

De aantalsfluctuaties van de St. Jacobsvlinder, wat zit daar achter?

Zebrarupsen, de opvallende geel-zwart gekleurde larven van de fel rood-zwarte St. Jacobsvlinder, zijn in de duinen in juni en juli soms zo algemeen, dat ze hele velden Jacobskruiskruid kaalvreten en alleen maar de kale stengels laten staan. Maar in een ander jaar vind je op datzelfde veld geen enkele rups en moet je moeite doen om een paar kleine rozetten van die plant te vinden. In weer een ander jaar staat het Jacobskruiskruid weer uitbundig geel te bloeien maar moet je op de knieën om weer een paar rupsen te vinden. Ook de tellingen aan de St. Jacobsvlinder laten reusachtige schommelingen in de tijd zien. We leggen vlindertellingen onder een vergrootglas.

TEKST: EDDY VAN DER MEIJDEN, LIA HEMERIK EN FRANS J.A. JACOBS



Trefwoorden

St. Jacobsvlinder, zebrarups, *Tyria jacobaea*, Jacobskruiskruid, populatiedynamica.

In de tweede helft van de twintigste eeuw was de St. Jacobsvlinder (*Tyria jacobaea*; Fig.1 en 2) onderwerp van onderzoek naar de populatiedynamica, de studie van de factoren en mechanismen die de aantallen in tijd en ruimte bepalen. Verschillende motieven speelden daarbij een rol. Vanuit het toegepaste onderzoek werd gezocht naar biologische

bestrijders die je zou kunnen inzetten om plantenplagen te bestrijden. Al voor het begin van de twintigste eeuw had het Jacobskruiskruid (*Jacobaea vulgaris*; Fig.3), eigenlijk de enige voedselplant van de rupsen van deze vlinder, zich gevestigd in Australië en Nieuw-Zeeland; Canada, de Verenigde Staten en Zuid-Afrika, volgden later. Het Jacobskruiskruid was daar plaat-

selijk tot een plaag uitgegroeid. Daarnaast was er vanuit de ecologie de vraag hoe populaties (van onder meer insecten) worden gereguleerd. Welke mechanismen zorgen ervoor dat de meeste populaties over langere tijd niet toenemen of uitsterven, maar redelijk stabiel blijken te zijn?

Naast verschillende onderzoeken buiten Europa, heeft dat geleid tot drie lange-termijn studies aan de St. Jacobsvlinder in Engeland en ons land. J.P. Dempster bestudeerde een populatie in Weeting Heath National Nature Reserve (Norfolk) in Engeland (1966-1974), M.J. Crawley in Silwood

Park (Ascot, Berkshire) (1981-2000) en E. van der Meijden in Meijndel (1975-2004). In twee publicaties zijn die drie studies met elkaar vergeleken (van der Meijden, Nisbet and Crawley 1998 en Bonsall, van der Meijden and Crawley 2003). Het beeld dat naar voren kwam, liet opvallende overeenkomsten en verschillen zien. In alle gebieden bleken de rupsen zo sterk in aantal toe te nemen dat ze hun voedselplanten soms massaal kaalvratte. Bij verreweg de meeste planteneters is er wel een mechanisme te vinden waardoor hun aantallen niet dat niveau van voedseluitputting bereiken. Natuurlijke vijanden, zoals rovers en parasieten kunnen daarvoor zorgen, maar ook ziekten. In dit geval bleek daar geen sprake van. Maar er bleek wel een groot verschil tussen het aantalsverloop in Meijndel en

Silwood Park. In Meijndel was een cyclisch patroon in de aantallen aanwezig. In een paar jaar namen de aantallen vlinders en rupsen zo sterk toe, dat alles werd kaalgevreten, waarna de populatie volledig instortte. Daarna duurde het wel een paar jaar voordat plant en dier zich weer herstelden (van der Meijden & van der Veen-van Wijk 2009). In Fig. 4 zijn een paar van die cycli weergegeven. Die cycli zijn niet volledig identiek aan elkaar, want omgevingsfactoren veroorzaken 'ruis'. De populatie in Silwood Park liet veel kleinere schommelingen zien. De plantenpopulatie bleek zich het jaar na kaalvraat soms alweer hersteld te hebben. De rupsen hadden veel minder invloed op hun voedselplanten. Er was geen sprake van een cyclisch verloop. De tweede Engelse studie, uit Weeting Heath, vertoonde

veel gelijkenis met de Meijndel-resultaten. Het aantal jaren waarover de studie had plaatsgevonden was echter te kort om het cyclische verloop statistisch aan te tonen.

