

Veranderingen van de mos- en licheenvegetatie in de droge duinen van Terschelling sinds 1970. II. Microklimaat

Rita Ketner-Oostra

Vergelijkend microklimaatonderzoek in het Buntgrasduin op Terschelling

In de periode 1966-1972 deed ik vanuit het Instituut voor Systematische Plantkunde te Utrecht (afdeling Vegetatiekunde) onderzoek naar de vegetatie en de bodem van de door Buntgras gedomineerde korstmosrijke duin-graslanden op Terschelling, het Buntgrasduin (*Violo-Corynephorum*, V.-C.). Een belangrijk onderdeel daarvan was de studie van het microklimaat in korstmosvegetaties. Enkele resultaten daarvan worden in dit artikel gepresenteerd.

In de periode 1991-1996 waren de droge duinen op Terschelling onderzoeksgebied in het landelijk EGM-project (Effectgerichte Maatregelen tegen eutrofiëring en verzuring) vanuit het Fysisch Geografisch en Bodemkundig laboratorium van de Universiteit van Amsterdam. De studie naar de veranderingen in het microklimaat door de toegenomen vergrassing van het Buntgrasduin vormde een onderdeel van dit project (Van der Meulen et al., 1996; Veer, 1998).

Door beide onderzoeken te vergelijken, zal een beeld ontstaan waarom de veranderingen in het microklimaat tussen de 1970'er en 1990'er jaren fataal bleken voor de lichenen-diversiteit in het Buntgrasduin.

Over het studiegebied op Terschelling

Bodem en klimaat van de droge duinen

De droge duinen van de eerste drie Waddeneilanden, gezien vanuit het westen, bestaan van oorsprong uit kalk- en ijzerarm zand en ook in recente tijd zijn weinig schelpenresten afgezet (Eisma & Fey, 1982). De plantengroei heeft een natuurlijke verzuring tot gevolg gehad zodat de oudere duinen oppervlakkig bijna geheel ontkalkt zijn.

Het klimaat van de Waddeneilanden is bijna extreem oceanisch als we dat vergelijken met dat van het binnenland. De gemiddelde zomertemperatuur is lager en 's winters zijn er minder vorstdagen. Wel zijn er 's winters meer dagen met mist vanaf 14 uur (Ketner, 1972). De wind is er krachtig en versterkt de 'saltspray' waardoor uitwisselbare kationen aangevoerd worden in een gradiënt vanaf het strand (Kooistra, 1971).

Vegetatiegeschiedenis

De natuurlijke successie in de droge duinen is vanaf begin 19e eeuw geleidelijk op gang gekomen toen de stuivende duinen met helmbeplantingen werden vastgelegd. Helm staat van oorsprong vooral in de zeereep en wordt bij veroudering minder vitaal doordat het wortelstelsel aangetast wordt door specifieke aaltjes (Van der Putten, 1989).

Sinds de jaren 1970 is de successie versneld door extra toevoer van stikstof via de atmosfeer als gevolg van de sterk toegenomen veeteeld (bio-industrie). Daardoor heeft kortgrazige duinvegetatie plaats gemaakt voor een meer gesloten vegetatie van lange grasachtigen. De ammoniakbelasting van de bodem werkte niet alleen eutrofiërend maar ook verzurend. In de verzuurde bodem is een ander evenwicht ontstaan tussen de micro-organismen (aaltjes, schimmels en bacteriën), waardoor de aantasting van de helmwortels door aaltjes verminderde (De Boer et al., 1998).

Helm, Zandzege en in mindere mate Duinriet bepalen nu het duingrasland in de oudere middenduinen van Terschelling. In een vorig artikel in Buxbaumiella zijn de gevolgen van die vergrassing voor de cryptogamen beschreven (Ketner-Oostra, 2004).

Onderzoek naar vergrassing en vermossing van de duinen

Vergrassing van de droge duinen stond centraal in het EGM-onderzoek waarbij de onderzoekers zich concentreerden op de samenhang tussen N-depositie, de samenstelling van de bodem en de vegetatie (Veer & Kooijman, 1997; Veer, 1998). Door de uitbundige groei van Helm, Zandzegge en Duinriet kwam een open vegetatie met relatief korte grassen zoals het Buntgras, met kleine kruiden en lichenen veel minder voor (Van der Meulen et al., 1996). Dat de invloed van ammoniak en andere N-verbindingen zo sterk 'bemestend' op de vegetatie kon inwerken, bleek samen te hangen met de zeer voedselarme duinbodem waarin N beperkende factor was, terwijl in het duinzand fosfaat juist wel beschikbaar bleek te zijn (Kooijman et al., 1998).

