

University of Groningen

Betekenis van vegetatie ontwikkeling in de drooggevallen gebieden van het Volkerakmeer-Zoommeer voor de fauna.

Dijkstra, Cornelis

DOI:
[10.13140/RG.2.1.4711.0167](https://doi.org/10.13140/RG.2.1.4711.0167)

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:
1994

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

Citation for published version (APA):

Dijkstra, C. (1994). Betekenis van vegetatie ontwikkeling in de drooggevallen gebieden van het Volkerakmeer-Zoommeer voor de fauna.: Aantalsfluctuaties in muizenpopulaties in relatie tot de ontwikkeling van de vegetatie. Delft: Dienst Weg- en Waterbouwkunde, Rijkswaterstaat. DOI: 10.13140/RG.2.1.4711.0167

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).

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.

Betekenis van vegetatie ontwikkeling
in de drooggevallen gebieden van
het Volkerakmeer-Zoommeer voor
de fauna

Ministerie van Verkeer en Waterstaat
Directoraat-Generaal Rijkswaterstaat



Dienst Weg- en Waterbouwkunde

RuG
Rijksuniversiteit Groningen

BETEKENIS VAN VEGETATIE ONTWIKKELING IN DE DROOGGEVALLEN
GEBIEDEN VAN HET VOLKERAKMEER-ZOOMMEER VOOR DE FAUNA

Aantalsfluctuaties in muizenpopulaties in relatie tot
de ontwikkeling van de vegetatie

C. Dijkstra

Zoologisch Laboratorium
Rijksuniversiteit Groningen

Onderzoek uitgevoerd in opdracht van Rijkswaterstaat
Dienst Weg- en Waterbouwkunde, Delft



VOORWOORD

In mei 1987 werd de Philipsdam gesloten, waarmee de compartimentering van de Oosterschelde een feit was. Het nieuw ontstane systeem, het Volkerakmeer-Zoommeer, vroeg om een eigen beheer. Om een zo optimaal mogelijk beheer te kunnen voeren is kennis van het watersysteem en de optredende veranderingen noodzakelijk. In 1986 werd daartoe een onderzoeksplan opgesteld door de werkgroep Onderzoeksplan Volkerakmeer Zoommeer, waarin vertegenwoordigd waren Directie Zeeland, Dienst Binnenwateren/RIZA, Dienst Weg- en Waterbouwkunde, Dienst Getijdewateren (nu RIKZ) en de Rijksdienst voor de IJsselmeerpolders (nu Groene Poot).

De hoofddoelstelling werd als volgt geformuleerd: 'integraal onderzoek naar het (water)systeem teneinde de inrichting en het beheer in het gebied te kunnen optimaliseren'.

Bij de verdere uitwerking van het onderzoeksplan zijn een aantal clusters onderscheiden, zoals eutrofiëring, natuurontwikkeling water, sedimenthuishouding en oeverontwikkeling. Bij deze laatste cluster oeverontwikkeling lag het accent van het onderzoek op de monitoring en evaluatie van biotische en abiotische ontwikkelingen in de oevers en drooggevallen gebieden van het Volkerakmeer-Zoommeer.

Muizen, en dan vooral woelmuizen, vormen een belangrijke voedselbron voor roofvogelsoorten en uilen. Deze prooidieren vertonen regelmatig aantalsfluctuaties, welke echter nooit afdoende kwantitatief zijn vastgelegd. Daarnaast is onvoldoende bekend, wat de invloed van de vegetatie samenstelling is op de muizenpopulatie.

In dit kader is in opdracht van de Dienst Weg- en Waterbouwkunde door de vakgroep Gedragsbiologie van de Rijksuniversiteit Groningen onderzoek uitgevoerd naar de ontwikkeling van muizenpopulaties op de oevers én drooggevallen gronden van het Volkerakmeer-Zoommeer in relatie tot spontane vegetatie ontwikkeling.

De resultaten van dit onderzoek zijn van belang met het oog op het beheer op de drooggevallen gronden, vooral gericht op de ontwikkeling van populaties toppredatoren zoals roofvogels.

Het voor u liggende rapport vormt de afronding van genoemd onderzoek en beschrijft de vegetatiesuccessie en aantalsfluctuaties in muizenpopulaties in de eerste zes jaren (1987-1992) na afsluiting. Daarnaast is ingegaan op de aantallen muizenetende roofvogels in het gebied. Afsluitend worden enkele beheersadviezen gegeven gericht op een optimaal beheer voor roofvogels en op het in stand houden van de in Nederland zeldzame Noordse woelmuis.

