

De invloed van het uitsluiten van damherten en andere grazers op de biodiversiteit

Samenvattende synthese van het
exclosure-onderzoek in de
Amsterdamse Waterleidingduinen en
het Nationaal Park Zuid Kennemerland
(2019–2024)



(Foto: Jan Dirk Bol)

Voorwoord

Voor u ligt een samenvatting van het onderzoek naar de invloed van het uitsluiten van begrazing in de Amsterdamse Waterleidingduinen (AWD) en het Nationaal Park Zuid-Kennemerland (NPZK). In deze synthese bespreken we de belangrijkste resultaten met daarvoor een korte aanleiding van het onderzoek en een beschrijving, in grove lijnen, van de onderzoeksopzet. Voor een diepgaande versie kunt u het volledige rapport bij een van de projectpartners raadplegen. Dank is verschuldigd aan vele vrijwilligers, studenten en collega's zonder wie dit onderzoek niet zo gedegen was geweest als nu. Een speciaal woord van dank gaat uit naar Daan Kinsbergen voor het organiseren van het veldwerk en het op orde brengen van de enorme hoeveelheid data. We bedanken Michiel Wallis de Vries voor het kritisch meedenken en zijn feedback op het rapport. Jan Dirk Bol, Judith van der Griendt, Jeffrey van Houten, Ruud Maaskant en leden van het projectteam worden bedankt voor het verzamelen en aanleveren van beeldmateriaal voor de rapportage.

Amsterdam, juni 2026

Gerard Oostermeijer
Marijn Nijssen
Julian Brouwer
Annemieke Kooijman
Mark van Til
Esther Rodriguez Gonzalez
Luc Geelen



Aanleiding en onderzoeksopzet

In de AWD is in de loop der jaren een grote populatie damherten ontstaan. In het piekjaar van 2016 bedroeg het aantal damherten volgens de gestandaardiseerde voorjaarstelling bijna 4.000 dieren op 3.400 hectare. De graasdruk was in deze periode dus zeer hoog, en had volgens een serie onderzoeken door terreinbeheerder Waternet een negatieve invloed op de biodiversiteit. Niet-giftige, eetbare planten werden over vrijwel het hele duin tot aan de grond toe afgegraasd. Bloeiende individuen van algemene duinsoorten als slangenkruid, gewone ossentong of koningskaars waren zeer schaars geworden en uit sommige terreindelen geheel verdwenen, waardoor ze niet meer beschikbaar waren als waardplant, of voor insecten die er nectar of stuifmeel halen. De hoge graasdruk leidde tot een afname van dicht struweel waardoor diersoorten die daarvan afhankelijk zijn, zoals de nachtegaal, sterk waren afgenomen. Omdat het in aantal terugbrengen van de populatie langer zou duren dan was voorzien is er vanaf 2019 een serie van 16 tijdelijke exclusures

geplaatst (*afbeelding 1*). De oppervlakte daarvan varieerde van 0.5 tot 7.2 ha. Met deze exclusures konden kwetsbare en karakteristieke plant- en diersoorten in het gebied behouden blijven. De achterliggende gedachte was dat het ecosysteem zich zou kunnen herstellen vanuit deze bronpopulaties als de graasdruk van damherten eenmaal was teruggebracht naar de draagkracht van het gebied. Tegelijk met de plaatsing van de exclusures werd besloten om bij 14 exclusures (*figuur 1*) een uitgebreid onderzoek op te zetten om de ontwikkelingen van flora, vegetatie, bodemleven en fauna te volgen, zowel binnen de exclusures (geen damherten; damhertexclosure) als daarbuiten (referentie; begrazing met een geleidelijk afnemende dichtheid damherten).

Om een referentiebeeld te vormen van de biodiversiteit en de structuur van het duinecosysteem bij een lagere graasdruk van damherten is beheerder PWN aangesloten bij het exclusure-project. Hiervoor zijn locaties in het Nationaal Park Zuid-Kennemerland (NPZK)



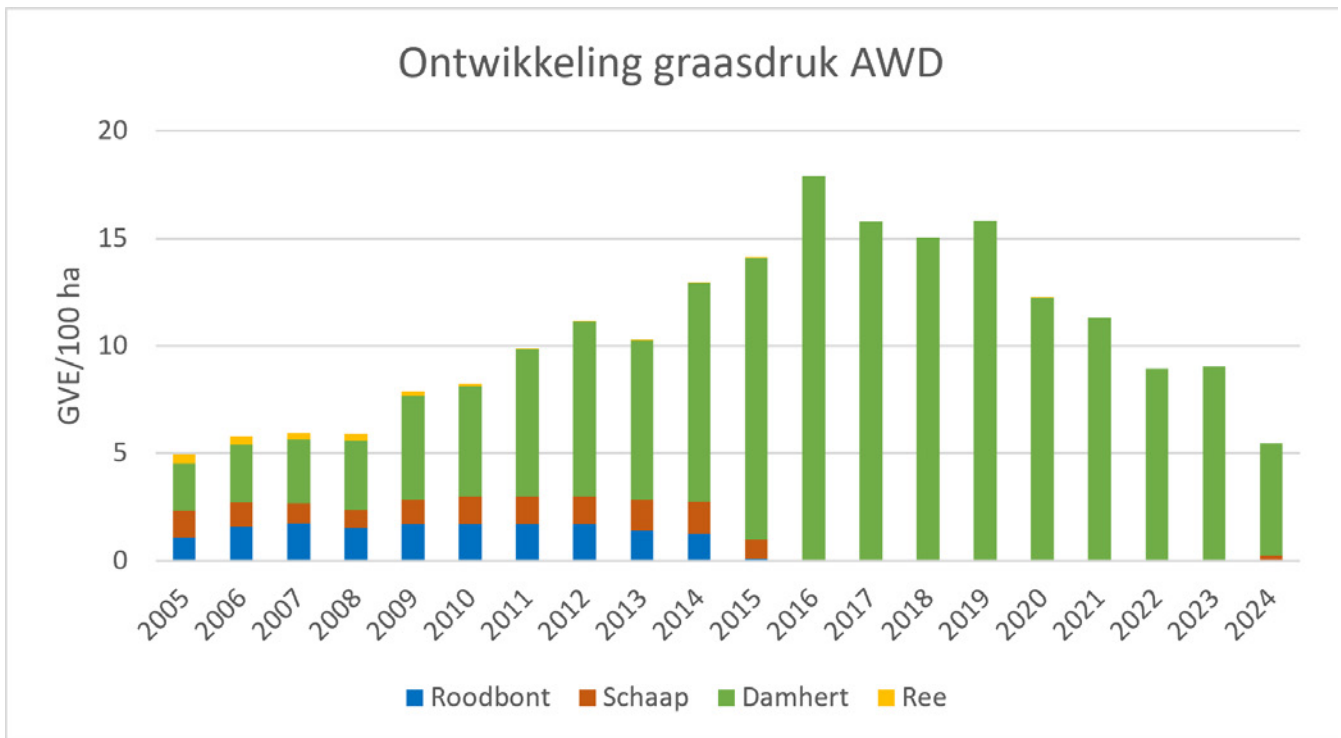
Afbeelding 1 en 2: Damhertexclosure in de AWD en grotegrazersexclosure in het NPZK. (foto Jan Dirk Bol en Daan Kinsbergen)



