

Droog Duinlandschap

Slings, R., B. Arens, J. Sevink, E. Remke, M. Nijssen

Algemene karakterisering en indeling

Beknopte beschrijving

Duingebieden ontstaan wanneer de zee grote hoeveelheden zand landwaarts aanvoert. Op de brede stranden ontstaan evenwijdig aan de kust duinenrijen, waarvoor weer brede stranden ontstaan enzovoort. Alle duingebieden hebben eerst zo'n uitbouwende fase doorgemaakt. Wanneer de zandaanvoer ophoudt, bijvoorbeeld doordat de zeestromingen of het klimaat zich wijzigen, kan de aangroei omslaan in afslag. Onze duingebieden bestaan tegenwoordig voor meer dan 90% uit afslaande duinen en dat is al minstens 1000 jaar zo.

Landschappelijke gradiënten

Gradiënten in de duinen bestaan op verschillende schaalniveaus. Op grote schaal hangen de belangrijkste gradiënten samen met de positie in het landschap. De eerste gradiënt heeft te maken met de horizontale positie binnen het landschap: de afstand vanaf de kust, die van doorslaggevend belang is voor de sturende processen binnen deze gradiënt. De tweede gradiënt heeft te maken met de verticale positie binnen het landschap, die van invloed is op de positie ten opzichte van het grondwater (Westhoff et al. 1970, De Raeve 1989, Provoost et al. 2004). De nabijheid of juist afwezigheid van grondwater is zo bepalend voor de ecologische ontwikkeling, dat dit criterium gebruikt is voor een tweedeling: de Droge Duinen, waarbij grondwaterinvloeden geen rol spelen en de Natte Duinen, waarbij grondwater wel een rol speelt.

Bij de Droge Duinen ligt de belangrijkste gradiënt dwars op de kust, behalve op de Friese Waddeneilanden waar de dynamiek een meer kustlangs karakter heeft. Binnen deze gradiënt bepalen twee processen de ecologische ontwikkeling: geomorfologische dynamiek en bodemontwikkeling, waarbij het tweede proces pas een kans krijgt wanneer de geomorfologische dynamiek ondergeschikt wordt aan biotische dynamiek (Provoost et al. 2011). In de gradiënt is er een geleidelijk verloop van pioniermilieus met intense geomorfologische dynamiek (met als belangrijkste stressfactoren zout en overstuivend zand) aan de kust, naar een sterke bodemontwikkeling meer landinwaarts. In de zeer dynamische gebieden van de Embryonale en Witte duinen speelt bodemontwikkeling nog geen rol van betekenis voor de vegetatie, terwijl de binnenduinrandbossen een sterke bodemontwikkeling achter de rug hebben en nog steeds ondergaan. In het tussenliggende traject is er een geleidelijke afname van het belang van geomorfologische dynamiek en een toename van de bodemvorming en andere biologische processen. In dit traject vormen de Grijze Duinen het belangrijkste habitatype, met als randvoorwaarden dus een lichte mate van dynamiek en een lichte mate van bodemvorming. Hoe deze gradiënt precies tot uiting komt wordt grotendeels bepaald door de kustdynamiek. We onderscheiden hier twee situaties, die in feite twee extremen vertegenwoordigen. Vanzelfsprekend zijn er situaties die tussen deze extremen in zitten, maar die worden niet apart beschreven.

In het eerste geval is er sprake van een aangroeiende kust. Kenmerkend is dat het duingebied zeewaarts aangroeit, de duinen grotendeels begroeid zijn en de dynamiek matig intensief is. De mate van overstuiving is steeds zodanig dat de begroeiing eventuele bedekking met zand makkelijk bij kan houden. Door de dichte begroeiing wordt de dynamiek voor achterliggende duinen weggevangen. Bij forse kustaangroei verschuift de zone met dynamiek bovendien zeewaarts. In feite betekent dit dat door de aangroei steeds een nieuwe zone met

pioniersomstandigheden ontstaat, waarna de achterliggende duinen verouderen. Het dynamische deel van deze gradiënt is daarom relatief kort.

In het tweede geval is er sprake van een afslaande kust. Kenmerkend is dat door de afslag reeds bestaande duinen opnieuw in beweging worden gebracht. De dynamiek kan hierbij veel grootschaliger zijn, zelfs zodanig dat volledig mobiele duinen ontstaan, zonder of met weinig interactie met de vegetatie. Afhankelijk van de mate van kustafslag en klimatologische omstandigheden kunnen mobiele duinen zich sneller landwaarts verplaatsen dan de kustlijn zich terugtrekt. Hoewel er netto land verdwijnt, betekent dit dat een duingebied zich ondanks een terugtrekkende kustlijn kan uitbreiden en vernieuwen over het achterland. Doordat via de mobiele duinen veel zand landwaarts wordt verplaatst, kan het dynamische deel van de gradiënt vele malen langer zijn dan bij de gradiënt van een aangroei kust. Daarmee is ook de zone die van milde tot intense dynamiek profiteert veel breder.

Een andere tweedeling die zijn weerslag in de ecologie heeft is de scheiding tussen kalkhoudend (Renodunaal district) en kalkarm zand (Waddendistrict) bij Bergen. Veel ecologische differentiatie hangt samen met verschillen in initieel kalkgehalte van het door de zee aangevoerde zand. Daarom worden de hierboven onderscheiden gradiënten voor kalkarme en voor kalkrijke duinen apart beschreven.

Met betrekking tot de afwisseling van geomorfologische dynamiek en bodemvorming kan er nog een tweede, kleinschaliger gradiënt worden beschreven, die bovenop de grotere gradiënten kan worden geplaatst. Het betreft hier kleinschalige, secundaire verstuingen (windkuilen). Deze kunnen overal in het duingebied voorkomen, maar het meest dicht bij zee, waar de wind nog niet veel aan kracht heeft ingeboet. Deze windkuilen kunnen zich los van de kustdynamiek ontwikkelen. Behalve de wind spelen konijnen (soms ook grote grazers, ingezet voor beheerdoeleinden) en soms ook de mens een rol bij het ontstaan van secundaire verstuingen. Dit laatste is met name het geval in het zeedorpenlandschap, waar de invloed van de mens dominant is. Vanwege de kleine schaal (maximaal enkele honderden meters) en het efemere karakter (Jungerius & van der Meulen 1988) past een nadere uitwerking van deze gradiënt niet in dit kader.

Belang van mozaïeken en gradiënten voor de fauna

De meeste diersoorten zijn niet gebonden aan één habitat maar zijn afhankelijk van meerdere habitats of gradiënten tussen habitats (o.a. Bijlsma et al. 2010). In een gevarieerd landschap vinden dan ook meer diersoorten een geschikte leefomgeving dan in een eenvormig landschap. De Droge Duinen vormen (vaak ook in mozaïek met Natte Duinen) het meest fijnmazig gevarieerde en daarmee meest complexe landschap in Nederland (Bink 2010). Het is dan ook niet verwonderlijk dat droge duinen een zeer rijke fauna herbergen. In deze paragraaf worden enkele algemene patronen beschreven met betrekking tot mozaïeken van habitats, geomorfologische dynamiek, reliëf en vegetatiestructuur. In de afzonderlijke landschappelijke gradiënten worden deze patronen verder uitgewerkt.

De fijnkorrelige mozaïekstructuur van de droge duinen (V1a) wordt grotendeels bepaald door de kleinschalige vorm waarin 'afbrekende' dynamische geomorfologische processen plaatsvinden (al dan niet gestimuleerd door konijnen of – in het Zeedorpenlandschap – door menselijke ingrepen), in combinatie met 'opbouwende' processen als vegetatiegroei en vorming van een bodem die steeds rijker is aan organische stof. Deze kleinschaligheid wordt mede bepaald door grote hoogteverschillen in het landschappelijke reliëf. Hierdoor ontstaan vlak naast elkaar warme, droge, zonnige en voedselarme zuidhellingen en duintoppen die gevoelig zijn voor erosie, en vochtige, koele, schaduwrijke en voedselrijke noordhellingen en valleien waar plantengroei en bodemopbouw overheersen. Voor veel dieren betekent dit dat habitats die fungeren als nestplaats, schuilplaats, foerageergebied of overwinteringslocatie zeer dicht bij elkaar liggen (F1).

Vooral in voedselarme habitats (witte duinen en grijze duinen) kan daarnaast ook de interne heterogeniteit (V6) van habitats groot zijn. Zowel het (grootschalig) redynamiseren van een duingebied (D3) als versnelde biomassaontwikkeling door stikstofdepositie zorgen ervoor dat er habitats verdwijnen en de mozaïekstructuur grofkorreliger wordt (V1b). Daarbij moet worden opgemerkt dat in het eerste geval er na verloop van tijd weer een gevarieerde structuur zal ontstaan, terwijl in het tweede geval de eenvormigheid (in ieder geval op middellange termijn) steeds verder toeneemt. Om de kleinschalige variatie te behouden (D1) of te versterken (D2) hebben Droge Duinen dan ook veel baat bij een continue matige en kleinschalige verstoring als gevolg van natuurlijke grazers (vooral konijnen) of beheeringrepen.

Een gradiënt in verstuing heeft een sterke invloed op diersoorten. Veel karakteristieke diersoorten van droge duinen hebben een hoge warmtebehoefte en zijn tolerant tegen uitdroging. Plekken met open zandige bodem of tenminste met een lage vegetatiebedekking en een geringe bodemontwikkeling zijn noodzakelijke habitats voor deze soorten. Soorten die tegen sterke overstuiving of uitstuiving kunnen, komen voor in de meest dynamische delen, andere soorten komen voor in gestabiliseerde pioniervegetaties. Een grote landschappelijke gradiënt in geomorfologische dynamiek (strand – zeereep – grijze duinen – binnenduinen) levert een hogere diversiteit in habitats op en daarmee een hogere soortdiversiteit van de fauna. Maar ook in een verstuinggradiënt van enkele tientallen meters achter stuifkuilen zijn sterke veranderingen in soortsamenstelling van de bodemfauna waar te nemen. Voor de verschillende soorten bodemdieren zijn in een specifieke zone de optimale condities aanwezig (F2). Indien de verstuing tijdelijk toeneemt of afneemt zal deze specifieke zone verschuiven en blijven de soorten behouden binnen het terrein (F4). Voor insectivore dieren zoals Tapuit en Grauwe Klauwier levert deze gradiënt een gevarieerder voedselaanbod op dan een stabiel duinlandschap (F3).

Zoals eerder opgemerkt is het zeer geaccidenteerd reliëf van de Droge Duinen een belangrijke oorzaak voor het optreden van een fijnkorrelige mozaïekstructuur (V1a). Dit heeft niet alleen indirect via de habitat- en vegetatiestructuur een effect op de fauna, maar ook direct vanwege de grote verschillen in microklimaat tussen hellingen met een verschil in inclinatie en expositie. Deze afwisseling van habitats (F1) maakt het voor veel diersoorten mogelijk om hun warmtehuishouding beter te reguleren. Hetzelfde geldt voor de sterke variatie in vegetatiestructuur, tussen laag gras, hoog gras, struweel en duinbossen. Hierbij spelen de lijnvormige overgangen tussen habitats – zowel harde grenzen (V2) als geleidelijke met mantel- en zoomvegetaties (V3) – ook nog een rol bij de oriëntatie van dieren in het landschap (F4). Zo vliegt de Duinparelmoervlinder vaak langs deze overgangen op zoek naar geschikte waardplanten (viooltjes) en jagen Blauwe en Grauwe Kiekendief hier op muizen, hagedissen en vogels (Schipper 1977).

De tweedeling kalkrijke en kalkarme duinen (Renodunaal versus Waddengebied) die voor het beschrijven van processen en vegetatiepatronen is gemaakt, is voor de fauna veel minder relevant. Slechts een beperkt aantal diersoorten (geen enkele VHR-soort) is in de duinen gebonden aan specifieke plantensoorten die alleen onder kalkrijke of juist kalkarme condities voorkomen. In kalkrijke duinen komen wel meer soorten Mollusken voor (Salisbury 1952), zoals de karakteristieke en zeldzame Heideslak en in een grotere landschappelijke context is het voorkomen van kwelders, schorren, slikken en zandplaten grenzend aan droge duinen in het Waddengebied en in Zeeland bepalend voor hoge dichtheden van enkele broedvogelsoorten – met name Bergeend en Eidereend – die van deze gradiëntsituaties gebruik maken om te broeden en te foerageren (F1).

Gradiënttypen

Op grond van de twee belangrijkste sturende processen, zandtransport en ontkalking, onderscheiden we vier gradiënttypen:

Gradiënttype 1: Aangroeiende, kalkrijke duinen

Gradiënttype 2: Aangroeiende, kalkarme duinen

Gradiënttype 3: Afslaande, kalkrijke duinen

Gradiënttype 4: Afslaande, kalkarme duinen

Binnen de afslaande, kalkrijke duinen neemt het zeedorpenlandschap een aparte positie in. De invloed van de mens is hier (door eutrofiëring, initiëren van verstuiving etc.) zo groot dat deze een apart gradiënttype rechtvaardigt.

Gradiënttype 5: Afslaande, kalkrijke duinen: Zeedorpenlandschap

Literatuur

- Bijlsma, R.J., R. Huisjes, R.H. Kemmers, W.A. Ozinga en W.C.E.P. Verberk 2010. Complexe leefgebieden. Het belang van gradiëntecosystemen en combinaties van ecosystemen voor het behoud van biodiversiteit. Alterra rapport 1965, Alterra, Wageningen.
- Bink, F., 2010. Ruimte voor insecten. Een nieuwe visie op insectenbescherming. KNNV Uitgeverij Zeist; 266 p.
- De Raeve, F. 1989. Landschap en beheer van de duinen: mag "natuur" ooit weer eens natuur worden?, In Hermy, M., Natuurbeheer. Marc Van der Wiele, Brugge: 125–144.
- Jungerius, P.D. & F. van der Meulen 1988. The development of dune blowouts, as measured with erosion pins and sequential air photos. *Catena* 16: 369–376.
- Provoost, S., Hoffmann, M., Bonte, D., Leten, M. 2004. Landschap en beheer van de kustduinen. In: Hermy, M. De Blust, G. & Sloopmaekers, M., Natuurbeheer. Davidsfonds, Leuven: 265–306.
- Provoost, S., Jones, M., Laurence, M., Edmondson, S.E. 2011. Changes in landscape and vegetation of coastal dunes in northwest Europe: a review. *Journal of Coastal Conservation* 15: 207–226.
- Salisbury, E. 1952. *Downs & Dunes their plant life and its environment*. G. Bell & Sons, London.
- Schipper, W. J. A., 1977. Hunting in three European harriers (*Circus*) during the breeding season. *Ardea* 65(1): 63–71.
- Westhoff, V., Bakker, P.A., van Leeuwen, C.G. & van der Voo, E.E. 1970. Wilde planten. Flora en vegetatie in onze natuurgebieden. Deel 1. De plantengroei van onze duinen.

Gradiënttype 1: Aangroeiende, kalkrijke duinen

Beknopte beschrijving

Aan een aangroeiende kust vindt nieuwvorming van primaire duinen plaats. De bestaande duinen komen daardoor steeds verder van de kustlijn af te liggen en verouderen door natuurlijke successie. De (milde) dynamiek verplaatst zich met de kustlijn zeewaarts. De habitattypen liggen in een gradiënt waarin de dynamiek (zand, zout, wind) vanaf de kustlijn landinwaarts afneemt. Daarmee neemt ook de invloed van stressfactoren, met name saltspray, landinwaarts af. In situaties waarin nieuwe primaire duinenreeksen worden gevormd vindt tevens nieuwvorming van primaire natte duinvalleien plaats. Er bestaat dan vaak een voorstadium van Groen strand of Achterduinse strandvlakte (Westhoff & van Oosten 1991), ook wel onvolledig afgesnoerde strandvlakte genoemd. Hier heeft de zee aanvankelijk nog frequent, maar later steeds minder frequent toegang. Bij onvolledige afsnoering ontstaan geulen, zogenaamde “primaire” sluffers (bij voorbeeld Kwade Hoek op Goeree). Deze ontwateren de achterduinse strandvlakte en inunderen deze met stormvloed. Er ontstaan zoet-zoutgradiënten, met afwisseling van zoete, zoute en brakke milieus (Arens & van der Meulen 1990, Hoekstra & Pedrolì 1992). Deze worden behandeld bij Nat Duin- en kustlandschap, gradiënttype 1. Door duinverbreding groeit de zoetwaterbel en stijgt de grondwaterstand in de achterliggende valleien. Nieuwvorming van primaire valleien komt langs de Hollandse kust nauwelijks nog voor, met uitzondering van kunstmatige situaties zoals het Kennemerstrand, bij IJmuiden en bij Delfland. Natuurlijke referenties zijn bijvoorbeeld te vinden op Goeree en Voorne.

Vegetatiegradiënt

De vegetatiegradiënt en de bijbehorende sturende processen worden schematisch weergegeven in Figuur 1. De gradiënt begint op het strand met vloedmerkvegetatie (in Nederland gerekend tot H2120) en Embryonale Duinen (H2110) met Biestarwegras. Zodra de duintjes een zoetwaterlens krijgen gaat Helm domineren en ontstaan Witte Duinen (H2120). Op achterduinse strandvlakten komen zilte pionierbegroeiingen voor (H1310A en B), zie hiervoor Nat Duin- en kustlandschap. Op de eerste hogere duinen en gesloten duinrug (zeereep) groeit vitale Helm; deze Helm blijft vitaal door regelmatige overstuiving. In de luwte achter de Witte Duinen vestigt zich de kalkrijke vorm van Grijze Duinen (H2130A). De eerste geheel zoete primaire duinvallei wordt gekenmerkt door Vochtige Duinvalleien (Kalkrijk, H2190B, zie Nat Duin- en kustlandschap voor details). De eerstvolgende, fossiele, zeereep is geheel begroeid met Duindoornstruweel (H2160). Dan volgt weer een oudere primaire vallei die begroeid kan zijn met Kruiwilgstruweel (H2170) of op nattere plaatsen met hoge moerasplanten (H2190D) (zie ook Nat Duin- en kustlandschap). De volgende fossiele zeereep is ook weer begroeid met Duindoornstruweel. De oudste primaire vallei tenslotte is gemiddeld natter dan de jongere valleien omdat, toen de kustuitbouw eeuwen geleden begon, de zeespiegel – en dus ook het toenmalige strand – lager lag dan nu. Bovendien groeit de zoetwaterlens onder een duingebied bij een aangroeiende kust in de breedte, waardoor ook de hoogte toeneemt en dus ook de grondwaterstand stijgt. De volgende fossiele zeereep wordt gekenmerkt door het voorkomen van Duinroosje (Grijze Duinen Kalkrijk, H2130A). In de meest landinwaarts gelegen vallei is de vegetatiesuccessie het verst voortgeschreden en komen al opgaande Grauwe wilgenstruwelen (36Aa2) voor. Maar de natste delen behoren tot H2190D en ook open water (H2190A) komt voor (zie Nat Duin- en kustlandschap voor details). Dit is met name het geval aan de voet van de fossiele zeereep, waar door het laaggelegen fossiele strand de waterdiepte te groot is voor vegetatievorming. Deze laatste vallei grenst tenslotte aan een landschap dat op een andere manier en eerder gevormd is, bijvoorbeeld een ouder duinlandschap.

Fauna

De combinatie van verschillende habitats (V1) is voor een groot aantal diersoorten van belang omdat deze verschillende functies vervullen (F1), waarbij vooral de (mozaïeken van) gestabiliseerde habitats in het middenduin zeer soortenrijk kunnen zijn. Dit is ook de zone waar het hoogste aantal typische diersoorten van het duingebied voorkomt, met name door de aanwezigheid van kale zandige plekken en zeer open vegetatietypen met een warm en droog microklimaat. Een van de belangrijkste voorwaarden voor het voorkomen van een grote verscheidenheid aan diersoorten is een fijnkorrelige heterogeniteit (V1a) binnen de gradiënt. Ook droge en natte duinbossen en de (voormalige) binnenduinrand met extensief agrarisch landgebruik zijn (of waren) waarschijnlijk vrij soortenrijk, maar deze terreinen zijn minder goed onderzocht en de hier aangetroffen diersoorten zijn vaak minder specifiek voor het kustduinlandschap.

Het Konijn is de belangrijkste 'ecosysteemingénieur' in het duin. De soort graaft, schilt bast van bomen en struiken en graast, en creëert daarmee een open, vaak kruidenrijke vegetatie en (bij hoge dichtheden) open zandige plekken die tot een cyclische successie leiden. Lokaal zorgt de graafactiviteit voor windverstuiving die kan leiden tot de vorming van stuifkuilen. Hierdoor komt zowel op zeer kleine als op grotere landschappelijke schaal vers, kalkrijk zand aan de oppervlakte. Bij een hoge konijnendichtheid is de graas- en graafdruk op de droge duinen dermate hoog dat er een grofkorrelige mozaïekstructuur ontstaat met veel geomorfologische dynamiek en open habitats (V1b). Bij een lage dichtheid of afwezigheid van konijnen (en andere grazers) ontstaat een grofkorrelig mozaïek, maar dan van hoge, dichte habitats (V1b). Een konijnenstand die fluctueert tussen vrij laag en vrij hoog resulteert in een fijnkorrelige mozaïekstructuur (V1a) en daarmee waarschijnlijk in een hoge diversiteit aan diersoorten. Hierbij moet worden opgemerkt dat verhoogde stikstofdepositie en een warmer en vochtiger klimaat de vegetatiegroei bevordert, waardoor er onder deze omstandigheden waarschijnlijk een hogere graasdruk nodig is om een afwisselende vegetatiestructuur te behouden. Bij de regulering van de konijnenstand speelt naast de ziektes myxomatose en RHD ook de Vos een belangrijke rol, de laatste ook als predator van grondbroedende vogelsoorten (Langgemach & Bellebaum 2005, Mulder 1985, Mulder 2005).

Ook mieren kunnen lokaal zeer bepalend zijn voor de samenstelling van de vegetatie. In (half) ondergrondse nesten wordt vers bodemmateriaal naar de oppervlakte gebracht en daar gemengd met organisch materiaal en 'mierenbrood' dragende zaden van onder andere Viooltjes, Vleugeltjesbloem, Tijm en Veldbies (Hoffmann 2003, Lehouck et al. 2004). De voedselrijke, gebufferde bodemcondities op en rondom een mierenest kunnen lokaal rijke vegetaties opleveren (V1a). Dit effect is het grootste bij oppervlakkig verzuurde, van oorsprong kalkrijke duinbodems, bijvoorbeeld in het middenduin van het Renodunale district en op de vroom- en mientgronden van de deltaduinen en de Hollandse duinen.

De vloedmerken en de daaruit voortkomende embryonale duinen (H2110) zijn – mits niet verstoord door recreatie – belangrijke broedplaatsen voor soorten als Strandplevier en Dwergstern. De witte duinen (H2120) zijn belangrijk als broedplaats voor de Graspieper en als habitat voor typische pioniersoorten zoals Strandzandloopkever, Duinsabelsprinkhaan en de Kleine junikever. Deze laatste soort kan een zeer belangrijke prooi vormen voor insectivoren als de Grauwe Klauwier. De Kleine junikever maakt gebruik van verschillende habitats (F1), waarbij de larven leven van wortels van grassen en kruiden in zeer open vegetaties (met name dynamische Helmvegetaties in Witte duinen) en de volwassen dieren zachte bladeren van struweel eten, zoals wilgen. De kruidenrijke grijze duinen (H2130A, B en C) bieden een geschikte habitat voor verschillende sprinkhaansoorten, zoals Blauwvleugelsprinkhaan en Knosprietje en vrijwel alle typische dagvlindersoorten van de duinen (onder andere parelmoervlinders, Heivlinder en

Kommavlinde), waarbij opgemerkt moet worden dat deze soorten voor hun nectarvoorziening ook vaak bloemen in de witte duinen en natte duinvalleien bezoeken. De vroeg bloeiende Kruiwilg (H2170) bieden in het voorjaar een zeer belangrijke voedselbron voor tal van bloembezoekende bijen- en vliegensoorten. De vaak rijk bloeiende vegetatie van kalkrijke duinvalleien vormt een zeer belangrijke voedselbron voor veel soorten bloembezoekende dieren, zoals vlinders, bijen, wespen en vliegen. De meeste van deze soorten zijn voor hun voortplanting, nestbouw, overwintering of overige voedselbronnen echter afhankelijk van biotopen in het droge duin (F1). De Zandhagedis komt voor vanaf de witte en grijze duinen tot en met de binnenduinrand. Ook deze soort is gebonden aan een fijnkorrelige mozaïekstructuur (V1a) waarin tenminste een deel open zand aanwezig is (eiazet locatie), een deel open vegetatie (opwarm- en foerageergebied) en een deel dichte vegetatie (schuilen en overwintering). Door natuurlijke successie verschuiven de meest geschikte locaties in de loop der jaren, maar bij voortgaande successie zal het duin uiteindelijk ongeschikt raken door het verdwijnen van open zand en lage open vegetatie (Wouters et al. 2011). De open grijze duinen vormen de belangrijkste habitat voor de Tapuit, die bij het foerageren gebonden is aan een zeer lage vegetatiestructuur en overgangen naar hogere grazige vegetatie (Van Oosten 2010), en vormen de landhabitat voor de Rugstreeppad. Deze laatste soort is voor zijn voortplanting afhankelijk van ondiepe (vaak tijdelijke) wateren in duinvalleien.