Rijkswaterstaat, Dienst Weg- en Waterbouwkunde
Afdeling Onderzoek Landschap en Natuurlijk Milieu
drs. A.W.J. van Schaik

Samenvatting

In april 1987 werd de Philipsdam voltooid en door het wegvallen van eb en vloed kwam er langs het Volkerak-Zoommeer ca. 1780 ha. grond permanent droog te liggen, bestaande uit voormalige schorren, slikken en platen. In het kader van het "Onderzoeksplan oeverontwikkeling Volkerakmeer en Zoommeer 1987-1996" (RWS) werd een onderzoek verricht naar de kolonisatie en aantalsveranderingen van muizen op de drooggevalle gronden langs het Volkerak-Zoommeer, in relatie tot de ontwikkeling van de vegetatie. In dit rapport worden de gegevens over de jaren 1987-1992 geanalyseerd.

In het gebied werden vier soorten woelmuizen gevangen: de Veldmuis, de Aardmuis, de Noordse woelmuis en de Rosse woelmuis. Verder werden gedurende de onderzoeksperiode drie soorten "ware" muizen aangetroffen: de Bosmuis, de Huismuis en de Dwergmuis. Ook werden er vier soorten spitsmuizen gevangen, namelijk de Bosspitsmuis, de Huisspitsmuis, de Dwergspitsmuis en de Waterspitsmuis (1 ex).

Het voormalig schor was reeds in september 1987 gekoloniseerd door een aantal muizensoorten. Op de voormalige slikken was dit pas het geval in 1990, terwijl de (zandige) platen aan het eind van de onderzoeksperiode nog steeds niet door muizen werden bevolkt. Deze verschillen houden verband met de variatie in successie en structuur van de vegetatie. Zo was er op de platen in 1992 nog steeds sprake van een zeer open biotoop met een laag bedekkingspercentage van de kruidlaag. Op het voormalig schor daarentegen was reeds in 1987 een min of meer gesloten vegetatie aanwezig, van belang als voedsel voor de muizen, maar ook in de vorm van dekking tegen (lucht)predatoren.

De zeldzame Noordse Woelmuis werd ook in het onderzoeksgebied aangetroffen. Deze soort komt in Nederland voor op de Zeeuwse eilanden en Texel, in de Biesbosch, op vochtige plaatsen langs de Friese meren en in laagveengebieden in Noordholland. De Noordse woelmuis kan zich handhaven in zeer natte terreinen met een ruige vegetatie, in veel gevallen rietvelden. Versnippering van het kernhabitat van deze soort, en ook ontwatering en begrazing, resulterend in een biotoop waar de soort minder concurrentiekrachtig is dan andere woelmuizen, zijn belangrijke oorzaken voor de zeer beperkte verspreiding van de Noordse woelmuis in Nederland. In het onderzoeksgebied werd de soort alleen gevangen op de drooggevalle gronden bij Flakkee, namelijk de Krammerse Slikken en de Hellegatsplaten, en niet langs de Brabantse en Zeeuwse oever. Op de Hellegatsplaten werd echter ook de Veldmuis gevangen en beide soorten kwamen ruimtelijk gescheiden voor. De Noordse woelmuis kon zich echter uitstekend handhaven tijdens de onderzoeksperiode. Sinds 1992 worden de Hellegatsplaten echter begraasd door rundvee en paarden, en het beheer is gericht op het doen ontstaan van een tamelijk open grazig biotoop. Aangezien de Noordse woelmuis begrazing slecht verdraagt is het sinds 1992 ingestelde beheer verre van optimaal voor deze soort. Gezien het schaarse voorkomen van de Noordse woelmuis in Nederland, is een beheer, mede gericht op het behoud van deze soort op de Krammerse Slikken en de Hellegatsplaten, aanbevelenswaard. Bij de huidige begrazingsdruk zal de Noordse woelmuis zich hier niet kunnen handhaven, zoals in het verleden ook reeds gebeurde op de Slikken van Flakkee, in de Grevelingen.

Tegen de achtergrond van een mede op roofvogels gericht beheer van natuurgebieden in Nederland, werd in het onderzoek veel aandacht besteed aan de Veldmuis, die een belangrijke voedselbron vormt voor roofvogels.

De Veldmuis kwam in de eerste drie jaar na afsluiting van het gebied (1987-1989) in extreem hoge dichtheden voor op de voormalige schorren, terwijl er in de laatste drie jaar (1990-1992) veel lagere aantallen werden gevangen. Deze grote verandering in Veldmuis-dichtheid ging samen met een snelle successie van de vegetatie. In 1987 werd de vegetatie vooral gedomineerd door zouttolerante soorten als Kweldergras, Zulte en Schorrezoutgras. Ook

Spiesmelde kwam toen reeds veel voor, maar deze soort bereikte maximale bedekkingspercentages in 1988 en 1989. Vanaf 1990 volgde een snelle toename van de Akkerdistel en in nog sterkere mate Duinriet. Deze soort bedekte in 1992 ongeveer 50% van het oppervlak op het voormalig schor. De Veldmuiscvangsten bleken positief geassocieerd met het bedekkingspercentage van resp. Zulte, Kweldergras en Spiesmelde. Deze soorten zijn dus positieve indicatoren voor Veldmuisc. Duinriet daarentegen had een negatief effect, en is waarschijnlijk minder aantrekkelijk als voedsel voor de Veldmuisc.

