Bargerveen, IBED-UvA, SOVON Vogelonderzoek Nederland en Zoogdiervereniging in opdracht van Directie Kennis van het ministerie van Economie, Landbouw en Innovatie.
- Van Strien, A., 1999. Beginners, gevorderden en oude rotten. *Nieuwsbrief Meetnet Reptielen* 16:5-6.
- Van Strien, A. J., Dekker, J. J. A., Straver, M., van der Meij, T., Soldaat, L. L., Ehrenburg, A., & van Loon, E. (2012). Occupancy dynamics of wild rabbits (*Oryctolagus cuniculus*) in the coastal dunes of the Netherlands with imperfect detection. *Wildlife Research*, 38(8), 717-725.
- Van Swaay, C.A.M., Plate, C.L. & Strien, A. van (2002). Monitoring butterflies in the Netherlands : how to get unbiased indices. *Proceedings of the Section Experimental and Applied Entomology of The Netherlands Entomological Society (N.E.V.)* 13, 21-27.
- Van Turnhout, Ch., S. Stuijzand, M. Nijssen & H. Esselink, 2003. Gevolgen van verzuring, vermessing en verdroging en invloed van herstelbeheer op duinfauna. Basisdocument Inhaalslag OBN-Fauna Duinen. Studie in opdracht van EC-LNV door Stichting Bargerveen, SOVON, VOFF en Alterra. Uitgave EC-LNV, Ede. 270 pp.
- Van Wingerden, W.K.R.E., Nijssen M, Slim PA, Burgers J, Kats RJM van, Dobben HF van, 2001. Evaluatie van zeven jaar runderbegrazing in duinvalleien op Vlieland. Wageningen, Alterra, Alterra-rapport 375, 102 p.
- Van Wingerden W.K.R.E., Nijssen M, Slim PA, Burgers J, Kats RJM van, Dobben HF van, Noordam AP, Martakis GFP, Esselink H, Jagers op Akkerhuis GAJM (2002) Grazers in Vlielands duin Evaluatie van runderbegrazing in duinvalleien op Vlieland; deel 2: onderzoek in 2001. Alterra, Wageningen
- Wallis de Vries, M.F. (2004). Trends voor de vlinders van Zuid-Kennemerland. Rapport VS2004.21, De Vlinderstichting, Wageningen.
- 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
- WallisDeVries, M.F. & Raemakers, I. (2001). Does extensive grazing benefit butterflies in coastal dunes? *Restoration Ecology* 9 (2), 179-188.
- Wallis De Vries, M.F., Parkinson, A.E., Dulphy, J.P., Sayer, M. & Diana, E. (2007). Effects of livestock breed and grazing intensity on biodiversity and production in grazing systems. 4. Effects on animal diversity. *Grass and Forage Science* 62 (2), 185-197.

- Wallis de Vries, M.F., Noordijk, J., Sierdsema, H, Zollinger, R., Smit, J.T. & M. Nijssen, 2013. Begrazing in Brabantse heidegebieden – Effecten op de fauna. Rapport VS2012.017, De Vlinderstichting, Wageningen / EIS-Nederland, Leiden / SOVON Vogelonderzoek, Stichting RAVON en Stichting Bargerveen, Nijmegen.
- Wouters, B. M. Nijssen, G. Geerling, H. van Kleef, E. Remke & W. Verberk, 2012. The effects of shifting vegetation mosaics on habitat suitability for coastal dune fauna—a case study on sand lizards (*Lacerta agilis*). J. of Coastal Conservation 16: 89-99.
- Wouters, B. & E. Remke. 2012. Onderzoeksprogramma Levende Duinen. Stichting Bargerveen rapport, Nijmegen. 130 pag. + bijlagen.

Bijlage I

Overzicht van 73 duinterreinen waarvoor begrazingsgegevens min of meer volledig konden worden verzameld.

Naam terrein	ha	type vee	startjaar	GVE/ha/jr
Zeepeduinen	300	pony	1983	0,23
Zeepeduinen / Meeuweduinen	490	pony	2010	0,14
Middel- en Oostduinen	163	domest rund	1990	0,16
Voornes Duin: Panproject	35	Charolais	2006	0,14
Voornes Duin: Vogelpoelproject	35	Schotse hooglanders	2008	0,29
Duinen van Oostvoorne	135	koe en paard	1988	0,11
Westduinen	165	koe en paard	lang	0,19
Helmduinen	125	koe en paard	1992	0,08
Bierlap/Kijfhoek	270	koe en paard	1990	0,08
Berkheide	250	rund	2001	0,03
AWD Eiland van Rolvers	37	rund	1985	0,13
AWD Zeeveld noord	123	rund	1988	0.097 - 0.24
AWD Zeeveld zuid	90	rund	1996	0.028 - 0.13
AWD Strandweg	8	rund	2006	0,16
AWD Witteveld	25	rund	2007	0,10
AWD Palmveld-Zegveld	439	rund	2007	0,11
AWD Middenveld	90	rund	2008	0,11
AWD Westhoek	115	rund en schaap	2004	0,57
Zee van Staal	5,9	hooglander	2004	0,17
Vuurbaakduin	21,1	hooglander	2004	0,08
Duvelshoek (brand)	23,1	Hooglander	2005	0,35
Berkenbos	2,9	Blackface (schaap)	1999	?
de Rellen	64,7	Bontvee	1992	0,04
de Rellen v/a 2005/6	64,7	Hooglander	2005	?
de Doolhof	26,3	Bontvee	1996	0,07
Berenweid/Crauwels' land	11,2	Hooglander en paard	1990	0,36
Grote Eiland ICAS	7,5	bontvee (vaars)	1998	?
Limiet	47	Blackface (schaap)	1999	0,24
div. plekken - zwerbeweiding	47	Blackface (schaap)	?	nvt
Boreel	63,5	Hooglander	2003	0,24
Reservaat-Oost	39	Hooglander, schaap en geit	2006	0,72
Oceaan - verplaatsbare rasters	366	Blackface (schaap)	2004	nvt
Karpervijver	0,3	pony	2002	nvt
Wei van Brasser	10,6	landgeit	2003	nvt
Doornvlak	28,9	hooglander	2003	nvt