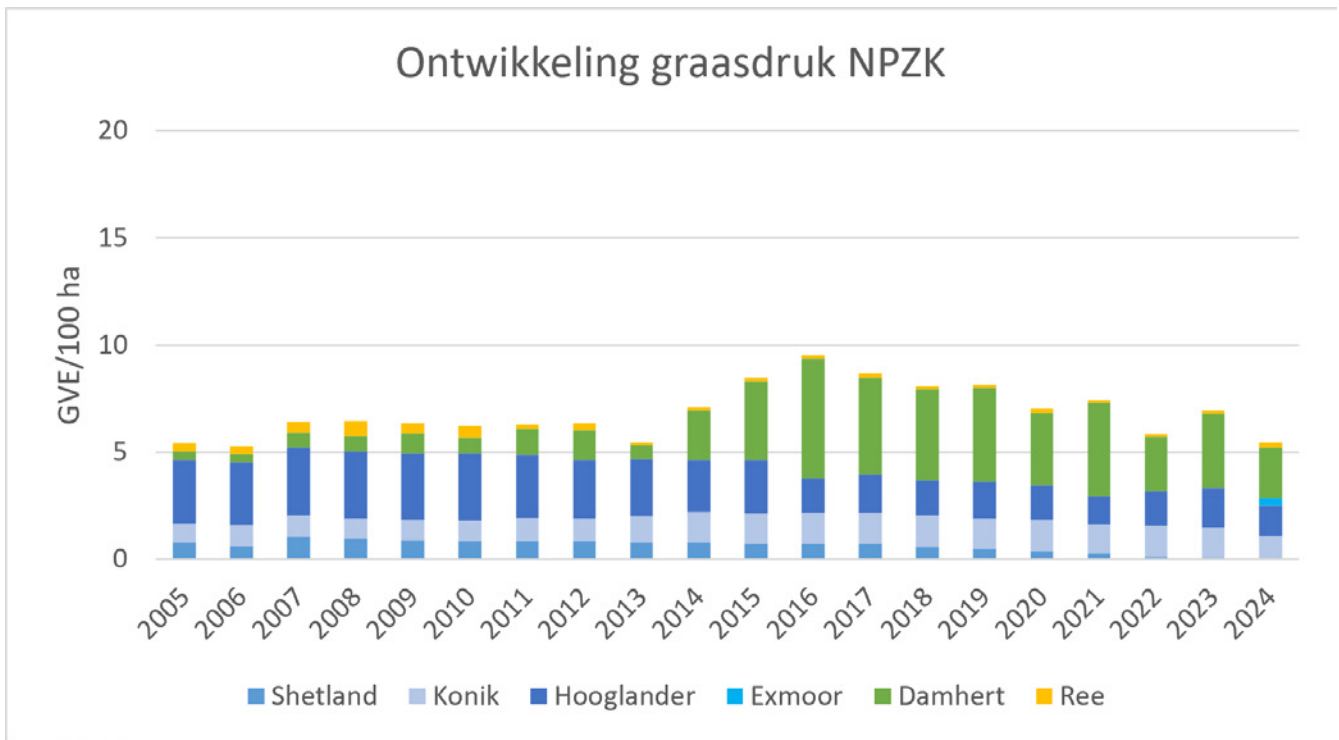
gebruikt waar naast begrazing door damherten en een kleine populatie reeën, ook jaarrond begrazing door runderen en paarden plaatsvindt. In het NPZK werden 5 onderzoeklocaties ingericht (figuur 1), waarvan er twee volledig werden afgeschermd tegen begrazing (damhertexclosure, ook niet toegankelijk voor paard en rund), en vijf locaties alleen toegankelijk voor damherten (grotegrazerexclosure; afbeelding 2). Op iedere locatie was ook een referentie die door zowel rund, paard als damhert werd (wordt) begrasd.

Met bovenbeschreven opzet met veel grote exclosures en bijbehorende referenties in twee duingebieden is dit "exclosure-project" één van de breedst opgezette experimentele studies naar biodiversiteit in de duinen in relatie tot begrazing. De exclosures vormden een unieke kans om begrazing door damherten helemaal uit te sluiten en waren groot genoeg om randeffecten uit te kunnen sluiten. Uiteindelijk bleek de damhertenpopulatie zodanig af te nemen dat de graasdruk aan het eind van het project ook buiten de exclosures sterk is afgenomen. Daardoor werd het contrast tussen exclosures en referenties kleiner, maar we konden wél waarnemen wat het verschil is tussen het plotseling stoppen van begrazing en een geleidelijke afname ervan.

Figuur 1: Locaties van het exclosure-onderzoek in AWD en NPZK.



Figuur 2: Ontwikkeling van graasdruk in AWD. Voor rund en schaap zijn de feitelijke aantallen gebruikt gemiddeld door de gehele oppervlakte van de AWD. Damhert en ree data komt uit de jaarlijkse wildtellingen. Voor damhert is de som van het gemiddelde van 3 tellingen voor alle telgebieden binnen de AWD gebruikt. Voor ree is de telling met het hoogste aantal gebruikt in verband met hun meer territoriale karakter. Voor beide hertachtigen is een conversiefactor 2 gebruikt als inschatting van de echte populatieomvang. Daarna zijn er de volgende GVE-conversie factoren per soort gehanteerd: 1 roodbont = 0.7; 1 schaap = 0.12; 1 damhert = 0.08 en 1 ree = 0.04 GVE (Erhart et al 2023).



Figuur 3: Ontwikkeling grasdruk in NPZK. Voor hooglander en alle paardachtigen (konik, exmoor, shetlander) zijn de feitelijke aantallen gebruikt, gemiddeld over het geheel van het integrale begrazingsgebied binnen de NPZK. Damhert- en ree data komen uit de jaarlijkse wildtellingen. Voor damhert is de som van het gemiddelde van 3 tellingen voor alle telgebieden binnen het integrale begrazingsgebied gebruikt. Voor ree is de telling met het hoogste aantal gebruikt in verband met hun meer territoriale karakter. Voor beide hertachtigen is een conversiefactor van 2,5 gebruikt voor inschatting van de werkelijke populatieomvang. Het verschil in conversiefactor tussen AWD en NPZK komt uit de aanname dat er tijdens de jaarlijkse tellingen meer herten worden gemist in het NPZK dan in de AWD in verband met het sterkere reliëf van het NPZK. Daarna zijn er de volgende GVE-conversie factoren per soort gehanteerd: 1 hooglander = 0.7; 1 konik/exmoor/shetland = 0.65; 1 damhert = 0.08 en 1 ree = 0.04 GVE (Erhart et al 2023).

Het onderzoek startte in 2019 (AWD) en 2020 (NPZK) en liep door tot en met 2024. In die tijd onderzochten wetenschappers en ecologen van de UvA, De Vlinderstichting, Stichting Bargerveen, Waternet en PWN wat er zou gebeuren na uitsluiting van begrazing in twee gebieden met zo'n verschillende uitgangssituatie. De AWD waren immers kaalgevreten door een overmaat aan damherten, terwijl in het NPZK een gevarieerdere begrazing plaatsvond door rund, paard, damhert en reeën. In 2016 was de grasdruk door damherten in AWD 1.8 keer hoger dan de gezamenlijke grasdruk van rund, paard en damherten in NPZK (figuur 2 en 3).

In zowel AWD als in NPZK vindt sinds 2016 damhertpopulatiebeheer plaats in opdracht van de Provincie. Tijdens de onderzoeksperiode was er dus sprake van een afname in de damhertpopulatie. De ontwikkelingen binnen en buiten de exclusures zijn in representatieve duinhabitats onderzocht (afbeelding 3), zoals open en gesloten duingrasland (H2130 Grijze duinen) en struweel (H2160 Duindoornstruwelen), en in de AWD ook in vochtige duinvalleien (H2190B). De exclusures lagen verspreid over verschillende duinzones,



Afbeelding 3: Onderzoeker Julian Brouwer bezig met telling flora indicatorsoorten (foto Judith van der Griendt).

binnenduin, middenduin en buitenduin. Om de ontwikkelingen in bodem, vegetatie en insectenfauna te onderzoeken, zijn alle exclusures en alle referentiegebieden verdeeld in rastercellen met een afmeting van 20x20 meter. In een representatieve selectie van deze rastercellen zijn de volgende aspecten onderzocht:

Datagroep	Aspect	Methode
Bodem	Profiel/ontkalkingsdiepte Bodemchemie Bacterie- en schimmelgemeenschap	Beschrijving en bruistest Analyses bovenste 5 cm DNA-analyses
Flora/vegetatie	Biomassa Flora indicatorsoorten Bloemaanbod Vegetatiestructuur Soortensamenstelling	Knippen, drogen, wegen van steekproeven Vlakdekkende tellingen binnen rastercellen Vlakdekkende tellingen binnen rastercellen Dropdisk metingen, PQ's PQ's
Fauna	Fauna indicatorsoorten Mieren Bodemfauna	Vlakdekkende tellingen binnen rastercellen Buisvallen met lokstof Piramidevallen
Graasdruk	Keuteltellingen	Vlakdekkende tellingen binnen rastercellen

Variatie in ruimte en tijd

Een belangrijke algemene bevinding is dat er voor vrijwel alle onderzochte variabelen een significante interactie bestond tussen behandeling (exclosure versus referentie), locatie en jaar. Dit betekent dat er gemiddeld in een gebied een significant exclosure-effect kan bestaan, maar dat er een groot verschil kan zijn tussen jaren en locaties. Met name het jaareffect was groot, omdat er binnen de looptijd van vijf jaar zowel extreem droge (2022) als extreem natte jaren (2024) waren (afbeelding 4). Deze door weersomstandigheden veroorzaakte variatie maakte het vinden van een consistent exclosure-effect lastiger. Dit speelt vaker in onderzoek naar begrazingseffecten, zeker wanneer ook de fauna wordt onderzocht. Ook de verschillen tussen locaties (kalkrijk of ontkalkt, rijk of arm aan organische stof, vochtige duinvallei of droog grijs duin) bemoeilijken het vinden van een consistent verschil. Maar uiteindelijk zijn dit aspecten die in elk groter gebied of landschap een rol spelen, waardoor het op deze tijd- en ruimteschaal onderzoeken van het exclosure-effect een duidelijke meerwaarde kreeg.



Afbeelding 4: 2022 was een extreem droog jaar (foto midden: Rozenwaterveld AWD, Jan Dirk Bol), terwijl in 2024 veel duinvalleien tot aan het begin van de zomer onder water stonden (foto boven: Klein Olmen NPZK, Esther Rodriguez; foto beneden: Van Limburg Stirumvallei AWD, Jan Dirk Bol).



Antwoorden op de onderzoeksvragen

Op basis van theorie en ervaring zijn een aantal vragen en verwachtingen opgesteld over wat er met de karakteristieke duinhabitats en -soorten zou gaan gebeuren na het plaatsen van de exclusures en het uitsluiten van de begrazing. In deze synthese gaan we in op deze vragen aan de hand van de resultaten en conclusies van de verschillende deelonderzoeken.