Waar werden die verschillen door veroorzaakt? Wel, er was één heel groot verschil tussen Meijndel en Weeting Heath enerzijds en Silwood Park anderzijds. De bodemeigenschappen zijn totaal anders. Meijndel en Weeting Heath hebben een zandige, voedselarme bodem. Silwood Park bestaat uit een zogenoemd mesisch grasland met behoorlijk veel voedingsstoffen. Hartje zomer kunnen Jacobskruiskruidplanten uitdrogen op het zand, maar niet in Silwood. In Meijndel worden bloeiende planten meestal niet veel hoger dan 60 cm, in Silwood kunnen ze wel één meter hoogte bereiken.



Figuur 1. De St. Jacobsvlinder (vrouwetje). Foto Theo Westra.



Figuur 2. Een zebrarups, de larve van de St. Jacobsvlinder. Foto Theo Westra.



Figuur 3. Jacobskruiskruid, een exemplaar met straalbloemen. Foto Theo Westra.

Het lijkt er heel veel op dat vocht en voedingsstoffen er in Silwood voor zorgen dat herstel na kaalvraat niet de vertraging oploopt die kenmerkend was voor Meijndel en Weeting Heath.

Nieuwe telreeksen

Inmiddels zijn we ruim in de één en twintigste eeuw beland. De konijnen die eeuwenlang het duin begraasden en voor open plekken zorgden waar het Jacobskruiskruid kiemde en zich vestigde, zijn schaars gewor-

den. Al dertig jaar worden de duinen begraasd met landbouwhuisdieren om vergrassing en verstruiking een halt toe te roepen. De stikstofdepositie is voortdurend toegenomen. Hoewel op de duinen minder stikstof terecht komt dan elders in ons land, worden de arme gronden wel voedselrijker. Ook het klimaat is veranderd, het is warmer geworden en het neerslagpatroon is gewijzigd. Dat alles gaat gepaard met een ongekende achteruitgang van de aantallen en diversiteit van insecten. Dat geldt zeker ook voor vlinders. Het leek ons daarom een geschikt moment

om eens te kijken wat de gevolgen voor de St. Jacobsvlinder zijn geweest.

De studies waarover we eerder spraken, waren gebaseerd op zeer nauwkeurige tellingen van het aantal eitjes en legsels van de St. Jacobsvlinder. In Meijndel werden die elke twee dagen geteld in 100 permanente plots van 2 bij 2 m, verdeeld over binnentot buitenduin. Ook het aantal en de grootte van de voedselplanten, het Jacobskruiskruid, werd dan bepaald. Dergelijke gedetailleerde informatie is nu niet beschikbaar. Maar wat wel goed bruikbaar is, zijn de waarnemingen van de tellers van de door de Vlinderstichting gecoördineerde vlindermonitoringroutes in Meijndel en Zuid-Kennemerland. Tijdens die gestandaardiseerde tellingen wordt ook aandacht aan de overdag actieve nachtvlinders, zoals de St. Jacobsvlinder, gegeven. Frans Hooijmans was zo vriendelijk de tellingen van hemzelf en Adri Remeus langs de routes Parnassiapad en 't Scheepje over de periode 1992 tot en met 2019 als index aan te leveren, gestandaardiseerd op telactiviteit. Joop Mourik verschaftte de (soms niet volledige) tellingsreeksen van 50 monitoringroutes van de dagvlinderwerkgroep Zuid-Kennemerland (Mourik en Eggenkamp-Rotteveel Mansveld 2005, Mourik 2018) van 1992 tot en met 2018. Die hebben we eveneens verwerkt tot index door te standaardiseren op telactiviteit. Het voordeel van het tellen van eitjes en eipakketjes is dat de telling niet wordt beïnvloed door dagelijkse verschillen in activiteit. Dat is natuurlijk wel het geval bij vlindertellingen. Alleen de vliegende exemplaren worden gespot. Bij zonnig weer zullen dat er meer zijn dan op een bewolkte dag. Ook eitjesleggende wijfjes worden gemist, want die zitten heel stil tegen de onderkant van een kruiskruidblad. Maar als er heel regelmatig wordt geteld ontstaat er toch een representatief beeld van de jaarlijkse verschillen in de omvang van de populatie.