Sturende processen

Aanvoer van zand

De belangrijkste sturende factor voor de ontwikkeling van primaire duinen is een surplus aan zand op het strand door aanvoer uit zee. De afsnoering van strandvlakten is afhankelijk van de beschikbare hoeveelheid zand. In eerste instantie ontstaan geïsoleerde primaire duinen, die uit kunnen groeien tot gesloten ruggen, en hierachter ontstaan – in geval van een breed duinmassief – volledig of gedeeltelijk afgesnoerde achterduinse strandvlakten.

Abiotische stress

Voor de ontwikkeling van de verschillende habitattypen zijn vooral de afname van stressfactoren overstroming, overstuiving en saltspray, en de toename van bodemvorming vanaf het strand landinwaarts van belang.

Ontkalking

Voor Grijze Duinen is ontkalking een sturend proces, maar in mindere mate dan in kalkarme duinen. In vergelijking tot kalkarme duinen is er sprake van een hogere mineralisatie van organische stof. Desondanks is de beschikbaarheid van N minder door een sterke vastlegging in microbiële biomassa, en is die van P minder door binding aan kalk en ijzer (Kooijman et al. 1998, 2008, Kooijman & Besse 2002).

Hydrologische processen

Kustaangroei leidt tot een sterkere opbolling van het grondwater en daarmee tot vernatting. Voor details over dit proces wordt verwezen naar het Nat Duin- en kustlandschap.

Bodemvorming en successie

Een afname van stressfactoren vanaf het strand landinwaarts, en een voortschrijdende bodemvorming vanaf de zeereep landinwaarts is van groot belang (Jungerius & van der Meulen 1988). Overigens waren de stabiliserende processen (ontkalking, bodemvorming) in het weinig beïnvloede duin vroeger veel minder sterk dan tegenwoordig, terwijl de dynamische processen ten gevolge van bij voorbeeld wind, saltspray, verstuiving en herbivorie veel sterker waren.

Herbivorie

Begrazing door zowel konijnen als door (geïntroduceerde) grote grazers speelt een essentiële rol bij de vegetatieontwikkeling, onder andere door het kort houden van de vegetatie en het creëren van open plekken. Hiermee wordt in het algemeen een snelle successie naar een vegetatie met hoog, dicht gras, bos of struweel voorkomen. Het instorten van de konijnenpopulatie in de jaren '50 (myxomatose) en de jaren '90 (RHD) van de vorige eeuw heeft geleid tot een sterke versnelling van de successie (Salman & van der Meijden 1985).

Standplaatscondities

Kenmerkend is de landinwaartse afname van dynamiek en toename van bodemvorming. Het strand heeft een dominante invloed van stuivend zand en overspoeling met zout water. Plaatselijk kunnen de condities nutriëntrijk zijn door de aanwezigheid van vloedmerk. Het grondwater is brak. In achterduinse strandvlaktes is het grondwater gemiddeld zoeter dan op het strand, maar er kan nog wel af en toe overstroming met zeewater voorkomen, soms met afzetting van schelpen en marien slib. In de zeereep is er geen directe invloed van overstroming met zeewater meer, maar wel van saltspray, en het grondwater is daar zoet. Achter de zeereep neemt de winddynamiek snel af en de bodemprofilering toe. Er is sprake van een geringe mate van overstuiving en lichte bodemvorming. Ontkalking begint hier een rol te spelen, maar het duurt eeuwen voor de wortelzone ontkalkt is tot een gehalte waarbij geen buffering meer plaatsvindt ($<0,3\% \text{ CaCO}_3$) (Salisbury 1952). Wel kan oppervlakkige ontkalking optreden wat aanleiding kan geven tot dominantie van Duinroos. Bij kustangroei ontstaan natte duinvalleien door vorming van nieuwe primaire duinen en afsnoering van strandvlakten daarachter; dit proces wordt verder behandeld bij het Nat Duin- en kustlandschap gradiënttype 1. De landinwaarts gelegen binnenduinen kennen zeer stabiele condities, geringe invloed van overstuiving met zand en zout, en sterke bioturbatie en bodemvorming.

Door het op korte afstand voorkomen van grote hoogteverschillen en verschillen in inclinatie en expositie van hellingen, volgen de hierboven genoemde standplaatscondities niet alleen een (grofkorrelige) landschappelijk gradiënt van de zeereep landinwaarts, maar ook een fijnmazige structuur binnen deze gradiënt. Deze verschillen worden nog versterkt door het geringe vochtvasthoudend vermogen van de bodem, waardoor kleine hoogteverschillen al snel leiden tot grote verschillen in vochthoudding. Dit maakt de duinen tot het meest fijnkorrelige, complexe Nederlandse landschap, wat een grote invloed heeft op de aanwezige fauna.

Knelpunten

Ingrepen in de geomorfologie

Tot het eind van de vorige eeuw is de norm bij het duinbeheer geweest om spontane dynamiek tegen te gaan. Na elke winter werden bijvoorbeeld alle nieuwe stuifkuilen vastgelegd (Arens et al. 2007), en stuifdijken werden na doorbraken hersteld. In het algemeen heeft deze vorm van beheer geleid tot versnelling van de successie, die nog verder versneld werd door de depositie van stikstof. Hierdoor waren soortenrijke pionierstadia een kort leven beschoren en maakten deze snel plaats voor latere, meestal soortenarmere successiestadia. Door stabiliserend beheer kregen abiotische terugkoppelingen geen kans meer en ontstonden eenvormige, soortenarme begroeiingen (V1b), zoals duindoornstruwelen op stuifdijken, met een soortenarme, voornamelijk uit Duinriet bestaande ondergroei.

Verstoring

Strand met embryonale duinen kent van nature een karakteristieke faunagemeenschap, met bijzondere broedvogels, zoals plevieren en sterns, maar ook met bijzondere ongewervelden zoals de Strandzandloopkever. Door verstoring als gevolg van intensieve strandrecreatie is deze faunagemeenschap vrijwel verdwenen. Voor habitat H2110 betekent dit dat de faunacomponent er vrijwel nergens meer goed ontwikkeld is. Ook vindt er bij aangroei-kusten aantasting van de geomorfologie plaats door betreding en berijding van de duinvoet. Het voor bodemverdichting gevoelige Biestarwegras, de 'ecosysteemingénieur' van dit habitatype, komt dan niet tot ontwikkeling en onbedoeld ontstaan zo veel minder samenhangende embryonale duinen dan zonder deze storing het geval zou zijn. De kustuitbouw kan hierdoor gehinderd worden, omdat nieuwe zeerepen juist ontstaan uit lineair samenhangende reeksen embryonale duinen.

Verzuring en vermesting

Hoewel volledige ontkalking (tot <0,3% CaCO₃ in de wortelzone) in dit gradiënttype pas op een termijn van eeuwen plaatsvindt, kan er onder invloed van atmosferische depositie (vroeger van zwavel en nu vooral van [gereduceerd en geoxideerd] stikstof) al op veel kortere termijn (decennia) ontkalking van een dunne bovenlaag plaatsvinden. Als dat gebeurt, komt fosfaat vrij uit ijzerverbindingen, en dat kan zorgen voor een aanzienlijke eutrofiëring (Kooijman et al. 1998). Als fosfaat vrij komt, vormt ook verhoogde stikstofdepositie een probleem.

Afname van herbivorie

Het aantal invloedrijke herbivore soorten van het duinsysteem is klein. De sterke afname van de konijnenstand ten gevolge van ziektes heeft vanaf ca. 1989 geleid tot een verdere afname van vroege successiestadia en versterking van de verruiging. Maar ook het wegvallen van het agropastorale gebruik vanaf ca. 1950 heeft aan de verruiging bijgedragen, en heeft daarnaast de sterke uitbreiding van invasieve exoten zoals de Amerikaanse vogelkers gefaciliteerd.

Afname landschappelijke heterogeniteit

Een algemeen probleem voor de fauna dat voortkomt uit de verschillende knelpunten die hierboven zijn genoemd, is de verhoogde biomassagroei die leidt tot een grofkorreliger mozaïekstructuur (V1b) van habitats, waarin minder (karakteristieke) diersoorten voorkomen dan in een fijnkorrelige mozaïekstructuur. Ook de interne heterogeniteit in de afzonderlijke habitats en de dichtheid aan kruidachtigen en (daarmee) bloemdichtheid neemt af door een versnelde biomassagroei.

Herstelmaatregelen gradiënt

Herstel van dynamiek

In sommige gevallen kan door eenmalige ingrepen de dynamiek weer op gang gebracht worden, bij voorbeeld door het verwijderen van stuifdijken die niet meer functioneel zijn. Dit is onlangs in de Kwade Hoek op Goeree gebeurd (Vertegaal & Arens 2007). Op die manier kan de successie opnieuw beginnen, waarbij veel rijke stadia kunnen ontstaan. Andere vormen van herstel van dynamiek zijn het weer op gang brengen van verstuiwing in de binnenduinen (bij voorbeeld door het op geëxponeerde plaatsen verwijderen van vegetatie), en het stimuleren van begrazing door konijnen (kan gefaciliteerd worden door begrazing met vee (Olff & Boersma 1998)).

Intensivering van het beheer

Met name in kunstmatig aangelegde aangroei-situaties kunnen (duindoorn)struwelen zich snel vestigen en uitbreiden. Vroegtijdige signalering en desgewenst ingrijpen is nodig om andere habitattypen te behouden of tot ontwikkeling te laten komen. Klepelen en afvoeren, gevolgd door

jaarlijks maaien is in zo'n geval noodzakelijk. Begrazing, bijvoorbeeld met geiten, is moeilijk in combinatie met de doorgaans hoge recreatiedruk (honden) in dit soort kunstmatig aangelegde situaties.

In afwachting van de generieke daling van de stikstofdepositie zouden met name de Duinroosvelden in de ontkalkte Grijze duinen (H2130A) intensief beheerd moeten worden. Hoogste prioriteit heeft dan het strikt beschermen van nog goed ontwikkelde voorbeelden van dit type. Bij geconstateerde verarming moet in de eerste plaats gedacht worden aan het op gang brengen van kleinschalige verstuing (windkuilen, zie boven) om de nog aanwezige voorkomens te voorzien van vers zand. Herstel van de konijnenstand is cruciaal voor goed ontwikkelde Duinroosvelden. De enige realistische beheeroptie daartoe is via facilitatie middels begrazing met vee. Gedegreerde voorkomens ("duinrietruigten") kunnen door maaien of begrazing hersteld worden.

Reguleren van recreatie

Het instellen van een strandreservaat (liever: duinvoet reservaat) ligt bij de doorgaans zeer brede, vlakke stranden van aangroekusten voor de hand (Slim & Löffler 2007). Op die manier wordt de strandrecreatie nauwelijks gehinderd en krijgen karakteristieke dieren van het hoge strand weer een kans. Zulke reservaten moeten dan wel van voldoende omvang zijn om broedsucces van koloniebroeders zoals sterns te garanderen. Beperkingen op het betreden en berijden van embryonale duinen kunnen het uitbouwen van zulke duinen, en mogelijk zelfs kustaangroei, bevorderen.

Aandachtspunten

- Optimaal beheer voor de fauna in duinen houdt in de meeste gevallen herstel in van een fijnkorrelige mozaïekstructuur. Voor specifieke diersoorten waarvan de habitat zich uitstrekt over zowel droge als natte duinen is het verstandig om de noodzakelijke herstelmaatregelen in natte en droge delen dicht bij elkaar uit te voeren.
- Bij het herstel van dynamiek moet het doel goed geformuleerd worden. Wanneer een gevarieerd duinlandschap met een hoge soortenrijkdom behouden of versterkt moet blijven (D1 of D2) dan is het (met enige regelmaat) herstellen van kleinschalige dynamiek in de vorm van het reactiveren van stuifkuilen effectief. Veranderingen in het duin als gevolg van grootschalige maatregelen kunnen voor veel dier- en plantensoorten funest zijn. Maar indien het landschap op grote schaal is verruigd en er geen soorten zijn die behouden moeten blijven, kunnen grootschaliger maatregelen worden uitgevoerd.
- Hoewel begrazing kan leiden tot een facilitatie van konijnen, hangt het herstel sterk af van de mate waarin konijnenziektes myxomatose en RHD nog optreden in een populatie. Daarnaast kan begrazing ook een negatief effect hebben op (gewenste) soorten planten en dieren die nog in het terrein aanwezig zijn. Er zijn zowel positieve als negatieve resultaten van begrazing op vogels en ongewervelde fauna bekend, waarbij blijkt dat een goede afstemming van het type begrazing, graasdruk, totale oppervlakte en graasperiode niet eenvoudig is (Van Oosten et al. 2013). Een combinatie van begrazingsbeheer met andere ingrepen (redynamiseren, maaien, plagen, etc.) is vrijwel altijd nodig om de gewenste beheerdoelstellingen te bereiken. Wil men deze doelen toch alleen met begrazing bereiken dan is de benodigde dichtheid dermate groot dat er negatieve effecten op vooral de fauna te verwachten zijn.

Voorbeelden

Kennemerstrand (ontwikkeling als gevolg van verlenging pieren IJmuiden), Hoek van Holland (kunstmatige ontwikkeling), Schouwen (Verklikkerstrand), Walcheren (Oranjezon), Kwade Hoek (inclusief herstelproject stuifdijk afgraven), 's Gravenzande (Spanjaards duin, kunstmatig).

Literatuur

- Ampe, C. & R. Langohr 1993. Distribution and dynamics of shrub roots in recent coastal dune valley ecosystems of Belgium. *Geoderma* 56: 37–55.
- Arens, S.M. & F. van der Meulen 1990. Slufter op de Waddeneilanden. In: J. Abrahamse & A. Woudstra (eds.) *Duinen in beweging*, pp. 81–86. Landelijke Vereniging tot Behoud van de Waddenzee en Stichting Duinbehoud.
- Arens, B., L. Geelen, H. van der Hagen, R. Slings 2007. Duurzame verstuing in de Hollandse duinen Kans, droom of nachtmerrie. Eindrapport Fase 1 ARENS BSDO RAPPORTNUMMER RAP2007.02 – Waternet – nv PWN Waterleidingbedrijf Noord –Holland –Duinwaterbedrijf Zuid–Holland –Juni 2007
- Arens, S.M., S.P. van Puijvelde & C. Brière 2010. Effecten van suppleties op duinontwikkeling. Rapportage geomorfologie. Arens Bureau voor Strand- en Duinonderzoek, RAP 2010.03 in opdracht van LNV Directie Kennis (OBN) en Rijkswaterstaat Waterdienst.
- Bobbink, R., S. Braun, A. Nordin, S. Powe, K. Schütz, J. Strengbom, M. Weijters & H. Tomassen 2010. Review and revision of empirical critical loads and dose–response relationships Proceedings of an expert workshop, Noordwijkerhout, 23–25 June 2010. RIVM report 680359002, Bilthoven; 246 p.
- Hoekstra, A & B. Pedrolì 1992. Sluftervorming en natuurontwikkeling. Waterloopkundig Laboratorium, Speurwerkrapport T857.
- Hoffmann, M. 2003. Microgeographical distribution of ants (Hymenoptera: Formicidae) in coastal dune grassland and their relation to the soil structure and vegetation. *Animal Biology* 53(4): 367–377.
- Jungerius, P.D. & F. van der Meulen 1988. Erosion processes in a dune landscape along the Dutch coast. *Catena* 15: 217–228.
- Kooijman, A., J. Dopheide, J. Sevink, I Takken & J. 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: 511–26.
- 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., M.M. Kooijman–Schouten & G.B. Martinez–Hernandez 2008. Alternative strategies to sustain N–fertility in acid and calcareous beech forests: low microbial N–demand versus high biological activity. *Basic and Applied Ecology* 9: 410–21.
- Langgemach, T. & J. Bellebaum 2005. Predation and the conservation of ground–breeding birds in Germany. *Vogelwelt* 126: 259 – 298.
- Lehouck, V., Bonte, D., Dekoninck, W. & Maelfait, J–P. 2004. The distribution of ant nests (Hymenoptera, Formicidae) in coastal grey dunes of Flanders (Belgium) and their relationship to myrmecochorous plants. *Belgian Journal of Zoology* 134: 89–96
- Mulder, J.L. 1985. Fox predation on two avian prey species. In: "Symposium prédateurs, Lisbonne 29/31.3.1985": pp. 107–114. Paris: Conseil International de la Chasse et de la Conservation du Gibier.
- Mulder, J.L. 2005. Vossenonderzoek in de duinstreek van 1979 tot 2000. VZZ rapport 2005.72 Zoogdierverseniging VZZ, Arnhem.

- Oiff, H. & S.F. Boersma 1998. Lange-termijn veranderingen in de konijnenstand van Nederlandse duingebieden. Oorzaken en gevolgen voor de vegetatie. Wageningen University, Wageningen, The Netherlands.
- Salisbury, E. 1952. Downs & Dunes their plant life and its environment. G. Bell & Sons, London.
- Salman, A. & E. van der Meijden 1985. De opmars van de meidoorn in de Wassenaarse duinen. Duin 1985-1 : 6-10.
- Slim, P.A. & M.A.M. Löffler 2007. Kustveiligheid en natuur. Een overzicht van kennis en kansen. Alterra rapport 1485.
- Van Dieren, J.W. 1934. Organogene Dünenbildung. Proefschrift Universiteit van Amsterdam, Den Haag; 304 p.
- Van Oosten, H. 2010. Knelpunten voor duinfauna: relaties met aantasting en beheer van duingraslanden. Rapport DKI nr. 2010/dk129-O. LNV, Directie Kennis en Innovatie, s-Gravenhage
- Van Oosten, H., A. Kooijman, Ch. van Turnhout, J. Dekker, A. van den Burg, M. Nijssen 2013. Begrazingsbeheer in relatie tot herstel van faunagemeenschappen in de duinen: eindrapportage 1e fase 2009-2011. Directie Agrokennis, Ministerie van Economische Zaken Rapport nr. 2013/OBN163-DK, Den Haag; 150 p.
- Vertegaal, C.T.M. & S.M. Arens 2007. Verkenning natuurherstel Stuifdijk Kwade Hoek. Vertegaal Ecologisch Advies en Onderzoek, Leiden.
- Westhoff, V. & M. van Oosten 1991. De plantengroei van de Waddeneilanden. Bibliotheek van de KNNV nr. 53, Utrecht.
- Wouters, B., M. Nijssen, G. Geerling, H. van Kleef, E. Remke & W. Verberk 2011. The effects of shifting vegetation mosaics on habitat suitability for coastal dune fauna—a case study on sand lizards (*Lacerta agilis*). Journal of Coastal Conservation 16: 89-99.

Gradiënttype 2: Aangroeiende, kalkarme duinen

Beknopte beschrijving

Aan een aangroeiende kust vindt nieuwvorming van primaire duinen plaats. De bestaande duinen komen steeds verder van de kustlijn af te liggen en verouderen door natuurlijke successie. De (milde) dynamiek verplaatst zich met de kustlijn zeewaarts. De habitattypen liggen in een gradiënt van afnemende dynamiek (zand, zout, wind) vanaf de kustlijn, dwars op de kust. Landinwaarts neemt de invloed van stressfactoren, met name saltspray, af.

In situaties met afsnoering vindt tevens nieuwvorming van primaire natte duinvalleien plaats, en er bestaat vaak een voorstadium van groen strand of achterduinse strandvlakte, ook wel onvolledig afgesnoerde strandvlakte genoemd. Hier heeft de zee aanvankelijk nog frequent, maar later steeds minder frequent toegang. Bij onvolledige afsnoering (oostkanten Terschelling en Schiermonnikoog) ontstaan geulen, zogenaamde "primaire" sluffers. Deze ontwateren de achterduinse strandvlakte en inunderen deze met stormvloeden. Er ontstaan zoet-zoutgradiënten, met afwisseling van zoete, zoute en brakke milieus (zie het Nat Duin- en kustlandschap) (Arens & van der Meulen 1990, Hoekstra & Pedrolí 1992). Door duinverbreding groeit de zoetwaterbel en stijgt de grondwaterstand in de valleien. Nieuwvorming van primaire valleien komt langs de Hollandse kust nauwelijks voor, maar wel op de Waddeneilanden, bijvoorbeeld na het verhelen (vastgroeien) van zandplaten (bij voorbeeld op de noordwestpunt van Ameland). Op de Waddeneilanden komen vaak series voormalige strandvlakten of washover vlaktes voor en zijn andere specifieke elementen te onderscheiden, onder andere de duinboog, dit is een serie opeenvolgende fossiele zeerepen (Löffler et al. 2008).

Vegetatiegradiënt

De vegetatiegradiënt en de bijbehorende sturende processen worden schematisch weergegeven in Figuur 2. De gradiënt begint op het strand met vloedmerkvegetatie in Nederland gerekend tot H2120) en Embryonale Duinen (H2110) met Biestarwegras. Zodra de duintjes een zoetwaterlens krijgen gaat Helm domineren en ontstaan Witte Duinen (H2120). Op achterduinse strandvlakten komen zilte pionierbegroeiingen (H1310A en B) voor, zie hiervoor Nat Duin- en kustlandschap. Op de eerste hogere duinen en gesloten duinrug (zeereep) groeit vitale Helm; deze Helm blijft vitaal door regelmatige overstuiving. Omdat het strandzand nog een paar procent kalk bevat kan zich in de luwte achter de Witte Duinen de kalkrijke vorm van Grijze Duinen (H2130A) vestigen. Echter, de geringe hoeveelheid kalk spoelt snel uit en dan gaat de kalkrijke vorm over in de kalkarme (H2130B). De eerste geheel zoete primaire duinvallei wordt gekenmerkt door Vochtige Duinvalleien, die ook hier aanvankelijk van het kalkrijke type zijn (H2190B). De duinvalleien kunnen wel hun kalkrijke karakter behouden door kwel vanuit diepere, nog niet ontkalkte lagen (zie Nat Duin- en kustlandschap gradiënttype 3 voor details). De eerstvolgende, fossiele, zeereep kan begroeid zijn met Duindoornstruweel (H2160), dat onder kalkarme omstandigheden echter snel aftakelt en plaatsmaakt voor een mozaïek van kalkarm duingrasland (H2130B) en kraaiheide (H2140B). Soms, zoals op de aangroeiende ZW punt van Texel, kan er ook Duinroos tot ontwikkeling komen. Dan volgt weer een oudere primaire vallei die begroeid kan zijn met Kruiwilgstuweel (H2170) of op nattere plaatsen met hoge moerasplanten (H2190D) (zie ook Nat Duin- en kustlandschap). De oudste primaire vallei tenslotte is gemiddeld natter dan de jongere valleien omdat, toen de kustuitbouw eeuwen geleden begon, de zeespiegel - en dus ook het toenmalige strand - lager lag dan nu. Bovendien groeit de zoetwaterlens onder een duingebied bij een aangroeiende kust in de breedte, waardoor ook de hoogte toeneemt en dus ook de grondwaterstand stijgt. In de meest landinwaarts gelegen vallei is de vegetatiesuccessie het verst

voortgeschreden en komen al opgaande Grauwe wilgenstruwelen (36Aa2, H2170) voor. Maar de natste delen behoren tot H2190D en ook open water (H2190A) komt voor (zie Nat Duin- en kustlandschap voor details). Dit is met name het geval aan de voet van de fossiele zeereep, waar door het laaggelegen fossiele strand de waterdiepte te groot is voor vegetatievorming. Deze laatste vallei grenst tenslotte aan een landschap dat op een andere manier en eerder gevormd is, bijvoorbeeld een ouder duinlandschap.

Fauna

De fauna van aangroeiende kalkarme duinen lijkt sterk op die van aangroeiende kalkrijke duinen. De combinatie van verschillende habitats (V1) is voor een groot aantal diersoorten van belang omdat deze verschillende functies vervullen (F1), waarbij vooral de (mozaïeken van) gestabiliseerde habitats in het middenduin zeer soortenrijk kunnen zijn. Dit is ook de zone waar het hoogste aantal typische diersoorten van het duingebied voorkomt, met name door de aanwezigheid van kale zandige plekken en zeer open vegetatietypen met een warm en droog microklimaat. Een van de belangrijkste voorwaarden voor het voorkomen van een grote verscheidenheid aan diersoorten is de vaak fijnkorrelige heterogeniteit (V1a) binnen de gradiënt. Ook droge en natte duinbossen en de (voormalige) binnenduinrand met extensief agrarisch landgebruik zijn (of waren) waarschijnlijk vrij soortenrijk, maar deze terreinen zijn minder goed onderzocht en de hier aangetroffen diersoorten zijn vaak minder specifiek voor het kustduinlandschap.