Noord-Bakkum/Diederik/Zwarte vlak	56,7	Bontvee en paard	1995	0,17
Koningsbosch N+Z	15,2	Bontvee	1945	0,17
Vennewater paardenland	17,3	Pony	1945	0,69
Vennewater koeland	12,4	Bontvee en pony	1945	0,40
Westert	17,2	Bontvee en pony	1988	0,21
Bleek	26,7	galloway en pony	1988	0,31
Engelse veld	11,9	Hooglander	1998	0,23
Buizerdvlak	93,5	Hooglander	2000	0,03
Oceaan ca	300	Blackface en landgeit	2002	0,17
Bergen Egmond	875	Hooglander en paard/pony	2006	0,06
Egmond Bakkum	1160	Hooglander en pony	2007	0,04
De Blink	300	Hooglander en pony	2008	0,09
Lepstukken	20	Hooglander en landgeit	2009	0,30
Tussenstrook	23	Hooglander	2009	0,11
Papenberg	130	Hooglander	2009	0,04
Tussenduin	23	Hooglander	2009	0,23
Zeeduin Noord + Zuid	300	Soayschaap	1997	?
America - de Kweek	16	Landgeit	2007	nvt
Boreel	1,2	Landgeit	2008	nvt
Kraansvlak Noordduinen	127,5	(rood)bontvee	2000	0,06
Kraansvlak Natuurkern	218,5	Hooglander en Konik	2003	0,11
NPZuid Kennemerland	2100	Hooglander, Konik, pony	2005	0,05
Flying Flock	?	schaap	?	nvt
Pettemerduinen	74	Galloway	1995	0,11
Pettemerduinen	19	Galloway	1995	0,42
Grafelijkheidsduinen	75	Hooglander en Konik	1990	0,19
Zwanenwater	270	gedomest. rund	1986	0,14
Texel, Geul	250	hooglander en exmoor	1995	0,13
Texel Bollekamer	300	hooglander en exmoor	1995	0,12
Texel Ploegelanden	35	hooglander	2000	0,29
Texel De Muy 1	50	galloway	2009	0,12
Texel De Muy 2	40	galloway	2009	0,10
Texel De Muy 4	30	schaap	2009	0,16
Texel De Muy 5	40	schaap	2009	0,20
Texel De Muy 3	150	galloway	2009	0,13
Vlieland, Vallei van het veen	220	hooglander, soay, landgeit	1993	0,15
Vlieland, Cranberryvallei	250	?	2010	?
Terschelling, Groene strand	?	Koeien en ponies	1900	?
Terschelling, Eldorado	145	?	2010	?
Terschelling, Arjensduin	80	?	2010	?
Terschelling, recrea	58,3	Shetlanders	2004	0,15
Terschelling, Landerumerheide	22	Exmoor en landgeit	1988	0,36
Terschelling, Oosterend	100	Herefords en paarden	2002	0,23
Terschelling, Groede	?	runderen en paarden	1900	?
Ameland Jan Roepeheide	42	Soay schapen	1990	0,24
Ameland, Lange duinen Zuid	70	runderen	2005	0,08

Ameland, Roosduinen	110	schapen, rund, IJslanders	1989	0,21
Ameland, Hagedoornveld e.o.	120	runderen en IJslanders	2002	0,12

Bijlage II

Variabelen bepaald in veldonderzoek

Header	Omschrijving
District	duindistrict: RENOdunaal of WADDEN
Graas	CONTROL vs GRAZE
GraasType	wijze van begrazen: CONTROL SINGLELARGE MIXVARIED MIXLARGE. Mixvaried= mix van grote en kleine grazers.
GraasJaar2011A	jaren begraasd vanaf t=0
GVE	Graasdruk in GVE berekend van situatie t=meting
GrasHelm	bedekking in procenten van genoemde naam
GrasDuinriet	bedekking in procenten van genoemde naam
GrasZandzegge	bedekking in procenten van genoemde naam
GrasTotaalBreed	GrasHelm+GrasDuinriet+GrasZandzegge+GrasOverigBreed
GrasOverigSmal	bedekking in procenten van genoemde naam
HoutTotaal	bedekking in procenten van genoemde naam (kruipwilg, duindoorn, liguster, heide, dauwbraam en rest)
Kruid	bedekking in procenten van genoemde naam
Mos	bedekking in procenten van genoemde naam
Korstmos	bedekking in procenten van genoemde naam
Strooisel	bedekking in procenten van genoemde naam
OpenZand	bedekking in procenten van genoemde naam
SomBloem2011	totaal aantal bloeiende bloemetjes en aantal bloemen uitgebloeid of nog niet in bloei
VHmean	Gemiddelde meetlat meting grashoogte (4x)
VHsd	Standaarddeviatie meting grashoogte (4x)
MHmean	Gemiddelde meetlat meting moshoogte (4x)
MHsd	Standaarddeviatie meting moshoogte (4x)
DDmean	Gemiddelde dropdisk metingen (25x)
DDmedian	Mediaan dropdisk metingen (25x)
DDvar	Variantie dropdisk metingen (25x)
DDsd	Standaarddeviatie dropdisk metingen (25x)
DDshannon	Shannon index dropdisk metingen (25x)
DDsimpson	Simpson index dropdisk metingen (25x)
BodemOrgTot	BodemOrgEct+BodemOrgHum
BiomVaat	Biomassa DW Vaatplanten per m2
BiomMos	Biomassa DW Mos per m2
BiomStrooi	Biomassa DW Strooisel per m2
BiomWortel	Biomassa wortels in 1 cm3
MassBodem3core	massa DW bodem uit drie bodemringen

MassBodemM2	Biomassa bodem 0-5 cm over 1 m2 oppervlak (~0.05m3 topsoil)
BulkDens	Massa DW bodem in 1 cm3
LOI	Loss On Ignition (percentage)
NminT0	Mineraal stikstof (NO3H2O + NH4NaCl) op dag 0
NminT28	Mineraal stikstof (NO3H2O + NH4NaCl) op dag 28
NettoNmin	NminT28 – NminT0
Nitr	nitrificatie
NH4%T0	Percentage ammonium in totale minerale stikstof op dag 0
NH4%T28	?
NH4NO3T0	Verhouding tussen ammonium en nitraat op dag 0
NH4NO3T28	?
PlantNperc	Plant N gehalte in procenten
PlantCperc	Plant C gehalte in procenten
PlantCN	Plant CN ratio procentuele basis
PlantN	Plant elemental content (umol per gram DW) voor gegeven element
PlantC	Plant elemental content (umol per gram DW) voor gegeven element
PlantCa	Plant elemental content (umol per gram DW) voor gegeven element
PlantMg	Plant elemental content (umol per gram DW) voor gegeven element
PlantMn	Plant elemental content (umol per gram DW) voor gegeven element
PlantFe	Plant elemental content (umol per gram DW) voor gegeven element
PlantSi	Plant elemental content (umol per gram DW) voor gegeven element
PlantZn	Plant elemental content (umol per gram DW) voor gegeven element
PlantP	Plant elemental content (umol per gram DW) voor gegeven element
PlantS	Plant elemental content (umol per gram DW) voor gegeven element
PlantAl	Plant elemental content (umol per gram DW) voor gegeven element
StrooiNperc	Strooisel N gehalte in procenten
StrooiCperc	Strooisel C gehalte in procentne
StrooiCN	Strooisel CN ratio procentuele basis
StrooiN	Strooisel elemental content (umol per gram DW) voor gegeven element
StrooiC	Strooisel elemental content (umol per gram DW) voor gegeven element
StrooiCa	Strooisel elemental content (umol per gram DW) voor gegeven element
StrooiMg	Strooisel elemental content (umol per gram DW) voor gegeven element
StrooiMn	Strooisel elemental content (umol per gram DW) voor gegeven element
StrooiFe	Strooisel elemental content (umol per gram DW) voor gegeven element
StrooiSi	Strooisel elemental content (umol per gram DW) voor gegeven element