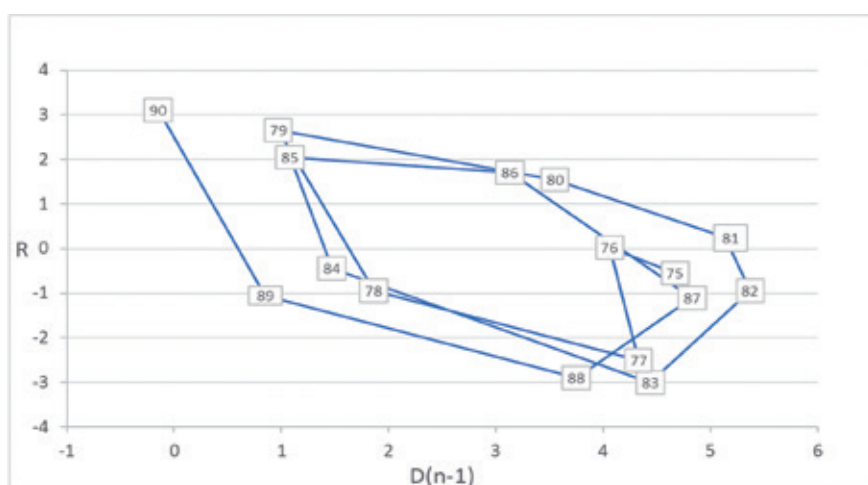
Lokale trends

De telreeksen uit Meijndel en Zuid-Kennemerland laten zowel verschillen als overeenkomsten zien (Fig. 5). Het belangrijkste verschil zit hem wel in de lokale trends. Meijndel laat over de hele periode een statistisch significante stijging zien van de aantallen waargenomen vlinders (Spearman $\rho = 0,436$, $n = 28$, $\alpha \approx 0,01$), die neerkomt op een toename van ruim 60% per tien jaar. Zuid-Kenne-

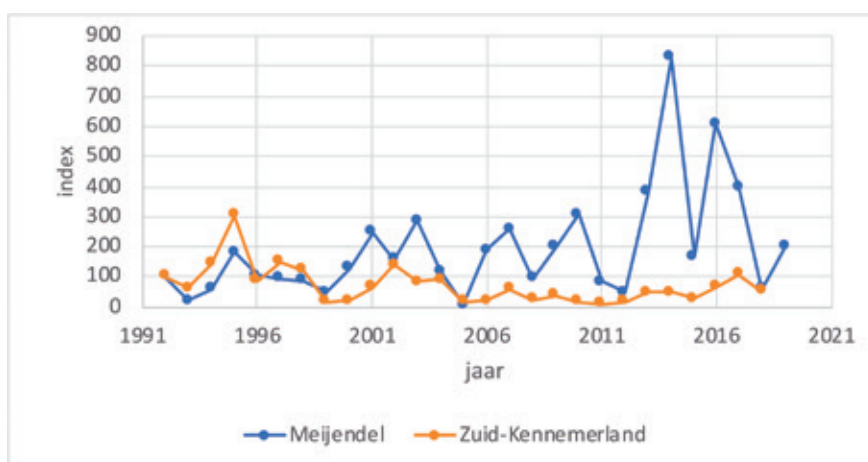
merland, daarentegen, laat over de hele periode een achteruitgang zien (Spearman $\rho = -0,439$, $n = 27$, $\alpha \approx 0,01$), die neerkomt op een afname van iets minder dan 40% per 10 jaar. Het is niet eenvoudig om daarvoor een goede verklaring aan te dragen. Dat is altijd lastig bij beschrijvend onderzoek. Maar de toename van de St. Jacobsvlinder in Meijndel en de afname in Zuid-Kennemerland staan niet op zichzelf. De periode 1991 tot 2014 laat in Meijndel een toename