Het Konijn is de belangrijkste 'ecosysteemingénieur' in het duin. De soort graaft, schilt bast van bomen en struiken en graast, en creëert daarmee een open, vaak kruidenrijke vegetatie en (bij hoge dichtheden) open zandige plekken die tot een cyclische successie leiden. Lokaal zorgt de graafactiviteit voor windverstuiving die kan leiden tot de vorming van stuifkuilen. Hierdoor komt zowel op zeer kleine als op grotere landschappelijke schaal vers, kalkrijk zand aan de oppervlakte. Bij een hoge konijnendichtheid is de graas- en graafdruk op de droge duinen dermate hoog dat er een grofkorrelige mozaïekstructuur ontstaat met veel geomorfologische dynamiek en open habitats (V1b). Bij een lage dichtheid of afwezigheid van konijnen (en andere grazers) ontstaat er ook een grofkorrelig mozaïek, maar dan van hoge, dichte habitats (V1b). Een konijnenstand die fluctueert tussen vrij laag en vrij hoog resulteert in een fijnkorrelige mozaïekstructuur (V1a) en daarmee waarschijnlijk in een hoge diversiteit aan diersoorten. Hierbij moet worden opgemerkt dat verhoogde stikstofdepositie en een warmer en vochtiger klimaat de vegetatiegroei bevordert, waardoor er onder deze omstandigheden waarschijnlijk een hogere graasdruk nodig is om een afwisselende vegetatiestructuur te behouden. Bij de regulering van de konijnenstand speelt naast de ziektes myxomatose en RHD ook de Vos een belangrijke rol, de laatste ook als predator van grondbroedende vogelsoorten (Langgemach & Bellebaum 2005). Deze soort komt niet voor op de Waddeneilanden (alleen tijdelijk uitgezette dieren op Vlieland). Ook mieren kunnen lokaal zeer bepalend zijn voor de samenstelling van de vegetatie. In (half) ondergrondse nesten wordt vers bodemmateriaal naar de oppervlakte gebracht en daar gemengd met organisch materiaal en 'mierenbrood' dragende zaden van onder andere Viooltjes, Vleugeltjesbloem, Tijm en Veldbies. De voedselrijke, gebufferde bodemcondities op en rondom een mierennest kan lokaal rijke vegetaties opleveren (V1a). In de sterk uitgeloopte kalkarme duinen op de Waddeneilanden is dit effect minder groot dan in het Renodunale district, maar ook hier kan het omwoelen van de bodem lokaal tot een rijkere vegetatie leiden, zoals in zure Kraaiheidevegetaties (Van Wingerden et al. 2002).

De vloedmerken en de daaruit voortkomende embryonale duinen (H2110) zijn – mits niet verstoord door recreatie – belangrijke broedplaatsen voor soorten als Strandplevier, Bontbekplevier, Dwergstern, Vindief en Noordse Stern. De witte duinen (H2120) zijn belangrijk als broedplaats voor Eiders en voor typische pioniersoorten zoals Strandzandloopkever,

Duinsabelsprinkhaan en de Kleine junikever. Deze laatste soort kan een zeer belangrijke prooi vormen voor insectivoren als de Grauwe Klauwier. De Kleine junikever maakt gebruik van verschillende habitats (F1), waarbij de larven leven van wortels van grassen en kruiden in zeer open vegetaties (met name dynamische Helmvegetaties in Witte duinen) en de volwassen dieren zachte bladeren van struiken eten, zoals wilgen. Op de Waddeneilanden komen nog veel meeuwenkolonies voor in de droge duinen, evenals grondkolonies van Lepelaar, vooral vanwege de (vrijwel) afwezigheid van de Vos als belangrijkste grondpredator. De kruidenrijke grijze duinen (H2130A, B en C) bieden een geschikte habitat voor verschillende sprinkhaansoorten, zoals Blauwvleugelsprinkhaan en Knosprietje en vrijwel alle typische dagvlindersoorten (onder andere parelmoervlinders, Heivlinder en Kommavlinder), waarbij opgemerkt moet worden dat deze soorten voor hun nectarvoorziening ook vaak bloemen in de witte duinen en natte duinvalleien bezoeken. De vroeg bloeiende Kruiwilgvegetaties (H2170) bieden in het voorjaar een zeer belangrijke voedselbron voor tal van bloembezoekende bijen- en vliegensoorten. De meeste van deze soorten zijn voor hun voortplanting, nestbouw, overwintering of overige voedselbronnen afhankelijk van biotopen in het droge duin (F1). De Zandhagedis komt voor vanaf de witte en grijze duinen tot en met de binnenduintrand. Ook deze soort is gebonden aan een fijnkorrelige mozaïekstructuur (V1a) waarin tenminste een deel open zand aanwezig is (eiazet locatie), een deel open vegetatie (opwarm- en foerageergebied) en een deel dichte vegetatie (schuilen en overwintering). Door natuurlijke successie verschuiven de meest geschikte locaties in de loop der jaren, maar bij voortgaande successie zal het duin uiteindelijk ongeschikt raken door het verdwijnen van open zand en lage open vegetatie (Wouters et al. 2011). De open grijze duinen vormen de belangrijkste habitat voor de Tapuit, die bij het foerageren gebonden is aan een zeer lage vegetatiestructuur en overgangen naar hogere grazige vegetatie (Van Oosten 2010), en vormen de landhabitat voor de Rugstreeppad. Deze laatste soort alsmede Heikikker en Zwervende pantserjuffer zijn voor hun voortplanting echter afhankelijk van de combinatie met ondiepe duinvalleien die alleen water houden in voorjaar en vroege zomer. Deze warmen snel op en worden niet bevolkt door vissen. Op de zeer open, droogvallende oevervegetaties op de smalle gradiënt tussen droge duinen en natte duinvalleien (V3) komen karakteristieke loopkeversoorten voor zoals de Spiegelloopkever, *Elaphrus uliginosus* en *Blethisa multipunctata*. Deze soorten migreren mee met de waterspiegel.

Sturende processen

Aanvoer van zand

De belangrijkste sturende factor voor de ontwikkeling van primaire duinen is een surplus aan zand op het strand door aanvoer uit zee. In het Waddengebied gebeurt dit vooral door het verhehlen van platen uit de buitendelta. De afsnoering van strandvlakten is afhankelijk van de beschikbare hoeveelheid zand. In eerste instantie ontstaan geïsoleerde primaire duinen, die uit kunnen groeien tot gesloten ruggen, en hierachter ontstaan volledig of gedeeltelijk afgesnoerde achterduinse strandvlakten.

Abiotische stress

Voor de ontwikkeling van de verschillende habitattypen zijn vooral afname van stressfactoren overstroming, overstuiving en saltspray, en toename van bodemvorming vanaf het strand landinwaarts van belang.

Ontkalking

In de kalkarme duinen wordt al op termijn van enkele decennia de kritische waarde van 0,3% CaCO₃ bereikt, waarbij de zuurgraad niet meer door kalk gebufferd wordt. Daardoor daalt de pH en worden vegetaties van het Duinsterretjes-verbond (14Ca, behorend tot H2130A) vervangen

door vegetaties van de Duin-Buntgras- en de Duin-Struisgras associaties (14Aa2 resp. 14Bb2, beide behorend tot H2130B). Bij ver voortgeschreden ontkalking kunnen zich onder stabiele condities duinheiden vestigen behorend tot het Kraaihei-verbond (H2140B).

Hydrologische processen

Kustaangroei leidt tot een sterkere opbolling van het grondwater en daarmee tot vernatting. Voor details over dit proces wordt verwezen naar het Nat Duin- en kustlandschap.

Bodemvorming en successie

Een afname van stressfactoren vanaf het strand landinwaarts, en een toename van bodemvormende processen vanaf de zeereep landinwaarts is van groot belang (Jungerius & van der Meulen 1988). Overigens waren de stabiliserende processen (ontkalking, bodemvorming) in het weinig beïnvloede duin vroeger veel minder sterk dan tegenwoordig, terwijl de dynamische processen ten gevolge van bij voorbeeld wind, saltspray, verstuiving en herbivorie veel sterker waren.

Herbivorie

Begrazing door zowel konijnen als door grote grazers speelt een essentiële rol bij de vegetatieontwikkeling, onder andere door het kort houden van de vegetatie en het creëren van open plekken. Hiermee wordt in het algemeen een snelle successie naar een dicht grazige vegetatie, bos of struweel vertraagd of zelfs voorkomen. Het instorten van de konijnenpopulatie in de jaren 90 van de vorige eeuw heeft geleid tot een sterke versnelling van de successie.

Standplaatscondities

Kenmerkend is de landinwaartse afname van dynamiek en toename van bodemvorming. Het strand heeft een dominante invloed van stuivend zand en overspoeling met zout water. Plaatselijk kunnen de condities nutriëntrijk zijn door de aanwezigheid van vloedmerk. Het grondwater is brak. In achterduinse strandvlaktes is het grondwater gemiddeld zoeter dan op het strand, maar er kan nog wel af en toe overstroming met zeewater voorkomen, soms met afzetting van schelpen en marien slib. In de zeereep is er geen directe invloed van overstroming met zeewater meer, maar wel van saltspray, en het grondwater is daar zoet. Achter de zeereep neemt de dynamiek af en de bodemvorming toe. Er is sprake van een geringe mate van overstuiving en lichte bodemvorming. Door het geringe kalkgehalte van het zand is de ontkalking in dit gradiënttype al op een termijn van decennia zo ver voortgeschreden dat er geen buffering meer plaatsvindt ($<0,3\% \text{CaCO}_3$). Door de armoede aan nutriënten is de vegetatie hier meestal ijler en reikt de invloed van stuivend zand verder landinwaarts dan in de kalkrijke aangroeiende duinen. Bij kustaangroei ontstaan natte duinvalleien door vorming van nieuwe primaire duinen en afsnoering van strandvlaktes daarachter; dit proces wordt verder behandeld bij het Nat Duin- en kustlandschap gradiënttype 1. Ondanks de snelle ontkalking kunnen deze valleien kalkrijk blijven wanneer zij gevoed worden door grondwater uit diepere, nog niet ontkalkte lagen (zie hiervoor verder onder het Nat Duin- en kustlandschap gradiënttype 3). De landinwaarts gelegen binnenduinen kennen zeer stabiele condities, geringe invloed van overstuiving met zand en zout, en sterke bioturbatie en bodemvorming.

Door het op korte afstand voorkomen van grote hoogteverschillen en verschillen in inclinatie en expositie van hellingen, volgen de hierboven genoemde standplaatscondities niet alleen een (groskorrelige) landschappelijk gradiënt van de zeereep landinwaarts, maar ook een fijnmazige structuur binnen deze gradiënt. Deze verschillen worden nog versterkt door het geringe vochtvasthoudend vermogen van de bodem, waardoor kleine hoogteverschillen al snel leiden tot

grote verschillen in vochtuithouding. Dit maakt de duinen tot het meest fijnkorrelige, complexe Nederlandse landschap, wat een grote invloed heeft op de aanwezige fauna.

Knelpunten

Ingrepen in de geomorfologie

Tot het eind van de vorige eeuw is de norm bij het duinbeheer geweest om spontane dynamiek tegen te gaan. Na elke winter werden bijvoorbeeld alle nieuwe stuifkuilen vastgelegd, en stuifdijken werden na doorbraken hersteld. In het algemeen heeft deze vorm van beheer geleid tot versnelling van de successie, die nog verder versneld werd door de depositie van stikstof. Hierdoor waren soortenrijke pionierstadia een kort leven beschoren en maakten deze snel plaats voor latere, meestal soortenarmere successiestadia. Door stabiliserend beheer kregen abiotische terugkoppelingen geen kans en ontstonden eenvormige, soortenarme begroeiingen met een dominantie van Helm, of bij voorbeeld duindoornstruwelen op stuifdijken, met een soortenarme, voornamelijk uit Duinriet bestaande ondergroei.

Verstoring

Strand met embryonale duinen kent van nature een karakteristieke faunagemeenschap, met bijzondere broedvogels, zoals plevieren en sterns, maar ook met bijzondere ongewervelden zoals de Strandzandloopkever. Door verstoring als gevolg van intensieve strandrecreatie is deze faunagemeenschap vrijwel verdwenen. Voor de habitat H2110 betekent dit dat de faunacomponent van deze habitat vrijwel nergens meer goed ontwikkeld is aan te treffen. Ook vindt er bij aangroeikusten aantasting van de geomorfologie plaats door betreding en berijding van de duinvoet. Het voor bodemverdichting gevoelige Biestarwegras, de 'ecosysteemingenieur' van dit habitatype, komt dan niet tot ontwikkeling en onbedoeld ontstaan zo veel minder samenhangende embryonale duinen dan zonder deze storing het geval zou zijn. De kustuitbouw kan hierdoor gehinderd worden, omdat nieuwe zeerepen ontstaan uit lineair samenhangende reeksen embryonale duinen.

Eutrofiëring en verzuring

Verzurende en vermestende depositie beïnvloedt het hele duinsysteem. Met name de kalkarme Grijze Duinen (H2130B) zijn hier zeer gevoelig voor (Remke et al. 2009a,b). Omdat het zand arm is aan ijzer wordt fosfaat weinig in de bodem gebonden en is de vegetatie vooral N-gelimiteerd. De kritische depositiewaarde is in 2012 naar beneden bijgesteld van 13,1 naar 10 kg N/ha/jr (Van Dobben et al. 2012). Omdat dergelijke "pre-industriële" waarden nergens nog bereikt worden, zijn er vrijwel geen goed ontwikkelde voorbeelden van dit habitatype in ons land overgebleven. Bijna alle kalkarme duingraslanden zijn gedegradeerd tot "helmruigten" die niet kwalificeren als H2130B. Ook de schaarse stuifkuilen die nog ontstaan hebben onder de depositie te lijden. De stikstof bevordert de algengroei waardoor het kale zand al snel gestabiliseerd wordt en de successie versneld op gang komt (Pluis & de Winder 1989). Door de hoge fosfaatbeschikbaarheid in de kalkarme duinen (Kooiman & Besse 2002) leidt verhoogde stikstofdepositie direct tot verhoogde biomassagroei en hiermee tot een grofkorreliger mozaïekstructuur (V1b) waarin minder (karakteristieke) diersoorten voorkomen dan in een fijnkorrelig mozaïek van habitats.

Afname van herbivorie

Het aantal invloedrijke herbivore soorten van het duinsysteem is klein. De sterke afname van de konijnenstand ten gevolge van ziektes heeft vanaf ca. 1989 geleid tot een verdere afname van vroege successiestadia en versterking van de verruiging. Maar ook het wegvallen van het agropastorale gebruik vanaf ca. 1950 heeft aan de verruiging bijgedragen, en heeft daarnaast de

sterke uitbreiding van invasieve exoten zoals –met name in de kalkarme duinen– de Rimpelroos gefaciliteerd.

Herstelmaatregelen gradiënt

Herstel van dynamiek

In sommige gevallen kan door eenmalige ingrepen de dynamiek weer op gang gebracht worden, bij voorbeeld door het verwijderen van stuifdijken die thans niet meer functioneel zijn, of door het weer op gang brengen van verstuing in de binnenduinen, en het stimuleren van begrazing door konijnen (kan gefaciliteerd worden door begrazing met vee). Het op gang brengen van kleinschalige verstuing kan het beste door niet spontaan vastgelegde windkuilen weer van begroeiing te ontdoen. Bij spontaan dichtgegroeide stuifkuilen is de vorm in evenwicht met de abiotiek en mag slechts een kortdurend effect verwacht worden. De voorkeur heeft hierbij het werken met handkracht aangezien machines grote schade kunnen toebrengen aan het omringende habitat. Bij het herstel van dynamiek moet het doel goed geformuleerd worden. Wanneer een gevarieerd duinlandschap met een hoge soortenrijkdom behouden of versterkt moet blijven (D1 en D2) dan is het (met enige regelmaat) herstellen van kleinschalige dynamiek in de vorm van kerven in de zeereep of reactivering van stuifkuilen effectief. Grootschalige maatregelen kunnen voor veel diersoorten funest zijn, bij voorbeeld wanneer er geen herkolonisatiemogelijkheden zijn vanuit niet beheerde gebieden. Maar indien het landschap op grote schaal is verruigd en er geen soorten (meer) zijn die behouden moeten blijven, kunnen grootschaliger maatregelen toch worden overwogen. Gelet op het intrinsiek dynamisch karakter van het duinlandschap, is het belangrijk juist dat dynamisch karakter zoveel mogelijk toe te laten of zo nodig te bevorderen. Duinsoorten zijn in veel gevallen evolutionair aangepast aan die dynamische omstandigheden, en zijn daardoor in staat om nieuw ontstane jonge fasen te (her)koloniseren. Dit principe mag echter niet gegeneraliseerd worden, er zijn altijd uitzonderingen op deze algemene stelregel. Om dit te laten resulteren in een fijnkorrelige mozaïek is het wel van belang om lokaal duintoppen begroeid te laten, zodat er zand kan worden ingevangen en er geen afvlakking van het reliëf plaatsvindt.

Intensivering beheer

In afwachting van de generieke daling van de stikstofdepositie zouden met name de kalkarme duinen intensief beheerd moeten worden. Naast het weer op gang brengen van verstuing (zie boven) moet hierbij gedacht worden aan maaien of begrazen. Dit geldt met name voor gedegradeerde Buntgrasvegetaties (“helmruigten”). Niet te intensieve begrazing door schapen kan ook gunstig zijn voor de nog aanwezige korstmosvegetaties (Bijlsma et al. 2009, Aptroot mond. med.) en kan herstel van konijnenpopulaties faciliteren (Somers 2009). Hierbij moet worden opgemerkt dat er zowel positieve als negatieve resultaten van begrazing op vogels en ongewervelde fauna bekend zijn (Bonte & Maes 2008), waarbij blijkt dat een goede afstemming van het type begrazing, graasdruk en graasperiode niet eenvoudig is (Van Oosten et al. 2013). Inzetten of intensivering van begrazing kan weliswaar leiden tot een facilitatie van konijnen (Oloff & Boersma 1998, Van Oosten 2013), maar kan tegelijk een negatief effect hebben op (gewenste) soorten planten en dieren die nog in het terrein aanwezig zijn.

Reguleren van recreatie

Aangezien de Waddeneilanden vrij zijn van vossen vormen deze in principe een zeer geschikt habitat voor grondbroeders. Daarom ligt het voor de hand om juist hier enkele flinke strandreservaten in te stellen. Hierbij dient de zone met embryonale duinen tot aan de duinvoet van de zeereep geheel voor het publiek, inclusief voertuigen afgesloten te worden. Door de grote mobiliteit van kustbroedvogels bestaat er een goede kans op succes. Uit buitenlandse

experimenten is gebleken dat in zulke gevallen ook de duinontwikkeling verrassende wendingen kan nemen (Sefton Coast Engeland: [Houston 2008](#), [Smith 2007](#); Belgische kust in Oostduinkerke en Baai van Heist in Knokke-Heist: [Mees et al. 2002](#)).

Aandachtspunten

- Optimaal beheer voor de fauna in duinen houdt in de meeste gevallen herstel in van een fijnkorrelige mozaïekstructuur. Voor specifieke diersoorten die naast droge duinen ook habitats nodig hebben in natte duinen is het verstandig om de noodzakelijke herstelmaatregelen in natte en droge delen dicht bij elkaar uit te voeren.
- Hoewel begrazing kan leiden tot een facilitatie van konijnen, hangt het herstel sterk af van de mate waarin konijnenziektes myxomatose en RHD nog optreden in een populatie. Daarnaast kan begrazing ook een negatief effect hebben op (gewenste) soorten planten en dieren die nog in het terrein aanwezig zijn. Er zijn zowel positieve als negatieve resultaten van begrazing op vogels en ongewervelde fauna bekend, waarbij blijkt dat een goede afstemming van het type begrazing, graasdruk en graasperiode niet eenvoudig is ([Van Oosten et al. 2013](#)). Een combinatie van begrazingsbeheer met andere ingrepen (redynamiseren, maaien, plaggen, etc.) is vrijwel altijd nodig om de gewenste beheerdoelstellingen te bereiken. Wil men deze doelen toch alleen met begrazing bereiken dan is de benodigde dichtheid dermate groot dat er negatieve effecten op vooral de fauna te verwachten zijn.

Voorbeelden

Texel (Hors en de Muy), Vlieland (ten westen van ca. paal 4,6), Duinbogen op Ameland, Terschelling en Schiermonnikoog (niet fossiel), Groote Keeten (lichte aangroei, 50m in 40 jaar, voorbeeld van een semi-natuurlijke aangroeikust langs Hollandse kust), Ameland (Lange duinen).

Literatuur

- Ampe, C. & R. Langohr 1993. Distribution and dynamics of shrub roots in recent coastal dune valley ecosystems of Belgium. *Geoderma* 56: 37–55.
- Arens, S.M., S.P. van Puijvelde en C. Brière 2010. Effecten van suppleties op duinontwikkeling. Rapportage geomorfologie. Arens Bureau voor Strand- en Duinonderzoek, RAP 2010.03 in opdracht van LNV Directie Kennis (OBN) en Rijkswaterstaat Waterdienst.
- Arens, S.M. & F. van der Meulen 1990. Slufter op de Waddeneilanden. In: J. Abrahamse & A. Woudstra (eds.) *Duinen in beweging*. Landelijke Vereniging tot Behoud van de Waddenzee en Stichting Duinbehoud.
- Bijlsma, R.J., A. Aptroot, K.W. van Dort, R. Haveman, C.M. van Herk, A.M. Kooijman, L.B. Sparrius & E.J. Weeda 2009. Preadvies mossen en korstmossen. Directie Kennis, Ede.
- Bobbink, R., S. Braun, A. Nordin, S. Powe, K. Schütz, J. Strengbom, M. Weijters & H. Tomassen 2010. Review and revision of empirical critical loads and dose-response relationships. Proceedings of an expert workshop, Noordwijkerhout, 23–25 June 2010. RIVM report 680359002, Bilthoven, 246 pp.
- Bonte, D. & D. Maes 2008. Trampling affects the distribution of specialised coastal dune arthropods. *Basic and Applied Ecology* 9:726–734.
- Hoekstra, A. & B. Pedrolì 1992. Sluftervorming en natuurontwikkeling. Waterloopkundig Laboratorium, Speurwerkrapport T857.
- Houston, J. 2008. The development of Integrated Coastal Zone Management (ICZM) in the UK: the experience of the Sefton Coast In: *Sefton's Dynamic Coast*, Proceedings of the conference on coastal geomorphology, biogeography and management, pp. 289–305.

- Jungerius, P.D. & F. van der Meulen 1988. Erosion processes in a dune landscape along the Dutch coast. *Catena* 15: 217–228.
- Ketner–Oostra, R. 2006. Lichen-rich coastal and inland sand dunes (Corynephorion) in the Netherlands: vegetation dynamics and nature management. Proefschrift Wageningen University and Research Centre.
- 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.
- Langgemach, T. & J. Bellebaum, 2005. Predation and the conservation of ground-breeding birds in Germany. *Vogelwelt* 126: 259 – 298.
- Löffler, M.A.M., C.C. de Leeuw, M.E. ten Haaf, S.K. Verbeek, A.P. Oost, A.P. Grootjans, E.J. Lammerts & R.M.K. Haring 2008. Eilanden natuurlijk. Natuurlijke dynamiek en veerkracht op de Waddeneilanden. Uitgave Waddenvereniging namens het Tij Geleerd. Het Grafische Huis, Groningen.
- Mees, J., Seys, J., Haspeslagh, J., Herrier, J.–L. 2002. Academische studiedag: 5 Jaar strand-natuurreserveaat 'De Baai van Heist' – De Vlaamse stranden: steriele zandbakken of natuurpatrimonium? Zeebrugge, 14 juni 2002. VLIZ Special Publication, 9. AMINAL, afdeling Natuur/Vlaams Instituut voor de Zee: Oostende; 109 p.
- Olf, H. & S.F. Boersma 1998. Lange-termijn veranderingen in de konijnenstand van Nederlandse duingebieden. Oorzaken en gevolgen voor de vegetatie. Wageningen University, Wageningen, The Netherlands.
- Oost, A.P., & J. Cleveringa 2005. Morfologische ontwikkelingen bij de kop van Noord-Holland en de koppen van de Waddeneilanden. Werkdocument Rijks Instituut voor Kust en Zee.
- Pluis, J. A. & B. de Winder 1989. Spatial patterns in algae colonization of dune blowouts. *Catena* 16: 499–506.
- Remke, E., E. Brouwer, A.M. Kooijman, I. Blindow, H. Esselink & J.G.M. Roelofs 2009a. Even low to medium nitrogen deposition impacts vegetation of dry, coastal dunes around the Baltic Sea. *Environmental Pollution* 157: 792–800.
- Remke, E., E. Brouwer, A.M. Kooijman, I. Blindow, H. Esselink & J.G.M. Roelofs 2009b. Low atmospheric nitrogen loads lead to grass encroachment in coastal dunes, but only on acid soils. *Ecosystems* 12: 1173–1188.
- Slim, P.A. & M.A.M. Löffler 2007. Kustveiligheid en natuur. Een overzicht van kennis en kansen. Alterra rapport 1485, Alterra, Wageningen.
- Smith, P. 2007. The Birkdale Green Beach – a biodiversity hotspot. *British Wildlife* 19 (1) 11–16
- Van Dieren, J.W. 1934. Organogene Dünenbildung. Proefschrift Universiteit van Amsterdam, Den Haag; 304 p.
- Somers, N. 2009. Feeding facilitation, the hidden interaction in mammalian herbivore assemblages? A case-study on rabbits (*Oryctolagus cuniculus* L.) and large grazers. Ph.D. thesis Univ. Gent, 190 p.
- Van Dobben, H.F., R. Bobbink, D. Bal & A. van Hinsberg 2012. Overzicht van kritische depositiewaarden voor stikstof, toegepast op habitattypen en leefgebieden van Natura 2000. Alterra rapport 2397, 73 p.
- Van Oosten, H. 2010. Knelpunten voor duinfauna: relaties met aantasting en beheer van duingraslanden. Rapport DKI nr. 2010/dk129–O. LNV, Directie Kennis en Innovatie, s-Gravenhage
- Van Oosten, H., A. Kooijman, Ch. van Turnhout, J. Dekker, A. van den Burg, M. Nijssen 2013. Begrazingsbeheer in relatie tot herstel van faunagemeenschappen in de duinen: eindrapportage 1e fase 2009–2011. Directie Agrokennis, Ministerie van Economische Zaken Rapport nr. 2013/OBN163–DK, Den Haag; 150 p.