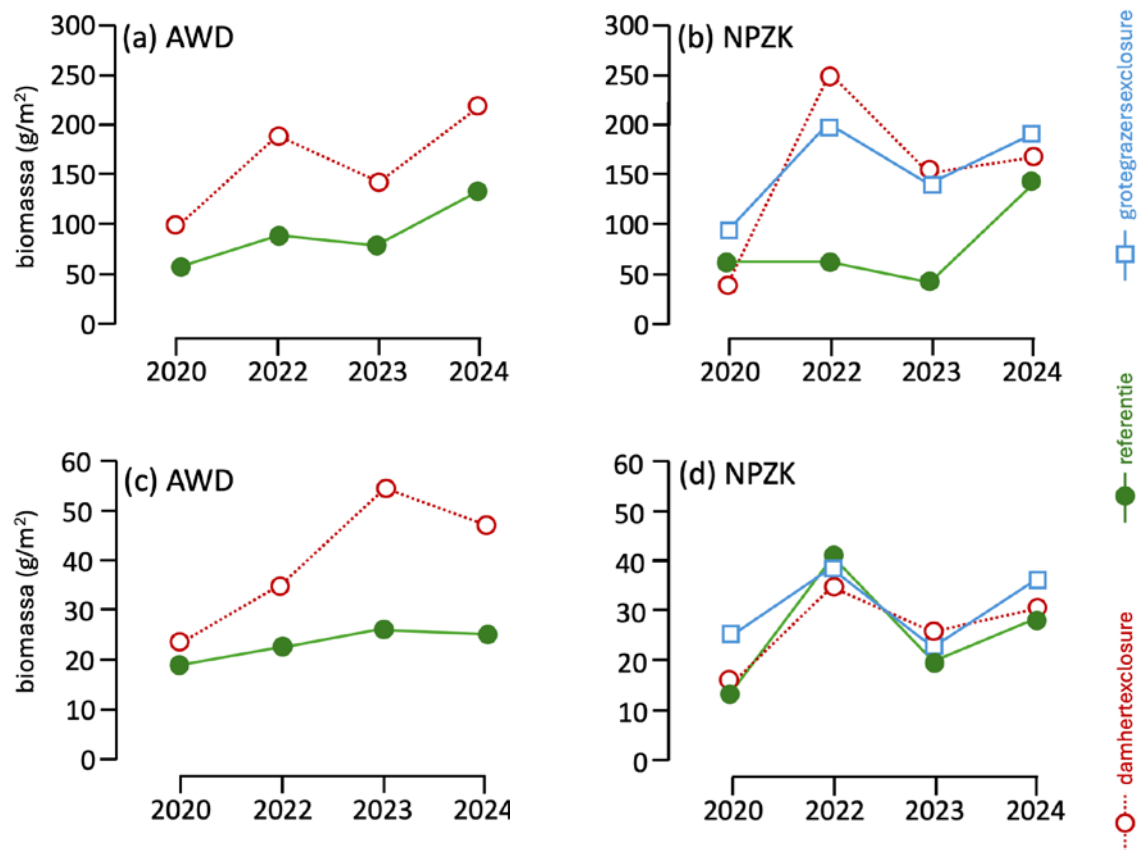
Vraag 1.

“Hoe ontwikkelen de kenmerkende habitattypen en hun biodiversiteit zich na beëindiging van begrazing in de AWD en het NPZK?”

Bij de start van het onderzoek was er geen verschil in de **bodem en de microbiële gemeenschap** tussen binnen en buiten de exclusures. Op de tijdschaal van dit onderzoek konden geen veranderingen aangetoond

worden. De verschillen in de bodem en het bodemleven worden vooral bepaald door de duinzone en het vegetatietype. Het onderzoek leverde belangrijke inzichten op in welke factoren sturend zijn voor de microbiële gemeenschap. De microbiële biomassa en activiteit bleken vooral toe te nemen met de hoeveelheid organische stof in de bodem. Ook de netto N-mineralisatie (stikstof) nam toe bij hogere organische stofgehalten, maar de omzetting van ammonium naar nitraat was vooral hoog bij hoge pH. De soortenrijkdom van de bacteriële gemeenschap nam vooral toe bij hoge pH in de bodem. Schimmels werden echter door zowel vegetatie als bodem bepaald.

Het buitensluiten van damherten en grote grazers leidde wel tot hogere **bovengrondse biomassa** in de exclusures dan daarbuiten (referentie), met name in open en gesloten duingrasland (figuur 4). Het effect was sterker in de overbegraste AWD dan in het NPZK. Verder nam in de AWD de biomassa vooral toe in de kalkarme binnenduinen, waar de productiviteit van nature hoger is dan in kalkrijke buitenduinen door de



Figuur 4: Verschil in bovengrondse biomassa (drooggewicht in gram per m²) tussen exclusures en referenties voor de periode 2020–2024 in gesloten duingrasland in de AWD (a) en het NPZK (b), en open duingrasland in de AWD (c) en het NPZK (d).

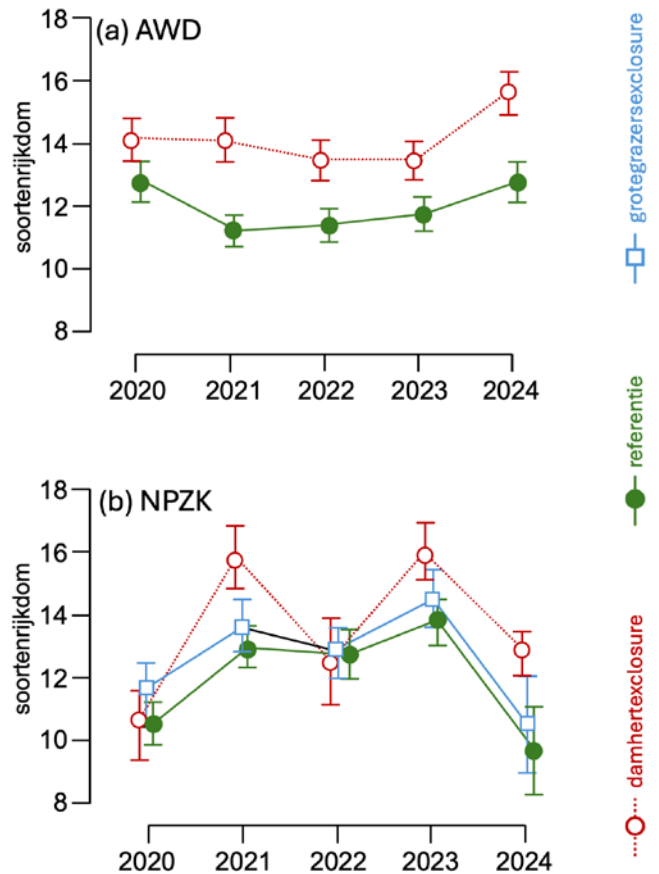
hogere organische stofgehalten en/of lagere pH. In het natte jaar van 2024 was de biomassa echter in alle exclusures veel hoger. Na het droge voorjaar van 2025 was deze in veel gevallen weer wat lager, behalve in de exclusures met gesloten grasland van NPZK, waar de biomassa verder toenam.

Met name in de AWD bleek er in soortenrijkdom en diversiteit **van flora en vegetatie binnen de exclusures** al zeer spoedig herstel op te treden. De effecten in het minder intensief door damherten begraasde NPZK waren minder duidelijk dan in de AWD, en betroffen een kleiner aantal indicatorsoorten (figuur 5). Opvallend was daar dat de (significante) verschillen in soortenrijkdom doorgaans vooral in de damhertexclusures (waar helemaal geen begrazing plaatsvond) werden waargenomen, en niet of veel minder in de exclusures voor alleen de grote grazers.

Dit suggereert dat begrazing door damherten een sterker effect op de biodiversiteit heeft. Toch bleven de verschillen tussen de grotegrazers- en damhertexclusures in het NPZK relatief klein in vergelijking met die in de AWD.

Het herstel van de flora kwam met name door het weer uitgroeien en in bloei komen van de eerder door de herten kort afgevreten wortelstokken of penwortels,

Afbeelding 5: In de AWD kwamen soorten als geel walstro en grote tijm al snel weer in bloei binnen de damhertenexclusures (foto Jan Dirk Bol).