	element
StrooiZn	Strooisel elemental content (umol per gram DW) voor gegeven element
StrooiP	Strooisel elemental content (umol per gram DW) voor gegeven element
StrooiS	Strooisel elemental content (umol per gram DW) voor gegeven element
StrooiAl	Strooisel elemental content (umol per gram DW) voor gegeven element
pHH2O	pH water uitschudfractie in de bodem
NaH2O	water uitschud fractie (umol/g bodem) voor gegeven element of verbinding
KH2O	water uitschud fractie (umol/g bodem) voor gegeven element of verbinding
ClH2O	water uitschud fractie (umol/g bodem) voor gegeven element of verbinding
PO4H2O	water uitschud fractie (umol/g bodem) voor gegeven element of verbinding
NO3H2O	water uitschud fractie (umol/g bodem) voor gegeven element of verbinding
NH4H2O	water uitschud fractie (umol/g bodem) voor gegeven element of verbinding
CaH2O	water uitschud fractie (umol/g bodem) voor gegeven element of verbinding
MgH2O	water uitschud fractie (umol/g bodem) voor gegeven element of verbinding
MnH2O	water uitschud fractie (umol/g bodem) voor gegeven element of verbinding
FeH2O	water uitschud fractie (umol/g bodem) voor gegeven element of verbinding
SiH2O	water uitschud fractie (umol/g bodem) voor gegeven element of verbinding
ZnH2O	water uitschud fractie (umol/g bodem) voor gegeven element of verbinding
PH2O	water uitschud fractie (umol/g bodem) voor gegeven element of verbinding
SH2O	water uitschud fractie (umol/g bodem) voor gegeven element of verbinding
AlH2O	water uitschud fractie (umol/g bodem) voor gegeven element of verbinding
AlCaH2O	water uitschud fractie (umol/g bodem) voor gegeven element of verbinding
pHNaCl	pH zout uitschudfractie in de bodem
NH4NaCl	zout uitschud fractie (umol/g bodem) voor gegeven element of verbinding
CaNaCl	zout uitschud fractie (umol/g bodem) voor gegeven element of verbinding
MgNaCl	zout uitschud fractie (umol/g bodem) voor gegeven element of verbinding
MnNaCl	zout uitschud fractie (umol/g bodem) voor gegeven element of verbinding
FeNaCl	zout uitschud fractie (umol/g bodem) voor gegeven element of verbinding
SiNaCl	zout uitschud fractie (umol/g bodem) voor gegeven element of verbinding
ZnNaCl	zout uitschud fractie (umol/g bodem) voor gegeven element of verbinding

PNaCl	zout uitschud fractie (umol/g bodem) voor gegeven element of verbinding
SNaCl	zout uitschud fractie (umol/g bodem) voor gegeven element of verbinding
AlNaCl	zout uitschud fractie (umol/g bodem) voor gegeven element of verbinding
AlCaNaCl	zout uitschud fractie (umol/g bodem) voor gegeven element of verbinding
MierAanw	Mieren encountered in tien steken
MierAfw	Mieren niet encountered in 10 steken
Ind	Totaal aantal individuen bodemfauna
Carni	Carnivore bodemfauna
Detri	Detritivore bodemfauna
HerbiDetri	Herbivore/detritivore bodemfauna
Herbi	Herbivore bodemfauna
Omni	Omnivore bodemfauna
GildeOnb	Onbekend voedselgilde bodemfauna
Groot	Bodemfauna groter dan 15 mm
Klein	Bodemfauna tussen 0 en 5 mm
Middel	Bodemfauna tussen 6 en 15 mm
GrootteOnb	Bodemfauna met een onbekende grootte
Kruipen	Kruipende bodemfauna
Lopen	Lopende bodemfauna
Vliegen	Vliegende bodemfauna
MobilOnb	Bodemfauna met een onbekende verspreidingsmethode
EenGen	Bodemfauna met een generatie per jaar
FlexGen	Bodemfauna met een flexibel aantal generaties per jaar
MeerGen	Bodemfauna met meerdere generaties per jaar
MinderGen	Bodemfauna met minder dan een generatie per jaar
GenOnb	Bodemfauna met een onbekend aantal generaties per jaar
m_Range	Heterogeniteitsmaat voor de warmtebeelden
m_cji_star_total	Heterogeniteitsmaat voor de warmtebeelden
m_mean	Gemiddelde temperatuur van de gestandaardiseerde wartebeelden

Bijlage III

Gebruikte equivalenten voor omrekening GVE's:

Melkkoe	1,0 GVE
stier/os	1,0 GVE
vaars (2j)	0,7 GVE
pink (1j)	0,5 GVE
kalf (<1j)	0,3 GVE
schaap	0,2 GVE
paard	1,0 GVE
pony	0,7 GVE
Charolais	1,2 GVE
Char. Kalf	0,4 GVE

Bijlage IV

Output van Minimum Adequate Model analyses bij hoofdstuk 5 en hoofdstuk 6

Mixed Models output - Significantie codes

~ 0 = ***
> 0.001 = **
> 0.01 = *

Tabel 1 Effect van begrazing en andere predictors op de bedekking van brede grassen.

Table 1 Effect of grazing and other predictors on tall grass cover.

Getoetste factoren

GVE*GraasJaar2011A	Graas	NO3*Ca	LOI	Ca*Al	NO3*NH4
--------------------	-------	--------	-----	-------	---------

Begraasde plots Renodunaal

	Estimate	Std. Error	Z value	P value	
(Intercept)	1.81	0.343	5.28	0.00000013	***
NO3	0.0909	0.0374	2.43	0.015	*
NO3~Ca	-0.000121	0.0000574	-2.11	0.035	*

Alle plots Renodunaal

(Intercept)	3.174	0.222	14.3	2E-16	***
GraasGRAZE	-0.959	0.175	-5.49	3.9E-08	***

Begraasde plots Wadden

(Intercept)	2.8783	0.3114	9.24	<2e-16	***
NO3	0.167	0.0795	2.1	0.036	*
Al	-0.0486	0.0211	-2.31	0.021	*

Alle plots Wadden

(Intercept)	3.1828	0.2915	10.92	<2e-16	***
GraasGRAZE	-0.3355	0.162	-2.07	0.0383	*
NO3	0.1458	0.0511	2.85	0.0043	**
Al	-0.0399	0.0157	-2.55	0.0109	*

Tabel 2 Effect van begrazing en andere predictors op de bedekking van kruidachtigen

Table 2 Effect of grazing and other predictors on herb cover.

Getoetste factoren

GVE	GVE~Ca	Graas	Graas~Ca	GVE*GraasJaar2011A
LOI	LOI~Ca	Ca*Al	NO3*Ca	NH4*NO3

Begraasde plots Renodunaal

	<i>Estimate</i>	<i>Std. Error</i>	<i>Z value</i>	<i>P value</i>	
(Intercept)	1.980235	0.3859	5.13	2.90E-07	***
Ca	0.001621	0.000789	2.05	0.04	*
Ca~Al	-0.000248	0.000118	-2.1	0.0354	*
NH4~NO3	-0.00486	0.001559	-3.12	0.0018	**

Alle plots Renodunaal

(Intercept)	1.87729	0.34356	5.46	4.60E-08	***
NH4	0.06328	0.03042	2.08	0.0375	*
NH4~NO3	-0.00484	0.00134	-3.61	0.0003	***

Begraasde plots Wadden

(Intercept)	6.532	1.4643	4.46	8.20E-06	***
GVE	-29.4951	10.099	-2.92	0.0035	**
GraasJaar2011A	-0.209	0.0692	-3.02	0.0025	**
LOI	-0.1429	0.0613	-2.33	0.0198	*
GVE~GraasJaar2011A	1.1096	0.4702	2.36	0.0183	*

Alle plots Wadden

(Intercept)	1.1412	0.2915	3.91	0.000091	***
Al	-0.0306	0.0177	-1.73	0.083	.
NO3	0.1657	0.0818	2.03	0.043	*
NO3~NH4	-0.0212	0.0104	-2.03	0.042	*

Tabel 3 Effect van begrazing en andere predictors op het bloemaanbod. Voor begraasde plots in het Renodunaal district en alle plots in het Waddendistrict was geen enkele factor significant.