- Van Wingerden, W.K.R.E., M. Nijssen, P.A. Slim, J. Burgers, R.J. M. van Kats, H.F. van Dobben, A.O. Noordam, G.F.P. Martakis, H. Esselink & G.A.J.M. Jagers op Akkerhuis 2002. Grazers in Vlielands duin: Evaluatie van runderbegrazing in duinvalleien op Vlieland; deel 2: onderzoek in 2001. Alterra, Wageningen.
- Wouters, B., M. Nijssen, G. Geerling, H. van Kleef, E. Remke & W. Verberk 2011. The effects of shifting vegetation mosaics on habitat suitability for coastal dune fauna—a case study on sand lizards (*Lacerta agilis*). *Journal of Coastal Conservation* 16: 89–99.

Gradiënttype 3: Afslaande, kalkrijke duinen

Beknopte beschrijving

Aan een afslaande kust ontstaan secundaire duinen over het algemeen door remobilisatie van al eerder op de kust afgezet duinzand. Afhankelijk van de mate van dynamiek is er in zekere mate sprake van zich landwaarts verplaatsende duinen en overstuiving achter de zeereep. Bij doorbraken door de zeereep ontstaan, afhankelijk van hoogte van de achterliggende valleien, washovers of secundaire sluffers met bijbehorende zoet-zoutgradiënten. Dit proces is echter in de vastelandsduinen in ieder geval de laatste 150 jaar onderdrukt. In het oude duinlandschap van de Hollandse kust (strandwallen) zijn wel fossiele wash-overs bekend. In de meest typische vorm bestaat het landschap uit series van paraboolduinen en bijbehorende uitgestoven valleien die vanaf de kust in omvang toenemen en eindigen in een binnenduintrand. Soms zijn ze aaneengegroeid tot kamduinen, maar er zijn ook gebieden waar de paraboolvorm minder dominant aanwezig of zelfs afwezig is. Van zee landinwaarts is er eerst sprake van een meerrijige reeks micro-paraboolduinen, met kleine natte duinvalleien daartussen. Open laagten hebben de neiging zich op de duur naar het strand toe te sluiten, zodat een zeereep met hoogten en laagten ontstaat. De huidige zeereep is echter een kunstmatige structuur. De zone met micro-parabolen wordt nogal eens landwaarts afgegrensd door grote vlakke duinvalleien, die gevormd zijn achter de in het middenduin aanwezige macro-parabolen of kamduinen. Deze bestaan ook weer uit meerdere reeksen met tussenliggende duinvalleien. Hierna begint het reliëfrijke binnenduin, eindigend in een doorgaans hoge binnenduintrand, van oorsprong een loopduinreeks maar vastgelegd en vaak ook verhoogd door langdurige aanplant. Tenslotte komt er soms nog een licht geaccidenteerde duinvlakte voor, die meestal ontstaan is door stuivend zand van de loopduinreeks. Er hoeft voor de vorming van dit type landschap overigens niet per se sprake te zijn van een terugtrekkende kust. Er zijn ook voorbeelden van secundaire verstuingen bij een stabiele kustlijn, de vorming van stuifkuilen in de zeereep is dan essentieel voor de gradiënt (voorbeeld: Bergen-Egmond). Volledige stabiliteit in de ontwikkeling van duinkusten is overigens zeldzaam. In een op zeer lange termijn afslaande (zich terugtrekkende) kust kunnen ook perioden (tientallen jaren) van stabiliteit of zelfs van (lichte) aangroei voorkomen. Dit kan onder meer samenhangen met het migreren van zandgolven langs de kust. Maar daaruit kan men niet concluderen dat er dus geen afslag nodig is om het achterliggende landschap met mobiele duinen te kunnen verklaren. Deze grootschalige duinmobiliteit is waarschijnlijk ontstaan in perioden met echte afslag.

Vegetatiegradiënt

De vegetatiegradiënt en de bijbehorende sturende processen worden schematisch weergegeven in Figuur 3. Embryonale duinen (H2110) komen alleen onder bijzondere omstandigheden voor, omdat ze meestal weer door winterstormen worden opgeruimd. De zone met micro-parabolen bestaat grotendeels uit mobiele Witte duinen (H2120). Op kleine schaal komen vooral op de lijzijde van de mobiele duinen Duindoornstruwelen (H2160) en kalkrijke vorm van Grijze duinen (H2130A) voor. In de secundaire duinvalleien achter deze micro-paraboolreeks komen afwisselend natte delen voor met vegetaties van de Knopbiesgemeenschap (9Ba4, behorend tot H2190B; zie hiervoor verder Nat Duin- en kustlandschap) of met Kruipwilgvegetaties (H2170), en droge delen met Duinpaardebloemgrasland (14Cb1, behorend tot H2130A).

De macro-paraboolduinreeksen of -indien lateraal samengegroeid- kamduinreeksen verplaatsen zich landwaarts (Gevers 1826) en vormen in hun kielzog nieuwe pioniervalleien met de associatie van Strandduizendguldenkruid en Krielparnassia (27Aa2, behorend tot H2190B). In de natste

delen kan ook open water (H2190A) met Kranswiervegetaties voorkomen (voor details over deze typen wordt verwezen naar het Nat Duin- en kustlandschap). Op de overgang naar de droge duinen komt de zeldzame heischrale vorm van Grijze duinen (H2130C) voor met de gemeenschap van Maanvaren en Vleugeltjesbloem. De duinenreeksen zelf dragen aan hun loefzijde en bovenop Witte duinen (H2120). Aan de lijzijde komt Duindoornstruweel (H2160) optimaal voor, profiterend van het steeds over de kamlijn stuivende verse, kalkrijke zand.

In de oudere, natte delen van de loopduinvlakte van de binnenduinen komt voornamelijk nat duinbos (H2180B) voor. Op de hogere delen vindt men een afwisseling van Grijze duinen (H2130A), met op de overgangen naar natte valleien het heischrale graslandtype (H2130C). Onder bijzondere omstandigheden kan ook Duinheide (H2150) of droog Duinbos (H2180A) voorkomen. Op de loopduinreeks zelf komen op de loefzijde zowel Kalkrijke als Kalkarme Grijze duinen voor (H2130A resp. B), de eerste ook in de vorm die gedomineerd wordt door Duinroosje. Omdat deze loopduinreeks nog regelmatig verstuipt is het voorkomen van droge duinheide hier niet waarschijnlijk. Op de top zouden zelfs nog Witte duinen (H2120) voor kunnen komen. Aan de binnenkant van de loopduinreeks komt het binnenduinrandbos (H2180C) tot ontwikkeling. Landwaarts van de loopduinreeks komen licht golvende duinvoetafzettingen voor, die vaak al eeuwenlang in agrarisch gebruik zijn. In de valleitjes is een grote kweldruk en kan onder langdurig verschralend gebruik Duinblauwgrasland (H6410) tot ontwikkeling zijn gekomen. Op de droge delen, de nollen, komt meestal een mozaïek van ontkalkt duingrasland (H2130B) en duinheide (H2150) voor.

Fauna

De combinatie van verschillende habitats (V1) is voor een groot aantal diersoorten van belang omdat deze verschillende functies vervullen (F1), waarbij vooral de (mozaïeken van) gestabiliseerde habitats in het middenduin zeer soortenrijk kunnen zijn. Dit is ook de zone waar het hoogste aantal typische diersoorten van het duingebied voorkomt, met name door de aanwezigheid van kale zandige plekken en zeer open vegetatietypen met een minder winderig, warm en droog microklimaat. Een van de belangrijkste voorwaarden voor het voorkomen van een grote verscheidenheid aan diersoorten is een fijnkorrelige heterogeniteit (V1a) binnen de gradiënt. Ook droge en natte duinbossen en de (voormalige) binnenduinrand met extensief agrarisch landgebruik zijn (of waren) waarschijnlijk vrij soortenrijk, maar deze terreinen zijn minder goed onderzocht en de hier aangetroffen diersoorten zijn vaak minder specifiek voor het kustduinlandschap.

Het Konijn is de belangrijkste 'ecosysteemingenieur' in het duin. De soort graaft, schilt bast van bomen en struiken en graast, en creëert daarmee een open, vaak kruidrijke vegetatie en (bij hoge dichtheden) open zandige plekken die tot een cyclische successie leiden (Wallage-Drees 1982, Drees 1989, 1992, 1998, Somers 2009). Lokaal zorgt de graaf- en loopactiviteit voor windverstuiving die kan leiden tot de vorming van stuifkuilen. Hierdoor komt zowel op zeer kleine als op grotere landschappelijke schaal vers, kalkrijk zand aan de oppervlakte. Bij een hoge konijnendichtheid is de graas- en graafdruk op de droge duinen dermate hoog dat een grofkorrelige mozaïekstructuur ontstaat met veel geomorfologische dynamiek en open habitats (V1b). Bij een lage dichtheid of afwezigheid van konijnen (en andere grazers) ontstaat ook een grofkorrelig mozaïek, maar dan van hoge, dichte habitats (V1b). De fluctuatie in de konijnenstand tussen vrij laag en vrij hoog resulteert in een fijnkorrelige mozaïekstructuur (V1a) en daarmee waarschijnlijk in een hoge diversiteit aan diersoorten. Hierbij moet worden opgemerkt dat verhoogde stikstofdepositie en een warmer en vochtiger klimaat de vegetatiegroei bevordert, waardoor er onder deze omstandigheden waarschijnlijk een hogere graasdruk nodig is om een afwisselende vegetatiestructuur te behouden. Bij de regulering van de konijnenstand speelt naast

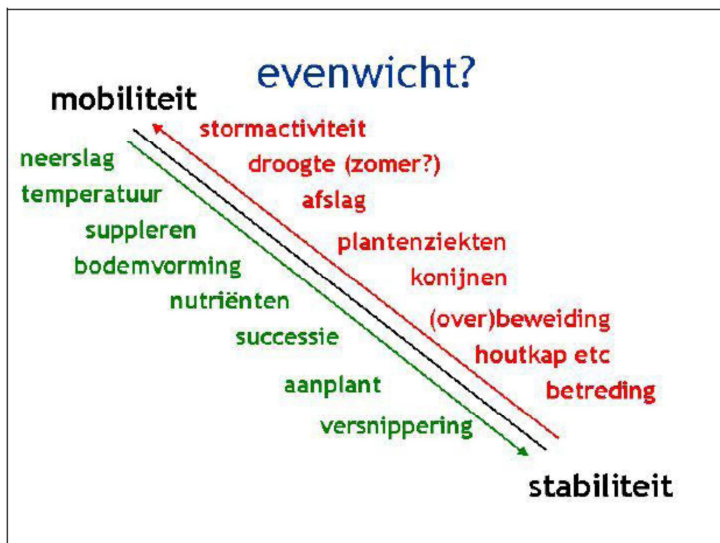
de ziektes myxomatose en RHD ook de Vos en andere predatoren een belangrijke rol, de laatste ook als predator van grondbroedende vogelsoorten (Langgemach & Bellebaum 2005).

Ook mieren kunnen lokaal zeer bepalend zijn voor de samenstelling van de vegetatie. In (half) ondergrondse nesten wordt vers bodemmateriaal naar de oppervlakte gebracht en daar gemengd met organisch materiaal en 'mierenbrood' dragende zaden van onder andere Viooltjes, Vleugeltjesbloem, Tijn en Veldbies. De voedselrijke, gebufferde bodemcondities op en rondom een mierennest kan lokaal rijke vegetaties opleveren (V1a). Dit effect is het grootst bij oppervlakkig verzuurde, van oorsprong kalkrijke duinbodems, bijvoorbeeld in het middenduin van het Renodunale district en op de vroom- en mientgronden van de deltaduinen en de Vastelandskust.

Vloedmerken en de daaruit voortkomende embryonale duinen (H2110) komen bij een afslaande kust niet langdurig voor, maar witte duinen (H2120) zijn belangrijk als broedplaats voor Graspiepers en voor typische pioniersoorten zoals Strandzandloopkever, Duinsabelsprinkhaan en de Kleine junikever. Deze laatste soort kan een zeer belangrijke prooi vormen voor insectivoren als de Grauwe Klauwier. De Kleine junikever maakt gebruik van verschillende habitats (F1), waarbij de larven leven van wortels van grassen en kruiden in zeer open vegetaties (met name dynamische Helmvegetaties in Witte duinen) en de volwassen dieren zachte bladeren van struiken eten, zoals wilgen.

De kruidenrijke grijze duinen (H2130A, B en C) bieden een geschikte habitat voor verschillende sprinkhaansoorten, zoals Blauwvleugelsprinkhaan en Knopsrietje en vrijwel alle typische dagvlindersoorten (onder andere parelmoervlinders, Heivlinder, Aardbeivlinder en Kommavlinder). De vroeg bloeiende Kruiwilgvegetaties (H2170) bieden in het voorjaar een zeer belangrijke voedselbron voor tal van bloembezoekende bijen-, vlinder- en vliegsoorten. Deze rol wordt later in het voorjaar en in de zomer overgenomen door soortenrijke vegetaties van kalkrijke duinvalleien, ruderaal vegetaties van de Slangenkruidassociatie en bloemrijke zomen. De meeste bloembezoekende diersoorten zijn voor hun voortplanting, nestbouw, overwintering of overige voedselbronnen echter afhankelijk van biotopen in het droge duin (F1). De Zandhagedis komt voor vanaf de witte en grijze duinen tot en met de binnenduinrand. Ook deze soort is gebonden aan een fijnkorrelige mozaïekstructuur (V1a) waarin tenminste een deel open zand aanwezig is (eiafzet locatie), een deel open vegetatie (opwarm- en foerageergebied) en een deel dichte vegetatie (schuilen en overwintering). Door natuurlijke successie verschuiven de meest geschikte locaties in de loop der jaren, maar bij voortgaande successie zal het duin uiteindelijk ongeschikt raken door het verdwijnen van open zand en lage open vegetatie (Wouters et al. 2011). De open grijze duinen vormen de belangrijkste habitat voor de Tapuit, die bij het foerageren gebonden is aan een zeer lage vegetatiestructuur en overgangen naar hogere grazige vegetatie (Van Oosten 2010), en vormen de landhabitat voor de Rugstreeppad. Deze laatste soort, als ook Heikikker en Zwervende pantserjuffer zijn voor hun voortplanting afhankelijk van de combinatie met ondiepe duinvalleien die alleen water houden in voorjaar en vroege zomer. Deze gradiënthabitats warmen snel op en worden niet bevolkt door vissen, waardoor er zeer weinig predatie optreedt. Op de zeer open, droogvallende oevervegetaties op de smalle gradiënt tussen droge duinen en natte duinvalleien (V3) komen karakteristieke loopkeversoorten voor zoals de Spiegelloopkever, *Elaphrus uliginosus* en *Blethisa multipunctata*. Deze soorten migreren mee met de waterspiegel. De Nauwe korfslak komt in de droge duinen vrijwel alleen voor in ruigtes, wilgenstruwelen en duindoornstruweel op een smalle gradiënt (V2) van droge duinen (Lg12) naar vochtige tot natte duinvalleien. Deze binding houdt waarschijnlijk verband met het voedsel dat bestaat uit schimmels en algen. De soort moet hierdoor continu onder vochtige omstandigheden leven, waarbij korte perioden van uitdroging of juist overstroming worden getolereerd. De Nauwe korfslak migreert waarschijnlijk op deze smalle gradiënt mee met de waterstand, waardoor de dichtheden op het meest gunstige deel van de gradiënt zeer hoog kunnen zijn (De Bruyne 2002).

Oudere duindoornstruwelen zijn een zeer belangrijke broed- en foerageerhabitat voor Nachtegaal.



Figuur 4: Sturende processen van het duinecosysteem. Groene as: factoren die een stabiliserende werking hebben; Rode as: factoren die een mobiliserende werking hebben (Bron: Arens et al. 2007b).

Sturende processen

Figuur 4 vat de sturende processen samen die een rol spelen in het duinecosysteem. Voor de Nederlandse situatie geldt dat de laatste eeuwen alle groene factoren domineren en de rode factoren minder belangrijk zijn geworden. Het systeem is daardoor van mobiel naar stabiel verschoven. In detail spelen daarbij de volgende processen een rol:

Morfodynamiek

De allesoverheersende voorwaarde voor het voorkomen en goed functioneren van dit type duingebied is dat de procesketen parabolisering vanuit de zeereep → micro-paraboolduinvorming → macro-paraboolduinvorming zich ongehinderd kan voordoen. In de Nederlandse situatie komt dit soort omstandigheden alleen voor aan een afslagkust, waarbij een enorme hoeveelheid zand in beweging kan komen doordat in het afslagklif een zandmassief ten prooi valt aan winderosie. Duinen worden mobiel wanneer Helm tenminste een deel van het jaar geheel met zand bedekt is, en remobilisatie van zand in de zeereep zorgt voor een overstuivingsgradiënt die de vorming van micro-parabolen op gang brengt. Door landwaartse verplaatsing van de kustlijn vindt overstuiving en 'reworking' van oudere bodems plaats. Hierdoor ontstaat het karakteristieke Dauwbraamlandschap (Doing 1988). Tot het midden van de 19e eeuw verplaatsten ook de mega-parabolen van het middenduin zich nog volop. De loopduinreeks aan de binnenduinrand was rond die tijd in ieder geval nog bedreigend, zoals uit historische bronnen blijkt (Doing Kraft 1955, Gevers 1826, Jelles 1968).

Hydrologie

Door kustafslag wordt de grondwaterlens aangevreten, waardoor het grondwaterpeil vooral in de zeewaartse valleien daalt. Hier vindt dus een natuurlijke verdroging plaats. Uit een voorstadium van Knobbies-vegetaties (9Ba4, behorend tot H2190B) kan zo het Duinpaardenbloemgrasland

(14Cb1, behorend tot H2130A) ontstaan. In het vroegere landschap was echter door de schaarse vegetatie de nuttige neerslag hoger dan in het huidige, waardoor ook de grondwaterstanden en de kweldruk naar de randen van het duinsysteem veel hoger waren dan tegenwoordig. Dit wordt verder in detail toegelicht in het Nat Duin- en kustlandschap.

Bodemvorming en successie

Een afname van stressfactoren vanaf het strand landinwaarts, en een toename van bodemvormende processen vanaf de zeereep landinwaarts is van groot belang (Jungerius & van der Meulen 1988). Overigens waren de stabiliserende processen (ontkalking, bodemvorming) in het weinig beïnvloede duin vroeger veel minder sterk dan tegenwoordig, terwijl de dynamische processen ten gevolge van bij voorbeeld wind, saltspray, verstuing en herbivorie veel sterker waren.

Standplaatscondities

Kenmerkend is de landinwaartse afname van dynamiek en toename van bodemvorming. Het strand heeft een dominante invloed van stuivend zand en overspoeling met zout water. Het grondwater is brak. In de zeeduinen is er geen directe invloed van overstroming met zeewater meer, behoudens bij zeldzame wash-overs, maar wel van saltspray, en het grondwater is daar zoet. Achter de zeereep neemt de dynamiek af en de bodemvorming toe. Bij een afslagkust reikt de invloed van stuivend zand veel verder landinwaarts dan bij een aangroekust. Wanneer de zeereep onderbroken is door sluffers of wash-overs kan dit ook gelden voor zout, maar waarschijnlijk is belangrijker dat door de grillig gevormde zeereep bij een natuurlijke afslagkust de met zout en zand beladen wind veel verder en krachtiger landinwaarts zijn invloed kan doen gelden, dan bij een kunstmatige hoge dijkvormige zeereep.

Door het op korte afstand voorkomen van grote hoogteverschillen en verschillen in inclinatie en expositie van hellingen, volgen de hierboven genoemde standplaatscondities niet alleen een (groskorrelige) landschappelijk gradiënt van de zeereep landinwaarts, maar ook een fijnmazige structuur binnen deze gradiënt. Deze verschillen worden nog versterkt door het geringe vochtvasthoudend vermogen van de bodem, waardoor kleine hoogteverschillen al snel leiden tot grote verschillen in vochthuishouding Dit maakt de duinen tot het meest fijnkorrelige, complexe Nederlandse landschap, wat een grote invloed heeft op de aanwezige fauna.

Knelpunten

Ingrepen in de geomorfologie: het op veiligheid en economische ontwikkelingen gerichte kustbeheer van de laatste eeuw heeft zeer sterk in het systeem ingegrepen. Ongeveer vanaf het midden van de 19e eeuw is men begonnen met het aanleggen en rechtekken van de zeereep. Hiermee verdween het proces van micro-paraboolduinvorming, en daarmee ook het doorgroeien daarvan tot macro-paraboolduinen en kamduinen richting middenduin. Tegelijk werden doorbraken van de zee in de buitenste valleien effectief voorkomen. Tegenwoordig vormen de suppleties een extra barrière voor dit proces, omdat de hierdoor ontstane “bermen” aan de duinvoet de zeereep beschermen tegen golfaanvallen, waardoor deze niet meer afslaat. Voor de Witte duinen (H2120) had dit tot gevolg dat open, zandige en soortenrijke helmvegetaties degradeerden tot gesloten, soortenarme helmvegetaties. Omdat men de duinen geschikt wilde maken voor land- en bosbouw, werden eerst de grote mobiele duinen ingeplant, en vanaf de tweede helft van de 20e eeuw werd het vastleggingsbeheer geïntensiveerd, waarbij vrijwel alle stuifkuilen werden vastgelegd. Bovendien zorgde de hoge en gesloten zeereep voor meer luwte in het achterliggende duin, waardoor de invloed van wind, zand en zout hier sterk afnam. Dit alles had een ver voortgeschreden successie tot gevolg, zelfs dicht bij zee. Kalkrijke Grijze duinen

(H2130A) degradeerden tot helm- en duinrietvegetaties of schoten door in een soortenarm duindoornstadium. Door hysteresis (er is meer energie nodig om een vastgelegd duin in beweging te brengen dan om een mobiel duin in beweging te houden) is het tegenwoordig zeer moeilijk om dynamiek weer te herstellen (Tsoar 2005, Arens et al. 2007b, Herrier et al. 2005). Bijkomend probleem is dat achterblijvende wortels tot een snelle herkolonisatie kunnen leiden (Arens et al. 2009).

Eutrofiëring en verzuring: na een periode met sterke verzuring door SO₂ ("zure regen episode") overheerst nu de stikstofproblematiek in de duinen. Grijs duinen zijn hiervoor zeer gevoelig (Remke et al. 2009a,b, Bobbink et al. 2010) en hoewel duinbegroeiingen met een hoge kalkbeschikbaarheid minder gevoelig zijn voor stikstof (Kooijman et al. 1998), is door een eeuw intensieve vastlegging bijna overal sprake van op zijn minst oppervlakkige ontkalking en een onnatuurlijk grote hoeveelheid organische stof in de bodemprofielen. Hierdoor is de gevoeligheid voor stikstof ook in de kalkrijke duinen sterk toegenomen. Door de vorming van algenmatten op kaal zand (Pluis & De Winder 1989, Pluis 1993) en een versnelde kolonisatie en successie zorgt depositie van stikstof ook indirect voor een versnelde vastlegging van stuivend zand.