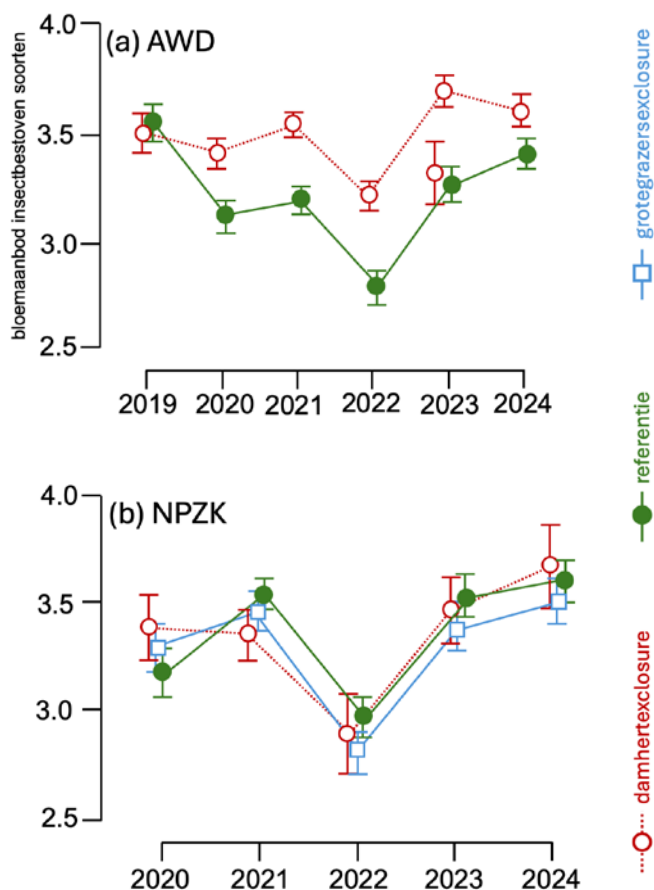


Figuur 5: Verloop van de soortenrijkdom van de flora-indicatorsoorten tussen 2020 en 2024 in de exclusures en referenties in (a) de AWD en (b) het NPZK. De foutenbalken geven het 95% betrouwbaarheidsinterval.

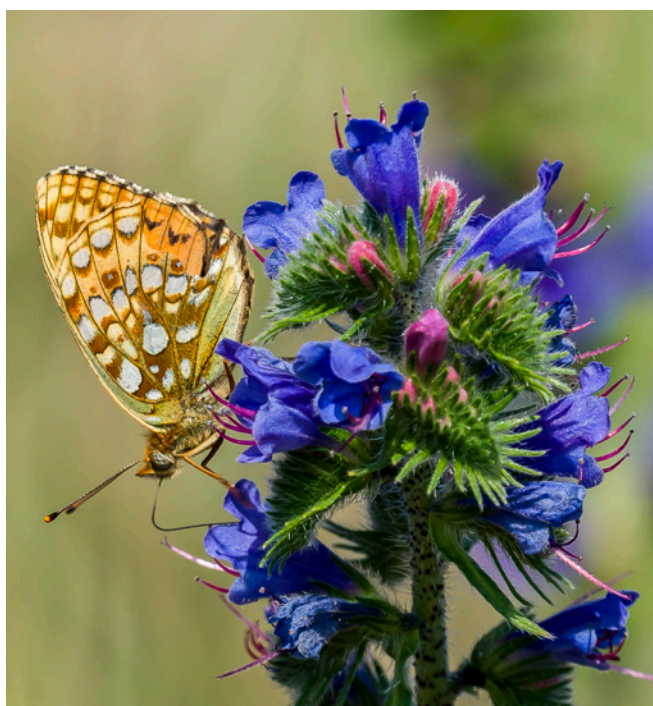


of vanuit de zaadvoorraad in de bodem (afbeelding 5). Zelfs soorten die als uit de AWD verdwenen werden beschouwd kwamen weer in blad en bloei. Binnen één jaar na het plaatsen van de exclusies was er hierdoor in de AWD al een significant verschil in bloemaanbod met de begraasde referenties (figuur 6), terwijl dit in het NPZK niet het geval was. Het grotere bloemaanbod was voor de grotere bloemen ook gerelateerd aan de hogere soortenrijkdom en abundanties van bloembezoekende insecten als zweefvliegen en bijen en hommels. In intensief begraasde terreindelen van de AWD en het NPZK waren vooral de door damherten gemedene giftige kruiskruidsoorten en veldhondstong belangrijke stuifmeel- en nectarbronnen.

Terwijl bloembezoekende insecten snel reageerden op de toename van het bloemaanbod in de AWD (afbeelding 6), herstelde de insectenfauna als geheel zich in zowel in de AWD als in NPZK minder snel en volledig. De planten konden zich snel herstellen vanuit overgebleven wortels of zaad. Insecten hebben ook wel ruststadia (eitjes, larven en soms imago's), maar die zijn doorgaans vooral bedoeld voor overwintering in de vegetatie of de bodem, en niet voor het overleven van langere ongunstige perioden. Veel insecten moesten (en moeten) daarom weer terugkeren naar de AWD vanuit bronpopulaties in de minder intensief begraasde



Figuur 6: Aantal bloemen van insectbestoven soorten (geschat met schaal) in (a) de AWD en (b) het NPZK van insectbestoven soorten in damhert- en grotegrazersexclusies en de referenties van de vier jaarlijkse telrondes samen tussen 2019 (AWD) of 2020 en 2024.

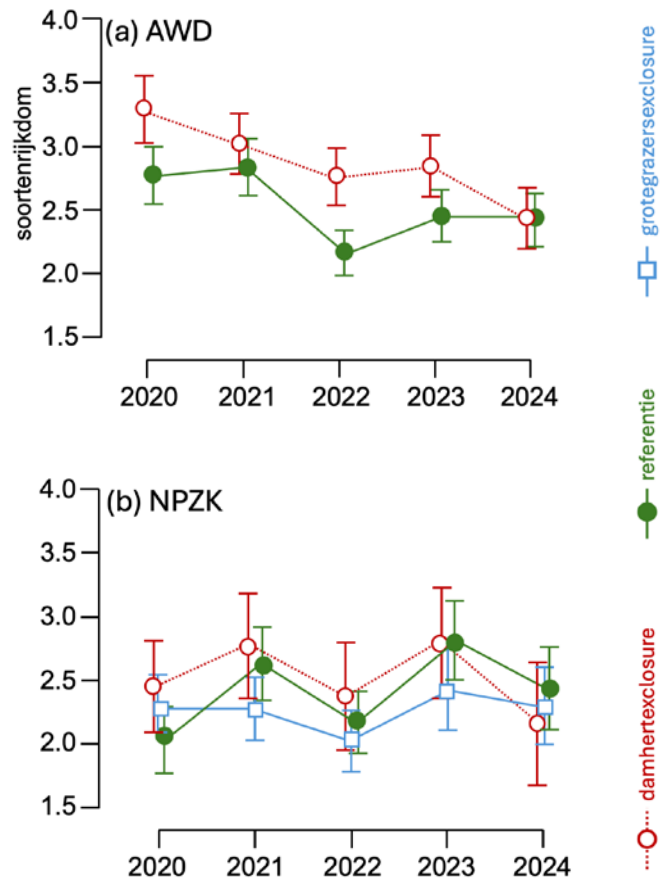


Afbeelding 6: In enkele exclusies in de buitenduinen van de AWD verscheen de duinparelmoervlinder (hier op slangenkruid) en in de binnenduinen werden regelmatig harkwespen (op wilde liguster) gezien (foto's Jan Dirk Bol).

duingebieden in de omgeving. Mogelijk speelde voor insecten (bijvoorbeeld solitaire bijen en icarusblauwtje) ook een rol dat de vegetatiestructuur binnen de exclosures zich van 'overall kort' naar 'overall hoog' ontwikkelde. Dat heeft waarschijnlijk een afkoeling van het microklimaat tot gevolg, en mogelijk ook een hogere vochtigheid, die ongunstig is voor de overleving of ontwikkeling van insecten. Dat is in de AWD zichtbaar als een afname van de gemiddelde soortenrijkdom in de exclosures, waardoor die aan het eind even hoog was als in de referenties (figuur 7).

Detailstudies door studenten lieten zien dat heterogeniteit in de vegetatie ook belangrijk is voor een grotere koudbloedige soort als de zandhagedis, die naast open plekken voor opwarmen en eiafzet ook hogere vegetatie nodig heeft als beschutting tegen predatoren en slecht weer. De variatie in vegetatiestructuur was in de beginjaren van het onderzoek significant groter in de exclosures, maar door de jaren heen is deze in alle twee onderzoeksgebieden sterk afgenomen door vergrassing in het grootste deel van de exclosures.

Opvallend was dat binnen de exclosures zowel in de AWD als het NPZK **veel houtige plantensoorten** (struiken en bomen) opslag van nieuwe kiemplanten en juvenielen laten zien (afbeelding 7). Dit gold voor karakteristieke soorten zoals wilde liguster, wilde kardinaalsmuts, kruipwilg en wilde kamperfoelie, maar



Figuur 7: Verloop van de soortenrijkdom van de insecten-indicatorsoorten tussen 2020 en 2024 in de exclosures en referenties in (a) de AWD en (b) het NPZK.