Tijdens en na het voornoemde EGM-project heb ik mij bezighouden met de vermossing van de duingraslanden op Terschelling. In de moslaag bleken de cryptogamen beperkt tot enkele mossen, meestal Grijs kronkelsteeltje (*Campylopus introflexus*), met verspreid nog Gewoon gaffeltandmos (*Dicranum scoparium*) en waar begrazing is vooral Gewoon klauwtjesmos (*Hypnum cupressiforme*). Door vergelijkend vegetatiekundig onderzoek tussen de periode omstreeks 1970 en die van omstreeks 1995 werd de achteruitgang van de diversiteit en abundantie van korstmossen vastgesteld (Ketner-Oostra & Sýkora, 2004). De bedreiging van vermossing werd nog eens extra zichtbaar na een grote duinbrand in 1993 waarvan ik de gevolgen acht jaar lang heb gemonitord. De conclusie was dat bij branden als mogelijke beheersmaatregel extra aanvullend beheer noodzakelijk zal zijn om vermossing en vergrassing tegen te gaan (Ketner-Oostra et al., 2006).

Microklimaatmetingen in het Buntgrasduin in 1971

Om een beeld te geven van het microklimaat in door Buntgras gedomineerd open droog duingrasland (V.-C.) volgen hier enkele van mijn microklimaatmetingen uit 1971. Deze kunnen gebruikt worden om het verschil tussen het toenmalige kortgrazige en het

huidige langgrazige vegetatietype duidelijk te maken.

Lichtmetingen

In 1971 zijn door mij lichtmetingen uitgevoerd in korstmosrijk Buntgrasduin. Met deze lichtmetingen kon het albedo berekend worden door de inkomende zonnestraling en de reflectie door het bodemoppervlak inclusief de vegetatie te meten. Het percentage teruggekaatste licht wordt albedo genoemd. Productiegrasland met een homogene gesloten bedekking van lange grassen heeft een relatief hoge albedo (21.3-26.0), de meer natuurlijke graslanden hebben lagere waarden (20.4-21.0) en duinzand met humus 14.0-18.5 (Stoutjesdijk & Barkman, 1992).

Door Van der Meulen et al. (1996) en Veer & Kooijman (1997) werd met lichtmetingen aangetoond dat in met Helm vergraste Buntgrasvegetatie maar een paar procent van het invallende licht de bodem bereikte - dit in vergelijking met een minder vergraste referentievegetatie waar 70% de bodem bereikte (Veer & Kooijman, 1997). Daarbij gaven deze onderzoekers aan dat de referentievegetatie uit 1991 waarschijnlijk nog meer biomassa had dan een Buntgrasvegetatie van voor 1970. Van der Meulen et al. (1996) stelden dat de kiemingsmogelijkheden voor laagblijvende kruiden, mossen en lichenen en hun mogelijkheid om nog te fotosynthetiseren zijn gerelateerd aan het percentage licht dat de bodem bereikt

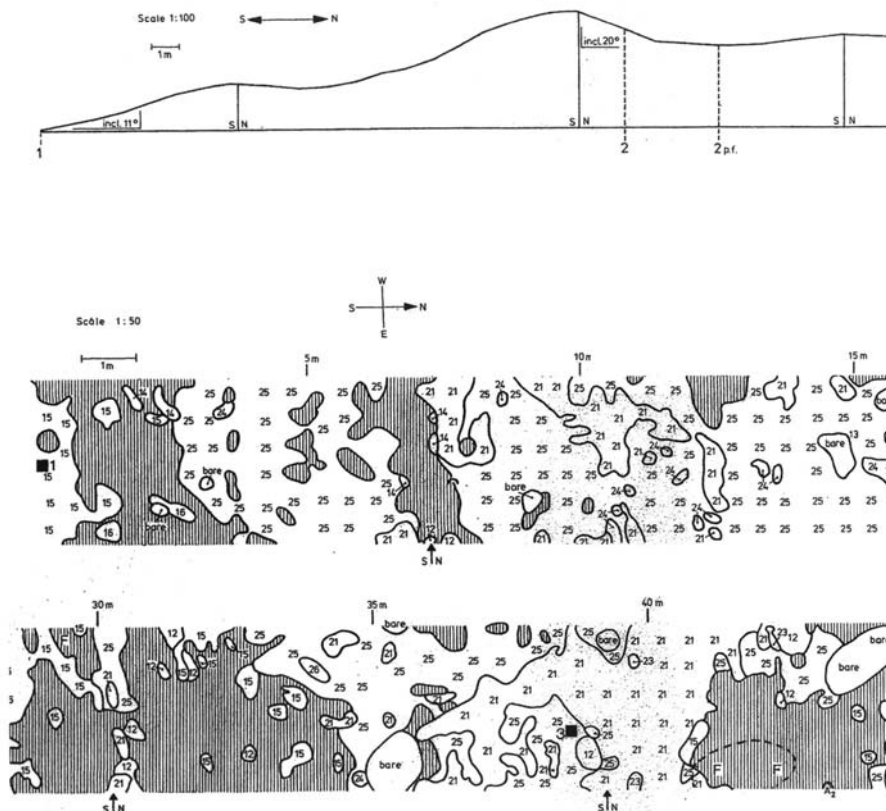
Onderzoek naar het regelmatig uitdrogen van lichenen