Afname van herbivorie

Het aantal invloedrijke herbivore soorten van het duinsysteem is klein. De sterke afname van de konijnenstand ten gevolge van ziektes heeft vanaf ca. 1989 geleid tot een verdere afname van vroege successiestadia en versterking van de verruiging. Maar ook het wegvallen van het agropastorale gebruik vanaf ca. 1950 heeft aan de verruiging bijgedragen, en heeft daarnaast de sterke uitbreiding van invasieve exoten zoals de Amerikaanse vogelkers gefaciliteerd.

Ruimte

De kalkrijke, afslaanende duinen bevinden zich voor een groot deel langs de intensief gebruikte Hollandse kust, en daarom is gebrek aan ruimte een groot knelpunt bij het herstel van deze gradiënt. Bij het zoeken naar locaties voor herstel blijken andere functies vaak in de weg te liggen. Vaak blijven dan alleen suboptimale locaties over voor de uitvoering van herstelprojecten. Op de meeste plaatsen grenst het duingebied tegenwoordig direct aan de bewoonde of de intensief agrarisch gebruikte wereld. Dynamische processen voorbij deze grens zijn niet toegestaan. Ook herstel van kwelsituaties aan de binnenduinrand, al dan niet met duinbeken of duinrellen, is meestal alleen mogelijk ten koste van agrarische productiegrond. Ook de infrastructuur vormt een knelpunt. In de vorige eeuw werd de aanvankelijke zeer extensieve, op primitieve strand- en duinexploitatie gerichte, kustdwarse infrastructuur, steeds meer vervangen door kustlangse infrastructuur van wegen en leidingen. Door deze en andere obstakels (zoals infiltratiegebieden voor de drinkwatervoorziening) worden kustdwarse natuurlijke processen tegenwoordig gehinderd.

Land- en bosbouw

Vooraf in de vastelandsduinen nam eerst de landbouw en later de bosbouw, vaak op verlaten landbouwgrond, een grote vlucht nadat de mobiliteit was gestopt en de duinvalleien waren ontwaterd. De erfenis daarvan is bijna overal te merken in de vorm van doorgaans bemeste en geroerde bodems, (dennen)bossen, kunstmatige structuren (walleitjes, infrastructuur voor aan- en afvoer, en ontwatering) etc. Op de voormalige landbouwcomplexen komen nu allerlei degradatiestadia van duingraslanden en duindoornstruwelen voor. In verzuurde situaties kunnen dat soortenarme duinstruisgrasweiden (14Bb2) zijn of anders zeer soortenarme en monotone duinrietvelden.

Herstelmaatregelen gradiënt

Bij herstelprojecten moeten zo veel mogelijk de effecten van de groene factoren in Figuur 4 worden verminderd, en die van de rode versterkt. In detail zijn de volgende maatregelen mogelijk:

Herstel van natuurlijke kustprocessen

Dynamisch kustbeheer biedt op veel plaatsen mogelijkheden voor een min of meer spontaan herstel van de gradiënt (zie bijvoorbeeld [Arens 1999](#), [Arens et al. 2007a](#)). Met name op plaatsen waar enige afslag optreedt blijkt het proces van parabolisering weer op gang te komen, ook als dit gecombineerd wordt met (beperkt) suppleren. Een flexibele manier van suppleren, bij voorbeeld pas nadat enige afslag het zand in beweging heeft gebracht, zou daarom een zeer belangrijke aanpassing van het huidige kustbeleid kunnen zijn voor grootschalig herstel van de gradiënt. Op deze manier zou de noodzakelijke procesketen van kustafslag, micro-paraboolduinvorming etc. weer hersteld kunnen worden, waardoor de nieuwvorming van habitats weer op gang komt. Het 'Building with Nature' concept met zijn mega-suppleties is een recente ontwikkeling die de mogelijkheid biedt in te spelen op natuurlijke processen en daarmee grootschalig herstel te bespoedigen. Het idee daarachter is dat natuur ingezet kan worden ten behoeve van de veiligheid, en veiligheidsstrategieën benut kunnen worden voor natuur, terwijl tegelijkertijd wordt geanticipeerd op een stijgende zeespiegel. Door ruimte te bieden voor overstuivend zand kunnen ook de gebieden achter de zeereep langzaam in hoogte toenemen. Anderzijds staat dit concept op gespannen voet met het weer op gang brengen van de eerder genoemde, voor de afslagkust essentiële, procesketen. Daarom moeten de locaties voor zulke projecten met zorg worden uitgekozen, bij voorbeeld bij zeer smalle duingebieden, waarbij laterale effecten mede in beschouwing genomen moeten worden.

Herstel van geomorfologische processen in de duinen

Ruimte voor grootschalig herstel ontstaat wanneer de primaire waterkering landwaarts wordt verlegd, zodat in de micro-paraboolzone weer ruimte voor spontane ontwikkeling komt (voorbeeld: Noord-Holland boven het Noordzeekanaal). Ervaring wijst uit dat het verwijderen van helm op de zeereep tot een enorme toename van dynamiek en herstel van de gradiënt leidt. Het maken van kerven in de zeereep om zo de dynamiek weer op gang te helpen zou dit soort processen verder kunnen bespoedigen. Voor echt grootschalig herstel is het noodzakelijk ruimte te maken voor een vrije ontwikkeling, bijvoorbeeld door de (kustlangse) infrastructuur op te ruimen zodra daar mogelijkheden voor zijn. Achter de zeereep leidt het remobiliseren van in de 19^e eeuw vastgelegde parabool- en kamduinen tot een herstel dat in ieder geval een 15-tal jaren een aanmerkelijk verhoogde dynamiek oplevert (voorbeelden: Bruid van Haarlem en Verlaten Veld in Zuid-Kennemerland ([Arens et al. 2009](#)), of Lazaretduin in het Noordhollands Duinreservaat ([Arens & Slings 2012](#))). Op kleinere schaal kan het reactiveren van stuifkuilen de lichte overstuiving op omringende Grijze duinen herstellen. Hierdoor wordt verzuring bestreden en wordt door de hoge kalkbeschikbaarheid de vegetatie in de natuurlijke, fosfaatgelimiteerde toestand gehouden, waardoor ook extra stikstof uit de lucht weinig invloed heeft. Het op gang brengen van kleinschalige verstuiving kan het beste door niet spontaan vastgelegde windkuilen weer van begroeiing te ontdoen. Bij spontaan dichtgegroeide stuifkuilen is de vorm in evenwicht met de abiotiek en mag slechts een kortdurend effect verwacht worden. De voorkeur heeft hierbij het werken met handkracht aangezien machines grote schade kunnen toebrengen aan de omringende habitat.

Herstel van de hydrologie

Deze maatregel komt vooral ten goede aan natte duinvalleien en daarom wordt hiervoor verwezen naar het Nat Duinlandschap. Men dient zich echter wel te realiseren dat een deel van de ingrepen voor hydrologisch herstel in de droge duinen moeten plaatsvinden, zoals het verwijderen van

naaldbos. Dit kan ook tot herstel van dynamiek leiden (voorbeeld: Meeuwenlekken, Bergen N-H (Arens et al. 2007b)).

Intensivering van het beheer

Het instelling van veebegrazing in konijnloze perioden kan de achteruitgang van flora en –vooral– fauna vertragen. Dit kan konijnen faciliteren, maar de mate waarin hangt sterk af van het optreden van de konijnenziektes myxomatose en RHD. Daarnaast kan begrazing ook een negatief effect hebben op plant- en diersoorten die nog in het terrein aanwezig zijn. Er zijn zowel positieve als negatieve resultaten van begrazing op vogels en ongewervelde fauna bekend, waarbij blijkt dat een goede afstemming van het type begrazing, graasdruk en graasperiode niet eenvoudig is (Van Oosten et al. 2013). Een combinatie van begrazingsbeheer met andere ingrepen (redynamiseren, maaien, plaggen, etc.) is vrijwel altijd nodig om de gewenste beheerdoelstellingen te bereiken. Wil men deze doelen toch alleen met begrazing bereiken dan is de benodigde dichtheid dermate groot dat er negatieve effecten op vooral de fauna te verwachten zijn.

Omvormen van struwelen in graslanden

Door het terugdringen van hoge grassen en struweel, bij voorbeeld door intensivering van begrazing, neemt de aerodynamische ruwheid af waardoor de depositie vermindert, en neemt de nuttige neerslag toe waardoor de verdroging vermindert (Provoost et al. 2004). Alleen slecht ontwikkelde en weinig vitale struwelen in een begraasd duinlandschap komen in aanmerking voor omvorming. Omvorming van struweel kan machinaal of bij voorbeeld met geiten (drukbegrazing). Een voordeel van drukbegrazing met geiten is dat er open, stuivend zand ontstaat. Brandbare struwelen, zoals duindoorn, moeten zo snel mogelijk na een brand in begrazing genomen worden. Bij een aanvankelijk relatief hoge dichtheid, bijv. 20 GVE/100 ha jaarrond, wordt vergrassing tegengegaan en kunnen goed ontwikkelde duingraslanden ontstaan (Proot 2013).

Tegengaan interne versnippering

Door bos of hoog struweel geïsoleerde stukken open duin kunnen door het kappen van brede zonnige zomen weer met andere stukken verbonden worden.

Aandachtspunten

- Optimaal beheer voor de fauna in duinen houdt in de meeste gevallen herstel in van een fijnkorrelige mozaïekstructuur. Voor specifieke diersoorten die naast droge duinen ook habitats nodig hebben in natte duinen is het verstandig om de noodzakelijke herstelmaatregelen in natte en droge delen dicht bij elkaar uit te voeren.
- Bij het herstel van dynamiek moet het doel goed geformuleerd worden. Wanneer een gevarieerd duinlandschap met een hoge soortenrijkdom behouden of versterkt moet blijven (D1 of D2) dan is het (met enige regelmaat) herstellen van kleinschalige dynamiek in de vorm van kerven in de zeereep of reactivering van stuifkuilen effectief. De veranderingen in het duin als gevolg van grootschalige maatregelen kunnen voor veel dier- en plantensoorten funest zijn. Maar indien het landschap op grote schaal is verruigd en er geen soorten zijn die behouden moeten blijven, kunnen grootschaliger maatregelen worden uitgevoerd. Om dit te laten resulteren in een fijnkorrelig mozaïek is het wel van belang om lokaal duintoppen begroeid te laten, zodat er zand kan worden ingevangen en er geen afvlakking van het reliëf plaatsvindt.

Voorbeelden

Kop van Schouwen (parabolisering), tussen Egmond en Bergen (parabolisering en stuifkuilontwikkeling), Castricum-Wijk aan Zee (parabolisering), Kop van Goeree (parabolisering).

Literatuur

- Arens, S.M. 1999. Evaluatie Dynamisch Zeereepbeheer; vergelijking situatie 1988 en 1997. Rapport Arens Bureau voor Strand- en Duinonderzoek RAP99.01 in opdracht van Rijkswaterstaat, Dienst Weg- en Waterbouwkunde; 39 p. + bijlagen.
- Arens, S.M., M.A.M. Löffler & E.M. Nuijen 2007a. Evaluatie Dynamisch Kustbeheer Friese Waddeneilanden. Rapport Bureau voor Strand- en Duinonderzoek en Bureau Landwijzer in opdracht van Rijkswaterstaat Noord-Nederland. RAP2006.04.
- Arens, S.M., L. Geelen, H. van der Hagen & Q.L. Slings 2007b. Duurzame verstuing in de Hollandse duinen; kans, droom of nachtmerrie. Eindrapport fase 1. RAP2007.02 in opdracht van Waternet, DZH en PWN.
- Arens, S.M., L. Geelen, H. van der Hagen & Q.L. Slings 2009. Duurzame verstuing in de Hollandse Duinen; Kans, droom of nachtmerrie. Eindrapport Fase 2. Arens Bureau voor Strand- en Duinonderzoek, Waternet, nv PWN, Dunea, RAP2009.03.
- Arens, S.M. & Q.L. Slings 2012. PWN Verstuivingsprojecten 1999 – 2011. Arens BSDO Rap2012.01
- Beekman, F. 2007. De Kop van Schouwen onder het zand. Duizend jaar duinvorming en duingebruik op een Zeeuws eiland. Uitgeverij Matrijs.
- Bobbink, R., S. Braun, A. Nordin, S. Powe, K. Schütz, J. Strengbom, M. Weijters & H. Tomassen 2010. Review and revision of empirical critical loads and dose-response relationships Proceedings of an expert workshop, Noordwijkerhout, 23–25 June 2010. RIVM report 680359002, Bilthoven, 246 p.
- De Bruyne, R. 2002. De Nauwe korfslak *Vertigo angustior* in Nederland. Nederlandse Faunistische Mededelingen 16. pp. 11–20.
- Doing, H. 1988. Landschapsoecologie van de Nederlandse kust. Een landschapskartering op vegetatiekundige grondslag. St. Duinbehoud. Leiden.
- Doing Kraft, H. 1955. Historische gegevens over het duinlandschap, speciaal met het oog op de bossen en beplantingen. Scriptie Landbouwhogeschool. Wageningen.
- Drees, M. 1989. Konijnen als grazers. Duin 12: 156–158.
- Drees, M. 1992. Het Konijn en zijn relaties. Duin 15: 11–13.
- Drees, M. 1998. Langoor. Over konijnen en vegetatie in de duinen. Duin 21: 4–6.
- Gevers, D.T. 1826. Verhandeling over het toegangbaar maken van de duinvalleijen langs de kust van Holland.
- Herrier J.-L., Van Nieuwenhuysse, H., Deboeuf, C., Deruyter, S. & Leten, M. 2005. Sledgehammers, cranes and bulldozers: restoring dunes and marshes by removing buildings and soil. In Herrier J.-L., J. Mees, A. Salman, J. Seys, H. Van Nieuwenhuysse and I. Dobbelaere (eds): Proceedings 'Dunes and Estuaries 2005' – International Conference on Nature Restoration Practices in European Coastal Habitats, Koksijde, Belgium, 19–23 September 2005. VLIZ Special Publication 19, pp. 79–94.
- Jelles, J.G.G., 1968. Geschiedenis van beheer en gebruik van het Noordhollands Duinreservaat. ITBON meded. Nr. 87/1968.
- Jungerius, P.D. & F. van der Meulen 1988. Erosion processes in a dune landscape along the Dutch coast. *Catena* 15: 217–228.
- Kooijman, A., J. Dopheide, J. Sevink, I. Takken & J. 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: 511–26.
- Langgemach, T. & J. Bellebaum 2005. Predation and the conservation of ground-breeding birds in Germany. *Vogelwelt* 126: 259 – 298.

- Pluis, J. A. & De Winder, B. 1989. Spatial patterns in algae colonization of dune blowouts. *Catena* 16,499–506.
- Pluis, J.L.A. 1993. The role of algae in the spontaneous stabilization of blowouts. Proefschrift.
- Proot, A., 2013. Fire and grazing as a management method? The interaction effect of fire and grazing on vegetation in calcareous dune grassland. PWN rapport & VU Amsterdam
- Provoost, S., Ampe, C., Bonte, D., Cosyns, E. & Hoffmann, M. 2004. Ecology, management and monitoring of grey dunes in Flanders. *J. Coast. Conservat.* 10: 33–42
- Remke, E., E. Brouwer, A.M. Kooijman, I. Blindow, H. Esselink & J.G.M. Roelofs 2009a. Even low to medium nitrogen deposition impacts vegetation of dry, coastal dunes around the Baltic Sea. *Environmental Pollution* 157: 792–800.
- Remke, E., E. Brouwer, A.M. Kooijman, I. Blindow, H. Esselink & J.G.M. Roelofs 2009b. Low atmospheric nitrogen loads lead to grass encroachment in coastal dunes, but only on acid soils. *Ecosystems* 12: 1173–1188.
- Somers, N. 2009. Feeding facilitation, the hidden interaction in mammalian herbivore assemblages? A case-study on rabbits (*Oryctolagus cuniculus* L.) and large grazers. Ph.D. thesis Univ. Gent; 190 p.
- Tsoar, H. 2005. Sand dunes mobility and stability in relation to climate. *Physica A* 357: 50–56.
- Van Oosten, H. 2010. Knelpunten voor duinfauna: relaties met aantasting en beheer van duingraslanden. Rapport DKI nr. 2010/dk129-O. LNV, Directie Kennis en Innovatie, s-Gravenhage
- Van Oosten, H., A. Kooijman, Ch. van Turnhout, J. Dekker, A. van den Burg, M. Nijssen 2013. Begrazingsbeheer in relatie tot herstel van faunagemeenschappen in de duinen: eindrapportage 1e fase 2009–2011. Directie Agrokennis, Ministerie van Economische Zaken Rapport nr. 2013/OBN163-DK, Den Haag, 150 p.
- Wallage-Drees, M.B. 1982. Konijnen als duinbeheerders. *Duin* 5: 7–11.
- Wouters, B., M. Nijssen, G. Geerling, H. van Kleef, E. Remke & W. Verberk 2011. The effects of shifting vegetation mosaics on habitat suitability for coastal dune fauna—a case study on sand lizards (*Lacerta agilis*). *Journal of Coastal Conservation* 16: 89–99.

Gradiënttype 4: Afslaande, kalkarme duinen

Beknopte beschrijving

Verstuivingen zijn in het kalkarme landschap veel extremer geweest dan in het kalkrijke duin ten gevolge van de armoede aan mineralen en de daarmee samenhangende schaarsere begroeiing. Daardoor zijn eenmaal in beweging gekomen kalkarme duinen nauwelijks meer tegen te houden. Anderzijds gaan kalkarme duinen, als zij eenmaal zijn vastgelegd, moeilijker in verstuiving dan kalkrijke (vgl. ook het Nat Duin- en kustlandschap). Daardoor volgt hier op de zone met microparabolen in het middenduin een zone met macroloopduinen (wandelduinen). In de vastelandsduinen, zoals bij Schoorl, bewegen deze naar de binnenduinrand, maar op de Waddeneilanden draaien de loopduinen na het loskomen van het microparaboolstadium bij om kustlangs verder te migreren (Van Dieren 1934). In de meest typische vorm bestaat het landschap uit uitgestrekte uitgestoven valleien met mobiele loopduinen. Deze loopduinen kunnen paraboolkenmerken hebben, en eindigen ofwel in een binnenduinrand, zoals bij Schoorl, ofwel lopen ze verder naar de oostpunt, zoals op de Wadden. Vooral op de Waddeneilanden kunnen zeer grote parabool-achtige structuren voorkomen, maar doorgaans is loopduinvorm dominant. In de loopduin-baan komen grote deflatievalleien voor, soms met kopjesmorfologie. Afhankelijk van mate van historische kustafslag kunnen de deflatievalleien hoog liggen ten opzichte van het grondwater. Embryonale duinen (H2110) komen alleen incidenteel bij langdurige stormarme perioden voor.

De binnenduinrand wordt soms gevormd door een loopduinreeks, zoals bij Schoorl, soms door een langgerekte arm van een wandelduin, soms is de morfologie onduidelijk. Achter de binnenduinrand komt plaatselijk nog een licht golvende, langdurige extensief agrarisch gebruikte duinvlakte voor, ontstaan door overstuiving vanuit de binnenduinrand, waarin bijvoorbeeld Duinheiden (H2150) en Duinblauwgrasland (H6410) elkaar afwisselen. Soms ontspringt aan de hoge binnenduinrand een duinbron, die het begin vormt van een duinrel (te rekenen tot H3260A). Voorbeelden hiervoor zijn Hargergat, Schoorl en vroeger de Mient, Texel. Er hoeft niet per se sprake te zijn van een afslaande kust, er zijn ook voorbeelden waarbij de kustlijn op zijn plaats blijft en secundaire verstuivingen ontstaan. De vorming van stuifkuilen in de zeereep is dan essentieel (bij voorbeeld op Terschelling, paal 15-20 en Noordsvaarder).

Vegetatiegradiënt

De vegetatiegradiënt en de bijbehorende sturende processen worden schematisch weergegeven in Figuur 5. Embryonale duinen (H2110) komen alleen onder bijzondere omstandigheden voor, omdat ze meestal weer door winterstormen worden opgeruimd. De zone met micro-parabolen bestaat grotendeels uit mobiele Witte duinen (H2120). Op kleine schaal komen vooral op de lizijde van de mobiele duinen Duindoornstruwelen (H2160) en kalkrijke vorm van Grijze duinen (H2130A) voor. In de secundaire duinvalleien achter deze micro-paraboolreeks komen afwisselend natte delen voor met vegetaties van de Knopbiesgemeenschap (9Ba4, behorend tot H2190B) of met Kruiwilgvegetaties (H2170) (voor details zie Nat Duin- en kustlandschap). Op gestabiliseerde delen en aan de verdrogende rand van natte valleien komt Kraaihei (H2140) voor. Op de loopduinen van het middenduin beslaan de Witte duinen (H2120) een grote oppervlakte. De binnenduinrand is wat langer gestabiliseerd ("buurtbeplanting", Jelles 1968, Van Dieren 1934) en draagt daarom kalkmijdend duingrasland (H2130B), en mogelijk vanwege agrarisch gebruik ook Witte duinen (H2120). Aan de binnenduinrand kunnen bron- en duinrelsystemen voorkomen (te rekenen tot H3260A). De licht golvende binnenduingraslanden zullen oorspronkelijk een mix van extensief gebruikt duingrasland (Duinstruisgrasweide, 14Bb2, behorend tot H2130B) en

Duinheiden (H2150) hebben gedragen, in de valleitjes afgewisseld met bij voorbeeld Duinblauwgrasland (H6410).

Fauna

De combinatie van verschillende habitats (V1) is voor een groot aantal diersoorten van belang omdat deze verschillende functies vervullen (F1), waarbij vooral de (mozaïeken van) gestabiliseerde habitats in het middenduin zeer soortenrijk kunnen zijn. Dit is ook de zone waar het hoogste aantal typische diersoorten van het duingebied voorkomt, met name door de aanwezigheid van kale zandige plekken en zeer open vegetatietypen met een warm en droog microklimaat. Een van de belangrijkste voorwaarden voor het voorkomen van een grote verscheidenheid aan diersoorten is een fijnkorrelige heterogeniteit (V1a) binnen de gradiënt. Ook droge en natte duinbossen en de (voormalige) binnenduinrand met extensief agrarisch landgebruik zijn (of waren) waarschijnlijk vrij soortenrijk, maar deze terreinen zijn minder goed onderzocht en de hier aangetroffen diersoorten zijn vaak minder specifiek voor het kustduinlandschap.

Het Konijn is de belangrijkste 'ecosysteemingénieur' in het duin. De soort graaft, schilt bast van bomen en struiken en graast, en creëert daarmee een open, vaak kruidenrijke vegetatie en (bij hoge dichtheden) open zandige plekken die tot een cyclische successie leiden. Lokaal zorgt de graafactiviteit voor windverstuiving die kan leiden tot de vorming van stuifkuilen. Hierdoor komt zowel op zeer kleine als op grotere landschappelijke schaal vers, kalkrijker zand aan de oppervlakte. Bij een hoge konijnendichtheid is de graas- en graafdruk op de droge duinen dermate hoog dat een grofkorrelige mozaïekstructuur ontstaat met veel geomorfologische dynamiek en open habitats (V1b). Bij een lage dichtheid of afwezigheid van konijnen (en andere grazers) ontstaat een grofkorrelig mozaïek, maar dan van hoge, dichte habitats (V1b). Een konijnenstand die fluctueert tussen vrij laag en vrij hoog resulteert in een fijnkorrelige mozaïekstructuur (V1a) en daarmee waarschijnlijk in een hoge diversiteit aan diersoorten. Hierbij moet worden opgemerkt dat verhoogde stikstofdepositie, vooral in de primair kalkarme duinen, en een warmer en vochtiger klimaat de vegetatiegroei bevordert, waardoor er onder deze omstandigheden waarschijnlijk een hogere graasdruk nodig is om een afwisselende vegetatiestructuur te behouden. Bij de regulering van de konijnenstand speelt naast de ziektes myxomatose en RHD ook de Vos een belangrijke rol (maar deze ontbreekt op de Waddeneilanden) en ook als predator van grondbroedende vogelsoorten (Langgemach & Bellebaum 2005).

Ook mieren kunnen lokaal zeer bepalend zijn voor de samenstelling van de vegetatie. In (half) ondergrondse nesten wordt vers bodemmateriaal naar de oppervlakte gebracht en daar gemengd met organisch materiaal en 'mierenbrood' dragende zaden van onder andere Viooltjes, Vleugeltjesbloem, en Veldbies. De voedselrijke, gebufferde bodemcondities op en rondom een mierenest kan lokaal zeer rijke vegetaties opleveren (V1a). Dit effect is het grootste bij oppervlakkig verzuurde, van oorsprong kalkrijke duinbodems. In de sterk uitgeloopte kalkarme duinen op de Waddeneilanden is dit effect niet zo groot als in het Renodunale district, maar ook hier kan het omwoelen van de bodem lokaal tot een rijkere vegetatie leiden, zoals in zure Kraaiheidevegetaties (Van Wingerden et al. 2002).