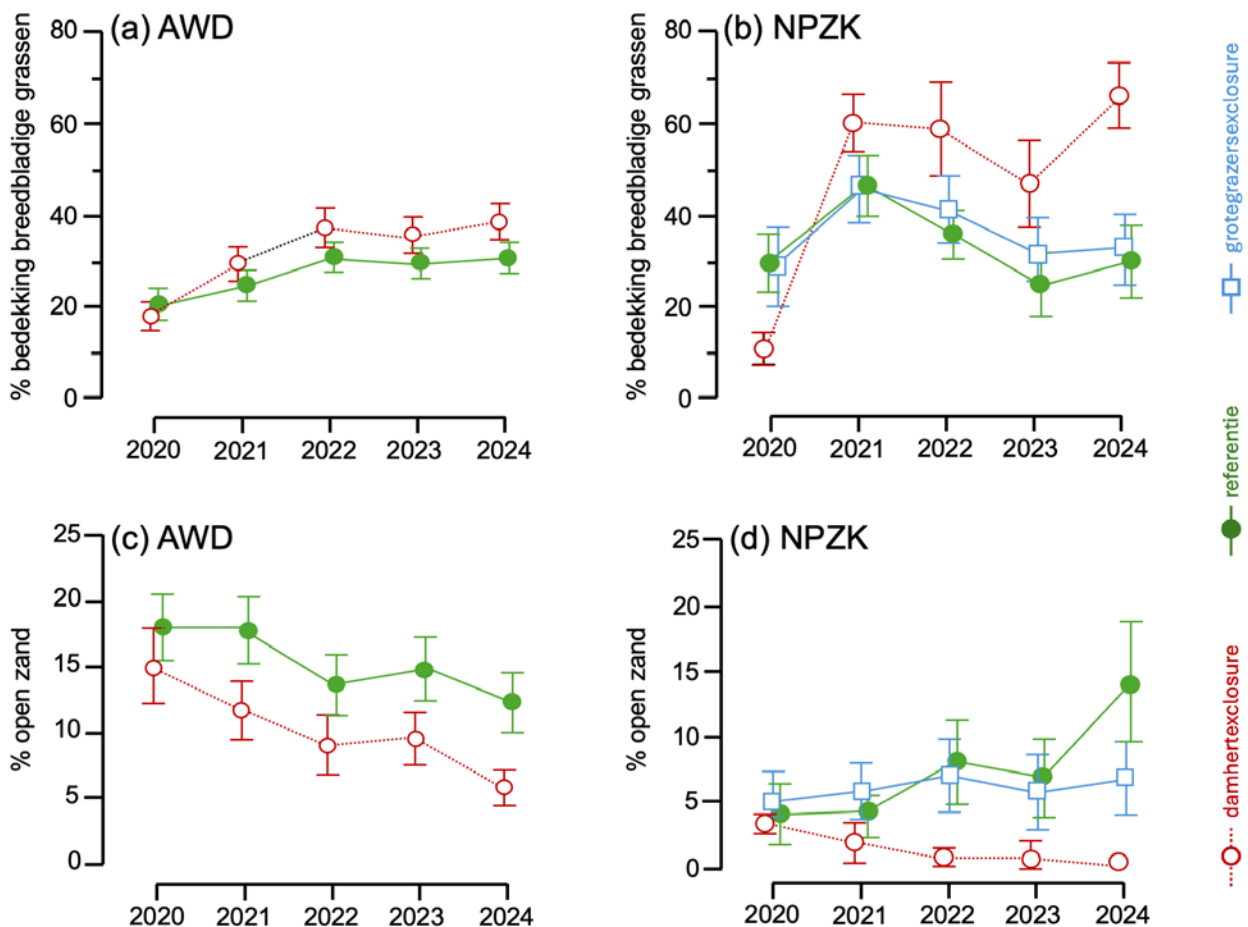
Afbeelding 7: Opslag van houtige plantensoorten in de damhertexclosure Klein Olmen in NPZK (foto Jeffrey van Houten).

helaas lokaal ook voor invasieve exoten zoals Amerikaanse vogelkers. Bij de éénstijlige meidoorn in de AWD is er echter nog geen sprake van een positieve trend. In de exclusures was de bedekking van struweel weliswaar zoals verwacht hoger dan in de referenties, maar in beide behandelingen nam de bedekking van dit habitatype significant af.

Eén van de sterkste verwachtingen was dat het uitsluiten van begrazing tot **verruiging** zou leiden, en dit werd in alle twee gebieden door de resultaten ondersteund. De veranderingen in de vegetatiestructuur in de duingraslanden duiden op het optreden van verruiging na het wegvallen van begrazing als gevolg van het plaatsen van de rasters. Ruige grassen en grasachtigen nemen als gevolg hiervan toe in bedekking en hoogte (figuur 8). Ook is sprake van verdichting van de vegetatie, wat zich uit in de afname van open zand en toename van de bedekking van bijvoorbeeld (korst)mossen. De tendens naar verruiging na het buitensluiten van grazers is zowel in de AWD als in het NPZK zichtbaar in toename van bedekking van soorten als duinriet en

groot laddermos. Tegelijkertijd nam de oppervlakte open grond (zandplekken) in beide behandelingen af. Op kalkarme locaties in de binnenduinen van de AWD trad in graslanden verruiging in een sneller tempo op en ook zorgde het extreem natte jaar in 2024 voor extra ophoping van biomassa in alle duinzones van AWD en NPZK.

Dit betekent dat de rol van grote grazers onder de huidige omstandigheden (stikstofdepositie, weinig konijnen) heel belangrijk is voor het openhouden van het duin. Zonder hun aanwezigheid zou het duinlandschap weer teruggaan naar het dichtgegroeide en homogene landschap van de periode waarin het konijn door virussen achteruitging, terwijl tegelijkertijd de stikstofdepositie toenam. In die periode waren grote grazers als rund, paard en damhert nog niet of nauwelijks in de duinen aanwezig, waardoor de vegetatie overal sterk verruigde. Daarom is het belangrijk dat in de AWD weer grote grazers worden ingezet om de verruiging op meer gecontroleerde wijze te bestrijden.



Figuur 8: Gemiddelde bedekking van breedbladige grassen in de exclusures en referenties in (a) de AWD en (b) het NPZK, en van open zand in exclusures en referenties in (c) de AWD en (d) het NPZK van 2020 tot en met 2024. De legenda boven (a) en (b) geldt ook voor (c) en (d).

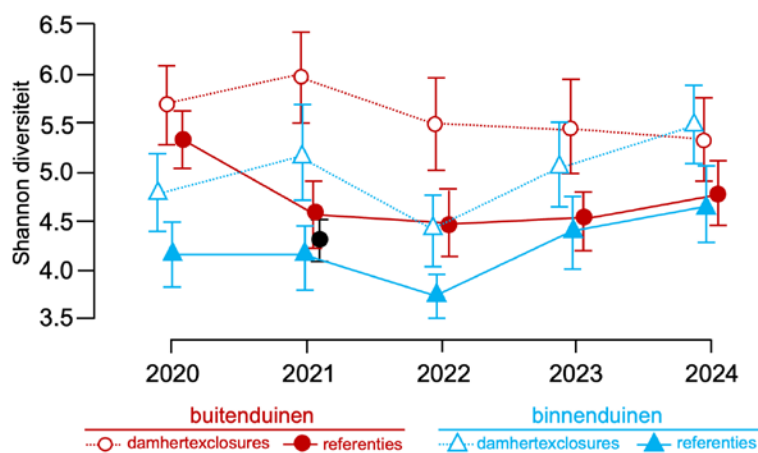
Vraag 2.

“Is er verschil in de respons op het uitsluiten van begrazing tussen kalkrijke en ontcalcite delen van het gebied?”

In de kalkrijke buitenduinen is de pH van de bodem hoger dan in de ontcalcite binnenduinen, maar de hoeveelheid organische stof in de bodem en de biomassa van de vegetatie lager. De binnenduinen zijn dieper ontcalcite, hebben een lagere pH, maar een hoger ge-

halte aan organische stof en een hogere productiviteit. Hier zien we de grootste toename van biomassa en verrijking bij het uitsluiten van de begrazing. Door de hogere kalkrijkdom van de bodem en lagere grasdruk van damherten hebben de kalkrijke buitenduinen een significant hogere biodiversiteit, maar in beide duinzones van de AWD was het enclosure-effect vergelijkbaar: hogere soortenrijkdom en diversiteit voor planten binnen de exclusies dan in de referenties (figuur 9).

In het NPZK kon geen onderscheid tussen binnen- en buitenduinen gemaakt worden, vanwege het kleinere aantal exclusies.



Figuur 9: Gemiddelde soortenrijkdom (gebaseerd op flora-indicatorsoorten) in exclusies en referenties over de locaties in de buiten- en binnenduinen van de AWD tussen 2020 en 2024. De foutenbalken geven het 95% betrouwbaarheidsinterval.



(foto: Judith van der Griendt)

Vraag 3.