Lichenen zijn zogenaamde poikilo-hydrische organismen. In samenhang met de omgeving droogt het thallus dagelijks uit waarna het 's nachts weer vocht opneemt uit mist of dauw. Dit blijkt een voorwaarde voor hun groei (Nash III, 1996).

In de zomer van 1971 heb ik in het vegetatie-seizoen eenmaal per maand op een onbewolkte dag het microklimaat onderzocht in verschillende plots van een duintranssect te Oosterend en daarbij het vochtverlies van korstmossen bepaald gedurende die dag.

TRANSECT I TERSCHELLING

Situation : 50 m east of the road from Oosterend to the beach, 1 km



LEGENDA

VIOLO-CORYNEPHORETUM

1 with mats of *Dicranum scoparium* var. *orthophyllum*

11 with mats of dead moss overgrown by lichens which normally are epiphytic

12 with mats of dead moss overgrown by *Cladonia pyxidata* s.l., *C. glauca* and *C. coccifera* var. *pleurota*

14 with comparatively few lichens (mainly *C. coccifera* var. *pleurota*)

15 with mats of species belonging to *Cladonia* sect. *Cladina*

16 with *Dicranum scoparium* var. *scoparium* and occasionally *Hypnum cupressiform* var. *lacunosum*

pp as 13 with *Parmelia furfuracea*

pp as 13 with *Parmelia physodes*

2 without mats of mosses; lichens mostly dominating

21 with few lichens; mostly barren sand

22 *Alectoria fuscescens* dominating

23 *Cornicularia aculeata* dominating

24A *Cladonia cervicornis* dominating

24B *Cladonia foliacea* dominating

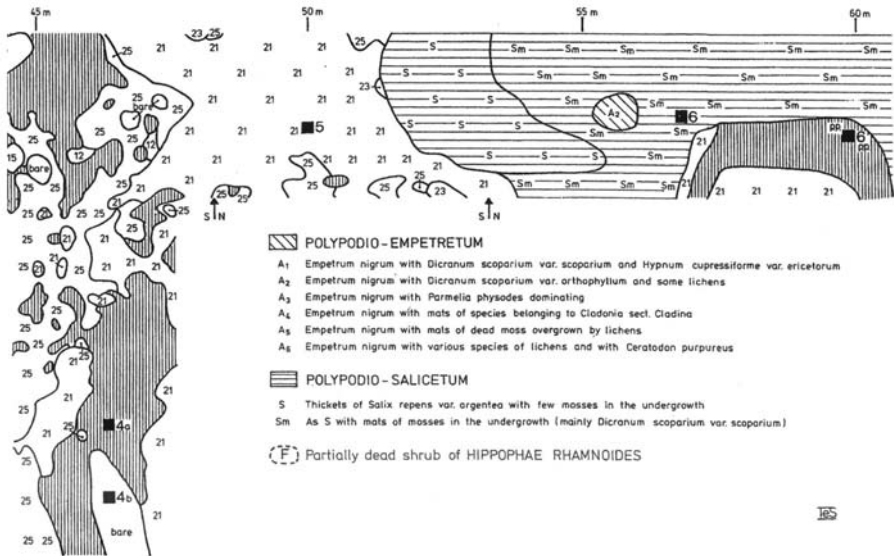
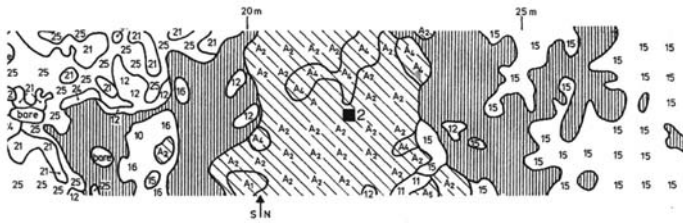
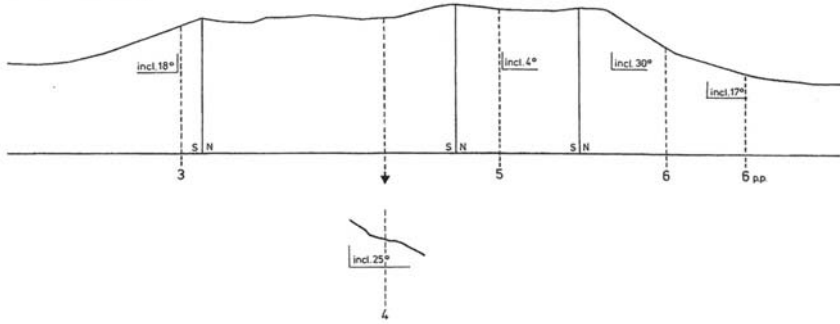
25 with various lichens, especially *C. coccifera* var. *pleurota*