Table 3 Effect of grazing and other predictors on flower density. No significant factor was found for grazed plots in Renodunaal District, nor for all plots in the Wadden District.

Getoetste factoren

GVE*Graas	GVE	GVE*GraasJaar2011A	Kruid
-----------	-----	--------------------	-------

Alle plots Renodunaal

	<i>Estimate</i>	<i>Std. Error</i>	<i>Z value</i>	<i>P value</i>	
(Intercept)	4.963	0.591	8.4	<2e-16	***
GraasGRAZE	0.673	0.268	2.51	0.012	*

Tabel 4 Effect van begrazing en andere predictors op temperatuurheterogeniteit (CJI)

Table 4 Effect of grazing and other predictors on heterogeneity of microclimate (CJI)

Getoetste factoren:

Graas	GraasJaar2011A	GVE
-------	----------------	-----

Mos	GrasTotaalBreed	OpenZand	DDmean
-----	-----------------	----------	--------

Alle plots Renodunaal (vegetatieparameters)

	<i>Estimate</i>	<i>Std. Error</i>	<i>T value</i>
(Intercept)	0.531928	0.032009	16.618
DDmean	-0.006329	0.002898	-2.184

Alle plots Renodunaal (wel/niet begraasd)

	<i>Estimate</i>	<i>Std. Error</i>	<i>T value</i>
(Intercept)	0.48013	0.02891	16.607
GraasGRAZE	0.01424	0.02352	0.605

Begraasde plots Wadden (graasjaar en graasdruk)

	<i>Estimate</i>	<i>Std. Error</i>	<i>T value</i>
(Intercept)	0.383179	0.06979	5.49
GraasJaar2011A	0.010418	0.003324	3.135
GVE	-0.513121	0.253918	-2.021

Alle plots Wadden (vegetatieparameters)

	<i>Estimate</i>	<i>Std. Error</i>	<i>T value</i>
(Intercept)	0.534426	0.029316	18.23
DDmean	-0.008458	0.001398	-6.05

Alle plots Wadden (wel/niet begraasd)

	<i>Estimate</i>	<i>Std. Error</i>	<i>T value</i>
(Intercept)	0.43718	0.02866	15.256
GraasGRAZE	0.04174	0.01635	2.553

Tabel 5 Effect van begrazing en andere predictors op temperatuurheterogeniteit (range)

Table 5 Effect of grazing and other predictors on heterogeneity of microclimate (range)

Getoetste factoren:

Graas	GraasJaar2011A	GVE	
Mos	GrasTotaalBreed	OpenZand	DDmean

Begraasde plots Renodunaal (vegetatieparameters)

	<i>Estimate</i>	<i>Std. Error</i>	<i>T value</i>
(Intercept)	20.9686	3.6155	5.8
DDmean	2.5974	0.5615	4.626

Begraasde plots Renodunaal (Graasjaar)

	<i>Estimate</i>	<i>Std. Error</i>	<i>T value</i>
(Intercept)	35.52586	6.49934	5.466
GraasJaar2011A	-0.06438	0.3783	-0.17

Alle plots Renodunaal (vegetatieparameters)

	<i>Estimate</i>	<i>Std. Error</i>	<i>T value</i>
(Intercept)	17.0964	3.8553	4.434
DDmean	3.6798	0.4137	8.894

Alle plots Renodunaal (wel/niet begraasd)

	<i>Estimate</i>	<i>Std. Error</i>	<i>T value</i>
(Intercept)	51.542	6.284	8.203
GraasGRAZE	-14.564	4.149	-3.51

Begraasde plots Wadden (vegetatieparameters)

	<i>Estimate</i>	<i>Std. Error</i>	<i>T value</i>
(Intercept)	15.1816	4.4823	3.387
DDmean	2.453	0.7506	3.268

Alle plots Wadden (vegetatieparameters)

	<i>Estimate</i>	<i>Std. Error</i>	<i>T value</i>
(Intercept)	12.7996	3.0811	4.154
DDmean	3.0303	0.2938	10.315

Alle plots Wadden (wel/niet begraasd)

	<i>Estimate</i>	<i>Std. Error</i>	<i>T value</i>
(Intercept)	51.942	3.345	15.528
GraasGRAZE	-23.135	3.861	-5.991

Tabel 6 Effect van begrazing en andere predictors op gemiddelde temperatuur

Table 6 Effect of grazing and other predictors on mean temperature

Getoetste factoren:

Graas	GraasJaar2011A	GVE
-------	----------------	-----

Mos	GrasTotaalBreed	OpenZand	DDmean
-----	-----------------	----------	--------

Begraasde plots Renodunaal (vegetatieparameters)

	<i>Estimate</i>	<i>Std. Error</i>	<i>T value</i>
(Intercept)	1.06003	0.35963	2.948
DDmean	-0.17236	0.05573	-3.093

Alle plots Renodunaal (vegetatieparameters)

	<i>Estimate</i>	<i>Std. Error</i>	<i>T value</i>
(Intercept)	0.8993	0.28594	3.145
DDmean	-0.12087	0.02908	-4.156

Begraasde plots Wadden (vegetatieparameters)

	<i>Estimate</i>	<i>Std. Error</i>	<i>T value</i>
(Intercept)	1.55626	0.45451	3.424
DDmean	-0.1688	0.07273	-2.321

Alle plots Wadden (vegetatieparameters)

	<i>Estimate</i>	<i>Std. Error</i>	<i>T value</i>
(Intercept)	1.14123	0.21802	5.234
DDmean	-0.11152	0.01672	-6.669

Alle plots Wadden (wel/niet begraasd)

	<i>Estimate</i>	<i>Std. Error</i>	<i>T value</i>
(Intercept)	-0.3607	0.1924	-1.874
GraasGRAZE	0.9766	0.1824	5.353

Tabel 7 Effect van begrazing en andere predictors op carnivoren

Table 7 Effect of grazing and other predictors on carnivores

Getoetste factoren

GVE * GraasJaar2011A	GrasTotaalBreed	Kruid	Strooisel
PlantC*PlantN	PlantP*PlantN	StrooiC*StrooiN	

Begraasde plots Renodunaal

	<i>Estimate</i>	<i>Std. Error</i>	<i>Z value</i>	<i>P value</i>	
<i>(Intercept)</i>	2.46364	0.36181	6.81	9.8E-12	***
<i>GraasJaar2011A</i>	0.05312	0.0136	3.91	0.000094	***
<i>GrasTotaalBreed</i>	0.0163	0.00664	2.45	0.0141	*
<i>Kruid</i>	0.01993	0.00852	2.34	0.0194	*
<i>Strooisel</i>	-0.02796	0.01041	-2.69	0.0072	**
<i>PlantP</i>	-0.01848	0.00907	-2.04	0.0416	*

Begraasde plots Wadden

	<i>Estimate</i>	<i>Std. Error</i>	<i>Z value</i>	<i>P value</i>	
<i>(Intercept)</i>	9.58	2.01	4.76	0.000002	***
<i>GVE</i>	3.87	1.06	3.65	0.00026	***
<i>GraasJaar2011A</i>	-0.0281	0.014	-2.01	0.04488	*
<i>PlantN</i>	-0.00647	0.00167	-3.87	0.00011	***
<i>PlantP</i>	-0.226	0.0502	-4.49	0.000007	***
<i>StrooiN</i>	0.00169	0.000448	3.77	0.00016	***
<i>PlantN~PlantP</i>	0.000169	0.0000382	4.42	0.00001	***