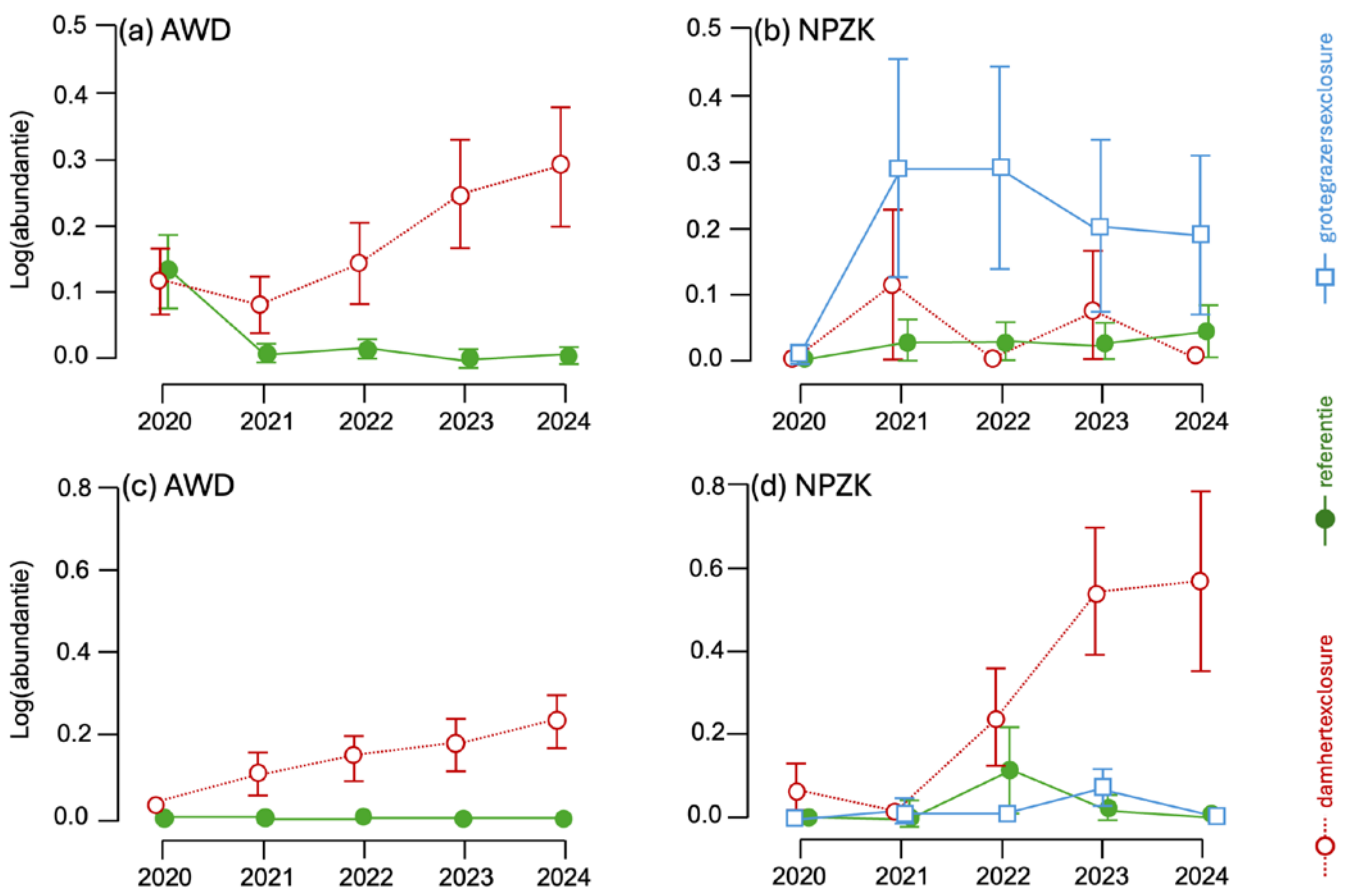
“Keren de karakteristieke duinsoorten terug na een periode van intensieve begrazing?”

Het antwoord op deze vraag is dat met name de flora zeer veerkrachtig bleek te zijn. Ongeveer 41% van de indicatorsoorten liet in de AWD binnen de exclusures een sterke toename in abundantie zien in vergelijking met de referenties (bijv. welriekende salomonszegel; figuur 10, afbeelding 8). Daarnaast vertoonde nog eens 22% van de soorten een minder sterke toename (o.a. slangenkruid, koningskaars en gewone vleugeltjesbloem). Niet-eetbare (giftige) soorten zoals duinkruiskruid en veldhondstong namen daarentegen juist af. Zonder begrazing verliezen deze soorten zoals verwacht duidelijk hun concurrentievoordeel. In het minder intensief begraasde NPZK was het effect van de exclusures aanmerkelijk minder. In het NPZK liet slechts 28% van de indicatorsoorten een sterk effect



Afbeelding 8: welriekende salomonszegel leek geheel verdwenen, maar groeide vanuit afgevreten wortelstokken weer terug in veel exclusures van de buitenduinen in de AWD. (foto Luc Geelen).

zien (o.a. gewone rolklaver en koningskaars), hoewel de afname van giftige soorten ook daar optrad. Opvallend was dat in zowel de AWD als het NPZK alle houtige soorten sterk positief reageerden op het uitsluiten van begrazing (figuur 10). In het NPZK bleek dat dit effect



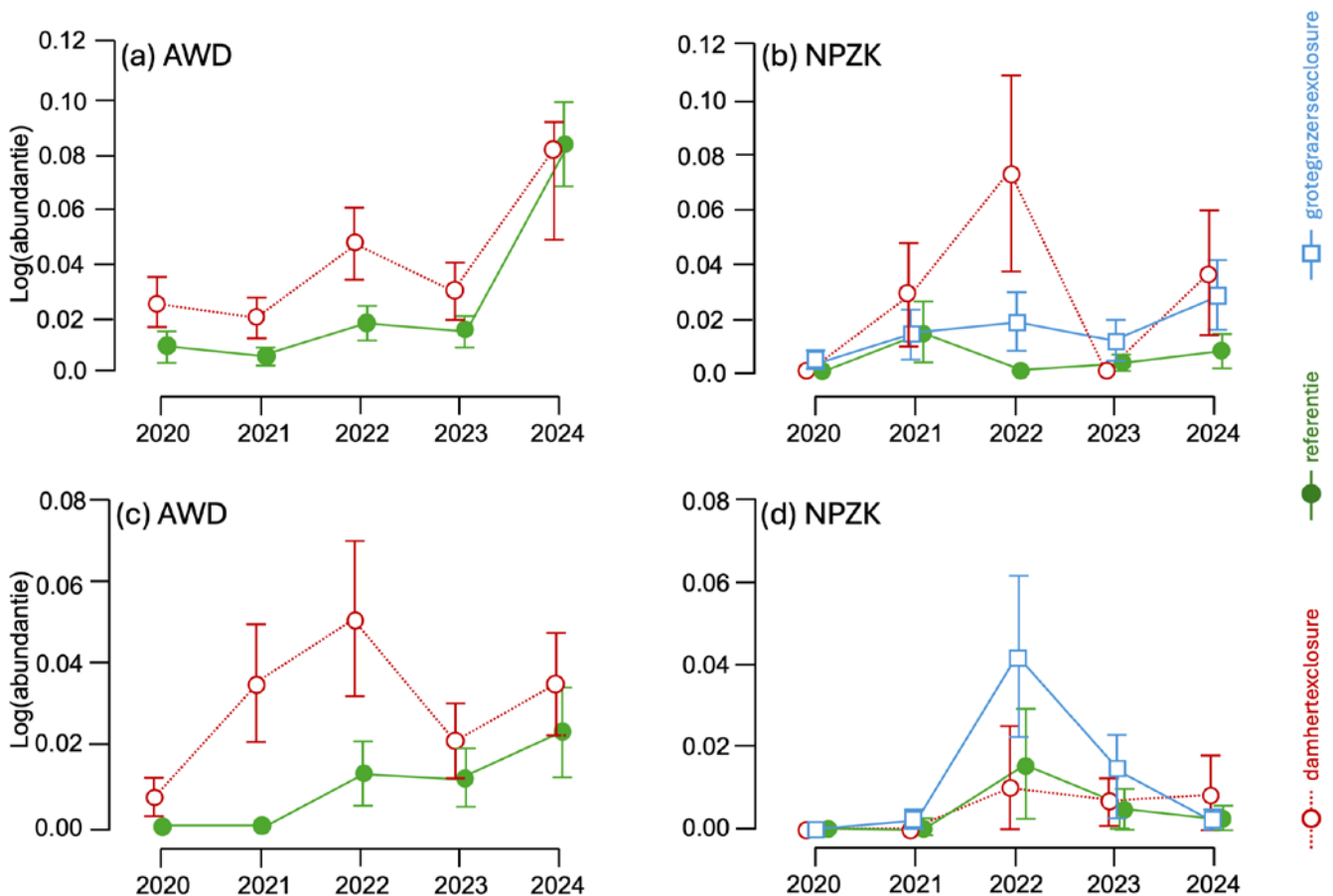
Figuur 10: Voorbeeld van responsen van flora-indicatorsoorten op het plaatsen van de exclusures tussen 2020 en 2024: de overblijvende kruidachtige welriekende salomonszegel in (a) de AWD en (b) het NPZK en de houtige wilde kardinaalsmuts in (c) de AWD en (d) het NPZK.

sterker was als naast de grote grazers ook de damherten werden buitengesloten. Waarschijnlijk heeft dit te maken met een voorkeur van de damherten voor knoppen van bomen en struiken en voor kruiden, zodat deze relatief gezien meer onderdrukt werden dan de grassen. Mogelijk worden grassen pas gegeten als er voedselschaarste is, zoals bij de overbegrazing in de AWD, waarbij behalve de bomen, struiken en kruiden ook de grassen gegeten werden.