26 with mats of species belonging to *Cladonia* sect. *Cladina*

C *Cetraria glauca*

Figuur 1. Transect te Oosterend (Terschelling), 50 m ten oosten van de badweg van Oosterend, 1 km ten noorden van het dorp. Legenda: Plot 1 in vegetatietype 15: *Violo-Corynephorum* (V.-C.) met Open rendiermos in combinatie met Gewoon gaffeltandmos; Plot 3 in type 25: V.-C. zonder mossen met verschillende *Cladonia*'s, vooral Rood bekermos; Plot 4a op een mat van Gewoon gaffeltandmos met weinig *Cladonia*'s; Plot 6pp: Gewoon schorsmos op een mat van Gewoon gaffeltandmos.

north of the village



POLYPODIO-EMPETRETUM

- A1 *Empetrum nigrum* with *Dicranum scoparium* var. *scoparium* and *Hynum cupressiforme* var. *ericetorum*
- A2 *Empetrum nigrum* with *Dicranum scoparium* var. *orthophyllum* and some lichens
- A3 *Empetrum nigrum* with *Parmelia physodes* dominating
- A4 *Empetrum nigrum* with mats of species belonging to *Cladonia* sect. *Cladonia*
- A5 *Empetrum nigrum* with mats of dead moss overgrown by lichens
- A6 *Empetrum nigrum* with various species of lichens and with *Ceratodon purpureus*

POLYPODIO-SALICETUM

- S Thickets of *Salix repens* var. *argentea* with few mosses in the undergrowth
- Sm As S with mats of mosses in the undergrowth (mainly *Dicranum scoparium* var. *scoparium*)

(F) Partially dead shrub of *HIPPOPHAE RHAMNOIDES*

185

Methode en materiaal

Albedo

Voor de albedobepalingen zijn in de zomer van 1971 in twee typen vegetatie de invallende en gereflecteerde straling gemeten op een vlakke locatie bij Plot 1 in het 'Transect Terschelling' ten noorden van Oosterend (coördinaten 155.15 / 602.8); zie Figuur 1.

- in open V.-C. met 12% totale bedekking, waarvan 7% Buntgras en 3% *Cladonia* spp.;
- in V.-C. met een gesloten tapijt van Open rendiermos (*Cladina portentosa*) en een gering percentage aan Gewoon gaffeltandmos.

De straling is gemeten met een solarimeter voor buitengebruik (Kipp & zonen, Delft).

Microklimaat

In de zomer van 1971 is eenmaal per maand op een onbewolkte dag in genoemd transect het microklimaat onderzocht en het vochtverlies van korstmossen bepaald in een serie meetpunten (plots) te Oosterend; zie figuur 1.

Op zo'n meetdag werd vanaf 5 uur 's morgens met een kwikthermometer de bodemtemperatuur gemeten. De temperatuur in de vegetatie werd bepaald met een zgn. Stoutjesdijk-thermometer (Stoutjesdijk & Barkman, 1992).

De luchtvochtigheid in de vegetatie werd met een speciale psychrometer bepaald die voor-

zien was van een lange buis die tot in de vegetatie reikte (instrument 'Hygrophil' van Ultrakust Gerätebau, Ruhmannsfelden, DE).

