

University of Groningen

Defending the marsh

van der Wal, Christiaan Franciscus René

IMPORTANT NOTE: You are advised to consult the publisher's version (publisher's PDF) if you wish to cite from it. Please check the document version below.

Document Version

Publisher's PDF, also known as Version of record

Publication date:

1998

[Link to publication in University of Groningen/UMCG research database](#)

Citation for published version (APA):

van der Wal, C. F. R. (1998). *Defending the marsh: Herbivores in a dynamic coastal ecosystem*. Thesis.

Copyright

Other than for strictly personal use, it is not permitted to download or to forward/distribute the text or part of it without the consent of the author(s) and/or copyright holder(s), unless the work is under an open content license (like Creative Commons).

The publication may also be distributed here under the terms of Article 25fa of the Dutch Copyright Act, indicated by the "Taverne" license. More information can be found on the University of Groningen website: <https://www.rug.nl/library/open-access/self-archiving-pure/taverne-amendment>.

Take-down policy

If you believe that this document breaches copyright please contact us providing details, and we will remove access to the work immediately and investigate your claim.

Downloaded from the University of Groningen/UMCG research database (Pure): <http://www.rug.nl/research/portal>. For technical reasons the number of authors shown on this cover page is limited to 10 maximum.

SAMENVATTING

De wereld is continu aan verandering onderhevig. Daar waar kale bodem ontstaat laait een strijd op. Een strijd tussen plantensoorten onderling, in gevecht om nutriënten en licht. De uitkomst van deze strijd is een verandering in soortensamenstelling over de tijd. Dit fenomeen wordt vegetatie successie genoemd en is een universeel gegeven; overal in de wereld vindt vegetatie successie plaats. De verandering kan echter zodanig traag verlopen, dat het niet of nauwelijks wordt opgemerkt. De mogelijkheden tot kolonisatie (via bijvoorbeeld zaden), de heersende abiotische omstandigheden en competitie met buurplanten worden gezien als onderliggende mechanismen van vegetatie successie. Dit gaat voorbij aan de waarneming dat legio andere organismen zich ophouden in recent ontstane gebieden en zich tegoed doen aan zaden, bladeren of ondergrondse delen van planten. De relatie tussen vegetatie successie en herbivorie is daarmee geen uitgemaakte zaak. De complexiteit van veel systemen maakt bestudering van deze relatie een moeilijke opgave.

In dit proefschrift wordt de relatie tussen natuurlijke begrazing en vegetatie successie beschreven in een relatief eenvoudig systeem: de kwelder van Schiermonnikoog. Met behulp van manipulaties in de aanwezigheid van zowel bepaalde plantensoorten als herbivoren, is gepoogd te ontrafelen welke invloed herbivoren hebben op processen die vegetatie successie sturen.

Vijf soorten herbivoren zijn van kwantitatief belang in het kwelder systeem op Schiermonnikoog. Het betreft Rotgans, Brandgans, Grauwe Gans, Haas en Konijn. Alle ganzensoorten zijn slechts enkele maanden per jaar te vinden op de kwelder. In deze periode worden vetreserves opgebouwd voor de winter of voor de voorjaarsstrek naar de noordelijk gelegen broedgebieden. De haas en het konijn zijn het gehele jaar door op de kwelder te vinden. Het konijn is vooral gebonden aan duinen en speelt om die reden geen grote rol in het hele kwelder gebeuren. De haas daarentegen maakt gebruik van grote delen van de kwelder en blijkt zeer invloedrijk.

De kwelder van Schiermonnikoog neemt sinds 1800 sterk in omvang toe, en er lijkt vooralsnog geen einde aan deze groei te komen. Dit maakt dat zowel pas ontstane gebieden (in het oosten) als kwelderdelen ouder dan 100 jaar (in het westen) aanwezig zijn. De verandering in plantensamenstelling over meer dan een eeuw ligt dus voor ons uitgespreid. Dit geeft de mogelijkheid te onderzoeken hoe herbivoren zich verdelen over de verschillende successie stadia en welke factoren daarbij een rol spelen. In algemene termen neemt - in de loop van de vegetatie successie - plant biomassa toe. De motor is hierbij de ophoping van klei, afgezet tijdens overstromingen en de accumulatie van afstervend plantenmateriaal. Beide leveren stikstof, een limiterend element voor plantengroei in jonge delen van de kwelder. Deze jonge delen zijn gekarakteriseerd door een ijle plantengroei, maar dragen binnen enkele decaden een dichte vegetatie.

Conventionele exploitatie theorie voorspelt dat de dichtheid van herbivoren toeneemt met de produktiviteit van een systeem (dus van een jonge naar een oude kwelder). Pas als de dichtheid aan herbivoren zodanig hoog is dat carnivoren hiervan kunnen leven, neemt het aantal herbivoren niet verder toe. Hierdoor verliezen de herbivoren controle op de vegetatie

en kan de plant biomassa toenemen. Alhoewel in veel systemen deze patronen inderdaad zijn vastgesteld, blijkt het minder universeel dan verondersteld. Op Schiermonnikoog neemt het aantal herbivoren wel toe met een toename in leeftijd van de kwelder van een lage naar een intermediaire produktiviteit, om vervolgens bij een verdere toename van de produktiviteit weer af te nemen (Box 1). De hoogste dichtheid aan herbivoren wordt dus aangetroffen op kwelderdelen van intermediaire productiviteit. Predatie speelt hierbij geen rol van betekenis.