zien van het totaal aan waargenomen vlinders op de telroutes (van der Meijden & van Swaay 2015, Hooijmans & Remeus 2019), terwijl in grofweg dezelfde periode (1992 tot 2016) in Zuid-Kennemerland juist sprake was van een forse afname (Mourik 2018). De toename in Meijndel start al in de negentiger jaren. Dat is ook het moment waarop de grote grazers werden ingezet om het duin open te houden. Dat begrazingsbeheer is later nog uitgebreid en heeft zijn resultaten afgeworpen door de verruiging een halt toe te roepen en zelfs terug te dringen, hoewel interpretatie van de gegevens lastig blijkt (van Oosten et al. 2012, van der Hagen et al. 2020). De (over)begrazing van droge graslanden in Noord-Amerika, Australië en Nieuw-Zeeland was de oorzaak dat het Jacobskruiskruid daar juist uitgroeide tot een plaag. Zo ver is het in Meijndel niet gekomen, maar een positief effect van de begrazing op de voedselplant van de St. Jacobsvlinder lijkt niet onwaarschijnlijk.

Ook in Zuid-Kennemerland is vanaf het begin van de negentiger jaren begrazing toegepast. Dat gebeurde echter op heel bescheiden schaal. De toename van struiken, met name de Amerikaanse vogelkers was in die periode uitbundig. Daartegen is actie ondernomen. Toen dat probleem enigszins was opgelost, was een andere bedreiging van het duinecosysteem, de damhertpopulatie aan zijn exponentiële groei begonnen. Dat leidde tot overbegrazing van kruiden en struiken. Het verlies van nectarplanten, dat daarvan het gevolg was, wordt gezien als belangrijkste oorzaak van de terugloop van de vlinderfauna (Mourik 2018). Toch is daarmee niet direct duidelijk hoe deze factoren verantwoordelijk kunnen zijn voor de lokale achteruitgang van de St. Jacobsvlinder. De vlinder, zal ongetwijfeld wel eens nectar opnemen, maar daarvan lijkt zelfs nooit een foto te zijn gemaakt (kijk maar



Figuur 4. Faseportret van cycli van de aantallen van St. Jacobsvlinder eitjes in Meijndel tussen 1974 en 1990. De verandering in de logaritme van aantal eitjes ($R = \text{Rate of increase}$) van jaar $n-1$ naar jaar n is uitgezet tegen de logaritme van het aantal eitjes van de vlinder in jaar $n-1$, ($D(n-1)$). In de figuur is jaar n aangegeven (uit van der Meijden et al. 1991)



Figuur 5. Tellingsreeksen van de St. Jacobsvlinder in Meijndel en Zuid-Kennemerland. De tellingen zijn geschaald naar 1992 = 100.

eens op internet). Zoals de meeste zoogdieren eten Damherten geen Jacobskruiskruid. Dus daar kan het ook niet aan liggen. Bovendien laat Figuur 5 zien dat de achteruitgang van de St. Jacobsvlinder vooral plaatsvond in de periode vòòr 2005, toen de Amerikaanse vogelkers zich nog uitbreidde. Na het kappen van struiken, met grondroering en kaalslag als gevolg, en tijdens de piekbegrazing door Damherten, vanaf 2005, lijkt eerder weer sprake van een toename.