Met een windmeter werd de windsnelheid bepaald. Op de meetdag 19.05.1971 varieerde de zeer matige westenwind tussen 0.8 m/sec in de vroege morgen tot 1.2 m/sec midden op de dag tot windloos in de avond.

Het vochtverlies van de korstmossen en mossen werd berekend door op elk meetmoment een monster te nemen (in duplo), meteen op een balans te wegen, later in een droogstoof gedurende 24 uur bij 85 °C te drogen en opnieuw te wegen. Het gewichtsverschil was het watergehalte van het (korst)mos. In Plot 1 werd het Open rendiermos (*Cladina portentosa*) bemonsterd, in Plot 3 het Rood bekermos (*Cladonia coccifera*) samen met Bruin heidestaartje (*C. glauca*), in Plot 4a Gewoon gaffeltandmos en in Plot 6pp Gewoon schorsmos (*Hypogymnia physodes*). De metingen in de overige plots uit het transect worden hier niet besproken.

Resultaten

Albedo

Uit de resultaten van de lichtmetingen (tabel 1) blijken beide typen V.-C. met lichenen (a) open V.-C. met 3% *Cladonia*'s en (b) gesloten V.-C. met *Cladina* te passen binnen het scala van de kortgrazige graslanden van Stoutjesdijk & Barkman (1992).

Tabel 1. Inkomende en gereflecteerde straling (Albedo %) in twee typen van *Violo-Corynephorum* (V.-C.), beide ongeveer vlak, in 1971.

Table 1. Incoming and reflected radiation (Albedo %) in two types of *Violo-Corynephorum* (without inclination) on east Terschelling in 1971. * not measured; ** at that time slightly cloudy.

(a) Open V.-C. with 12% totale bedekking waarvan 7% Buntgras en 3% *Cladonia* spp.

(b) V.-C. met een gesloten tapijt van Open rendiermos en een gering percentage aan Gewoon gaffeltandmos. De straling is gemeten met een solarimeter voor buitengebruik (Kipp & zonen, Delft).

* er is geen gereflecteerde straling bepaald maar inkomende straling is toegevoegd om een totaalbeeld van de inkomende straling te geven; ** op die tijd licht bewolkt.

Date in 1971	26.2	29.3	22.4	22.4	19.5	19.5**	24.7	19.8	6.10
Time of the day	13 h	13 h	10 h	13 h	7 h	13 h	13 h	13 h	13 h
Incoming radiation in W.m ⁻²	134.6	159.5	139.6	167.8	176.2	157.9	220.2	168.7	124.6
(a) open V.-C. with 3% lichens									
Albedo in %	*	17.7	16.7	15.8	12.7	14.2	*	*	*
(b) closed V.-C. with <i>Cladina</i>									
Albedo in %	*	14.6	14.9	16.8	13.2	14.7	*	*	*

Tabel 2. Microklimaatmetingen in lichenenrijke droge duinvegetatie bij Oosterend (Terschelling) waarvan two plots met Buntgrasvegetatie en een plot met Kruiwilg op een N-helling. Datum: 19.05.1971. Vetgedrukt: minimum watergehalte.

Table 2. Microclimate measurements near Oosterend (Terschelling) in two different plots inside the *Violo-Corynephorum* (V.-C.) and in a plot on a N-slope with *Salix repens*. Date: 19.05.1971. Bold: minimum water content.

Plot 1. V.-C. with reindeer lichen (*Cladina portentosa*); almost flat. Maximum air temperature between 13-16 h.: 27.2. Min. air temp. following night: 8.0

Plot 3. V.-C. *typicum* on a southern slope with *Cladonia glauca* and *C. coccifera*. Maximum air temperature between 13-16h: 42.5. Min. Temp following night: 5.2

Plot 4a. V.-C. with *Dicranum scoparium* dominance in a shallow depression. Maximum air temperature between 13-16 h.: 19.5. Min. air temp. following night: 9.4

Plot 6pp. *Salix*-bush on a steep N-slope with in the half-shadow with *Hypogymnia physodes* on *Dicranum scoparium*. Maximum air temperature between 13-16 h.: 13. Min. air temp. following night: 5.8

Plot 1	Time of the day	5 h.	7 h.	10 h.	13 h.	16 h.	20 h.
	Temperature -1cm	12	16	20	28	21	11
	Temp. in vegetation	15	16	26	29	24	25
	Air humidity in %	97	100	74	37	50	85
	Water content %	43	29	15	9	8	20