De zeer aanzienlijke variaties in de Veldmuiscvangsten in de ruimte en de tijd konden echter slechts voor een gering deel worden verklaard door variaties in het aanbod van de verschillende plantensoorten. De negatieve associatie met de andere muiscsoorten, de afstand tot de dijk (immigratiebron) en vooral de overall jaarverschillen bleken de meeste variatie in de Veldmuiscvangsten te verklaren.

Het is voor de hand liggend dat er op de voormalige schorren bij een voortgaande successie niet opnieuw hoge dichtheden Veldmuisc zullen optreden. De verdergaande verruiging en boomopslag, alsmede de kolonisatie van deze terreinen door de concurrerende Aardmuisc aan het einde van de onderzoeksperiode zijn hiervoor de belangrijkste redenen. Deze soort is vooral van belang voor muiscenetende roofvogels omdat hoge dichtheden kunnen worden bereikt. Bovendien is de Veldmuisc gemakkelijker vangbaar dan de andere woelmuiscsoorten vanwege de relatief korte vegetaties waarin deze soort voorkomt. Hoge dichtheden van Veldmuisc lijken vooral op te treden tijdens het pionier stadium van de vegetatiesuccessie. In natuurlijke wetlands is er sprake van een grote mate van dynamiek in het oecosysteem, vooral gestuurd door grote variaties in waterstand. Periodes van droogte en vegetatiesuccessie worden afgewisseld door langdurige inundaties, met als gevolg dat opnieuw pioniervegetaties kunnen ontstaan, als het gebied weer droogvalt. Hoewel een wisselend waterpeil in het Volkerak-Zoommeer vooral op de lager gelegen slikken en platen een dergelijke dynamiek zou kunnen bewerkstelligen, zal de successie op de veel hoger gelegen voormalige schorren doorgaan. Het inzetten van grote grazers, zoals sinds 1992 op de Dintelse gorzen en in mindere mate op de Slikken van de Heen gebeurt, lijkt dan ook een meer reële optie om op de voormalige schorren, althans plaatselijk, een vrij korte en grazige vegetatie te doen ontstaan waarin de Veldmuisc, en daarmee de muiscenetende roofvogels, zich kunnen handhaven.

INHOUDSOPGAVE

1. INLEIDING	1
2. MATERIAAL EN METHODEN	3
2.1. Beschrijving van het onderzoeksgebied	3
2.2. Zouthuishouding	3
2.3. Hoogteligging en waterhuishouding	3
2.4. Bodem	4
2.5. Opzet van het onderzoek	4
3. RESULTATEN	6
3.1. Ontwikkeling van de vegetatie	6
3.1.1. Veranderingen in de structuur van de vegetatie	6
3.1.2. Veranderingen in de soortensamenstelling van de vegetatie	7
3.2. Geografische verspreiding van de muizensoorten	9
3.3. Kolonisatie van de muizen	10
3.3.1. Kolonisatie van de voormalige schorren	10
3.3.2. Kolonisatie op de platen	11
3.3.3. Kolonisatie op het slik	11
3.4. Variaties in Veldmuis-index na de kolonisatiefase	14
3.4.1. Variaties in Veldmuis-index in de tijd	15
3.4.2. Variaties in Veldmuis-index in de ruimte en de tijd	16
3.4.2.1. De Veldmuis-index in relatie tot de afstand van de dijk	16
3.4.2.2. De Veldmuis-index in relatie tot de andere muizensoorten	17
3.4.2.3. De Veldmuis-index in relatie tot de soortensamenstelling van de vegetatie	18
3.5. Variaties in roofvogeldichtheid in relatie tot het Veldmuizenaanbod	22
4. DISCUSSIE	24
5. LITERATUUR	29



1. Inleiding

In verband met de afsluiting van het Volkerakmeer en Zoommeer, als gevolg van de voltooiing van de Philipsdam in mei 1987, werd door Rijkswaterstaat het "Onderzoeksplan oeverontwikkeling Volkerakmeer en Zoommeer over 1987-1996" opgesteld (Anon. 1986). De algemene doelstelling van het onderzoek werd als volgt omschreven: "Het formuleren van richtlijnen en het evalueren van bestaande richtlijnen voor inrichting en beheer van natuurwaarden in a) het aquatische milieu, b) de oeververdediging en c) het terrestrisch milieu van de oeverzone, teneinde te komen tot een zo optimaal mogelijk en ecologisch verantwoord functionerend ecosysteem". Het onderzoek wordt uitgevoerd door medewerkers van RIZA, Dienst Weg- en Waterbouwkunde (DWW) en de Directie Flevoland (DF), in overleg met Directie Zeeland. In het kader van dit project werd door DWW een deelonderzoek opgezet, in samenwerking met, en uitgevoerd door de vakgroep Gedragsbiologie van de Rijksuniversiteit Groningen. Dit rapport vormt het eindverslag van het betreffende project.