Vloedmerken en de daaruit voortkomende embryonale duinen (H2110) komen bij een afslaannde kust niet voor, maar witte duinen (H2120) zijn belangrijk als broedplaats voor Eiders en voor typische pioniersoorten zoals Strandzandloopkever, Duinsabelsprinkhaan en de Kleine junikever. Deze laatste soort kan een zeer belangrijke prooi vormen voor insectivoren als de Grauwe Klauwier. De Kleine junikever maakt gebruik van verschillende habitats (F1), waarbij de larven leven van wortels van grassen en kruiden in zeer open vegetaties (met name dynamische Helmvegetaties in Witte duinen) en de volwassen dieren zachte bladeren van struweel eten, zoals wilgen.

De kruidenrijke grijze duinen (H2130A, B en C) bieden een geschikte habitat voor verschillende sprinkhaansoorten, zoals Blauwvleugelsprinkhaan en Knopsrietje en vrijwel alle typische dagvlindersoorten (onder andere parelmoervlinders, Heivlinder en Kommavlinder). De vroeg bloeiende Kruiwilgvegetaties (H2170) bieden in het voorjaar een zeer belangrijke voedselbron voor tal van bloembezoekende bijen-, vlinder- en vliegensoorten. De meeste bloembezoekende diersoorten zijn voor hun voortplanting, nestbouw, overwintering of overige voedselbronnen echter afhankelijk van biotopen in het droge duin (F1). De Zandhagedis komt voor vanaf de witte en grijze duinen tot en met de binnenduinrand. Ook deze soort is gebonden aan een fijnkorrelige mozaïekstructuur (V1a) waarin tenminste een deel open zand aanwezig is (eiazet locatie), een deel open vegetatie (opwarm- en foerageergebied) en een deel dichte vegetatie (schuilen en overwintering). Door natuurlijke successie verschuiven de meest geschikte locaties in de loop der jaren, maar bij voortgaande successie zal het duin uiteindelijk ongeschikt raken door het verdwijnen van open zand en lage open vegetatie (Wouters et al. 2011). De grijze duinen vormen daarnaast de belangrijkste broedhabitat voor de Tapuit en de landhabitat voor de Rugstreeppad. Deze laatste soort, als ook Heikikker en Zwervende pantserjuffer zijn voor hun voortplanting afhankelijk van de combinatie met ondiepe duinvalleien die alleen water houden in voorjaar en vroege zomer. Deze gradiënthabitats warmen snel op en worden niet bevolkt door vissen, waardoor er zeer weinig predatie optreedt. Op de zeer open, droogvallende oevervegetaties op de smalle gradiënt tussen droge duinen en natte duinvalleien (V3) komen karakteristieke loopkeversoorten voor zoals de Spiegelloopkever, *Elaphrus uliginosus* en *Blethisa multipunctata*. Deze soorten migreren mee met de waterspiegel.

Sturende processen

Morfodynamiek

De allesoverheersende voorwaarde voor het voorkomen en goed functioneren van dit type duingebied is dat de procesketen parabolisering vanuit de zeereep -> micro-paraboolduinvorming -> loopduinvorming zich ongehinderd kan voordoen. In de Nederlandse situatie komt dit soort omstandigheden alleen voor aan een afslagkust, waarbij een enorme hoeveelheid zand in beweging kan komen doordat in het afslagklif een zandmassief ten prooi valt aan winderosie. Duinen worden mobiel wanneer Helm tenminste een deel van het jaar geheel met zand bedekt is, en remobilisatie van zand in de zeereep zorgt voor een overstuivingsgradiënt die de vorming van micro-parabolen op gang brengt. Door het ontbreken van kalk leidt herverstuiving hier niet tot het dauwbraamlandschap, maar blijft het helmlandschap (H2120) overheersen. Omdat in de kalkarme duinen de kolonisatie van kaal zand door vegetatie slechts moeizaam verloopt ontstaat iets verder van zee de vrijwel vegetatieloze loopduinvorm, in plaats van de paraboolvorm, waar de armen ontstaan door interactie met vegetatie.

Hydrologie

Door kustafslag wordt de grondwaterlens aangevreten, waardoor het grondwaterpeil vooral in de zeewaartse valleien daalt. Hier vindt dus een natuurlijke verdroging plaats. Uit een voorstadium van Knobbies-vegetaties (9Ba4, behorend tot H2190B) kan zo Duinheide met Kraaihei (H2140) ontstaan.

Bodemvorming en successie

Een afname van stressfactoren vanaf het strand landinwaarts, en een toename van bodemvormende processen vanaf de zeereep landinwaarts is van groot belang (Jungerius & van der Meulen 1988). Overigens waren de stabiliserende processen (ontkalking, bodemvorming) in het weinig beïnvloede duin vroeger veel minder sterk dan tegenwoordig, terwijl de dynamische processen ten gevolge van bij voorbeeld wind, saltspray, verstuiving en herbivorie veel sterker

waren.

Standplaatscondities

De standplaatscondities zijn in dit gradiënttype goeddeels vergelijkbaar met gradiënttype 2, met als belangrijkste verschil dat bij een afslagkust de invloed van stuivend zand land veel verder landinwaarts reikt dan bij een aangroekust. Wanneer de zeereep onderbroken is door sluffers of wash-overs kan dit ook gelden voor de invloed van zout.

Knelpunten

Ingrepen in de geomorfologie: het op veiligheid en economische ontwikkelingen gerichte kustbeheer van de laatste eeuw heeft zeer sterk in het systeem ingegrepen. Ongeveer vanaf het midden van de 19e eeuw is men begonnen met het versterken en rechtekken van de zeereep (Van Dieren 1934). Hiermee verdween het proces van micro-paraboolduinvorming, en daarmee ook het doorgroeien daarvan tot macro-paraboolduinen en loopduinen richting middenduin. Tegelijk werden doorbraken van de zee in de buitenste valleien effectief voorkomen.

Tegenwoordig vormen de suppleties een extra barrière voor dit proces, omdat de hierdoor ontstane “bermen” aan de duinvoet de zeereep beschermen tegen golfaanvallen, waardoor deze niet meer afslaat. Voor de Witte duinen (H2120) had dit tot gevolg dat open, zandige en soortenrijke vegetaties degradeerden tot gesloten, soortenarme helmvegetaties. Een apart probleem voor de kalkarme kust wordt gevormd door suppleties met kalkrijk zand, waardoor bij een natuurlijker, open zeereep, kalkrijk zand op een kalkarm duingebied kan worden afgezet. Dit zou mogelijk tot verstoring van gevoelige habitattypen zoals H2130B kunnen leiden. Er zijn echter ook positieve effecten mogelijk (Ketner-Oostra 2006). Omdat men de duinen geschikt wilde maken voor land- en bosbouw, werden eerst de grote mobiele duinen ingeplant, en vanaf de tweede helft van de 20e eeuw werd het vastleggingsbeheer geïntensiveerd, waarbij vrijwel alle stuifkuilen werden vastgelegd. Bovendien zorgde de hoge en gesloten zeereep voor meer luwte in het achterliggende duin, waardoor de invloed van wind, zand en zout hier sterk afnam. Dit alles had een ver voortgeschreden successie tot gevolg, zelfs dicht bij zee. Jonge, kalkarme duingraslanden (H2130B) en jonge secundaire natte duinvalleien (H2190B) zijn hierdoor bijna helemaal verdwenen en vervangen door grotendeels niet kwalificerende vegetaties (romp- en zelfs degradatiegemeenschappen). Door hysteresis (er is meer energie nodig om een vastgelegd duin in beweging te brengen dan om een mobiel duin in beweging te houden) is het tegenwoordig zeer moeilijk om dynamiek weer te herstellen (Tsoar 2005, Arens et al. 2007b). Bijkomend probleem is dat achterblijvende wortels tot een snelle herkolonisatie kunnen leiden (Arens et al. 2009). Door eutrofiëring (zie hieronder) worden bovendien stabiliserende algenmatten gestimuleerd.

Eutrofiëring en verzuring: verzurende en vermestende depositie beïnvloedt het hele duinsysteem. Met name de kalkarme Grijze Duinen (H2130B) zijn hier zeer gevoelig voor (Remke et al. 2009a,b). Omdat het zand arm is aan ijzer wordt fosfaat weinig in de bodem gebonden en is de vegetatie vooral N-gelimiteerd. De kritische depositiewaarde is in 2012 naar beneden bijgesteld van 13,1 naar 10 kg N/ha/jr (Van Dobben et al. 2012). Omdat dergelijke “pre-industriële” waarden nergens nog bereikt worden, zijn er vrijwel geen goed ontwikkelde voorbeelden van dit habitattype in ons land overgebleven. Veel kalkarme duingraslanden zijn gedegradeerd tot “helmruigten” die niet kwalificeren als H2130B. Ook de schaarse stuifkuilen die nog ontstaan, hebben van de depositie te lijden. De stikstof bevordert de algengroei waardoor het kale zand al snel gestabiliseerd wordt en de successie versneld op gang komt. Indirect heeft deze aantasting ook effecten, namelijk via de hydrologie: door de gebiedsdekkende verzuuring neemt de

verdamping van de vegetatie toe waardoor verdroging optreedt en daarmee een verslechtering van de hydrologische condities in natte duinvalleien. Doordat fosfaat in kalkarme duinen vrij beschikbaar is, leidt verhoogde stikstofdepositie direct tot verhoogde biomassagroei en hiermee tot een grofkorreligere mozaïekstructuur (V1b) waarin minder (karakteristieke) diersoorten voorkomen dan in een fijnkorrelige mozaïek van habitats

Afname van herbivorie

Het aantal invloedrijke herbivore soorten van het duinsysteem is klein. De sterke afname van de konijnenstand ten gevolge van ziektes heeft vanaf ca. 1989 geleid tot een verdere afname van vroege successiestadia en versterking van de verruiging. Maar ook het wegvallen van het agropastorale gebruik vanaf ca. 1950 heeft aan de verruiging bijgedragen, en heeft daarnaast de sterke uitbreiding van invasieve exoten zoals de Rimpelroos gefaciliteerd.

Herstelmaatregelen gradiënt

Herstel van natuurlijke kustprocessen

Dynamisch kustbeheer biedt op veel plaatsen mogelijkheden voor een min of meer spontaan herstel van de gradiënt (zie bijvoorbeeld [Arens 1999](#), [Arens et al. 2007a](#)). Met name op plaatsen waar enige afslag optreedt blijkt het proces van parabolisering weer op gang te komen, ook als dit gecombineerd wordt met (beperkt) suppleren. Een flexibele manier van suppleren, bij voorbeeld pas nadat enige afslag het zand in beweging heeft gebracht, zou daarom een zeer belangrijke aanpassing van het huidige kustbeleid kunnen zijn voor grootschalig herstel van de gradiënt. Op deze manier zou de noodzakelijke procesketen van kustafslag, micro-paraboolduinvorming etc. weer hersteld kunnen worden, waardoor de nieuwvorming van habitats weer op gang komt. Het 'Building with Nature' concept met zijn mega-suppleties is een recente ontwikkeling die de mogelijkheid biedt in te spelen op natuurlijke processen en daarmee grootschalig herstel te bespoedigen. Het idee daarachter is dat natuur ingezet kan worden ten behoeve van de veiligheid, en veiligheidsstrategieën benut kunnen worden voor natuur, terwijl tegelijkertijd wordt geanticipeerd op een stijgende zeespiegel. Door ruimte te bieden voor overstuivend zand kunnen ook de gebieden achter de zeereep langzaam in hoogte toenemen. Anderzijds staat dit concept op gespannen voet met het weer op gang brengen van de eerder genoemde, voor de afslagkust essentiële, procesketen. Daarom moeten de locaties voor zulke projecten met zorg worden uitgekozen, bij voorbeeld bij zeer smalle duingebieden, waarbij laterale effecten mede in beschouwing genomen moeten worden.

Herstel van geomorfologische processen in de duinen

De verwachting is dat de hysteresis (er is meer energie nodig om een vastgelopen duin in beweging te krijgen dan om een bewegend duin in beweging te houden) hier nog groter is dan in gradiënttype 3, vanwege de stikstoflimitatie in de kalkarme duinen. Het is wel de verwachting dat eenmaal voluit mobiele duinen ook weer moeilijker begroeid zullen raken dan in de kalkrijke duinen, dus langer of makkelijker actief zouden kunnen blijven. Er is tot op heden nog maar één loopduin geremobiliseerd (op de grens van het Noordhollands Duinreservaat met de duinen bij Schoorl), maar de resultaten op Terschelling (paal 15–20) laten zien dat op grote schaal initiëren van verstuiwing door alleen maar een aantal jaren Helm van de zeereep af te schuiven tot goede resultaten kan leiden. Bij goed ontwikkelde H2130B zouden kleinschalige verstuiwingen op gang gebracht kunnen worden om deze zo te voorzien van een geringe hoeveelheid vers zand ([Ketner-Oostra 2006](#)). Ervaring met het reactiveren van stuifkuilen in de Schoorlse duinen heeft aangetoond dat slechts een beperkt deel van de gereactiveerde kuilen zonder nabehoor daadwerkelijk actief blijft ([Arens et al. 2006](#)). Gereactiveerde stuifkuilen blijven in de kalkarme duinen vermoedelijk korter actief dan in de kalkrijke. Het kappen van dennenbossen kan

gecombineerd worden met het weer op gang brengen van verstuing, hiertoe moet behalve de strooisellaag ook een fors deel van de wortelmat verwijderd worden (bijv. Baaknol, Schoorl). Dit kan ook tot (lokale) vernatting leiden, wat vervolgens weer een effect heeft op de voor een aantal diersoorten belangrijke (vaak smalle) geleidelijke overgang in valleien tussen natte en droge duinen.

Intensiveren van beheer

Grootschalige extensieve begrazing kan ingezet worden om de grote oppervlakten met helmruigten (gedegradeerde Buntgras-vegetaties, H2130B) aan te pakken. Met name de midden- en binnenduinen van de kalkarme duinen zijn gevoelig voor de opslag van bomen en struiken. Met handmatig kappen in combinatie met begrazing (bijvoorbeeld geiten of gehoede schapen) kan voorkomen worden dat kalkarme Grijze duinen (H2130B) of Duinheiden (H2150) op den duur dichtgroeien. Verjonging van al dan niet vergraste duinheide- of kraaiheibegroeiing kan door kleinschalig te plaggen of te chopperen.

Aandachtspunten

- Optimaal beheer voor de fauna in duinen houdt in de meeste gevallen herstel in van een fijnkorrelige mozaïekstructuur. Voor specifieke diersoorten die naast droge duinen ook habitats nodig hebben in natte duinen is het verstandig om de noodzakelijke herstelmaatregelen in natte en droge delen dicht bij elkaar uit te voeren.
- Bij het herstel van dynamiek moet het doel goed geformuleerd worden. Wanneer een gevarieerd duinlandschap met een hoge soortenrijkdom behouden of versterkt moet blijven (D1 of D2) dan is het (met enige regelmaat) herstellen van kleinschalige dynamiek in de vorm van kerven in de zeereep of reactivering van stuifkuilen effectief. De veranderingen in het duin als gevolg van grootschalige maatregelen kunnen voor veel diersoorten funest zijn. Maar indien het landschap op grote schaal is verruigd en er geen soorten zijn die behouden moeten blijven, kunnen grootschaliger maatregelen worden uitgevoerd. Om dit te laten resulteren in een fijnkorrelige mozaïek is het wel van belang om lokaal duintoppen begroeid te laten, zodat er zand kan worden ingevangen en er geen afvlakking van het reliëf plaatsvindt.
- Hoewel begrazing kan leiden tot een facilitatie van konijnen, hangt het herstel sterk af van de mate waarin konijnenziektes myxomatose en RHD nog optreden in een populatie. Daarnaast kan begrazing ook een negatief effect hebben op (gewenste) soorten planten en dieren die nog in het terrein aanwezig zijn. Er zijn zowel positieve als negatieve resultaten van begrazing op vogels en ongewervelde fauna bekend, waarbij blijkt dat een goede afstemming van het type begrazing, graasdruk en graasperiode niet eenvoudig is (Van Oosten et al. 2013). Een combinatie van begrazingsbeheer met andere ingrepen (redynamiseren, maaien, plaggen, etc.) is vrijwel altijd nodig om de gewenste beheerdoelstellingen te bereiken.

Voorbeelden

Texel, paal 10 (afslag en parabolisering), Terschelling Noordsvaarder (geen afslag situatie), Vlieland paal 49 (afslag en parabolisering), Vlieland paal 45-47 (afslag, stuifkuil en kerfontwikkeling), Terschelling, paal 15-20 (herstelproject zeereep met enorme ervaring dynamiek), Landerummerheide, Terschelling, Vallei van het Veen, Vlieland (begrazing)

Literatuur

- Arens, S.M. 1999. Evaluatie Dynamisch Zeereepbeheer; vergelijking situatie 1988 en 1997. Rapport Arens Bureau voor Strand- en Duinonderzoek RAP99.01 in opdracht van Rijkswaterstaat, Dienst Weg- en Waterbouwkunde; 39 p. + bijlagen.
- Arens, B., M. Witteveldt, F. Erinkveld & J. Kloppenburg 2006. Stuifkuilen in de Schoorlse Duinen. *Dijk en Duin*, 2006-2. Arens, S.M., M.A.M. Löffler & E.M. Nuijen, 2007a. Evaluatie Dynamisch Kustbeheer Friese Waddeneilanden. Rapport Bureau voor Strand- en Duinonderzoek en Bureau Landwijzer in opdracht van Rijkswaterstaat Noord-Nederland. RAP2006.04.
- Arens, S.M., L. Geelen, H. van der Hagen & Q.L. Slings 2007b. Duurzame verstuiving in de Hollandse duinen; kans, droom of nachtmerrie. Eindrapport fase 1. RAP2007.02 in opdracht van Waternet, DZH en PWN.
- Arens, S.M., L. Geelen, H. van der Hagen & Q.L. Slings 2009. Duurzame verstuiving in de Hollandse Duinen; Kans, droom of nachtmerrie. Eindrapport Fase 2. Arens Bureau voor Strand- en Duinonderzoek, Waternet, nv PWN, Dunea, RAP2009.03.
- Bobbink, R., S. Braun, A. Nordin, S. Powe, K. Schütz, J. Strengbom, M. Weijters & H. Tomassen, 2010. Review and revision of empirical critical loads and dose-response relationships Proceedings of an expert workshop, Noordwijkerhout, 23-25 June 2010. RIVM report 680359002, Bilthoven, 246 p.
- Jelles, J.G.G., 1968. Geschiedenis van beheer en gebruik van het Noordhollands Duinreservaat. ITBON meded. Nr. 87/1968.
- Jungerius P.D. & F. van der Meulen 1988. Erosion processes in an dune landscape along the Dutch coast. *Catena* 15: 217-228.
- Ketner-Oostra, R. 2006. Lichen-rich coastal and inland sand dunes (Corynephorion) in the Netherlands: vegetation dynamics and nature management. Proefschrift Wageningen University and Research Centre.
- 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., J. Dopheide, J. Sevink, I. Takken & J. Verstraten 1998. Nutrient limitations and their implications on the effects of atmospheric deposition in coastal dunes; lime-poor and limerich sites in the Netherlands. *Journal of Ecology* 86: 511-26.
- Langgemach, T. & J. Bellebaum 2005. Predation and the conservation of ground-breeding birds in Germany. *Vogelwelt* 126: 259 - 298.
- Löffler, M.A.M., C.C. de Leeuw, M.E. ten Haaf, S.K. Verbeek, A.P. Oost, A.P. Grootjans, E.J. Lammerts & R.M.K. Haring 2008. Eilanden natuurlijk. Natuurlijke dynamiek en veerkracht op de Waddeneilanden. Uitgave Waddenvereniging namens het Tij Geleerd. Het Grafische Huis, Groningen.
- Remke, E., E. Brouwer, A.M. Kooijman, I. Blindow, H. Esselink & J.G.M. Roelofs 2009. Even low to medium nitrogen deposition impacts vegetation of dry, coastal dunes around the Baltic Sea. *Environmental Pollution* 157: 792-800.
- Remke, E., E. Brouwer, A.M. Kooijman, I. Blindow, H. Esselink & J.G.M. Roelofs 2009. Low atmospheric nitrogen loads lead to grass encroachment in coastal dunes, but only on acid soils. *Ecosystems* 12: 1173-1188.
- Tsoar, H. 2005. Sand dunes mobility and stability in relation to climate. *Physica A* 357: 50-56.
- Van Dieren, J.W. 1934. Organogene Dünenbildung. Proefschrift Universiteit van Amsterdam, Den Haag; 304 p.
- Van Dobben, H.F., R. Bobbink, D. Bal & A. van Hinsberg 2012. Overzicht van kritische depositiewaarden voor stikstof, toegepast op habitattypen en leefgebieden van Natura 2000. Alterra rapport 2397; 73 p.

- Van Oosten, H. 2010. Knelpunten voor duinfauna: relaties met aantasting en beheer van duingraslanden. Rapport DKI nr. 2010/dk129-O. LNV, Directie Kennis en Innovatie, s-Gravenhage
- Van Oosten, H., A. Kooijman, Ch. van Turnhout, J. Dekker, A. van den Burg, M. Nijssen 2013. Begrazingsbeheer in relatie tot herstel van faunagemeenschappen in de duinen: eindrapportage 1e fase 2009–2011. Directie Agrokennis, Ministerie van Economische Zaken Rapport nr. 2013/OBN163-DK, Den Haag; 150 p.
- Van Wingerden, W.K.R.E., M. Nijssen, P.A. Slim, J. Burgers, R.J. M. van Kats, H.F. van Dobben, A.O. Noordam, G.F.P. Martakis, H. Esselink & G.A.J.M. Jagers op Akkerhuis 2002. Grazers in Vlielands duin: Evaluatie van runderbegrazing in duinvalleien op Vlieland; deel 2: onderzoek in 2001. Alterra, Wageningen.
- Wouters, B., M. Nijssen, G. Geerling, H. van Kleef, E. Remke & W. Verberk 2011. The effects of shifting vegetation mosaics on habitat suitability for coastal dune fauna—a case study on sand lizards (*Lacerta agilis*). *Journal of Coastal Conservation* 16: 89–99.

Gradiënttype 5: Afslaande, kalkrijke duinen: Zeedorpenlandschap

Beknopte beschrijving

Door eeuwenlang menselijk gebruik is het landschap van de kalkrijke afslagkust op sommige plaatsen in zo sterke mate beïnvloed, dat dit heeft geleid tot een specifiek landschap: het Zeedorpenlandschap (Doing 1964). De zeedorpen ontstonden waarschijnlijk in de 12^e eeuw nadat de grootste dynamiek van de eerste fase van vorming van de jonge duinen voorbij was.

Waarschijnlijk zochten de kust vissers luwe plaatsen uit met zowel een goede toegang tot het strand als tot het achterland. Na mogelijk aanvankelijke seizoensgebonden vestigingen (tijdens het groeiseizoen, om het stormseizoen te mijden) ontstonden in de relatief rustige periode vanaf de 13^e, 14^e eeuw permanente dorpjes. De hoofdbron van inkomsten was de kustvisserij, maar ook leverde het omringende dungebied de benodigde zaken als helm voor dakbedekking en het vlechten van touw, matten en manden ("Helmnering"), struiken voor de stook, plaggen om de mesthopen af te dekken, veldvruchten (Dauwbraam), eieren van meeuwen, eenden, wulpen en natuurlijk konijnen (De Wit 2008, Zwaan 1986). Ook werd het duin gebruikt voor begrazing met kleine kuddes geiten en schapen, maar ook koeien en lokaal paarden, die nodig waren om de zware bomschuiten hoog op het strand te trekken.

In perioden met slechte visvangst of in tijden van oorlog of Duinkerker kapers op de kust (Scholtens 1968), werd het duin noodgedwongen zwaar geëxploiteerd en vond er een ware roofofbouw plaats. Een heel moeilijke periode moet ook de tweede fase in de Jonge Duinvorming rond de 15^e en 16^e eeuw geweest zijn, toen de stormachtigheid sterk toenam. Om huis en haard, en misschien ook wel belangrijke graasgronden te beschermen, voorkwamen de dorpsbewoners door helmaanplant dat er bovenwinds van het dorp mobiele duinen ontstonden. Daarom ontbreken ter hoogte van de zeedorpen ("zeedorpenwig") de macro-parabolen van het middenduin die zich in deze perioden van de kust afsnoerden. In latere roofofbouwperioden werd het duin zo intensief gebruikt dat macroparabolen zelfs werden omgevormd tot (vegetatieloze) loopduinen (Blijdenstein & Brants 1892). De duinen vlak rondom het dorp werden permanent zwaar beïnvloed. De micro-paraboolvorm, die verderop overheerst, maakt hier plaats voor het "chaotisch windkuilenlandschap" (Doing 1988). Omdat het lopen met zware lasten in draagmanden zeer vermoeiend was (Blijdenstein & Brants 1892) in het destijds zeer zandige en dynamische landschap, ontstond een gradiënt van afnemende menselijke invloed vanuit het dorp landinwaarts. Die invloed reikte wel 3 – 4 kilometer ver (Gevers 1826, Zwaan 1986).