Plot 3	Time of the day	5 h.	7 h.	10 h.	13 h.	16 h.	20 h.
	Temperature -1cm	10	14	24	36	35	13
	Temp. in vegetation	15	15	27	31	28	21
	Air humidity in %	95	98	40	26	40	98
	Water content %	14	8	3	2	6	5

Plot 4a	Time of the day	5 h.	7 h.	10 h.	13 h.	16 h.	20 h.
	Temperature -1cm	12	12	17	20	19	12
	Temp. in vegetation	16	15	27	24	21	22
	Air humidity in %	95	99	45	33	50	95
	Water content %	26	20	13	16	17	14

Plot 6pp	Time of the day	5 h.	7 h.	10 h.	13 h.	16 h.	20 h.
	Temperature -1cm	10	13	14	14	12	8
	Temp. in vegetation	17	16	17	18	16	20
	Air humidity in %	95	99	50	44	48	96
	Water content %	76	52	28	28	10	19

Microklimaat

Het onderzoek naar het vochtverlies van de (korst)mossen in relatie tot het microklimaat (tabel 2) geeft een minimaal vochtgehalte te zien tussen 10 en 13 uur (Plot 3 met Rood beermos en Bruin heidestaartje en Plot 4a met Gewoon gaffeltandmos). Voor plot 1 (Open rendiermos) valt de uitdroging tussen 13 en 16 uur, terwijl in Plot 6pp het minimum vochtgehalte in Gewoon schorsmos pas om 16 uur wordt bereikt. Dit heeft te maken met de stand van de zon waarvan de straling op 19 mei pas later op de middag de noordhelling bereikte.

Uit deze uitdroging blijkt duidelijk dat tijdens een dag met heldere hemel de lichenen geleidelijk hun vochtgehalte verliezen dat in

de voorgaande nacht is opgenomen. In de vroege avond wordt al weer vocht uit de atmosfeer opgenomen maar dat zal gedurende de nacht nog toenemen, zie het verhoogde watergehalte om 5 uur 's morgens.

Discussie

Effecten op de diversiteit aan kleine vaatplanten en cryptogamen

De open droge duingraslanden zoals die tot de jaren 1970 algemeen op Terschelling voorkwamen, zullen warm en vochtig geweest zijn na regen, maar waren gewoonlijk weer droog na een dag van zonnig weer. De metingen van Van der Meulen et al. (1996) en Veer & Kooijman (1997) geven aan dat de



Figuur 2. Zicht op de vergraste duinhelling te Oosterend met het transect uit 1971, noordwaarts gefotografeerd in januari 2007.

sterke vergrassing met Helm en Zandzegge het microklimaat van het voormalige Buntgrasduin sterk heeft veranderd: het is nu constant koeler en relatief vochtig (Biermann & Daniëls, 1997). De toename van de lange grasachtigen Helm en Zandzegge bleek de doodslag voor laaggroeiende kruiden en lichenen (Ketner-Oostra & Sýkora, 2004). Zie figuur 2 van het transect in 2007.

Wisselende perioden van uitdroging en weer vochtopname (uit ochtenddamp of regen) zorgen voor een passieve opname van macronutriënten. Prince (1974) toonde aan dat rendiermossen nutriënten aan de binnenkant van de podetia opslaan om bij hernieuwde bevochtiging en gunstige omstandigheden van temperatuur en licht gebruikt te worden bij de groei. Mossen daarentegen kunnen actief macronutriënten opnemen en kunnen waarschijnlijk ook blijvend fotosynthetiseren als er een waterfilm over hun bladoppervlak ligt zoals dat in een grasland met hoge grassen het geval zal zijn (Ad Huiskes, NIOO, pers. comm.).

Effecten op de diversiteit aan entomofauna

In droge duingraslanden leven met name warmteminnende soorten spinnen, sprinkhanen, loopkevers en vlinders. De afname van open zand en kortgrazige vegetatie blijkt ingrijpende gevolgen voor de entomofauna te hebben. Uit prooistudies van de Grauwe klauwier uit 1997 en 1998 op Terschelling en Ameland (Nijssen et al., 2001) bleek dat de faunagemeenschappen sterk waren verschaald vergeleken met die uit de jaren 1950 jaren (LBC, 1952). In verruigde graslanden kwamen nauwelijks nog karakteristieke sprinkhaan-, spinnen- en loopkeversoorten voor, in vermoste duingraslanden zelfs helemaal geen sprinkhanen (Nijssen et al., 2001). Doordat de straling de toplaag van de bodem niet meer bereikt, ontstaat een koeler klimaat waardoor de ontwikkelingstijd voor de eieren toeneemt. Bij andere soorten sprinkhanen neemt de ontwikkelingstijd van de juveniele stadia toe (Schaedler & Witsack,

1999). Voor vlinders zijn plekje open zand van belang voor het zich kunnen opwarmen. De Heivlinder ging achteruit omdat de rupsen ervan het hele vegetatie seizoen leven van Buntgras en Schapengras en niet van de langbladige grassoorten (Nijssen et al., 2001). Bij een meer gematigd vochtig microklimaat hebben rupsen meer kans op infecties (Bink, 1992).