Het onderzoek had betrekking op variaties in populatieomvang van muizen op de drooggevallen gronden langs het Volkerak-Zoommeer, in relatie tot de ontwikkeling van de vegetatie ter plaatse. Muizen, en met name woelmuizen zoals de veldmuis, *Microtus arvalis*, de aardmuis, *Microtus agrestis* en de Noordse woelmuis, *Microtus oeconomus*, vormen de belangrijkste voedselbron voor veel roofvogelsoorten en uilen (Masman et al. 1988, Wijnandts 1984). Deze woelmuizen vertonen 3-4 jarige populatiecycli in aantallen. De regelmatige aantalsfluctuaties in de loop der jaren zijn zeer extreem in de arctische toendra en minder uitgesproken, maar nog duidelijk waarneembaar, in gebieden op een lagere breedtegraad (Hanssen & Hentonen 1988). Ook in Nederland is deze 3-jarige cyclus in veldmuizen-aantallen, min of meer synchroon lopend over zeer grote oppervlaktes, reeds aangetoond met behulp van gegevens vanaf 1805 uit landbouwverslagen en gemeentearchieven, betreffende "muizenplagen" (van Wijngaarden 1957). In de loop van deze eeuw werden echter steeds minder vaak extreme schade aan de gewassen gerapporteerd, waarschijnlijk samenhangend met de intensivering van de landbouw. Een uitzondering vormden de IJsselmeerpolders waarvan bekend is dat muizenetende roofvogels in de jaren na de drooglegging explosief in aantal toenamen (Bakker 1954 NO polder, Cavé 1968 O. Flevoland, Timmerman 1971 Lauwersmeerpolder). De aantalsfluctuaties van de prooi-soorten, met name veldmuizen, in de eerste jaren van spontane vegetatiesuccessie, zijn echter nooit kwantitatief vastgelegd. Bovendien is onbekend in hoeverre de soortensamenstelling van de vegetatie van invloed is op de muizenpopulaties. De vegetatie is van direct belang voor muizen, ten eerste als voedselbron voor de herbivore woelmuizen en de "ware" muizen (*Muridae*), die veel zaad eten, en ten tweede als dekking tegen predatoren. Met het oog op een verantwoord beheer van het gebied, o.a. gericht op het doen ontstaan en handhaven van gezonde populaties toppredatoren, zoals roofvogels, zijn metingen van variaties in de ruimte en de tijd van het prooiaanbod onmisbaar. Pas als is vastgesteld welke factoren eventuele verschillen in muizenaanbod veroorzaken kunnen effectieve beheersmaatregelen worden getroffen, mede gericht op roofvogels. Aangezien de afsluiting van het Volkerak-Zoommeer het laatste project was in het kader van de deltawerken, en er bovendien geen nieuwe inpolderingen zijn gepland, vormde dit de laatste mogelijkheid om de relaties tussen vegetatiesuccessie op de drooggevallen gronden en de aantalsfluctuaties van de muizen te onderzoeken.

In dit onderzoek werd gekozen voor het "natuurlijke" experiment door vanaf het moment van gereedkomen van de Philipsdam in mei 1987 twee keer per jaar de muizenstand te bemonsteren op vaste monsterpunten in verschillende biotopen, zoals voormalige schorren en slikken, die bovendien spontane verschillen vertonen in het tempo van de vegetatiesuccessie. Behalve de muizencensus werden tevens ieder jaar vegetatieopnames gemaakt op de vaste monsterpunten mede om relaties tussen de snel veranderende vegetatie en het muizenaanbod vast te stellen.

In dit rapport worden de resultaten van de eerste zes jaren na de afsluiting van het Völkerak-Zoommeer (1987-1992) geanalyseerd. Allereerst wordt een globaal overzicht gegeven van de ontwikkeling van de vegetatie op de voorheen regelmatig door de vloed overspoelde schorren en platen. Vervolgens worden de variaties in muizendichtheid behandeld in relatie tot een aantal vegetatie-parameters. Ook wordt nader ingegaan op de aantallen muizenetende roofvogels in het gebied, waarbij de nadruk ligt op de Torenavalk. Tenslotte zijn een aantal conclusies geformuleerd, en worden beheersadviezen gegeven, vanuit het oogpunt van een optimaal beheer voor roofvogels.