Tabel 8 Effect van begrazing en andere predictors op herbivoren

Table 8 Effect of grazing and other predictors on herbivores

Getoetste factoren

Graas	GVE*GraasJaar2011A	GraasJaar2011A	GrasTotaalBreed	Kruid
Strooisel	PlantC*PlantN	PlantP*PlantN	StrooiC*StrooiN	

Begraasde plots Renodunaal

	<i>Estimate</i>	<i>Std. Error</i>	<i>Z value</i>	<i>P value</i>	
(Intercept)	-17.1	6.4	-2.68	0.0074	**
Strooisel	-0.0424	0.0161	-2.64	0.0082	**
StrooiC	0.000561	0.000175	3.2	0.0014	**
StrooiN	0.0198	0.00682	2.9	0.0037	**
StrooiC~StrooiN	-0.000000552	1.87E-07	-2.96	0.0031	**

Alle plots Renodunaal

	<i>Estimate</i>	<i>Std. Error</i>	<i>Z value</i>	<i>P value</i>	
(Intercept)	-15.8	6.63	-2.39	0.0169	*
StrooiC	0.000524	0.000185	2.83	0.0047	**
StrooiN	0.0179	0.00706	2.54	0.0112	*
StrooiC~StrooiN	-0.000000501	1.98E-07	-2.53	0.0113	*

Begraasde plots Wadden

	<i>Estimate</i>	<i>Std. Error</i>	<i>Z value</i>	<i>P value</i>	
(Intercept)	3.962	0.416	9.52	<2e-16	***
GVE	-6.82	2.14	-3.19	0.0014	**

Alle plots Wadden

	<i>Estimate</i>	<i>Std. Error</i>	<i>Z value</i>	<i>P value</i>	
(Intercept)	21.5	4.9	4.4	0.000011	***
StrooiC	-0.000507	0.000136	-3.72	0.0002	***
StrooiN	-0.0201	0.00623	-3.22	0.0013	**
StrooiC~StrooiN	0.000000535	1.74E-07	3.07	0.0021	**

Tabel 9 Effect van begrazing en andere predictors op detritivoren

Table 9 Effect of grazing and other predictors on detritivores

Getoetste factoren

Graas	GVE*GraasJaar2011A	GrasTotaalBreed	Kruid
Strooisel	PlantC*PlantN	PlantP*PlantN	StrooiC*StrooiN

Begraasde plots Renodunaal

	<i>Estimate</i>	<i>Std. Error</i>	<i>Z value</i>	<i>P value</i>	
(Intercept)	-0.535	3.01	-0.18	0.859	
PlantN	-0.00447	0.00139	-3.21	0.0013	**
StrooiC	0.000218	0.0000785	2.78	0.0054	**

Alle plots Renodunaal

	<i>Estimate</i>	<i>Std. Error</i>	<i>Z value</i>	<i>P value</i>	
(Intercept)	-16.8	7.29	-2.31	0.021	*
Kruid	0.0278	0.0131	2.12	0.034	*
Strooisel	0.0277	0.00608	4.56	0.0000052	***
PlantC	0.000416	0.000185	2.26	0.024	*
PlantN	-0.00189	0.000762	-2.49	0.013	*
StrooiC	0.000123	0.0000494	2.5	0.012	*

Begraasde plots Wadden

	<i>Estimate</i>	<i>Std. Error</i>	<i>Z value</i>	<i>P value</i>	
(Intercept)	37.593767	11.257	3.34	0.00084	***
GVE	41.292234	10.026	4.12	0.000038	***
GraasJaar2011A	0.278128	0.093457	2.98	0.00292	**
GrasTotaalBreed	-0.025083	0.011086	-2.26	0.02366	*
PlantC	-0.001114	0.000305	-3.65	0.00026	***
StrooiN	0.002489	0.001072	2.32	0.02027	*
GVE~GraasJaar2011A	-2.069106	0.51864	-3.99	0.000066	***

Alle plots Wadden

	<i>Estimate</i>	<i>Std. Error</i>	<i>Z value</i>	<i>P value</i>	
(Intercept)	-157	64.8	-2.42	0.01545	*
GraasGRAZE	-0.891	0.26	-3.43	0.00061	***
PlantC	0.00385	0.0016	2.41	0.01576	*
PlantN	0.143	0.0534	2.67	0.00752	**
PlantP	0.156	0.081	1.92	0.05435	.
PlantC~PlantN	-0.00000345	0.00000131	-2.64	0.00833	**
PlantN~PlantP	-0.00015	0.0000687	-2.19	0.02858	*

Tabel 10 Effect van begrazing en andere predictors op omnivoren

Table 10 Effect of grazing and other predictors on omnivores

Getoetste factoren

Graas	GraasJaar2011A*GVE	GrasTotaalBreed	Kruid
Strooisel	PlantC*PlantN	PlantP*PlantN	StrooiC*StrooiN

Begraasde plots Renodunaal

	<i>Estimate</i>	<i>Std. Error</i>	<i>Z value</i>	<i>P value</i>	
(Intercept)	1.787	0.249	7.18	7.2E-13	***

Alle plots Renodunaal

	<i>Estimate</i>	<i>Std. Error</i>	<i>Z value</i>	<i>P value</i>	
(Intercept)	3.118	0.269	11.59	2E-16	***
GraasGRAZE	-1.331	0.385	-3.45	0.00055	***

Begraasde plots Wadden

	<i>Estimate</i>	<i>Std. Error</i>	<i>Z value</i>	<i>P value</i>	
(Intercept)	-45	18.8	-2.4	0.0164	*
GVE	-21	4.6	-4.57	0.0000048	***
GrasTotaalBreed	-0.0303	0.0123	-2.46	0.0138	*
Kruid	-0.185	0.0726	-2.56	0.0106	*
Strooisel	0.313	0.109	2.86	0.0042	**
PlantC	0.00129	0.000484	2.67	0.0075	**

Alle plots Wadden

	<i>Estimate</i>	<i>Std. Error</i>	<i>Z value</i>	<i>P value</i>	
(Intercept)	0.804264	0.91794	0.88	0.381	
GrasTotaalBreed	-0.014621	0.00655	-2.23	0.026	*
PlantN	0.001851	0.000767	2.41	0.016	*

Tabel 11 Effect van begrazing en andere predictors op grote ongewervelden

Table 11 Effect of grazing and other predictors on large invertebrates

Getoetste factoren

Graas	GraasJaar2011A*GVE	m_mean*m_Range	m_cji_star_total	
Kruid	GrasTotaalBreed	PlantN*PlantP	PlantC*PlantN	PlantP*PlantC

Begraasde plots Renodunaal

	<i>Estimate</i>	<i>Std. Error</i>	<i>Z value</i>	<i>P value</i>	
(Intercept)	-155	76.1	-2.03	0.042	*
PlantN	0.133	0.0619	2.14	0.032	*
PlantC	0.00407	0.00197	2.07	0.039	*
PlantN~PlantC	-0.00000344	0.0000016	-2.15	0.032	*