De **insecten** lieten als groep een veel minder duidelijk herstelvermogen zien dan de planten, mogelijk als gevolg van hun grotere mobiliteit. Die zorgt ervoor dat ze de plekken in het landschap op kunnen zoeken die voor bepaalde activiteiten (foerageren, nestbouw, ovipositie) het meest geschikt zijn, waardoor de sterkte van het exclusie-effect sterk gereduceerd wordt. Soorten kunnen bijvoorbeeld foerageren op het hogere bloemaanbod in de exclusies, maar opwarmen of nestholtes bouwen in de kortere en opener en dus warmere vegetatie van de referenties. Waarschijnlijk zorgt dit mobiliteitsverschil met de planten ervoor dat insecten in het algemeen een relatief geringe respons laten zien op lokale uitsluiting van begrazing:



Afbeelding 9: Sint-jansvlinder op rietorchis in de exclusie Groot Zwartevelde AWD (foto Jan Dirk Bol).



Figuur 11: Voorbeeld van responsen van insecten-indicatorsoorten op het plaatsen van de exclusies tussen 2020 en 2024: de duinsabelsprinkhaan in (a) de AWD en (b) het NPZK en de sint-jansvlinder in (c) de AWD en (d) het NPZK.



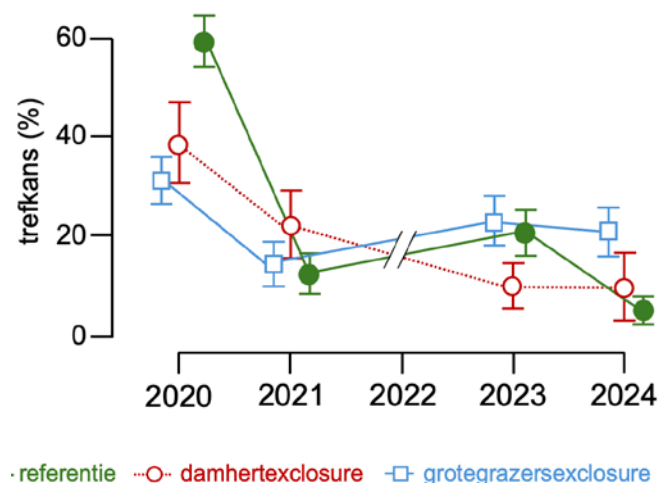
Afbeelding 10: Blauwvleugelsprinkhanen zijn afhankelijk van open zandplekken; zij nemen af door het dichtgroeien van de vegetatie na het buitensluiten van damherten (foto Jan Dirk Bol).

ze vliegen experimentele proefvlakken makkelijk in en uit. Daarnaast moeten sommige indicatorsoorten grote afstanden overbruggen en hebben zij locaties die weer geschikt zijn geworden nog niet kunnen bereiken. In de AWD was er een sterk positief enclosure-effect voor slechts 19% van de indicatorsoorten. Hommels reageerden positief, waarschijnlijk vanwege het toegenomen bloemaanbod, en de duinsabelsprinkhaan (figuur 11), mogelijk door een toename van kleine ongewervelde prooidieren in de exclusures. Het icarusblauwtje en de sint-jansvlinder (figuur 11; afbeelding 9) lieten ook een sterk enclosure-effect zien, waarschijnlijk als gevolg van de toename van hun waardplant, gewone rolklaver. Solitaire bijen vertoonden wel een enclosure-effect, maar namen af in zowel de exclusures als in de referenties. Een sterk negatieve respons vertoonden insecten die afhankelijk zijn van open zand, zoals de basterdzandloopkever en de blauwvleugelsprinkhaan (afbeelding 10).

Deze verschillen in respons op begrazing hebben te maken met de grote diversiteit in levensstrategieën onder insecten. In het NPZK was de respons van de insecten minder duidelijk dan in de AWD, net als van de plantensoorten. In het NPZK vertoonde maar liefst 80% van de insectensoorten geen enkel effect van het plaatsen van de exclusures, tegenover 56% in de AWD. Wel vertoonde de duinsabelsprinkhaan in het NPZK net als in de AWD een sterk positief enclosure-effect, en nam significant toe in de exclusures voor de grote grazers. Deze soort heeft hogere vegetatie nodig voor dekking en schuilen tegen hoge temperaturen. Ook de sint-jansvlinder nam in het NPZK binnen de exclusures toe, net als in de AWD, omdat hij afhankelijk is van klaverachtigen die veel door damherten worden gevreten. De hommels lieten in het NPZK in tegenstelling tot de AWD echter juist een (zwak) negatief enclosure-effect zien. Maar liefst 48% van de indicatorsoorten, ook

degenen die aanvankelijk hogere abundanties in de exclusures lieten zien, nemen in die exclusures recent weer af. Hetzelfde geldt voor een derde van de soorten in de referenties. Hierbij moeten we wel opmerken dat de geselecteerde indicatorsoorten doorgaans karakteristiek zijn voor duingrasland in open duinlandschap. Hierdoor kan het zijn dat in de onderzoeksperiode tegelijkertijd een opmars heeft plaatsgevonden van soorten van meer gesloten habitats van latere successiestadia. Als laatste kunnen we signaleren dat de processen die we nu aan de insecten in de exclusures hebben waargenomen zich in de AWD ook lijken af te (gaan) spelen in de referenties door de afname van de graasdruk van damherten als gevolg van het populatiebeheer (figuur 2).

Ook mieren werden onderzocht. In totaal zijn in de AWD 14 en in NPZK 12 mierensoorten aangetroffen. Het aantal aangetroffen mierensoorten liet echter geen enclosure-effect zien. Het uitsluiten van begrazing leidt tot een afname van stuivend zand en een toename in vegetatiedichtheid en -hoogte. Voor soorten met een dalende trend, met name bij de zandsteekmier is een significant effect vastgesteld van het uitsluiten van begrazing op de kans om de mier aan te treffen (figuur 12).



Figuur 12: Trek kans zandsteekmier in NPZK duingrasland (Ref en GGE n ≈ 5, DE n = 2).

Verwacht wordt dat de effecten van een hoge graasdruk op de levende vegetatie, strooisel en microklimaat ook doorwerken op de biomassa en diversiteit aan kleine ongewervelden die in en op de bodem leven (**bodemfauna**). Om effecten van het uitsluiten van deze begrazing te onderzoeken, zijn er in graslanden en in duinvalleien piramidevormige emergentievallen geplaatst (afbeelding 11). Deze bemonsteren de kleine fauna op vaste oppervlaktes (50x50 cm), waardoor ontwikkelingen in dichtheid kunnen worden gevolgd.



Afbeelding 11: Emergentievallen worden gebruikt voor het bemonsteren van de bodemfauna (foto Jan Dirk Bol).

Binnen de periode van dit onderzoek kon van een deel van de bemonsteringen de samenstelling van de diergroepen (op orde- tot familieniveau) worden bepaald en een schatting gemaakt van de biomassa. In de resultaten lopen drie patronen door elkaar. Ten eerste is overal jaarlijks een toename in insectenbiomassa tussen mei en september. Daarnaast is er een tussenjaar effect, met een lagere gemiddelde biomassa in droge (voor)jaren 2021 en 2022 dan in de normale tot natte jaren 2020 en 2024. Bovenop deze effecten is er in duingraslanden een licht langetermijneffect te zien van begrazing, zowel van het uitsluiten van damherten (exclosures) als van de afname in graasdruk in de controles. In de duingraslanden wordt het jaar na het plaatsen van exclosures hier een hogere biomassa aangetroffen. Deze blijft in de jaren daarna gelijk of neemt weer af, waarschijnlijk als gevolg van verruiging van de vegetatie. In de (steeds minder zwaar) begraasde duingraslanden treedt juist langzaam een stijging op van de biomassa. De fauna in duinvalleien is duidelijk minder gevoelig voor droge jaren dan in de duingraslanden. Daarnaast worden deze valleien (vrijwel) elk jaar gemaaid: er treedt geen verruiging op en we zien hier in de loop van het onderzoek geen duidelijke effecten op de biomassa van ongewervelden optreden.

Vraag 4.

“Welke bottlenecks treden er op bij uitblijven van herstel?”