2. Materiaal en methoden

2.1 Beschrijving van het onderzoeksgebied

De drooggevallen gronden rond het Krammer-Volkerakmeer en het Zoommeer liggen in drie provincies, namelijk Zuid-Holland, Noord-Brabant en Zeeland. Het Krammer-Volkerak wordt begrensd door de Grevelingendam en de Philipsdam in het westen, Goeree-Overflakkee en de Hellegatsdam in het Noorden, het Hellegatsplein en het Volkeraksluizencomplex in het oosten en de Brabantse en Zeeuwse oevers in het Zuiden. Via het Schelde-Rijnkanaal staat het in verbinding met het Zoommeer, dat begrensd wordt door de Oesterdam, de Markiezaatskade en de voormalige zeedijken van Noord-Brabant en Zeeland (Kaart 1).

Door het afsluiten van het getijdewater is er, na voltooiing van de Philipsdam in april 1987, bij een peilbeheer van N.A.P. in totaal ca. 1780 ha. grond permanent droog gevallen, bestaande uit voormalige schorren en slikken (Tabel 1).

Tabel 1. Oppervlaktes van de deelgebieden en de daarin liggende raaien.

Gebied	geomorfologische eenheid	oppervlakte (ha)	raai nr
-Hellegatsplaten	slik en plaat	(370)	1 en 2
-Krammerse slikken	schor en plaat	(260)	3A en 3B
-Dintelse gorzen	schor en plaat	(650)	4A en 4B
-Slikken van de Heen	schor	(350)	5 en 6
-Princesseplaat	plaat	(120)	7

2.2 Zouthuishouding

Als gevolg van het doorspoelen met zoet water afkomstig uit het Hollands Diep was het Krammer-Volkerakmeer binnen een jaar ontzilt. Ook het grondwater in de bovenlaag op de voormalige schorren was reeds in 1988 grotendeels ontzilt, terwijl dit proces op de laagstliggende slikken veel langzamer verliep en in 1992 nog niet was voltooid (Slager p.m).

2.3 Hoogteligging en waterhuishouding

De voormalige schorren liggen alle meer dan een meter boven N.A.P. (meerpeil) en de grondwaterstand in dit biotoop lag na de afsluiting continu ruim beneden het maaiveld. De drooggevallen slikken en platen daarentegen varieerden in hoogte tussen N.A.P. en 0.60 + N.A.P. en de grondwaterstand reikte hier vooral 's winters regelmatig tot op het maaiveld en de laagstgelegen plaatsen overstroonden nu en dan als gevolg van variaties in het meerpeil en stuwning (Slager 1989).

2.4 Bodem

De schorren hebben overal een lutumrijke en dus voedselrijke bovenlaag. Op de slikgedeelten komt een lutumarme bovengrond voor. Alleen op het westelijk deel van de Hellegatsplaten bestaat de bovenlaag van het slik uit lutumrijke klei en zavel (Slager 1989). Op basis van deze verschillen in bodemsamenstelling en het daarmee samenhangende nutriëntenaanbod zijn, voor de analyse van de vegetatie-ontwikkeling en de variaties in muizenpopulaties, drie terreintypes onderscheiden (Tabel 1). Ten eerste de voormalige schorren (Raai 3A,4A,5,6), ten tweede voormalig slik (Raai 1) en ten derde de (zandige) platen (Raai 2,3B,4B,7).

2.5 Opzet van het onderzoek

Langs de zes raaien in het Krammer-Volkerak (Raai 1-6) en een raai op de Princesseplaat (Raai 7), met in totaal honderd permanente kwadraten (p.q.) van 2 x 2 m² werden in mei 1987 vlak na de afsluiting vegetatieopnames gemaakt (Kaart 1). Deze opnames werden in augustus 1987 opnieuw uitgevoerd en zijn sindsdien jaarlijks in augustus herhaald. Van ieder p.q. werden de volgende parameters genoteerd:

1. De hoogte en procentuele bedekking van de vegetatie:
 - a. boomlaag
 - b. struiklaag
 - c. kruidlaag
 - d. strooisellaag

Van de mossen en algen werd alleen de bedekking geschat.
2. De procentuele bedekking van de afzonderlijke plantensoorten werd genoteerd, alsmede gegevens omtrent de fenologie:
 - a. kiemplant
 - b. vegetatief
 - c. bloeiend
 - d. fructificerend
 - e. dood

Verder werd van ieder p.q. genoteerd of de vegetatie representatief was voor de direkte omgeving, en indien het p.q., bijvoorbeeld door oeverafslag, onder water stond werd de diepte gemeten.