Alle plots Renodunaal

	<i>Estimate</i>	<i>Std. Error</i>	<i>Z value</i>	<i>P value</i>	
(Intercept)	-123	44.3	-2.77	0.0056	**
GraasGRAZE	-0.384	0.156	-2.47	0.0136	*
m_Range	0.0111	0.00426	2.6	0.0093	**
PlantN	0.106	0.0366	2.9	0.0037	**
PlantC	0.00324	0.00114	2.84	0.0045	**
PlantN~PlantC	-0.00000275	9.43E-07	-2.92	0.0035	**

Begraasde plots Wadden

	<i>Estimate</i>	<i>Std. Error</i>	<i>Z value</i>	<i>P value</i>	
(Intercept)	-0.047305	0.75839	-0.06	0.9503	
PlantN	0.001762	0.000621	2.84	0.0046	**

Alle plots Wadden

	<i>Estimate</i>	<i>Std. Error</i>	<i>Z value</i>	<i>P value</i>	
(Intercept)	0.83	0.636	1.31	0.1918	
m_mean	-0.441	0.15	-2.95	0.0032	**
m_cji_star_total	3.177	1.386	2.29	0.0219	*

Tabel 12 Effect van begrazing en andere predictors op gemiddelde ongewervelden

Table 12 Effect of grazing and other predictors on intermediate invertebrates

Getoetste factoren

Graas	GraasJaar2011A*GVE	m_mean*m_Range	Kruid
GrasTotaalBreed	PlantN*PlantP	PlantC*PlantN	PlantP*PlantC

Begraasde plots Renodunaal

	<i>Estimate</i>	<i>Std. Error</i>	<i>Z value</i>	<i>P value</i>	
(Intercept)	2.5752	0.2544	10.12	<2e-16	***
GraasJaar2011A	-0.0365	0.0152	-2.39	0.017	*

Alle plots Renodunaal

	<i>Estimate</i>	<i>Std. Error</i>	<i>Z value</i>	<i>P value</i>	
(Intercept)	2.606	0.18	14.45	<2e-16	***
GraasGRAZE	-0.604	0.19	-3.18	0.0015	**

Begraasde plots Wadden

	<i>Estimate</i>	<i>Std. Error</i>	<i>Z value</i>	<i>P value</i>	
(Intercept)	0.972	0.157	6.2	5.5E-10	***

Alle plots Wadden

	<i>Estimate</i>	<i>Std. Error</i>	<i>Z value</i>	<i>P value</i>	
(Intercept)	1.5415	0.2303	6.69	2.2E-11	***
GraasGRAZE	-0.8445	0.244	-3.46	0.00054	***
GrasTotaalBreed	0.0121	0.0051	2.37	0.01786	*

Tabel 13 Effect van begrazing en andere predictors op kleine ongewervelden

Table 13 Effect of grazing and other predictors on small invertebrates

Getoetste factoren

Graas	GraasJaar2011A*GVE	m_mean~m_Range	m_mean~m_cji_star_total	
Kruid	GrasTotaalBreed	PlantN*PlantP	PlantC*PlantN	PlantP*PlantC

Begraasde plots Renodunaal

	<i>Estimate</i>	<i>Std. Error</i>	<i>Z value</i>	<i>P value</i>	
(Intercept)	1.59696	0.38913	4.1	0.000041	***
PlantP	0.02809	0.00887	3.17	0.0015	**

Alle plots Renodunaal

	<i>Estimate</i>	<i>Std. Error</i>	<i>Z value</i>	<i>P value</i>	
(Intercept)	2.4152	0.473	5.11	0.00000033	***
GraasGRAZE	-0.4784	0.1927	-2.48	0.013	*
PlantP	0.0228	0.0107	2.13	0.033	*

Begraasde plots Wadden

	<i>Estimate</i>	<i>Std. Error</i>	<i>Z value</i>	<i>P value</i>	
(Intercept)	-21.9	9.7	-2.25	0.0243	*
GraasJaar2011A	0.126	0.0436	2.9	0.0038	**
GVE	-19.7	3.55	-5.55	2.9E-08	***
m_mean	2.14	0.803	2.66	0.0078	**
m_cji_star_total	-10.3	3.21	-3.19	0.0014	**
Kruid	-0.133	0.0495	-2.69	0.0071	**
PlantC	0.000799	0.000257	3.11	0.0019	**
m_mean~m_cji_star_total	-3.5	1.38	-2.54	0.0109	*

Alle plots Wadden

	<i>Estimate</i>	<i>Std. Error</i>	<i>Z value</i>	<i>P value</i>	
(Intercept)	2.31214	0.6626	3.49	0.00048	***
GrasTotaalBreed	-0.017268	0.004427	-3.9	0.000096	***
PlantN	0.001235	0.000544	2.27	0.02323	*

Tabel 14 Effect van begrazing en andere predictors op lopende ongewervelden

Table 14 Effect of grazing and other predictors on walking invertebrates

Getoetste factoren

Graas	GraasJaar2011A*GVE	m_mean*m_Range	DDsd	BulkDens
-------	--------------------	----------------	------	----------

Begraasde plots Renodunaal

	<i>Estimate</i>	<i>Std. Error</i>	<i>Z value</i>	<i>P value</i>	
(Intercept)	2.5753	0.4089	6.3	3E-10	***
GraasJaar2011A	-0.0512	0.0243	-2.11	0.035	*

Alle plots Renodunaal

	<i>Estimate</i>	<i>Std. Error</i>	<i>Z value</i>	<i>P value</i>	
(Intercept)	2.7222	0.2382	11.43	2E-16	***
GraasGRAZE	-0.8264	0.2148	-3.85	0.00012	***
m_mean	-0.2869	0.0881	-3.26	0.00113	**

Begraasde plots Wadden

	<i>Estimate</i>	<i>Std. Error</i>	<i>Z value</i>	<i>P value</i>	
(Intercept)	1.933	0.215	8.99	<2e-16	***

Alle plots Wadden

	<i>Estimate</i>	<i>Std. Error</i>	<i>Z value</i>	<i>P value</i>	
(Intercept)	2.923	0.209	13.99	2E-16	***
GraasGRAZE	-1.04	0.224	-4.64	0.0000035	***

Tabel 15 Effect van begrazing en andere predictors op kruipende ongewervelden

Table 15 Effect of grazing and other predictors on crawling invertebrates

Getoetste factoren

Graas	GraasJaar2011A*GVE	m_mean*m_Range	DDsd	BulkDens
-------	--------------------	----------------	------	----------

Begraasde plots Renodunaal

	<i>Estimate</i>	<i>Std. Error</i>	<i>Z value</i>	<i>P value</i>	
(Intercept)	3.193	0.155	20.6	<2e-16	***

Alle plots Renodunaal

	<i>Estimate</i>	<i>Std. Error</i>	<i>Z value</i>	<i>P value</i>	
(Intercept)	3.12573	0.23451	13.33	<2e-16	***
m_mean	-0.36601	0.14669	-2.5	0.013	*
m_Range	0.00585	0.00568	1.03	0.303	
m_mean~m_Range	0.00948	0.0041	2.31	0.021	*

Begraasde plots Wadden

	<i>Estimate</i>	<i>Std. Error</i>	<i>Z value</i>	<i>P value</i>	
(Intercept)	1.7486	0.333	5.25	0.00000015	***
m_Range	0.0293	0.0108	2.71	0.0067	**