Door kustafslag zijn plaatselijk grote delen van dit zeedorpenlandschap in zee verdwenen, zoals vermoedelijk ter hoogte van Katwijk en Noordwijk, maar ook bij Egmond. Daardoor is de geschetste zonering niet overal nog even duidelijk terug te vinden. Het geschetste gebruik hield in het begin van de 20^e eeuw grotendeels op. De badcultuur werd nu de voornaamste bron van inkomsten. De duinen werden nog voornamelijk gebruikt voor de teelt van duinpiepers, op zogenaamde landjes. Dit gebruik vindt men nu nog steeds bij Egmond en, in mindere mate, bij Zandvoort.

Vegetatiegradiënt

De vegetatiegradiënt en de bijbehorende sturende processen worden schematisch weergegeven in Figuur 6. In het Zeedorpenlandschap ontbreken embryonale duinen (H2110). Biestarwegras is zeer gevoelig voor betreding, en het drukke strandgebruik destijds door de visserij, nu door recreatie, voorkomt de vestiging. De zone met micro-parabolen is ter hoogte van de zeedorpen vervangen door een chaotisch windkuilenlandschap. Door het vele verkeer tussen dorp en strand bleven de lage delen van de buitenste duinenreeks permanent vegetatievrij. En in deze laagten

werden bij langdurig stormweer de vissersboten getrokken, zodat zij veilig waren voor de branding ("schuitengaten"). Uit veel oude prenten en schilderijen, vooral 17^e eeuwse, blijkt dat de kust ter hoogte van de dorpen enigszins baai­vormig ingestulpt was (Giepmans et al. 2004). Het windkuilenlandschap bestond grotendeels uit sterk stuivende duinen. Het waren vooral stuifkuilen, maar er konden ook door menselijk gebruik mobiele duinen ontstaan. Deze kunnen gerekend worden tot het habitat Witte duinen (H2120), met in hun kielzog kleine, in dit landschap doorgaans kuil­vormige Natte duinvalleien (H2190B). Duindoornstruwelen (H2160) en Grijs­e duinen (H2130A) ontbraken in deze zone, vooral door de grote en permanente dynamiek, maar ook door het kappen van de struiken voor stook.

In de duinen vlak achter het zeedorp komen in de zeedorpen­wig lage duintjes en valleitjes voor (kopjesduinen of nollen). Door beweiding en bemesting met zee- en strandafval ("visgrom") hebben deze in de loop der tijd een grasland­profiel gekregen. Hier komen de speciale zeedorpen­typen van de kalkrijke Grijs­e duinen (H2130A) voor, de Kegelsilene­associatie (14Ca2) en de Associatie van Wondklaver en Nachtsilene (14Cb2). Door de, bij de dorpen nog versterkte, kustafslag en ontwatering zijn de valleitjes hier meestal droog, maar mogelijk kwam in de laagste delen de Associatie van Harlekijn en Ratelaar (16Ab2, geen habitatype) voor.

In het middenduin, op een afstand van zo'n 1,5 - 2,5 km kwam onder invloed van roo­fbouw (Blijdenstein & Brants 1892) het alleen onder sterke en permanente menselijke invloed mogelijke kalkrijke loopduin voor, in ieder geval bij Egmond, Wijk aan Zee en Zandvoort. Deze mobiele duinen waren in tijden van roo­fbouw geheel vegetatieloos, maar in tijden van goede visvangst vermoedelijk begroeid met helm. In mobiele periodes vond aan de loefzijde vorming van pionierduinvalleien plaats door uitstui­ving tot aan het grondwater. Successie zal hier weinig kans gekregen hebben, zodat hier vermoedelijk uitsluitend pioniervegetaties voorkwamen (Associatie van Strandduizendguldenkruid en Krielparnassia, 27Aa2, te rekenen tot H2190B).

Landwaarts van deze loopduinen die mogelijk een formidabele hindernis voor het menselijk verkeer vormden, kan in de losgepakte, kalkrijke depositiezone Duindoorn misschien wel ontsnapt zijn aan het kappen, vooral in tijden van economische voorspoed (H2160). Ook in de afgelegen valleien van de loopduinreeks die hier de binnenduinrand vormde zou de successie voorbij het pionierstadium kunnen zijn gekomen, en zou de hoger gestructureerde Knopbies­associatie (9Ba4, H2190B) zich hebben kunnen ontwikkelen. In droge delen van deze vlakte kwamen waarschijnlijk duingraslanden van het zeedorpen­type voor (H2130A), maar op de hoge binnenduinrand zelf zouden, vooral later toen de zeedorpen­invloed al minder werd, duinroosvelden tot ontwikkeling kunnen zijn gekomen, die overigens nog tot H2130A te rekenen zijn. In ieder geval zien wij tegenwoordig in deze buitenste invloedsschil van het dorp bij de meeste zeedorpen min of meer uitgestrekte duinroosvelden.

Aan de lijzijde van de loopduinreeks van de binnenduinrand neemt de invloed van de bewoners van de dorpen van de duinkant weer toe. De depositiezone van deze duinenreeks vormen in principe de optimale habitat voor Duindoorn (H2160), maar of de bewoners van de duinkant die ongemoeid hebben gelaten valt te betwijfelen. De golvende binnenduinvlakte werd zeker agrarisch gebruikt door de duinkan­ters. Mogelijk bestonden de droge nollen uit een afwisseling van meer kalkminnende en op ont­kalking wijzende duingraslanden (Associatie van Wondklaver en Nachtsilene [14Cb2] en Duin-Struis­gras­associatie [14Bb2], de laatste te rekenen tot H2130B), terwijl in de valleitjes onder invloed van sterke binnenduinrand­kwel de knopbies­associatie (9Ba4) of een cultuurvariant daarvan zal zijn voorgekomen (H2190B). Ook bestaat hier de kans op duinbronnen, die duinbeekjes voeden (te rekenen tot H3260A), maar deze beken zijn waarschijnlijk al vrij spoedig vergraven tot duinrellen.

Fauna

De combinatie van verschillende habitats (V1) is voor een groot aantal diersoorten van belang omdat deze verschillende functies vervullen (F1), waarbij vooral de (mozaïeken van) gestabiliseerde habitats in het middenduin zeer soortenrijk kunnen zijn. Dit is ook de zone waar het hoogste aantal typische diersoorten van het duingebied voorkomt, met name door de aanwezigheid van kale zandige plekken en zeer open vegetatietypen met een warm en droog microklimaat. Een van de belangrijkste voorwaarden voor het voorkomen van een grote verscheidenheid aan diersoorten is een fijnkorrelige heterogeniteit (V1a) binnen de gradiënt. Deze verscheidenheid is rondom de zeedorpen door de ‘rommelige’ antropogene invloed nog sterker dan in andere duingebieden.

Het Konijn en mierenkolonies – de belangrijkste ‘ecosysteemingenieurs’ in het duin (zie andere gradiëntentypen van de droge duinen) – kwamen vroeger in het zeedorpenlandschap waarschijnlijk in lagere dichtheden voor, zowel door stroperij als door het intensieve gebruik van de duinen. Echter, de menselijke activiteit – inclusief sterk in druk wisselende begrazing met vee – leverde waarschijnlijk minstens zoveel variatie en dynamiek op.

Vloedmerken en de daaruit voortkomende embryonale duinen (H2110) komen bij een afslaande kust niet voor, maar witte duinen (H2120) zijn belangrijk als broedplaats voor Graspiepers en voor typische pioniersoorten zoals Strandzandloopkever, Duinsabelsprinkhaan en de Kleine junikever. Deze laatste soort kan een zeer belangrijke prooi vormen voor insectivoren als de Grauwe Klauwier. De Kleine junikever maakt gebruik van verschillende habitats (F1), waarbij de larven leven van wortels van grassen en kruiden in zeer open vegetaties (met name dynamische Helmvegetaties in Witte duinen) en de volwassen dieren zachte bladeren van struiken eten, zoals wilgen.

De kruidenrijke grijze duinen (H2130A, B en C) bieden een geschikte habitat voor verschillende sprinkhaansoorten, zoals Blauwvleugelsprinkhaan en Knopsrietje en vrijwel alle typische dagvlindersoorten (onder andere parelmoervlinders, Heivlinder en Kommavlinder). De vroeg bloeiende Kruiwilg (in H2170) biedt in het voorjaar een zeer belangrijke voedselbron voor tal van bloembezoekende bijen-, vlinder- en vliegensoorten. Deze rol wordt later in het voorjaar en in de zomer overgenomen door soortenrijke vegetaties van kalkrijke duinvalleien. De meeste bloembezoekende diersoorten zijn voor hun voortplanting, nestbouw, overwintering of overige voedselbronnen echter afhankelijk van biotopen in het droge duin (F1). De Zandhagedis komt voor vanaf de witte en grijze duinen tot en met de binnenduinrand. Ook deze soort is gebonden aan een fijnkorrelige mozaïekstructuur (V1a) waarin tenminste een deel open zand aanwezig is (eiafzet locatie), een deel open vegetatie (opwarm- en foerageergebied) en een deel dichte vegetatie (schuilen en overwintering). Door natuurlijke successie verschuiven de meest geschikte locaties in de loop der jaren, maar bij voortgaande successie zal het duin uiteindelijk ongeschikt raken door het verdwijnen van open zand en lage open vegetatie (Wouters et al. 2011). De grijze duinen vormen daarnaast de belangrijkste broedhabitat voor de Tapuit en de landhabitat voor de Rugstreeppad.

Enkele diersoorten zijn (momenteel) vrijwel exclusief gebonden aan het zeedorpenlandschap. Het betreft o.a. de Oorsilene-uil die als waardplant Oorsilene heeft, en de Kustbehangersbij waarvan de larven gevoerd worden met pollen en nectar van Aardaker. Ook de spinnenfauna van het Zeedorpenlandschap is zeer specifiek (Bonte 2006). Kenmerkend voor de zeedorpen en de omringende duinen was vroeger de Kuifleeuwerik.

Sturende processen

Morfodynamiek

De allesoverheersende voorwaarde voor het voorkomen en goed functioneren van dit type duingebied is dat de procesketen parabolisering vanuit de zeereep -> mico-

paraboolduinvorming -> macro-paraboolduinvorming zich ongehinderd kan voordoen. In de Nederlandse situatie komt dit soort omstandigheden alleen voor aan een afslagkust, waarbij een enorme hoeveelheid zand in beweging kan komen doordat in het afslagklif een zandmassief ten prooi valt aan winderosie. Duinen worden mobiel wanneer Helm tenminste een deel van het jaar geheel met zand bedekt is, en remobilisatie van zand in de zeereep zorgt voor een overstuivingsgradiënt die de vorming van micro-parabolen op gang brengt. Door landwaartse verplaatsing van de kustlijn vindt overstuiving en 'reworking' van oudere bodems plaats. Hierdoor ontstaat het karakteristieke Dauwbraamlandschap (Doing 1988). Het Zeedorpenlandschap is een door menselijk gebruik omgevormd Dauwbraamlandschap. Tot het midden van de 19e eeuw verplaatsten ook de mega-parabolen van het middenduin zich nog volop. De loopduinreeks aan de binnenduinrand was rond die tijd in ieder geval nog bedreigend, zoals uit historische bronnen blijkt (Doing Kraft 1955, Gevers 1826, Jelles 1968).

Hydrologie

Door kustafslag wordt de grondwaterlens aangevreten, waardoor het grondwaterpeil vooral in de zeewaartse valleien daalt. Hier vindt dus een natuurlijke verdroging plaats. Uit een voorstadium van Knobbies-vegetaties (9Ba4, behorend tot H2190B) kan zo het Duinpaardenbloemgrasland (14Cb1, behorend tot H2130A) ontstaan. In het vroegere landschap was echter door de schaarse vegetatie de nuttige neerslag hoger dan in het huidige, waardoor ook de grondwaterstanden en de kweldruk naar de randen van het duinsysteem veel hoger waren dan tegenwoordig.

Bodemvorming en successie

Een afname van stressfactoren vanaf het strand landinwaarts, en een toename van bodemvormende processen vanaf de zeereep landinwaarts is van groot belang (Jungerius & van der Meulen 1988). Overigens waren de stabiliserende processen (ontkalking, bodemvorming) in het weinig beïnvloede duin vroeger veel minder sterk dan tegenwoordig, terwijl de dynamische processen ten gevolge van bij voorbeeld wind, saltspray, verstuiving en herbivorie veel sterker waren. De graslanden van het Zeedorpenlandschap hebben een afwijkende bodem (zie onder) (Bij 't Vuur 1993, Slings 1994).

Invloed van de mens

In het zeedorpenlandschap is de mens de factor die het verschil heeft gemaakt, middels vele directe en indirecte, grootschalige en kleinschalige invloeden. Een directe grootschalige invloed is er door de vorming van de zeedorpenwig op de opbouw van het landschap. Ook de duinvormen zelf zijn beïnvloed, bijvoorbeeld door degradatie (overbegrazing, vegetatie verwijderen), waardoor "azonale duintypen" voorkomen (loopduinen in de kalkrijke duinen), en al bestaande duinvormen zijn aangetast (chaotisch stuifkuilenlandschap gesuperponeerd op de paraboolduinen). Er zijn effecten op de hydrologie, bijvoorbeeld verdroging van valleien door ontwatering (duinrellen afwaterend op zee). Ook de bodemvorming wordt beïnvloed, bijvoorbeeld het ontstaan van azonale bodems (Mull-humus in A-horizon zeedorpengraslanden door combinatie van overstuiving en intrapping door vee; Slings 1994). Op het laagste niveau is er een effect op de vegetatiesamenstelling met veel soorten van kalkgraslanden.

Standplaatscondities

Ook nabij de zeedorpen bepalen kustprocessen, geomorfologische processen en hydrologische processen het grondpatroon en de biotische ontwikkelingsmogelijkheden van het landschap. Maar wat deze gradiënt bijzonder maakt is de eeuwenlange dominante menselijke invloed in een kalkrijk milieu. De standplaatscondities zijn hierdoor ook duidelijk beïnvloed. In het chaotisch windkuilenlandschap hebben de mariene elementen altijd een veel grotere invloed gehad, door

veelvuldige betreding en daardoor open blijven van de strand – duinovergangen. Mede hierdoor is de afwisseling van hellingexposities en daarmee de diversiteit aan standplaatsen op dezelfde oppervlakte hier veel groter dan in het veel minder beïnvloede micro–parabolenlandschap. Natte valleien hadden hier meer de vorm van kuilen, met korte droog – nat gradiënten, terwijl in het middenduin de door macro–parabolen gevormde, uitgestrekte vlakke duinvalleien ontbreken. In plaats daarvan zijn hier meer onregelmatige valleien met een afwisseling van lage duintjes en kleine valleitjes te vinden, waarschijnlijk veroorzaakt door herhaalde kleinschalige verstuiving als gevolg van langdurige beweiding (Doing 1988). Hier wordt de diversiteit van standplaatsen dus bepaald door een grote afwisseling van exposities en korte droog–nat gradiënten. De bekende zeedorpengraslanden, in optimale vorm trouwens veeleer een afwisseling van stuivende plekken, pioniervegetaties en meer gesloten graslanden, hebben door het “vertrappingseffect” een azonale Mull–humus, waar Moder–humus de normale vorm is in Renodunale graslanden. Deze zeedorpen–humus heeft een hogere pH, is kalkrijk, bruiner van kleur en luchtiger en beter vochtvasthoudend dan Moder–humus (Bij 't Vuur 1993, Slings 1994, Bakker 1989). Door bemesting met visgrom, met name dicht bij het dorp en als gevolg van beweiding is vermoedelijk het fosfaatgehalte verhoogd. Een indirect bewijs hiervoor is de talrijkheid en de soortenrijkdom van vlinderbloemigen, die voor hun stikstoffixatie veel fosfaat nodig hebben. Door ontkalking kunnen op grote afstand van de dorpen, waar de menselijke invloed minder was, gradiënten in zuurgraad aanwezig zijn geweest. De verhoogde fosfaatstatus hield echter in dat een graslandstadium zonder die invloed maar kort kon duren en snel doorschoot in een struweelstadium. Vermoedelijk zijn deze pH–gradiënten daarom botanisch zelden mooi ontwikkeld geweest.

Knelpunten

Ingrepen in de geomorfologie

Het op veiligheid en economische ontwikkelingen gerichte kustbeheer van de laatste eeuw heeft zeer sterk in het systeem ingegrepen. Ongeveer vanaf het midden van de 19e eeuw is men begonnen met het aanleggen en rechtekken van de zeereep. Tegelijk werden doorbraken van de zee in de buitenste valleien effectief voorkomen. Tegenwoordig vormen de suppleties een extra barrière voor dit proces, omdat de hierdoor ontstane “bermen” aan de duinvoet de zeereep beschermen tegen golfaanvallen, waardoor deze niet meer afslaat. Voor de Witte duinen (H2120) had dit tot gevolg dat open, zandige en soortenrijke helmvegetaties degradeerden tot gesloten, soortenarme helmvegetaties. Omdat men de duinen geschikt wilde maken voor land- en bosbouw, werden eerst de grote mobiele duinen ingeplant, en vanaf de tweede helft van de 20e eeuw werd het vastleggingsbeheer geïntensiveerd, waarbij vrijwel alle stuifkuilen werden vastgelegd. Bovendien zorgde de hoge en gesloten zeereep voor meer luwte in het achterliggende duin, waardoor de invloed van wind, zand en zout hier sterk afnam. Dit alles had een ver voortgeschreden successie tot gevolg, zelfs dicht bij zee. Kalkrijke Grijze duinen (H2130A) degradeerden tot helm- en duinrietvegetaties of schoten door in een soortenarm duindoorn- of ligusterstadium. Door hysteresis (er is meer energie nodig om een vastgelegd duin in beweging te brengen dan om een mobiel duin in beweging te houden) is het tegenwoordig zeer moeilijk om dynamiek weer te herstellen (Tsoar 2005, Arens et al. 2007). Bijkomend probleem is dat achterblijvende wortels tot een snelle herkolonisatie kunnen leiden (Arens et al. 2009).

Wegvallen van het zeedorpengebruik

Het stoppen van beweiding, bemesting met visgrom, kappen van struiken, en trekken van helm, leidde tot een reeks van gekoppelde bodem- en vegetatieveranderingen. Na het beëindigen van het gebruik verzuurden de graslanden snel als gevolg van verminderde overstuiving met kalkrijk

zand en het wegvallen van het intrappen van schelpen door mens en vee. Mull-humus werd Moder-humus, en het calciumfosfaat uit de oorspronkelijke Mull-humus ging in oplossing. De aaneengesloten ligusterstruwelen rondom de zeedorpen zijn te beschouwen als een degradatiestadium van voormalige zeedorpengraslanden, dat tot ontwikkeling kwam door de verhoogde beschikbaarheid van fosfaat en het staken van de begrazing. Voorwaarde voor ligusterstruweel is wel een ongeroerde duinbodem met een hoge indringingsweerstand, vaak een voormalige, inmiddels verdroogde duinvallei. Indien niet aan deze voorwaarden voldaan wordt, ontstaat doorgaans een –eveneens zeer fosfaatbehoefstig– duindoornstruweel. In de luwte van de kunstmatige zeereep kunnen dergelijke struwelen ook doorschieten naar opgaande vlierstruwelen of ratelpopulierenbosjes. Door de hoge verdamping van de dichte (Liguster)struwelen en verruigde graslanden vermindert de nuttige neerslag, en daalt de grondwaterstand, met verdroging en verdere verzuiging als gevolg.

Eutrofiëring en verzuring

Na een periode met sterke verzuring door SO₂ (“zure regen episode”) overheerst nu de stikstofproblematiek in de duinen. Grijze duinen zijn hiervoor zeer gevoelig (Remke et al. 2009a,b; Bobbink et al. 2010) en hoewel duinbegroeiingen met een hoge kalkbeschikbaarheid minder gevoelig zijn voor stikstof (Kooijman et al. 1998) is door een eeuw intensieve vastlegging en het wegvallen van het zeedorpengebruik bijna overal sprake van op zijn minst oppervlakkige ontkalking en een onnatuurlijk grote hoeveelheid organische stof in de bodemprofielen. Hierdoor is de gevoeligheid voor stikstof ook in de kalkrijke duinen sterk toegenomen. Door de vorming van algenmatten op kaal zand en een versnelde kolonisatie en successie (Pluis 1993) zorgt depositie van stikstof ook indirect voor een versnelde vastlegging van stuivend zand. Doordat fosfaat vrij beschikbaar is, leidt verhoogde stikstofdepositie direct tot verhoogde biomassagroei en hiermee tot een grofkorreligere mozaïekstructuur (V1b) waarin minder (karakteristieke) diersoorten voorkomen dan in een fijnkorrelige mozaïek van habitats.

Herstelmaatregelen gradiënt

Voor de duinen rondom de zeedorpen gelden in het algemeen dezelfde herstelmaatregelen als bij de kalkrijke afslagkust (gradiënttype 3). Specifiek voor het zeedorpenlandschap worden de volgende maatregelen genoemd:

Herstel van begrazing

Een vanuit het dorp afnemende graasdruk zou ideaal zijn, en de begrazing zou idealiter de hele voormalige gebruiksgradiënt moeten omvatten. Deze graasgradiënt ontstaat doorgaans vanzelf omdat de laatste resten van de voedsel- en eiwitrijke zeedorpengraslanden nog dicht bij het dorp aanwezig zijn. Het aanleggen van een drinkpoel of plaatsen van een zoutliksteen zo dicht mogelijk tegen het dorp aan kan hierbij ook helpen. Langdurige ervaring met begrazing rondom Wijk aan Zee geeft aan dat een lage graasdruk (3,5 GVE/100 ha) in voorjaar en zomer en een hogere graasdruk (17 GVE/100 ha) in herfst en winter tot een toename van kwaliteit en een ruimtelijke uitbreiding van H2130A, de zeedorpen-vorm van de kalkrijke Grijze duinen leidt (Van den Bos 2007). Hierbij moet worden opgemerkt dat er zowel positieve als negatieve resultaten van begrazing op vogels en ongewervelde fauna bekend zijn, waarbij blijkt dat een goede afstemming van het type begrazing, graasdruk en graasperiode niet eenvoudig is (Van Oosten et al. 2013). Effecten van begrazing in het zeedorpenlandschap lijken echter zowel voor de vegetatie als voor de fauna gemiddeld beter uit te pakken dan in andere duinlandschappen.

Herstel van het stuivende karakter

Dit blijkt tot dusverre het moeilijkst te realiseren. Mogelijk kan facilitatie door hernieuwd

ingevoerde begrazing het herstel van de konijnenstand bespoedigen, hoewel in de duinen dicht bij de zeedorpen de stand door intensieve stroperij altijd laag was. Een goede konijnenstand is een belangrijke voorwaarde voor het ontstaan van spontane windkuilen. Ook het vee zelf zorgt wel voor nieuwe kleinschalige verstuingen, maar op een veel te kleine schaal om de graslanden overal van voldoende kalkrijk zand te voorzien. Het op gang brengen van kleinschalige verstuingen kan het beste door niet spontaan vastgelegde windkuilen weer van begroeiing te ontdoen. Bij spontaan dichtgegroeide stuifkuilen is de vorm in evenwicht met de abiotiek en mag slechts een kortdurend effect verwacht worden. De voorkeur heeft hierbij het werken met handkracht aangezien machines grote schade kunnen toebrengen aan het omringende habitat.

Omvormen van struwelen in graslanden

Door het terugdringen van hoge grassen en struweel neemt de aërodynamische ruwheid af waardoor de depositie vermindert, en neemt de nuttige neerslag toe waardoor de verdroging vermindert. Alleen slecht ontwikkelde en weinig vitale struwelen in een begraasd Zeedorpenlandschap komen in aanmerking voor omvorming. Omvorming van struweel moet machinaal gebeuren, of door middel van lokale drukkbegrazing met geiten. Voordeel daarvan is dat er open, stuivend zand ontstaat.

Weer in gebruik nemen van duinlandjes

Dit zou dan moeten gebeuren met uitsluitend natuurdoelstelling, inclusief één- en tweejarige braak. Juist de braakliggende akkers kunnen uiterst rijk aan plantensoorten zijn. Zij zijn bovendien van groot belang voor insecten, muizen en vogels.

Aandachtspunten

- Optimaal beheer voor de fauna in duinen houdt in de meeste gevallen herstel in van een fijnkorrelige mozaïekstructuur. Voor specifieke diersoorten die naast droge duinen ook habitats nodig hebben in natte duinen is het verstandig om de noodzakelijke herstelmaatregelen in natte en droge delen dicht bij elkaar uit te voeren.

Voorbeelden

Duinen rondom Egmond aan Zee, duinen rondom Wijk aan Zee, duinen rondom Zandvoort.

Literatuur

Arens, S.M., L. Geelen, H. van der Hagen & Q.L. Slings 2007. Duurzame verstuing in de Hollandse duinen; kans, droom of nachtmerrie. Eindrapport fase 1. RAP2007.02 in opdracht van Waternet, DZH en PWN.