Om een eventueel verband tussen vegetatie parameters en het muizen aanbod te kunnen analyseren zou idealiter ook de muizenbemonstering in de pq's zelf moeten worden uitgevoerd. Vanwege praktische bezwaren (te klein oppervlak, vertrapping) werd hier echter van afgeweken. In de direkte omgeving van de p.q.'s werd in september 1987 de eerste muizencensus uitgevoerd. In 1988-1992 werd zowel in juli als in september gevangen. Er werd gekozen voor een opname in juli, aangezien de dichtheid in deze periode de beste indicatie vormt voor het voedselaanbod in de broedtijd van muizenetende roofvogels, zoals Kiekendieven, Torenvalken en verschillende soorten Uilen. De muizenstand eind september, normaliter aan het eind van de reproductieperiode, wanneer de hoogste dichtheden zijn bereikt (Dijkstra et al 1988), vormt de uitgangspopulatie voor het winterhalfjaar.

In de winter neemt de dichtheid af door mortaliteit (o.a. predatie), terwijl er geen

voortplanting optreedt.

De vangmethode met behulp van klapvallen is afgeleid van Hornfeldt (1978), en is sinds 1981 ook toegepast in de Lauwersmeerpolder (Dijkstra et al 1988). Als lokaas in de vallen werd peen gebruikt aangezien dit voor woelmuizen als zeer aantrekkelijk geldt (Lange et al 1986). Ook spitsmuizen en "ware muizen" (Dwergmuis, Bosmuis) werden met deze methode regelmatig gevangen. Bij ieder pq werd een trapline van zes (1987) of vier (1988-1992) vangstations uitgezet met een onderlinge afstand van tien meter. De stations werden gemerkt met pvc buizen. Per station werden binnen een straal van twee meter vijf vallen geplaatst en gemerkt met tonkin stokjes. De vallen werden zoveel mogelijk geplaatst bij holletjes, looppaadjes e.d. Na het uitzetten werden de vallen dagelijks gecontroleerd en bij de derde controle weggehaald. Dit resulteerde in $6(\text{stations}) * 5(\text{vallen}) * 3(\text{valdagen}) = 90$ valdagen per pq in 1987, en 60 valdagen per pq tijdens de volgende vangperiodes. Door de lagere vanginspanning per pq was het mogelijk om vanaf 1988 een groter aantal pq's te bemonsteren. Dit was noodzakelijk gezien de snelle vegetatieontwikkeling op de voormalige slikken en platen die, in tegenstelling tot de schorren, in 1987 nog veelal onbegroeid waren. Door bemonstering van de hier gelegen p.q.s kon de kolonisatie van dit biotoop door de muizen worden vastgesteld. De traplines werden in de juli census loodrecht naar rechts ten opzichte van de hoofdrichting van de raai uitgezet, en in september naar links (Dijkstra 1987). Dit werd gedaan om de kans op beïnvloeding van de septembervangsten, slechts twee maanden later, te minimaliseren.

In het laatste jaar van het project (1992) werd een gereduceerd veldprogramma afgewerkt. Alleen op plaatsen waar voorheen kolonisatie was vastgesteld, d.w.z. alle schorren (Raai 4,5,6) en alleen het slik op het westelijk deel van de Hellegatsplaten (Raai 1) werden in dat jaar vegetatieopnames gemaakt en vallen geplaatst. De gevangen muizen werden op soort gedetermineerd op basis van uiterlijke kenmerken en in twijfelgevallen op gebitskenmerken (Lange et al. 1986). Verder werd het geslacht bepaald en aantekening gemaakt van de sexuele status. Aangezien het geslacht bij sexueel inactieve woelmuizen niet met zekerheid is vast te stellen op basis van uiterlijke kenmerken werd de geslachtsbepaling gecontroleerd door middel van sectie. Bij sexueel actieve vrouwtjes werd bepaald of ze zwanger waren, de embryo's geteld en gemeten. Verder werden de muizen gewogen op 0.1 gr. nauwkeurig met behulp van een Pesola veerbalans.

Alle gegevens werden ingevoerd in een PC-basisfile. Bovendien werd een gereduceerde file met aantallen muizen en vegetatiegegevens per p.q. gegenereerd voor elk jaar. Bewerkingen werden uitgevoerd met behulp van het Statistics package van SX Analytical Software, zoals beschreven onder resultaten.