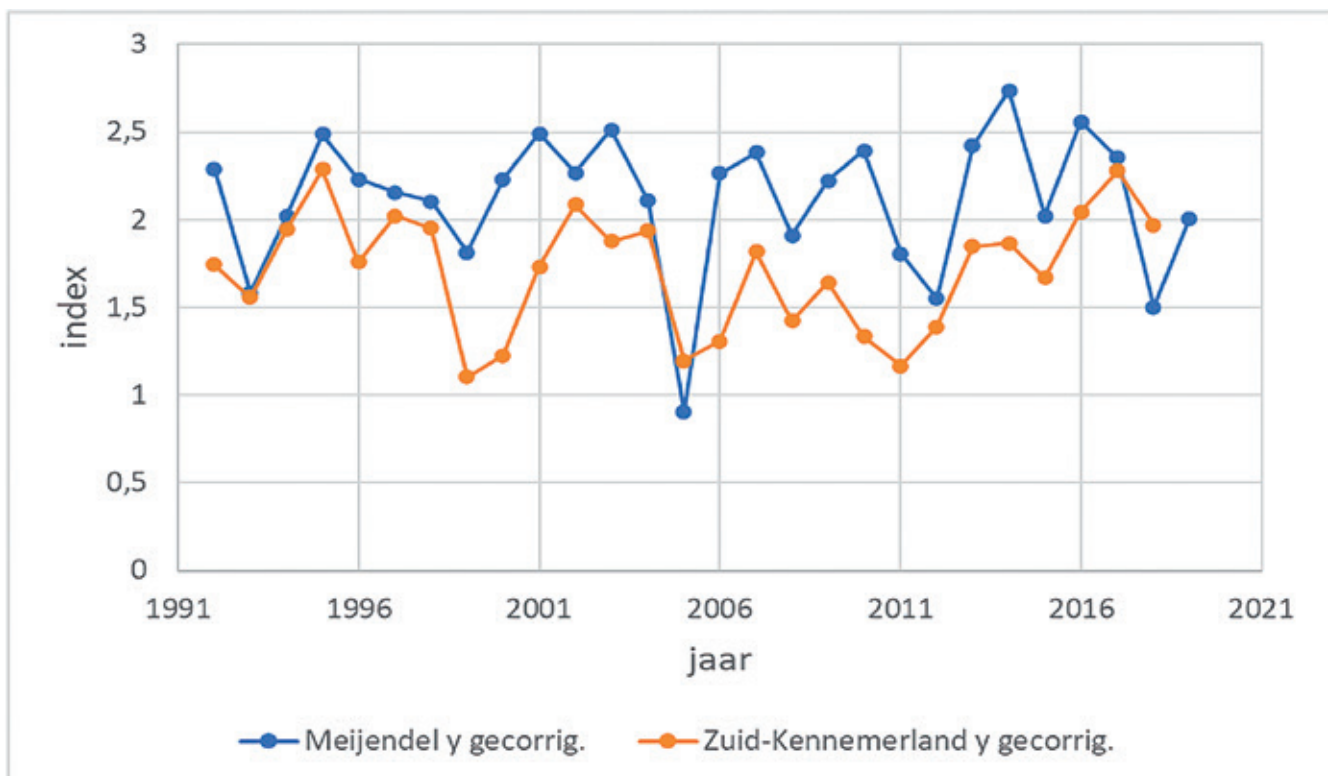
Een van de mogelijke bedreigingen in de duinen zou de sterke toename van het Bezemkruiskruid kunnen zijn. Die staat vaak op de open/verstoorde plekjes waar ook het Jacobskruiskruid zou kunnen groeien. Door concurrentie zou het Bezemkruiskruid, dat niet door de zebra-rupsen van de St. Jacobsvlinder wordt gevretten, het wel eens beter kunnen doen en het Jacobskruiskruid verdringen, met als

gevolg minder voedsel voor de zebra-rupsen. Kennelijk speelt dat echter (nog) geen belangrijke rol, want dan zouden beide gebieden juist in de meest recente periode een teruggang van de St. Jacobsvlinder moeten laten zien, en dat is nergens het geval.

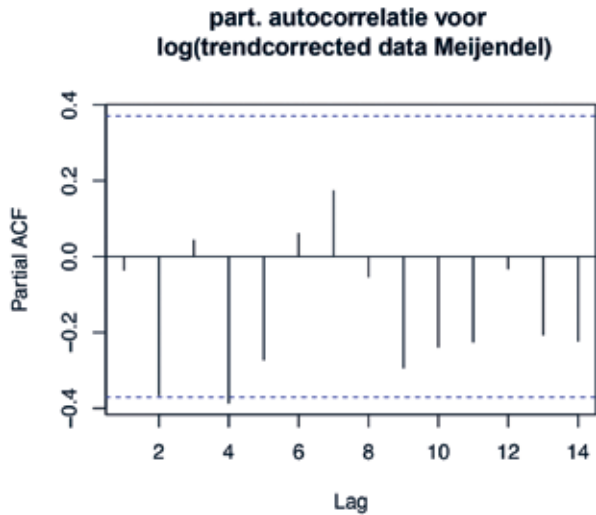
Tijdreeksanalyse

Om het patroon van de reeksen van vlinderaantallen in Meijendel en Zuid-Kennemerland verder te analyseren, hebben we ze van hun trends ontdaan. Dat levert het beeld op dat in Figuur 6 te zien is. Direct vallen nu overeenkomsten op in de 'zaagtanden'. Op beide locaties wordt telkens een aantal jaren met hoge waarden afgewisseld door een diep dal van één of twee jaar (bijv. tussen 1999 en 2005). Maar ook midden in de vier herkenbare periodes met hogere waarden is telkens een kleinere terug-