Alle plots Wadden

	<i>Estimate</i>	<i>Std. Error</i>	<i>Z value</i>	<i>P value</i>	
(Intercept)	2.706	0.111	24.3	<2e-16	***

Tabel 16 Effect van begrazing en andere predictors op vliegende ongewervelden

Table 16 Effect of grazing and other predictors on flying invertebrates

Getoetste factoren

GraasJaar2011A*GVE	Graas	m_mean*m_Range	DDsd	BulkDens
m_mean~m_cji_star_total				

Begraasde plots Renodunaal

	<i>Estimate</i>	<i>Std. Error</i>	<i>Z value</i>	<i>P value</i>	
(Intercept)	2.6585	0.3039	8.75	<2e-16	***
GraasJaar2011A	0.0486	0.0174	2.79	0.0052	**
m_mean	0.1418	0.0697	2.03	0.0419	*

Alle plots Renodunaal

	<i>Estimate</i>	<i>Std. Error</i>	<i>Z value</i>	<i>P value</i>	
(Intercept)	3.557	0.119	29.9	<2e-16	***

Begraasde plots Wadden

	<i>Estimate</i>	<i>Std. Error</i>	<i>Z value</i>	<i>P value</i>	
(Intercept)	4.857	0.271	17.92	2E-16	***
GVE	-5.542	1.361	-4.07	0.000046	***

Alle plots Wadden

	<i>Estimate</i>	<i>Std. Error</i>	<i>Z value</i>	<i>P value</i>	
(Intercept)	4.1769	0.1985	21.1	2E-16	***
DDsd	-0.0953	0.0258	-3.7	0.00022	***

Tabel 17 Effect van begrazing en andere predictors op ongewervelden met één generatie per jaar

Table 17 Effect of grazing and other predictors on invertebrates with one generation each year

Getoetste factoren

Graas	GraasJaar2011A*GVE	m_mean*m_Range	PlantN*PlantP
PlantC*PlantN	PlantP*PlantC	StrooiN*StrooiC	

Begraasde plots Renodunaal

	<i>Estimate</i>	<i>Std. Error</i>	<i>Z value</i>	<i>P value</i>	
(Intercept)	387	95.5	4.05	0.000052	***
GraasJaar2011A	0.137	0.0625	2.19	0.02824	*
m_mean	1.99	0.384	5.19	0.00000021	***
m_Range	0.0343	0.0105	3.27	0.00108	**
PlantN	-0.42	0.0893	-4.71	0.0000025	***
PlantP	-0.0889	0.0244	-3.64	0.00027	***
PlantC	-0.0114	0.00253	-4.52	0.0000061	***
StrooiN	0.0665	0.0139	4.79	0.0000017	***
StrooiC	0.00179	0.000401	4.47	0.0000079	***
m_mean~m_Range	-0.0318	0.00769	-4.13	0.000036	***
PlantN~PlantC	0.0000106	0.00000228	4.65	0.0000033	***
StrooiN~StrooiC	-0.0000017	3.69E-07	-4.62	0.0000039	***

Alle plots Renodunaal

	<i>Estimate</i>	<i>Std. Error</i>	<i>Z value</i>	<i>P value</i>	
(Intercept)	-1.96	2.04	-0.96	0.33752	
GraasGRAZE	-0.761	0.23	-3.31	0.00093	***
StrooiC	0.000126	0.0000569	2.22	0.02636	*

Begraasde plots Wadden

	<i>Estimate</i>	<i>Std. Error</i>	<i>Z value</i>	<i>P value</i>	
(Intercept)	-0.557569	0.96597	-0.58	0.5638	
PlantN	0.002078	0.000806	2.58	0.0099	**

Alle plots Wadden

	<i>Estimate</i>	<i>Std. Error</i>	<i>Z value</i>	<i>P value</i>	
(Intercept)	35.7	10.1	3.53	0.00041	***
m_mean	-0.343	0.108	-3.18	0.00145	**
PlantC	-0.000369	0.000171	-2.17	0.03038	*
StrooiN	-0.0224	0.00787	-2.84	0.00444	**
StrooiC	-0.000529	0.000172	-3.07	0.00213	**
StrooiN~StrooiC	0.000000624	0.00000022	2.84	0.00454	**

Tabel 18 Effect van begrazing en andere predictors op ongewervelden met een variërend aantal generaties per jaar

Table 18 Effect of grazing and other predictors on invertebrates with variation in the number of generations each year

Getoetste factoren

Graas	GraasJaar2011A*GVE	m_mean*m_Range	m_mean*m_cji_star_total
PlantN*PlantP	PlantC*PlantN	PlantP*PlantC	StrooiN*StrooiC

Begraasde plots Renodunaal

	Estimate	Std. Error	Z value	P value	
(Intercept)	2.083	0.265	7.85	4.2E-15	***

Alle plots Renodunaal

	Estimate	Std. Error	Z value	P value	
(Intercept)	4.094	0.735	5.57	2.6E-08	***
m_cji_star_total	-3.511	1.533	-2.29	0.022	*

Begraasde plots Wadden

	Estimate	Std. Error	Z value	P value	
(Intercept)	229	78.7	2.92	0.00355	**
GVE	-41.9	7.51	-5.59	2.3E-08	***
m_mean	1.05	0.386	2.73	0.00643	**
m_cji_star_total	-12.2	4.81	-2.55	0.01086	*
PlantP	-5.32	1.46	-3.64	0.00027	***
PlantC	-0.00541	0.00199	-2.71	0.00665	**
StrooiN	-0.00673	0.00171	-3.93	0.000086	***
PlantP~PlantC	0.000137	0.0000372	3.67	0.00025	***

Alle plots Wadden

	Estimate	Std. Error	Z value	P value	
(Intercept)	140	57.7	2.43	0.0153	*
PlantP	-3.11	1.15	-2.7	0.0069	**
PlantC	-0.0035	0.00146	-2.39	0.0167	*
PlantP~PlantC	0.0000789	0.0000292	2.7	0.0069	**

Tabel 19 Effect van begrazing en andere predictors op ongewervelden met meerdere generatie per jaar

Table 19 Effect of grazing and other predictors on invertebrates with more than one generation each year

Getoetste factoren

Graas	GraasJaar2011A*GVE	m_mean*m_Range	m_mean*m_cji_star_total
PlantN*PlantP	PlantC*PlantN	PlantP*PlantC	StrooiN*StrooiC

Begraasde plots Renodunaal

	<i>Estimate</i>	<i>Std. Error</i>	<i>Z value</i>	<i>P value</i>	
(Intercept)	0.4206	0.5264	0.8	0.424	
GraasJaar2011A	0.0774	0.0303	2.56	0.011	*

Alle plots Renodunaal

	<i>Estimate</i>	<i>Std. Error</i>	<i>Z value</i>	<i>P value</i>	
(Intercept)	1.518	0.276	5.5	3.9E-08	***

Begraasde plots Wadden

	<i>Estimate</i>	<i>Std. Error</i>	<i>Z value</i>	<i>P value</i>	
(Intercept)	2.16	0.34	6.36	2.1E-10	***

Alle plots Wadden

	<i>Estimate</i>	<i>Std. Error</i>	<i>Z value</i>	<i>P value</i>	
(Intercept)	2.81734	0.39006	7.22	5.1E-13	***
m_Range	-0.02353	0.00803	-2.93	0.0034	**

Tabel 20 Effect van begrazing en andere predictors op ongewervelden met een meerjarige ontwikkeling van één generatie.