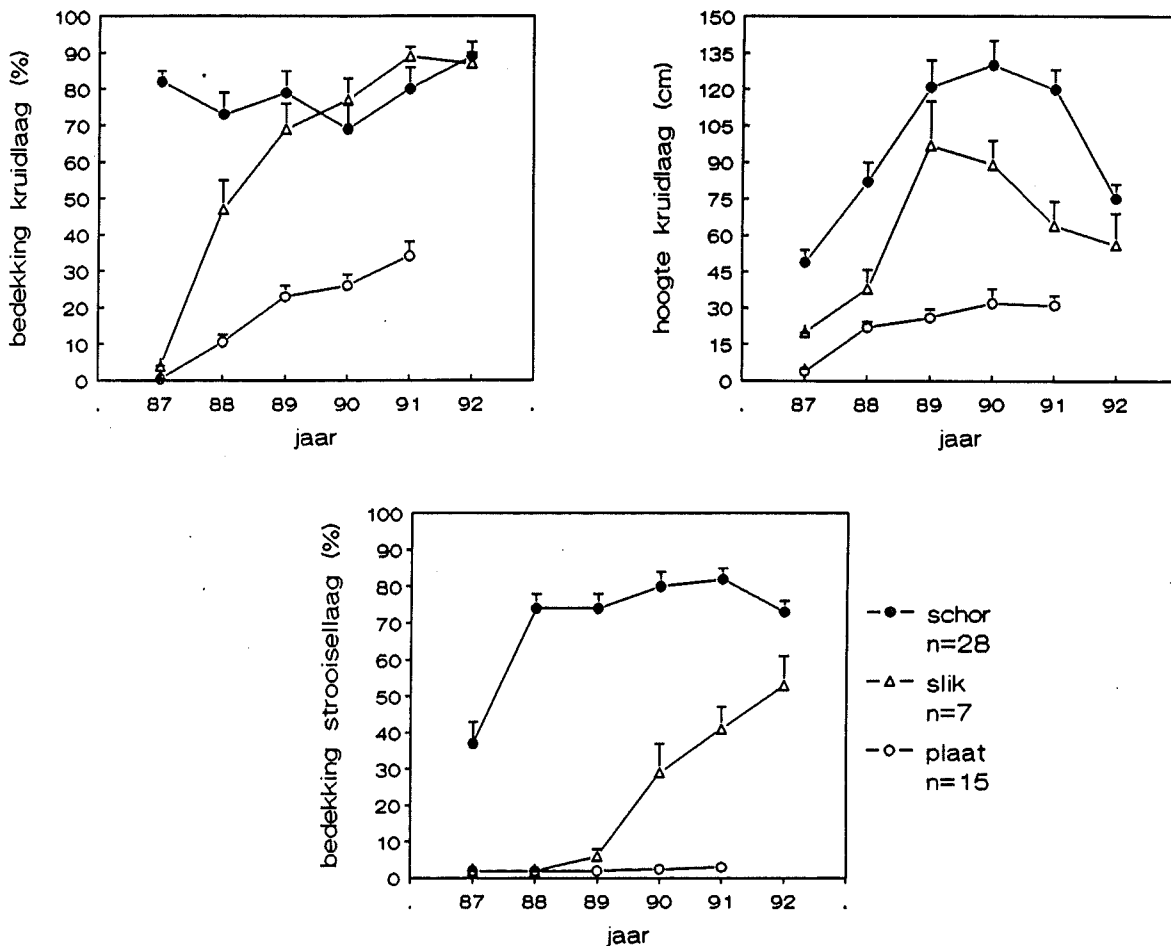
Aangezien de vangsten van de muizen werden uitgedrukt als fractie van het aantal uitgezette vallen, is in de berekeningen gebruik gemaakt van de logistische regressie methode. Deze methode is in het geval van fracties of percentages als afhankelijke variabele, nauwkeuriger dan lineaire regressie. Bij deze analyses wordt de term "deviantie" van het model gebruikt, vergelijkbaar met de som van de kleinste kwadraten (sum of squares) in de variantie-analyse, en een maat voor de spreiding in het model.

3. Resultaten.

3.1 Ontwikkeling van de vegetatie.

3.1.1 Veranderingen in de structuur van de vegetatie.

Algemene kenmerken van de vegetatie zoals de totale bedekking van de kruidlaag en strooisellaag, alsmede de hoogte van de vegetatie zijn relevante parameters in verband met de relatie tussen de ter plaatse voorkomende muizenpopulaties en hun predatoren. Het ligt voor de hand dat deze vegetatie kenmerken van invloed zijn op het predatie-risico van de muizen, speciaal met betrekking tot luchtpredatoren zoals roofvogels. Anderzijds zal een gebied aantrekkelijker worden als jaagterrein voor roofvogels als er niet alleen veel muizen voorkomen, maar deze ook gemakkelijk gelocaliseerd en gevangen kunnen worden.



Figuur 1. Ontwikkeling van vegetatiekenmerken in de drie terreintypes: Gemiddelde bedekkingspercentages van de kruidlaag en de strooisellaag en de hoogte van de kruidlaag \pm s.e.m. Alleen pq's die in alle jaren op muizen werden bemonsterd.