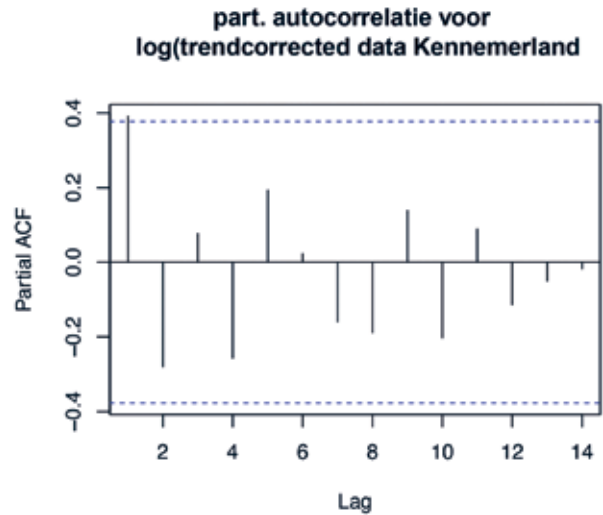
gang waar te nemen. Om patronen in de tijd te achterhalen is van beide reeksen de partiële autocorrelatie berekend, waarbij de waarden uit een serie worden vergeleken met alle eerdere waarden uit die serie. Zo valt na te gaan of er een samenhang is tussen de waarden Y_t en alle waarden die daaraan voorafgingen, Y_{t-1} , Y_{t-2} , Y_{t-3} , enz., met één of meer periodes (in dit geval jaren) tussentijd (Fig. 7). Bij een verschuiving van 0 wordt de reeks met zichzelf gecorreleerd, wat, vanzelfsprekend, een (auto) correlatiecoëfficiënt van 1 oplevert. Beide reeksen laten hoge negatieve waarden zien bij een verschuiving van twee jaar en van vier jaar (significant voor Meijendel (Fig. 7a), net niet voor Zuid-Kennemerland (Fig. 7b)). Dit wijst er op dat na een hoge waarde een lage waarde volgt en/of twee (en vier) jaar na een lage waarde een hoge. De term hiervoor is vertraagde negatieve dichtheidsafhankelijkheid.



Figuur 6. Tellingsreeksen van de St. Jacobsvlinder in Meijendel en Zuid-Kennemerland. De tellingen zijn eerst geschaald naar 1992 = 100 en vervolgens log-getransformeerd en tenslotte voor bestaande trends (positief in Meijendel; negatief in Zuid-Kennemerland) gecorrigeerd



Figuur 7a. Partiële autocorrelatie tijdreeks Meijndel (coëfficiënt (PAC) op y-as; stippellijn is significantiegrens.



Figuur 7b. Partiële autocorrelatie tijdreeks Zuid-Kennemerland (coëfficiënt (PAC) op y-as; stippellijn is significantiegrens.

Ook bij de analyse van de tellingen uit de eerdere periode in Meijndel kwam een verschuiving van 2 jaar als significant (negatief) uit de analyse naar voren (Bonsall, van der Meijden and Crawley 2003). De biologische achtergrond moet zeker ten dele worden gezocht in de voedselbeschikbaarheid voor de zebrarupsen. Stel dat er in een bepaald jaar (jaar n) veel planten zijn, maar nog niet extreem veel rupsen. De rupsen kunnen volop eten, en de oudere rupsen hebben een sterke voorkeur voor de eiwitrijke bloemen. Dat leidt ertoe dat veel rupsen verpoppen en vlinders opleveren die wel tot 500 eitjes kunnen leggen. De kans is dan groot dat er in dat jaar (jaar $n+1$) zoveel rupsen zijn dat er totale kaalvraat optreedt. Toch zien nog behoorlijk wat rupsen kans om met een minimum aan voedsel net te verpoppen. De vlinders die het volgend jaar ($n+2$) uit de pop komen, gaan op zoek naar planten om eitjes af te zetten, maar die zijn er nauwelijks meer. Dat komt doordat de vraat aan bloemen in jaar (n) en de totale kaalvraat in jaar ($n+1$) als gevolg heeft gehad dat er al twee jaar geen zaden zijn gevormd. Het Jacobskruiskruid heeft echter gelukkig een zaadbank met een reservevoorraadje