Waar komt op Terschelling nu nog open duingrasland met korstmossen voor?

Alleen in pioniervegetatie van de Duinsterretjes-gemeenschap (*Phleo-Tortuletum ruraliformis*) en overgangen daarvan naar de Duin-Buntgras-gemeenschap zijn korstmossen nog terug te vinden (Ketner-Oostra & Sýkora, 2004). Op Terschelling is dat vooral in de jonge duinen op de Noordsvaarder en in Cupido's Polder. Tijdens de BLWG-excursie uit 2000 bleek dat laatstgenoemde gebied op de Boschplaat een grote diversiteit aan lichenen te hebben (Aptroot et al., 2000).

Ook herstelbeheer in de vastgelegde duinen van Terschelling had zichtbaar resultaat, zoals in Eldorado (ten westen van Paal 8) waar in 1991 voormalige stuifkuilen groot-schalig uitgegraven zijn en waar zich vervolgens in de omgeving weer kruiden en korstmossen vestigden (Van der Meulen et al., 1996; Zumkehr, 1999; Ketner-Oostra & Sýkora, 2000).

In duinterreinen waarover veel zand wordt geblazen vanuit de zeereep, zoals aan de kust tussen Hoorn en Oosterend, zien we een revitalisering van verouderde Buntgras-vegetatie. Rood zwenkgras, Zandblauwtje, Duinviooltje en het Vals muizenoor (*Hieracium peleterianum*) geven een rijkdom aan kleuren, terwijl de lichenen van subneutraal, zwak zuur en zuur zand naast elkaar voorkomen (Ketner-Oostra & Sýkora, 2000).

Dankwoord

Flip Stoutjesdijk bracht mij in de 1970'er jaren op het Biologisch Station 'Weevers' Duin' te Oostvoorne de technische kennis bij voor het microklimatologische onderzoek - en nu 35 jaar later was hij weer behulpzaam bij de presentatie van de stralinggegevens. Harry Sipman hielp bij de hier beschreven veldmetingen. Voor het wegen en drogen van de monsters mocht ik gebruik maken van de faciliteiten van het Internationale Biologische Programma te Oosterend. Tom

Schipper van het Instituut voor Systematische Plantkunde van R.U. Utrecht reproduceerde in 1972 de zeer gedetailleerde tekening van het transect op Terschelling. Dat ik deze alsnog kan publiceren dank ik aan Gea Zijlstra die het origineel van die tekening al die jaren bewaarde. Andrew Spink corrigeerde het Abstract. Allen worden hartelijk bedankt.

Literatuur

- Aptroot, A. & van Herk, C.M. & Sparrius, L.B. 2000. Lichenen van het najaarsweekend op Terschelling en enkele kerken in noordwest Friesland. *Buxbaumiella* 53: 46-52.
- Biermann, R. & F. J. A. Daniëls, 1997. Changes in a lichen-rich dry sand grassland vegetation with special reference to lichen synusia and *Campylopus introflexus*. *Phytocoenologia* 27, 2: 257-273.
- Bink, F.A. 1992. Ecologische Atlas van de Dagvlinders van Noordwest-Europa. Schuyt & Co, Haarlem.
- Boer, W. de , Klein Gunnewiek, P.J.A. & Woldendorp, J.W. 1998. Suppression of hyphal growth of soil-borne fungi by dune soils from vigorous and declining stands of *Ammophila arenaria*. *New Phytologist* 138: 107-116.
- Eisma, D. & Fey, T. 1982. De kust van Rottum tot Calais. Spectrum, Utrecht.
- Ketner, P. 1972. Primary production of salt-marsh communities on the island of Terschelling in the Netherlands. Proefschrift, Universiteit van Nijmegen.
- Ketner-Oostra, R., 2004. Veranderingen van de mos- en licheenvegetatie in de droge duinen van Terschelling sinds 1970. *Buxbaumiella* 68: 2-6.
- Ketner-Oostra, R. & K.V. Sýkora 2000. Vegetation succession and lichen diversity on dry coastal calcium-poor dunes and the impact of management experiments. *Journal of Coastal Conservation* 6: 191-206.
- Ketner-Oostra, R. & K.V. Sýkora 2004. Decline of lichen-diversity in calcium-poor coastal dune vegetation since the 1970s, related to grass and moss encroachment. *Phytocoenologia* 34: 521-549.
- Ketner-Oostra, R., Peijl, M.J. van der & Sýkora, K.V. 2006. Restoration of lichen diversity in grass-dominated vegetation of coastal dunes after wildfire. *Journal of Vegetation Science* 17: 147-156.
- Kooijman, A.M., Dopheide, J.C.R., Sevink, J., Takken, I. & Verstraten, J.M. 1998. Nutrient limitations and their implications on the effects of atmospheric deposition in coastal dunes; lime-poor and lime-rich sites in the Netherlands. *Journal of Ecology* 86: 511-526.
- Kooistra, M.J. 1971. De chemische samenstelling van de neerslag op Terschelling in het algemeen en de invloed hiervan op de vegetatie. *Berichten*