Zoals eerder aangegeven vertoonde de flora een hoge veerkracht en waren veel plantensoorten in de AWD kort na het uitsluiten van de damherten terug te zien. Dit had waarschijnlijk te maken met het weer uitgroeien en in bloei komen van de eerder door de herten kort afgevreten wortelstokken of penwortels, of het kiemen van zaad vanuit de zaadvoorraad in de bodem. De insecten hebben minder strategieën om een langdurige ongunstige periode te overleven, zoals tijdens overbegrazing. Daardoor zijn insecten voor hun herstel meer dan de planten afhankelijk van de nabijheid van bronpopulaties en hun dispersievermogen. In de exclosures vond wel direct na het instellen hiervan een herstel van de diversiteit aan zweefvliegen, bijen en hommels plaats, zeer waarschijnlijk door herstel van het bloem-aanbod. Vlinders reageerden echter niet of traag op het uitsluiten van de begrazing. We hebben (nog) niet kunnen vaststellen dat bronpopulaties van kwetsbare en karakteristieke plant- en diersoorten in de ex-



Afbeelding 12: De kleine parelmoervlinder was in de AWD sterk afgenomen als gevolg van overbegrazing en laat recent nog geen herstel zien (foto Aad van der Voet).

closures bijgedragen hebben aan het herstellen van deze soorten buiten de exclosures. Uit onderzoek op de monitoringroutes in de AWD en het NPZK blijkt dat sommige soorten het in de AWD moeilijk hadden, waarschijnlijk door de hoge graasdruk. Uit een analyse van De Vlinderstichting is gebleken dat gehakkelde aurelia, duinparelmoervlinder, icarusblauwtje, klein geaderd witje, kleine parelmoervlinder (afbeelding 12), koevinkje, oranjetipje, sint-jansvlinder en bruin zandoogje in de overbegraasde AWD sterker waren afgenomen dan in het NPZK. Dat zal deels te maken hebben met het gereduceerde bloemaanbod, deels met de afname van specifieke waardplanten (icarusblauwtje, kleine parelmoervlinder) en deels met de door begrazing ontstane homogene, korte vegetatiestructuur. Binnen het exclosure-onderzoek was er echter geen effect op vlinders als groep. Dit kan veroorzaakt zijn door gebrek aan waarnemingen, omdat de getelde aantallen per soort doorgaans te laag waren voor een goede statistische analyse, maar ook doordat niet alle soorten afnemen bij overbegrazing. Daarnaast zal ook bij vlinders de eerder besproken mobiliteit een rol spelen. De vlindergemeenschap in de AWD werd in het algemeen negatief

beïnvloed door de overbegrazing. De Damhertpopulatie is inmiddels tot de streefstand gereduceerd, maar echt herstel van de vlinderpopulatie laat nog op zich wachten. Volgens De Vlinderstichting laten soorten als klein geaderd witje, koevinkje, oranjetipje en bruin zandoogje de afgelopen periode weer een licht herstel zien. Ook uit het breder opgezette OBN-onderzoek naar effecten van wisselbegrazing op de fauna in duingebieden bleek dat dagvlinders positief gecorreleerd waren met extensieve begrazing, maar dat te intensieve begrazing negatief werkte door te veel vraat aan waard- en nectarplanten.

Vraag 5.

“Treden er ook negatieve effecten op als gevolg van het uitsluiten van begrazing op karakteristieke soorten of biodiversiteit, en van welke factoren hangt dit af?”

Ondanks het herstel van soortenrijkdom en diversiteit van de flora en de toename van de diversiteit van de fauna traden vrij snel na het plaatsen van de exclosures de eerste tekenen van **verruiging** alweer op. De bovengronds biomassa en de vegetatiehoogte waren in de exclosures vrijwel overal hoger dan in de referenties. Tijdens het onderzoek was de vegetatiehoogte positief gecorreleerd met soortenrijkdom en diversiteit van de flora, met het bloemaanbod en met de diversiteit van de fauna, vooral als gevolg van herstel van de vegetatie binnen de exclosures. De frequentie van vlinders in de gridcellen en de abundantie van sprinkhanen waren echter negatief gecorreleerd met de vegetatiehoogte.

In het algemeen is een hogere (en dichtere) vegetatie ongunstig voor de soortenrijkdom en diversiteit van de duinvegetatie, omdat de soorten met meer biomassa – vaak de grassen, ruigtekruiden en houtige soorten – de kleinere kruiden wegconcurreren. Komend vanuit een uniform overbegraasde korte vegetatie zal het uitsluiten van begrazing tijdelijk echter voor een positieve correlatie tussen vegetatiehoogte en soortenrijkdom en diversiteit hebben gezorgd. In een studie over schapenbegrazing in diverse Europese landen werd ook gevonden dat een lagere graasintensiteit samenging met een hogere vegetatie, en met een hogere soortenrijkdom en diversiteit voor zowel planten als insecten. Het valt echter te verwachten dat de hogere vegetatie uiteindelijk weer tot afname van de soortenrijkdom en diversiteit zal leiden, met name door het weer wegvallen van de kleinere, minder competitieve kruiden. Omdat hierdoor ook het bloemaanbod en geschikte waardplanten weer zal afnemen zal dit ook leiden tot een afname in bloembezoekende insecten. Ook is een verdere afname van structuurvariatie en open zand te verwachten. In dit opzicht volgen de ontwikkelingen in de exclosures zoals verwacht de **Intermediate Disturbance Hypothese (IDH)** waarbij de graasdruk niet te



Afbeelding 13: Als gevolg van buitensluiten van damherten is sprake van verruiging met soorten als Duinriet, zoals hier in de exclosure Rozenwaterveld AWD (foto Jan Dirk Bol).

hoog moet zijn, maar ook niet te laag, zoals de trends in onze exclusures voorspellen.

Een andere indicatie van verruiging is de significante toename van breedbladige grassen (voornamelijk duinriet, deels ook gestreepte witbol) in de exclusures (*afbeelding 13*). Deze trend treedt in de AWD inmiddels óók op in de referenties, wat aangeeft dat de graasdruk door de reductie van de damhertenpopulatie daar eigenlijk al te laag wordt. Hetzelfde geldt voor toename van alle houtige soorten, die nog niet meetbaar was, maar op de langere termijn binnen de exclusures wel tot 'verstruweling' zal leiden. Terwijl de graasdruk voor herstel van de ondergroei van bossen en struwelen dus eigenlijk nog te hoog is, lijkt deze dus al te laag om het open duin open te houden. Dat blijkt ook uit de significante afname van het percentage open zand in zowel de exclusures als de referenties. In het NPZK namen alleen in de damhertexclusures de breedbladige grassen toe en het open zand af, wat wederom benadrukt dat damherten, mede door hun preferente voedselkeu-

ze de vegetatie sterker beïnvloeden dan runderen en paarden.

Het bloemaanbod, dat sterk negatief is gecorreleerd met de graasdruk, blijkt een zeer belangrijke (sleutel) factor voor de soortenrijkdom van bestuivers (met name zweefvliegen, solitaire bijen, hommels en vlinders) en andere bloembezoekers en hun parasieten en predatoren. In het kader van de Natuurherstelverordening moeten bestuiverspopulaties (een voor onderzoek onhandig brede definitie) hersteld worden. Uit dit onderzoek blijkt dat dit in duingebieden het beste aangepakt kan worden via het herstellen van de flora en het bloemaanbod. Deze hebben niet alleen te lijden van begrazing maar ook van het hoger en dichter worden van de vegetatie door een te hoge stikstofdepositie. Grazers worden in allerlei gebieden ingezet om de dichtgegroeide vegetatie weer open te maken. Dat gebeurt echter regelmatig door middel van drukbegrazing (kortdurende hoge graasdruk), die doorgaans niet het gewenste effect heeft, en het effect is meestal slechts van korte duur.



(foto: Jan Dirk Bol)

Hoofdconclusie

Herbivoren als damhert, rund en paard vervullen een belangrijke functionele rol in het duinecosysteem. De hoogste biodiversiteit bestaat bij intermediaire graasdruk, hierbij is heterogeniteit het sleutelwoord, met graasdruk gespreid in ruimte en tijd. In de AWD was de graasdruk door damhert in de periode voorafgaand aan het onderzoek véél te hoog. Er werd daardoor overal en continu te veel gegraasd, wat resulteerde in een uniforme lage vegetatie met weinig kruiden en bloemen en vooral giftige soorten. Uitsluiting van begrazing leidde in de AWD al snel tot herstel van vegetatie en flora. Dit herstel blijkt echter deels tijdelijk. Na enkele jaren vlikt het verschil tussen exclusies en referenties af. Het aanvankelijke herstel kantelt naar een hogere homogeniteit en verruiging van de vegetatie met meer breedbladige grassen en houtige soorten, en minder open zand. Hierin zullen de nog steeds aanwezige hoge stikstofdepositie en lage konijnenstand waarschijnlijk ook een rol spelen. Dit is nadelig voor een groot deel van de kenmerkende duinsoorten. In tegenstelling tot de AWD liet het uitsluiten van begrazing in het NPZK geen duidelijke verbetering in flora en fauna zien. Dit was te verwachten omdat hier in de uitgangssituatie al een veel lagere graasdruk was. Ook bleek dat het uitsluiten van zowel damherten als grote grazers een sterker effect had dan het alleen uitsluiten van grote grazers. Waarschijnlijk heeft dit te maken met een voorkeur van de damherten voor kruiden en knoppen van bomen en struiken, zodat deze relatief gezien meer onderdrukt werden dan de grassen.

Een gevarieerdere herbivorensamenstelling met een intermediaire graasdruk, in combinatie met een gezonde konijnenpopulatie, draagt bij aan een heterogeen duinlandschap met een grotere variatie in graaspatronen en daarbij behorende flora en fauna. Daarom is in de AWD inmiddels weer begonnen met de inzet van grazers. Voor de beheerders is het uiteindelijk de uitdaging om een goede balans te vinden tussen begrazing en biodiversiteit. De monitoring wordt voortgezet om hierbij de vinger aan de pols te houden.

Aan dit rapport werkten mee:





(foto Ruud Maaskant)