aan lang levende zaden. Ondanks het feit dat er geen nieuwe zaden zijn gevormd kunnen er dus toch nog zaden kiemen. Bovendien kunnen sommige kaalgevreten planten zich herstellen. Maar voordat de nieuw gekiemde planten tot bloei komen, zijn we tenminste twee jaar verder, want de plant is een zogenaemde tweejarige, die in het eerste jaar vegetatief blijft. Bovendien zijn er in jaar ($n+2$) nog zoveel vlinders, en dus rupsen, dat ze de boel weer kaalvreten en, omdat er zo weinig planten zijn, massaal sterven. De populaties van zowel de vlinder als de plant zijn in jaar ($n+3$) totaal ingestort. Na een paar jaar zijn er weer meer planten en op een enkel plekje heeft de vlinder de crash weten te overleven. En dan begint de nieuwe cyclus. Het maximum aantal vlinders en rupsen zagen we in jaar ($n+1$). Het jaar na de massale sterfte (jaar ($n+3$)) bevindt de vlinderpopulatie zich op een dieptepunt, vandaar de significante verschuiving van twee jaar. De significante verschuiving van vier jaar kwam in het eerdere onderzoek niet naar voren. Waarschijnlijk heeft het te maken met de twee toppen die nu in de reeksen te zien zijn voor de crash. Een biologische verklaring hiervoor hebben we nog niet.

Voor beide reeksen is een periodogram berekend om inzicht te krijgen in de periodiciteit van de aantalspatronen. De maximumwaarde voor Meijndel suggereert dat we te doen hebben met een cyclus van 6 jaar. De maximumwaarde van de Zuid-Kennemerlandreeks suggereert een iets hoger waarde, 6,8 jaar. De Meijndelreeks die eerder werd onderzocht vertoonde een cyclus van gemiddeld 5,5 jaar (van der Meijden et al. 1998). Hoewel die waarden allemaal vrij dicht bij elkaar liggen, is het niet duidelijk welke factoren uiteindelijk verantwoordelijk zijn voor een korter of langer durende cyclus.

Figuur 6 laat zien dat de totale patronen van de twee reeksen uit Meijndel en Zuid-Kennemerland, waaruit de trends zijn verwijderd, sterk op elkaar lijken. De twee reeksen zijn inderdaad paarsgevijs significant positief met elkaar gecorreleerd (Spearman $\rho = 0,413$, $n=27$, $p=0.033$). Dit resultaat sluit aan bij een belangrijk theorema binnen de ecologie, het Moran-effect. Moran (1953) formuleerde de stelling dat als twee regionale populaties dezelfde dichtheidsafhankelijke structuur vertonen, ze met elkaar gecorre-

leerd zullen raken onder invloed van dichtheidsonafhankelijke factoren, zoals weersfactoren, die tussen de gebieden overeenkomsten laten zien. Een van dergelijke factoren met een groot effect op de groei van de voedselplant van de St. Jacobsvlinder is regenval in de herfst, na de rupsenvraat (Dempster & Lakhani 1979, Van der Meijden et al. 1998). Meijendel en Zuid-Kennemerland zullen ongetwijfeld een erg vergelijkbaar neerslagpatroon laten zien. Maar de reeksen van vlindertellingen laten zeker niet toe om daarover suggesties te doen. We kunnen alleen maar concluderen dat, terwijl voedseluitputting door kaalvraat door de zebrarupsen en een verlaat herstel van het Jacobskruiskruid de dichtheidsafhankelijke elementen zijn die tot de gevonden fluctuaties leiden, een heel andere factor waarschijnlijk verantwoordelijk is voor de synchronisatie van het aantalsverloop.