Table 20 Effect of grazing and other predictors on invertebrates with a development time more than one year per generation.

Getoetste factoren

Graas	GraasJaar2011A*GVE	m_mean*m_Range	
PlantN*PlantP	PlantC*PlantN	PlantP*PlantC	StrooiN*StrooiC

Begraasde plots Renodunaal

	<i>Estimate</i>	<i>Std. Error</i>	<i>Z value</i>	<i>P value</i>	
(Intercept)	-310	155	-2	0.04509	*
GraasJaar2011A	-0.115	0.0341	-3.36	0.00077	***
m_mean	-3.34	1.07	-3.12	0.00181	**
m_Range	-0.00865	0.0201	-0.43	0.66657	
PlantN	0.551	0.19	2.9	0.00378	**
PlantP	-7.77	2.89	-2.69	0.00717	**
PlantC	0.00786	0.00397	1.98	0.04775	*
StrooiC	0.000344	0.0000935	3.68	0.00024	***
m_mean~m_Range	0.121	0.0375	3.24	0.00121	**
PlantN~PlantC	-0.0000142	0.00000492	-2.89	0.00382	**
PlantP~PlantC	0.000198	0.0000734	2.69	0.00708	**

Alle plots Renodunaal

	<i>Estimate</i>	<i>Std. Error</i>	<i>Z value</i>	<i>P value</i>	
(Intercept)	-0.777106	0.82964	-0.94	0.3489	
GraasGRAZE	-0.651223	0.29906	-2.18	0.0294	*
m_mean	-0.44606	0.3236	-1.38	0.1681	
m_Range	0.004179	0.011221	0.37	0.7096	
StrooiN	0.002262	0.000837	2.7	0.0069	**
m_mean~m_Range	0.017293	0.008747	1.98	0.048	*

Begraasde plots Wadden

	<i>Estimate</i>	<i>Std. Error</i>	<i>Z value</i>	<i>P value</i>	
(Intercept)	-36	18.9	-1.91	0.0567	.
GraasJaar2011A	-0.577	0.306	-1.88	0.05951	.
GVE	-141	59.7	-2.37	0.01802	*
PlantN	-0.00274	0.00137	-2.01	0.04481	*
PlantP	0.0886	0.0264	3.36	0.00078	***
PlantC	0.00127	0.000468	2.72	0.00658	**
GraasJaar2011A~GVE	5.78	2.58	2.23	0.02544	*

Alle plots Wadden

	<i>Estimate</i>	<i>Std. Error</i>	<i>Z value</i>	<i>P value</i>	
(Intercept)	-2.048128	0.81112	-2.53	0.012	*
StrooiN	0.002105	0.000844	2.49	0.013	*

Bijlage V

Dichtheid (log(N+1) vlinders per ha)											Trend (verandering per jaar)			
Soort	Effect Beheer	Onbegraasd		Jaarrond Rund-Paard	Zomer Rund	Overig begraasd	Interactie Trend x Beheer	Onbegraasd	Jaarrond Rund-Paard	Zomer Rund	Overig begraasd			
Open duin														
Aardbeivlinder	NS		0,64	0,47	0,68		0,0009	-0,0026	0,0059	-0,0046				
Bruin Blauwtje	NS		0,69	0,54	0,88	0,68	NS	-0,007	0,0071	-0,0259	-0,0106			
Heivlinder	NS		1,28	1,28	1,21	1,10	NS	-0,0377	-0,0498	-0,0436	-0,0252			
Hooibeestje	0,0003		2,03	1,76	1,99	2,28	<0,0001	0,0226	0,0175	-0,0193	-0,0042			
Kleine Parelmoervlinder	NS		1,62	1,60	1,98	1,59	0,0388	-0,0374	-0,0137	-0,0488	-0,008			
Kommavlinder	NS		0,89	1,12			NS	-0,0118	-0,063					
Halfopen duin														
Argusvlinder	0,0053		0,54	0,78	0,90		0,0018	-0,002	-0,0216	-0,0464				
Bruin Zandoogje	0,0093		2,69	3,02	3,09	3,05	NS	-0,0255	-0,0231	-0,0229	-0,0141			
Duinparelmoervlinder	0,0109		0,94	2,05	0,48	0,90	NS	-0,0113	-0,0273	-0,032	-0,0098			
Groot Koolwitje	NS		0,6	0,45	0,49	0,44	NS	-0,0086	-0,0048	-0,0152	-0,0021			
Icarusblauwtje	NS		1,32	1,38	1,39	1,12	NS	0,0061	0,0193	0,0014	0,0117			
Klein Koolwitje	NS		1,04	1,11	0,85	0,81	NS	0,0132	0,0063	0,0328	0,0194			
Kleine Vuurvlinder	0,005		1,03	1,27	1,60	1,48	NS	0,0285	0,0468	0,0078	0,0337			
Oranjetipje	0,0425		1,21	0,99	1,37		NS	0,0074	0,0131	-0,0176				
Zwartsprietdikkopje	0,0001		1,95	1,60	2,31	1,59	<0,0001	-0,06	-0,0944	-0,1126	-0,0634			
Struweel														
Atalanta	NS		1,36	1,23	1,32	1,08	NS	-0,0084	-0,007	-0,0188	-0,0178			
Bont Zandoogje	NS		0,64	0,67	0,67		0,0017	0,0863	0,1278	0,0895				
Boomblauwtje	NS		0,24	0,22			NS	0,0128	0,0007					
Bruine Eikenpage	NS		0,75	0,59			NS	-0,007	0,0122					
Citroenvlinder	NS		0,64	0,60	0,43	0,28	NS	0,0062	0,0011	0,0026	-0,0134			
Dagpauwoog	NS		0,83	0,81	0,74	0,47	NS	-0,0361	-0,0444	-0,026	-0,028			
Eikenpage	NS		0,54	0,56			0,0015	-0,0231	0,0136					
Gehakkelde Aurelia	NS		0,76	0,61	0,58	0,29	NS	0,0209	0,027	0,022	0,012			

OBN Ontwikkeling en Beheer Natuurkwaliteit

Soort	Dichtheid (log(N+1) vlinders per ha)					Trend (verandering per jaar)				
	Effect Beheer	Onbegraasd	Jaarrond Rund-Paard	Zomer Rund	Overig begraasd	Interactie Trend x Beheer	Onbegraasd	Jaarrond Rund-Paard	Zomer Rund	Overig begraasd
Groot Dikkopje	0,0001	1,23	0,86	1,17	0,71	NS	-0,0027	0,0133	-0,0206	0,0119
Klein Geaderd Witje	NS	1,10	1,04	0,97	0,95	NS	0,0036	0,0048	0,0055	0,0004
Kleine Vos	NS	0,90	0,80	0,80	0,78	0,0029	0,0087	-0,0254	-0,0321	0,0022
Koevinkje	<0,0001	1,60	0,74	0,87		<0,0001	0,1140	0,062	0,0682	
Landkaartje	NS	0,44	0,35	0,61		NS	0,0011	-0,0105	-0,0103	
Oranje Zandoogje	NS	1,90	1,49			NS	0,0938	0,1035		

Voor de lege cellen in de kolommen Zomer-Rund en Overig begraasd waren onvoldoende gegevens beschikbaar.
Voor de Grote parelmoervlinder waren onvoldoende gegevens om begrazingseffecten vast te stellen.