Uit experimenten met halftamme brandganzen bleek dat de fourageer-efficiëntie in vegetatie met een hoge biomassa lager lag dan in vegetatie met een geringere biomassa (Hoofdstuk 3). Met de toename van biomassa in de loop van de successie neemt ook de hoeveelheid dood materiaal toe, hetgeen efficiënt fourageren belemmert.

Niet alleen de structuur van de vegetatie verandert met het ouder worden van de kwelder, maar ook de soortensamenstelling van de vegetatie, wat in grote mate de verdeling van de herbivoren bepaalt. Aan de hand van 24 jaar tellingen kon worden aangetoond dat rotganzen oudere gebieden moeten loslaten omdat oneetbare soorten in de loop van de tijd de vegetatie gaan domineren (Hoofdstuk 2). Het totaal aantal rotganzen op de kwelder daalde desondanks niet, omdat er nieuwe fourageergebieden ontstonden door continue aanwas van jonge kwelderdelen. Dit betekent niet dat herbivoren geen invloed uitoefenen op vegetatie successie. Door begrazing wordt de vegetatie kort gehouden waardoor meer licht beschikbaar is voor planten (Hoofdstuk 4). Overschaduwning wordt zo door de herbivoren uitgesteld. Ook de beschikbaarheid van stikstof voor plantengroei wordt laag gehouden door begrazing (Hoofdstuk 6). Door het wegeten van plantenmateriaal wordt de hoeveelheid dood materiaal wat de bodem bereikt verminderd. Hierdoor krijgen micro-organismen minder te verteren en komt er minder ammonium en nitraat als resultante van dit verteringsproces in de bodem vrij. Dit zorgt dus eveneens voor een vertraging van de snelheid waarmee soortvervanging verloopt. Uitstel van lichtcompetitie en reductie van de stikstofbeschikbaarheid vormen twee belangrijke wapens voor herbivoren in de strijd tegen vegetatie successie. De voedselplanten van de herbivoren zitten als het ware ingeklemd: vroeg in successie worden ze belaagd door herbivoren en kunnen zich nauwelijks staande houden, terwijl later in successie buurplanten deze -in het algemeen laag opgaande soorten- dreigen te overschaduwden (Hoofdstuk 4). Competitie is niet beperkt tot planten; ook de herbivoren onderling competeren om het schaarse voedsel in het voorjaar (Hoofdstuk 7).

Alhoewel onverwacht, blijken hazen een sleutelrol te spelen in het functioneren van de kwelder. Ruim driekwart van het jaar bestaat het menu van hazen voornamelijk uit grassen. In de winter echter, is het merendeel van de grassen dood, of weggestopt in een dicht pak strooisel. In deze tijd van voedselschaarste schakelen hazen over op houtige gewassen. Gewone Zoutmelde moet het op de kwelder dan zwaar ontgelden. Deze houtige soort vormt een laagopgaande maar dichte 'struiklaag' in oudere delen van de kwelder (40 jaar en ouder). Experimentele uitsluiting van hazen liet zien dat de kwelder reeds 25 jaar eerder gedomineerd zou zijn door dit houtige gewas (Hoofdstuk 8). Hazen hebben hiermee één van de belangrijkste transitities in de kweldervegetatie tijdelijk onder controle. Zo gauw Gewone Zoutmelde gaat toenemen, wordt de vegetatie ongeschikt voor rotganzen. Hazen houden de jonge kwelder dus geschikt voor ganzen begrazing. De aantallen rotganzen op de kwelder zouden in de afwezigheid van hazen minimaal 50% lager zijn. Alhoewel de

dichtheid aan ganzen hoger is op de jongere kwelder, speelt de aanwezigheid van hazen een minder grote rol.

Naast de effecten van begrazing door hazen spelen ook andere factoren een rol. Het is niet duidelijk welke rol de aanwezigheid van Engelse Slijkgras door natuurlijke dood speelt in de vorming van geschikt doortrekgebied.

Alhoewel herbivoren invloed hebben op de successie, zijn zij niet in staat deze eenzijdig te bepalen. Het is in kweldervorming dat de aan

dichtheid aan ganzen hoger is dan de dichtheid aan hazen, lijkt hun effect op de vegetatie minder groot.

Naast de effecten van begrazing op bovengrondse plantendelen is het belang van ondergrondse begrazing door nematoden onderzocht (Hoofdstuk 5). Vooralsnog lijken nematoden geen grote rol te spelen in vegetatie successie. Veranderingen op het eiland hebben recentelijk geleid tot het verschijnen van de Grauwe Gans. Uitbreiding van het areaal Zeebies en Engels Slijkgras door natuurlijke vegetatie successie, heeft het eiland gemaakt tot een geschikt doortrekgebied.

Alhoewel herbivoren invloed uitoefenen op de snelheid waarmee successie verloopt, zijn zij niet in staat deze een halt toe te roepen. Het is alleen dankzij de bestaande dynamiek in kweldervorming dat de aantallen herbivoren niet dalen.