Discussie

Het duinecosysteem is de afgelopen decennia aan grote veranderingen blootgesteld, denk daarbij aan het begraazingsregime, de eutrofiering en de klimaatsverandering. Toch laat het patroon van fluctuaties in de aantallen van de St. Jacobsvlinder nog duidelijk overeenkomsten zien met dat uit het derde kwartaal van de vorige eeuw. Het lijkt wel complexer te zijn geworden door een soort tweetoppigheid en daarmee een wat langere cyclus. Dat patroon doet zich zowel voor in Meijendel als in Zuid-Kennemerland. Het is een uitdaging om daarvoor naar een verklaring te zoeken.

Het is belangrijk te bedenken dat we te maken hebben met een proces van aantalsbepaling waarbij toeval een heel grote rol speelt. Daardoor zijn de fluctuaties in de tijd niet identiek aan elkaar en ook de fluctuaties op verschillende locaties niet exact het-

zelfde. Daarom, tot slot, een voorbeeld om dat te illustreren. Tijdens het eerdere, heel gedetailleerde onderzoek was opgevallen dat in jaren met massale rupsensterfte als gevolg van voedselgebrek, waarin de vlinderpopulatie instort, weersfactoren een cruciale rol spelen. Als in die jaren het voorjaar warm en droog was, kon dat extreme vormen aannemen. De vlinders kwamen door de warmte vroeg uit de pop, waardoor er ook al heel vroeg in het seizoen veel rupsen waren. Maar door de droogte waren de voedselplanten achtergebleven in hun groei. Dat leidde ertoe dat de populatie heel diep instortte. Ook de nieuwe reeksen laten zo'n jaar zien waarin dat het geval was: 2005 (Fig.5).

Eddy van der Meijden
edvandermeijden@gmail.com

Lia Hemerik
lia.hemerik@wur.nl

Frans J.A. Jacobs
f.j.a.jacobs@biology.leidenuniv.nl

Literatuur

- Bonsall MB, E van der Meijden & MJ Crawley 2003 *Contrasting dynamics in the same plant-herbivore interaction*. PNAS 100:14932-14936
- Dempster JP & KH Lakhani 1979 *A population model for the cinnabar moth and its food plant, ragwort*. Journal of Animal Ecology 48:143-64
- Van der Hagen, HGJM, D Assendorp, W Calame, F van der Meulen, KV Sykora, JHJ Schaminée 2020 *Is livestock grazing a key factor for changing vegetation patterns in lime rich coastal dunes in the Netherlands?* Journal of Coastal Conservation 24:15
- Hooijmans F & A Remeëus 2019 *Vlinders in Meijendel: Aantallen in 2019 langs twee telroutes*. Holland's Duinen 76:37-41
- van der Meijden E, RM Nisbet & MJ Crawley 1998 *The dynamics of a herbivore-plant interaction, the cinnabar moth and ragwort*. In: *Insect Populations*, ed by JP Dempster & IFG McLean, Kluwer Academic Publishers
- van der Meijden E & K van der Veen-van Wijk 2009 *Hoe de Sint Jacobsvlinder het Jacobskruiskruid in Meijendel exploiteert*. Holland's Duinen (54) 3-14.
- van der Meijden E, CAM van Wijk & RE Kooi 1991 *Population dynamics of the cinnabar moth (Tyria jacobaeae): Oscillations due to food limitation and local extinction risks*. Netherlands Journal of Zoology 41:158-173
- van der Meijden E & CAM van Swaay 2015 *De dagvlinders van Meijendel, tijdens en na een kwart eeuw intensief natuurbeheer*. Holland's Duinen 66:8-27
- Moran PAP 1953 *The statistical analysis of the Canadian lynx cycle. II Synchronization and meteorology*. Australian Journal of Zoology 1:291-298
- Mourik J 2018 *Vlinders in het veranderende duinlandschap van Zuid-Kennemerland 1992-2016. 25 jaar Dagvlindermonitoring*. KNNV- dagvlinderwerkgroep Zuid-Kennemerland (KNNV pdf internet)
- Mourik J & M Eggenkamp-Rotteveel Mansfeld 2005 *Duinvlinders. Op vleugels van parelmoer door Zuid-Kennemerland*. KNNV Uitgeverij.
- Van Oosten H, A Kooijman, C van Turnhout, J Dekker, A van den Burg, M Nijssen 2012 *Begraazingsbeheer in relatie tot herstel van faunagemeenschappen in de duinen. Eindrapportage 1e fase 2009-2011. Ministerie van Economische Zaken, Landbouw en Innovatie*.