Arens, S.M., L. Geelen, H. van der Hagen & Q.L. Slings 2009. Duurzame verstuing in de Hollandse Duinen; Kans, droom of nachtmerrie. Eindrapport Fase 2. Arens Bureau voor Strand- en Duinonderzoek, Waternet, nv PWN, Dunea, RAP2009.03.

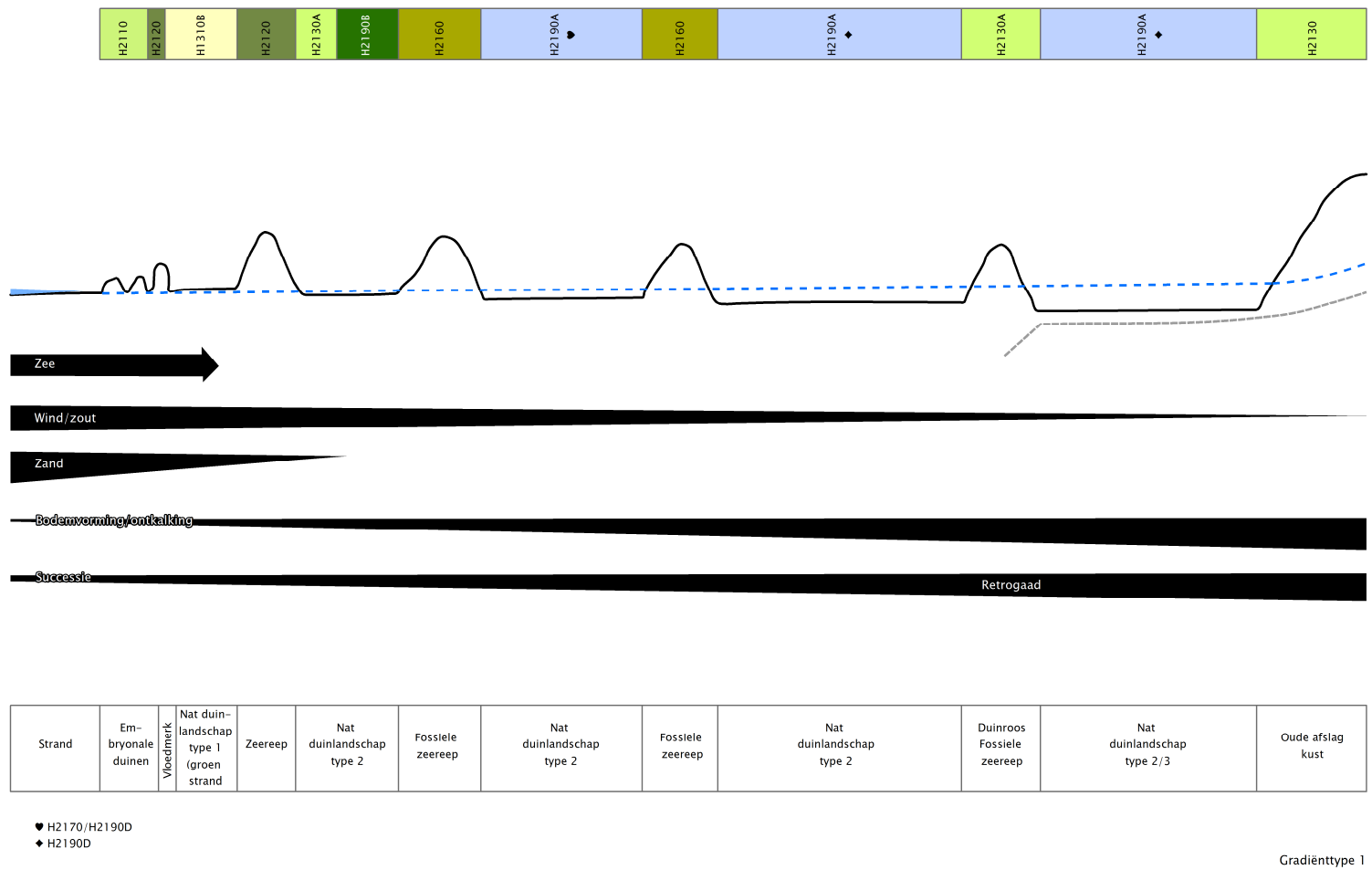
Bakker, J.P. 1989. Nature management by grazing and cutting. Kluwer, Dordrecht.

Bobbink, R., S. Braun, A. Nordin, S. Powe, K. Schütz, J. Strengbom, M. Weijters & H. Tomassen 2010. Review and revision of empirical critical loads and dose-response relationships Proceedings of an expert workshop, Noordwijkerhout, 23-25 June 2010. RIVM report 680359002, Bilthoven; 246 p.

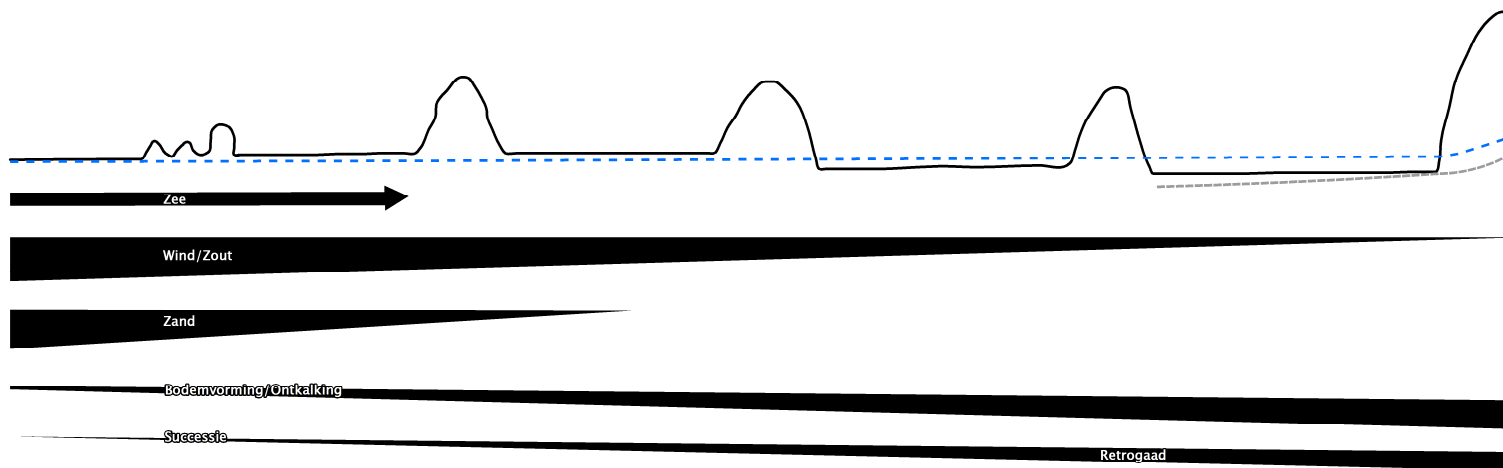
Bonte, D. 2006. Spinnen van mosduinen en duingraslanden in de duinen van Nederland. Nieuwsbrief Spined 21.

- Bij 't Vuur, K. 1993. Een bodemkundig en micromorfologisch onderzoek naar de vegetatiesuccessie van duingrasland naar duinstruweel in het Noordhollands Duinreservaat. Scriptie RU Amsterdam
- Blijdenstein, A.J., Brants, L.R. 1892. De boschbeplanting op de Nederlandse zeeduinen. Tijdschr. Ned. Heidemaatschappij (4)
- De Wit, A. 2008. Leven, werken en geloven in zeevarende gemeenschappen. Diss. Amsterdam.
- Doing, H. 1964. Vegetatie. Suppl. 2 in: Recreatie en natuurbescherming in het Noordhollands Duinreservaat. Itbon meded. Nr 69/c.
- Doing, H., 1988. Landschapsoecologie van de Nederlandse kust. St. Duinbehoud. Leiden.
- Doing Kraft, H. 1955. Historische gegevens over het duinlandschap, speciaal met het oog op de bossen en beplantingen. Scriptie Landbouwhogeschool. Wageningen.
- Gevers, D.T. 1826. Verhandeling over het toegangbaar maken van de duinvalleijen langs de kust van Holland. Mij ter bevordering Landbouw, Amsterdam.
- Giepmans, S.E., A. Kos & R. van 't Zelfde 2004. Hollandse stranden in de Gouden Eeuw. Katwijks Museum, Katwijk.
- Kooijman, A., J. Dopheide, J. Sevink, I Takken & J. 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: 511–26.
- Pluis, J.L.A. 1993. The role of algae in the spontaneous stabilization of blowouts. Proefschrift.
- Jelles, J.G.G., 1968. Geschiedenis van beheer en gebruik van het Noordhollands Duinreservaat. ITBON meded. Nr. 87/1968.
- Jungerius, P.D. & F. van der Meulen 1988. The development of dune blowouts, as measured with erosion pins and sequential air photos. *Catena* 16: 369–376.
- Remke, E., E. Brouwer, A.M. Kooijman, I. Blindow, H. Esselink & J.G.M. Roelofs 2009a. Even low to medium nitrogen deposition impacts vegetation of dry, coastal dunes around the Baltic Sea. *Environmental Pollution* 157: 792–800.
- Remke, E., E. Brouwer, A.M. Kooijman, I. Blindow, H. Esselink & J.G.M. Roelofs 2009b. Low atmospheric nitrogen loads lead to grass encroachment in coastal dunes, but only on acid soils. *Ecosystems* 12: 1173–1188.
- Scholtens, H.J.J. 1968. Uit het verleden van Midden-Kennemerland. Herdrukken van zeldzame en belangrijke werken op het gebied der Nederlandse topografie. Arnhem.
- Slings, Q.L. 1994. De kalkgraslanden van de duinen. *De Levende Natuur* 95: 120–130.
- Tsoar, H. 2005. Sand dunes mobility and stability in relation to climate. *Physica A* 357: 50–56.
- Van den Bos, M. 2007. Evaluatie 15 jaar runderbegrazing in het zeedorpenlandschap ten noorden van Wijk aan Zee. Bestudering van de effecten van begrazing op de kenmerkende zeedorpenvegetaties en de structuur van de vegetatie. Rapport PWN, van Hall Larenstein.
- Van Oosten, H. 2010. Knelpunten voor duinfauna: relaties met aantasting en beheer van duingraslanden. Rapport DKI nr. 2010/dk129-O. LNV, Directie Kennis en Innovatie, s-Gravenhage
- Van Oosten, H., A. Kooijman, Ch. van Turnhout, J. Dekker, A. van den Burg, M. Nijssen 2013. Begrazingsbeheer in relatie tot herstel van faunagemeenschappen in de duinen: eindrapportage 1e fase 2009–2011. Directie Agro-kennis, Ministerie van Economische Zaken Rapport nr. 2013/OBN163-DK, Den Haag; 150 p.
- Wouters, B., M. Nijssen, G. Geerling, H. van Kleef, E. Remke & W. Verberk 2011. The effects of shifting vegetation mosaics on habitat suitability for coastal dune fauna—a case study on sand lizards (*Lacerta agilis*). *Journal Coastal Conservation* 16: 89–99.
- Westhoff, V., Bakker, P.A., van Leeuwen, C.G. & van der Voo, E.E. 1970. Wilde planten. Flora en vegetatie in onze natuurgebieden. Deel 1. De plantengroei van onze duinen.
- De Raeve, F. 1989. Landschap en beheer van de duinen: mag "natuur" ooit weer eens natuur worden?, In Hermy, M., Natuurbeheer. Marc Van der Wiele, Brugge: pp. 125–144.

- Provoost, S., Hoffmann, M., Bonte, D., Leten, M. 2004. Landschap en beheer van de kustduinen. In: Hermy, M. De Blust, G. & Sloopmaekers, M., Natuurbeheer. Davidsfonds, Leuven: 265–306.
- Provoost, S., Jones, M., Laurence, M., Edmondson, S. E. 2011. Changes in landscape and vegetation of coastal dunes in northwest Europe: a review. *Journal of Coastal Conservation* 15: 207–226.
- Zwaan, G.J. 1986. De geschiedenis van Egmond aan Zee. In: Werkgroep Duin & Kust: Zeedorpenlandschap in Noord-Holland. Stichting Duinbehoud.



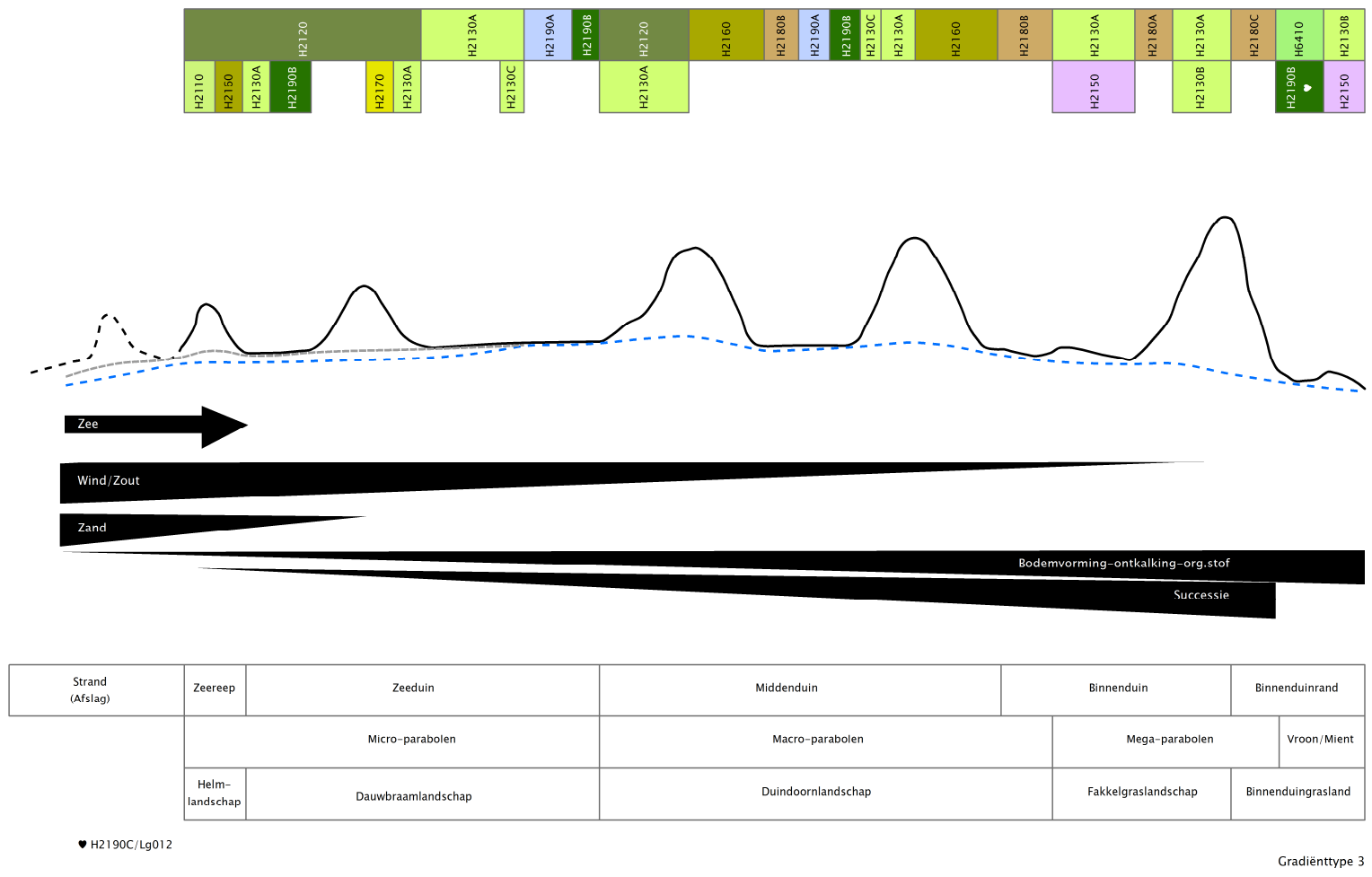
Figuur 1: Gradiënttype 1, aangroeiende, kalkrijke duinen. Legenda in Figuur 7.



Strand	Embryonale duinen	Vloedmerk	Nat duinlandschap type 1 (groen strand)	Zeereep	Nat duinlandschap type 2	Fossiele zeereep	Nat duinlandschap type 3	Fossiele zeereep	Nat duinlandschap type 3 (duinen met (kruip)wielg)	Oude kust
--------	-------------------	-----------	---	---------	--------------------------	------------------	--------------------------	------------------	--	-----------

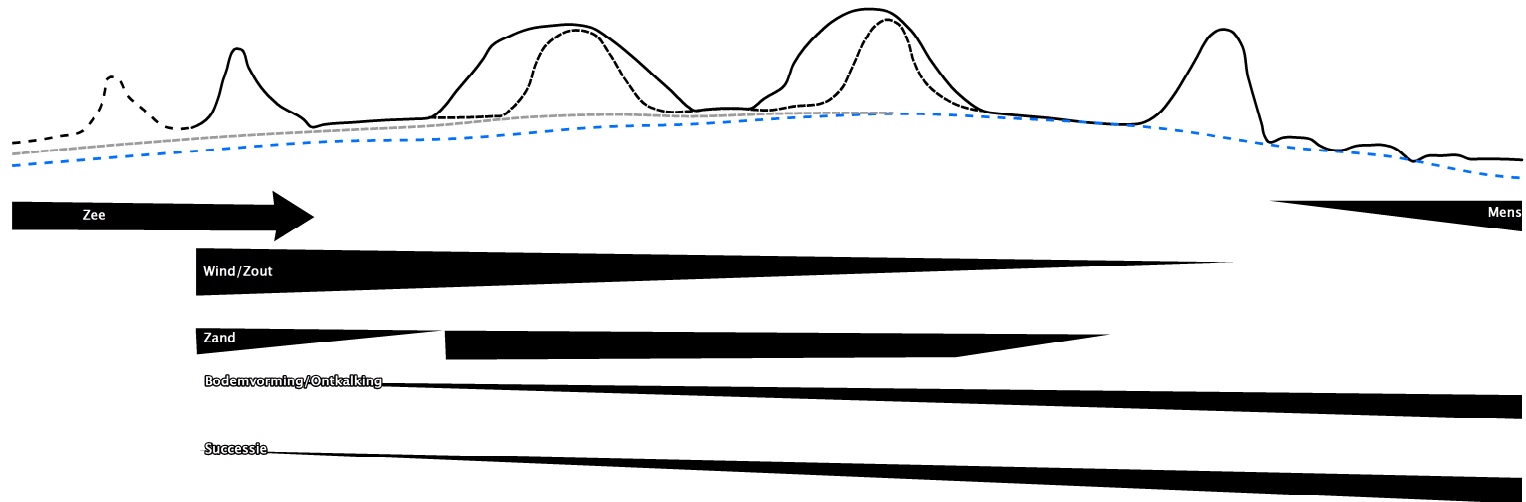
- ♥ H2130B
- ♦ H2150/H2160
- ♣ H2170
- ♠ H2130A
- H2190A/H2190B

Gradiënttype 2



Figuur 2: Gradiënttype 2, aangroeiende, kalkarme duinen. Legenda in Figuur 7.

Figuur 3: Gradiënttype 3, afslaande, kalkrijke duinen. Legenda in Figuur 7.

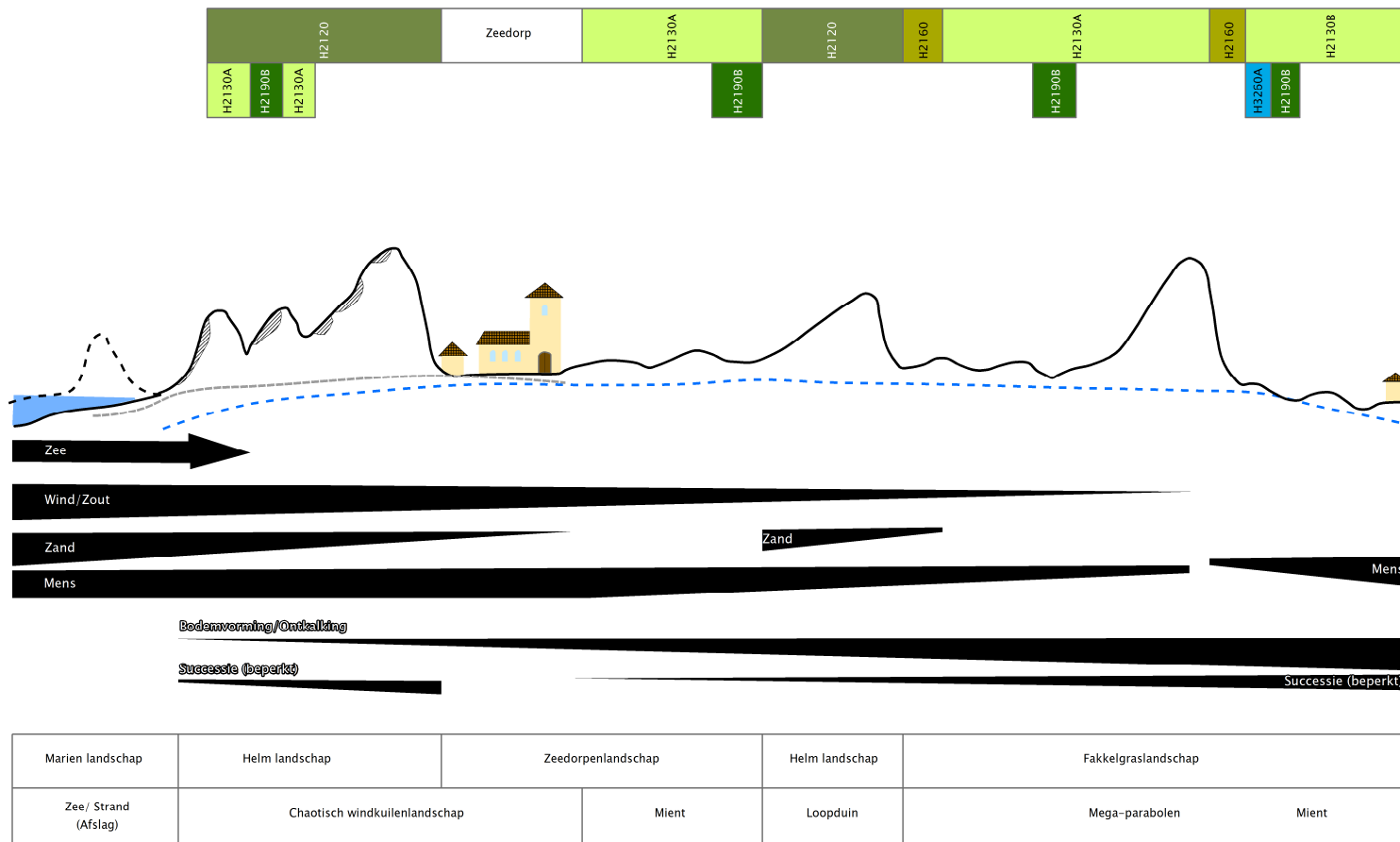


Strand (Afslag)	Micro-parabolen	Migrerende wandelduinen
-----------------	-----------------	-------------------------

Loopduinreeks	Extensieve cultuurgronden miede/ mient
---------------	--

♥ H2130C

Gradiënttype 4





























Gradiënttype 5

Figuur 5: Gradiënttype 4, afslaande, kalkarme duinen. Legenda in Figuur 7.

Figuur 6: Gradiënttype 5, zeedorpenlandschap. Legenda in Figuur 7.

Legenda Duinen droog

	H1310B	Zilte pionierbegroeiing (zeevetmuur)
	H2110	Embryonale duinen
	H2120	Witte duinen
	H2130	Grijze duinen
	H2130A	Grijze duinen (kalkrijk)
	H2130B	Grijze duinen (kalkarm)
	H2130C	Grijze duinen (heischraal)
	H2140	Duinheiden met kraaihei
	H2150	Duinheiden met struikhei
	H2160	Duindoornstruwelen
	H2170	Kruipwilgstruwelen
	H2180A	Duinbossen (droog)
	H2180B	Duinbossen (vochtig)
	H2180C	Duinbossen (binnenduinrand)
	H2190A	Vochtige duinvalleien (open water)
	H2190B	Vochtige duinvalleien (kalkrijk)
	H2190C	Vochtige duinvalleien (ontkalkt)
	H2190D	Vochtige duinvalleien (hoge moerasplanten)
	H6410	Blauwgraslanden
	H3260A	Beken en rivieren met waterplanten (waterranonkels)
		Maaveld
		Loopduinen (Afslag kalkarm)
		Grondwaterstand
		Grondwater voor kustuitbreiding (Aangroei/ Zeedorp)
		Grondwater voor afslag (Afslag)
		Windkuilen (Zeedorp)

Lg012 Zoom, mantel en droog struweel van de duinen

Figuur 7: Legenda Droog Duinlandschap