- Fysische Geografie Rijksuniversiteit Utrecht 4: 9-15.
- LBC (Leidse Biologen Club), 1952. Verslag van een werkkamp van de Leidse Biologen Club in het natuurreservaat Boschplaat (Terschelling) van 3-13 sept. 1952.
- Nash III, T.H., 1996. Lichen biology. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Nijssen, M., Duinen, G.J. van, Geertsma, M., Jansen, J., Kuper, J. & Esselink, H., 2001. Gevolgen van verzuring, vermessing en verdroging en invloed van beheer op fauna en flora van duingebieden op Ameland en Terschelling. Stichting Bargerveen Nijmegen, Rapport.
- Meulen, F. van der, Kooijman, A.M., Veer, M.A.C. & Boxel, J.H. van, 1996. Effectgerichte Maatregelen tegen verzuring en eutrofiëring in open droge duinen. Eindrapport Fase 1. 1991-1995. Fysisch Geografisch en Bodemkundig Laboratorium, Universiteit van Amsterdam.
- Prince, C.R., 1974. A study of a lichen synusium on the Sands of Forvie, Scotland. *Nova Hedwigia* 25: 719-736.
- Putten, W.H. van der, 1989. Establishment, growth and degeneration of *Ammophila arenaria* in coastal sand dunes. Proefschrift, Landbouw-universiteit Wageningen.
- Schaedler, M. & Witsack, W. 1999. Variation of postembryonic development time and number of nymphal instars on a small spatial scale in central european grasshoppers (Caelifera: Acrididae). *Entomologia-Generalis* 24: 125-135.
- Stoutjesdijk, P.H. & Barkman, J.J. 1992. Microclimate, vegetation and fauna. Opulus Press, Uppsala, SE.
- Veer, M.A.C., 1998. Effects of grass-encroachment and management measures on vegetation and soil of coastal dry dune grasslands. Proefschrift, Universiteit van Amsterdam.
- Veer, M.A.C. & Kooijman, A.M., 1997. Effects of grass encroachment on vegetation and soil of coastal dry dune grasslands. *Plant and Soil* 192: 119-128.
- Zumkehr, P., 1999. De vegetatiekundige betekenis van het stuifkuilenproject op Terschelling. Rapport, Staatsbosbeheer Fryslân, Leeuwarden.

Auteursgegevens

R. Ketner-Oostra, Algemeer 42, 6721 GD Bennekom (rita.ketner.oostra@gmail.com)

Abstract

Changes in the moss and lichen vegetation in the dry dunes of the Dutch island Terschelling after 1970. II. Microclimate.

A comparison is made between microclimate studies in open dune grassland in 1971 and in graminoid-encroached dune grassland in the 1990's. In the period after the 1970's tall graminoids like *Ammophila arenaria* and *Carex arenaria* reduced the area of open dune grassland with *Corynephorus canescens* and its lichen diversity. In 1994, only a small part of the incident solar radiation reached the soil layer in the tall, closed vegetation, while in 1971 the Albedo assessment indicated an open short grassland.

In 1971, daytime temperature and air humidity gave rise to the loss of water content of lichens and mosses. These poikilo-hydric cryptogams were found to dry out during the day and rehydrated by mist and dew during the night. A dry microclimate with large temperature fluctuations between day and night was replaced in the 1990's by a cool and relatively moist microclimate. A connection with the changes in the lichen flora and the decline of the insect fauna is argued.