In Figuur 1 wordt een overzicht gegeven van de ontwikkeling van deze algemene kenmerken van de vegetatie op de voormalige schorren, slikken en platen in het Krammer-Volkerak, na het gereedkomen van de Philipsdam in mei 1987. Het gemiddelde bedekkingspercentage van de kruidlaag op de schorren was reeds in 1987 82% en is in de jaren daarna ongeveer gelijk gebleven. De gemiddelde hoogte van de kruidlaag op het schor nam jaarlijks toe tot in 1990 een maximum werd bereikt van gemiddeld 130 cm. Vervolgens trad weer een afname op tot 75 cm. in 1992. De strooisellaag ontwikkelde zich snel in dit biotoop en bedekte reeds in 1988 75% van het oppervlak van de pq's op het schor. Op de slikken en platen was sprake van een geheel andere uitgangssituatie. Er was in 1987 nog nauwelijks enige begroeiing aanwezig (Figuur 1). Op het slik vond echter een snelle ontwikkeling plaats en reeds in 1989 was de gemiddelde bedekking van de kruidlaag op hetzelfde niveau als op het schor. Ook de hoogte van de vegetatie nam hier snel toe. Reeds in 1989 werd een gemiddelde hoogte van 90 cm. vastgesteld op het slik. De strooisellaag op het slik begon zich echter pas vanaf 1990 te ontwikkelen en bedekte in 1992 gemiddeld 53% van het oppervlak. De platen onderscheidden zich van het schor en het slik in alle drie vegetatieparameters. Aan het einde van de onderzoeksperiode had zich hier nog steeds geen strooisellaag gevormd, terwijl de bedekking en de hoogte van de kruidlaag nog ver beneden het niveau van de beide andere terreintypes lag (Figuur 1). De platen vormden dus zes jaar na het droogvallen nog steeds een zeer open biotoop. Zeker voor de herbivore woelmuizen is echter een redelijk gesloten vegetatie van belang, zowel qua voedselaanbod als in de vorm van dekking tegen (lucht)predatoren. Woelmuizen maken doorgaans gebruik van een stelsel van looppaadjes, gecamoufleerd door strooisel of levende vegetatie. De structuur van de vegetatie op de platen was aan het eind van de onderzoeksperiode echter nog zodanig open, dat hiervan geen sprake kon zijn.

3.1.2 Veranderingen in de soortensamenstelling van de vegetatie.

In dit onderzoek staat de evaluatie van de dichtheid van woelmuizen centraal, en een van de mogelijke verklarende factoren vormt de soortensamenstelling van de vegetatie in de p.q.'s. Vanwege statistische redenen is de analyse van veranderingen in bedekkingspercentages van de afzonderlijke plantensoorten hier beperkt tot die soorten die in minimaal een van de jaren in minstens 5 p.q.'s voorkwamen. Immers alleen van soorten die relatief frekwent voorkomen, zowel in de ruimte als in de tijd, kunnen variaties in bedekkingspercentage worden gecorreleerd met verschillen in muizendichtheid. Van de in totaal 31 p.q.'s gelegen op het schor langs de zuidelijke oever werden er 28 zes jaar achtereenvolgend op muizen bemonsterd, en van deze p.q.'s staat in Tabel 2 het gemiddelde bedekkingspercentage van de afzonderlijke plantensoorten vanaf 1987 uitgezet. Het waren vooral de zouttolerante soorten zoals Zeeaster, *Aster tripolium*, Kweldergras, *Puccinellia maritima*, en Schorrezoutgras, *Triglochin maritima*, die in 1987 de schorrenvegetatie domineerden, de jaren daarna sterk in bedekking achteruitgingen en vanaf 1990 in het geheel niet meer voorkwamen. Spijesmelde, *Atriplex prostrata*, kwam in 1987 reeds veelvuldig voor en bleek ook in 1989 nog een van de dominante soorten op het schor. In 1990 was deze soort echter zeer sterk in bedekking achteruitgegaan, en kwam hier vanaf 1991 niet meer voor. Vooral Duinriet, *Calamagrostis epigejos*, Akkerdistel, *Cirsium arvense* en Strandkweek, *Elymus pycnanthus*, breidden zich sterk uit op het schor in de jaren na de afsluiting. Deze soorten bedekten in 1992 gemiddeld respectievelijk 49%, 21% en 11% van het oppervlak van de pq's in dit terreintype. Harig wilgeroosje, *Epilobium hirsutum* nam aanvankelijk ook sterk toe

maar vanaf 1991 ging deze soort sterk in bedekking achteruit.

Op de slikken en platen was in 1987 slechts plaatselijk enige vegetatie aanwezig, vooral bestaande uit halofyten en zouttolerante soorten zoals Zeekraal, *Salicornia dol/brach.*, en Slikpest, *Spartina anglica* (Tabel 2). Op het slik waren Zeeaster en Zilte/Gerande schijnspurrie *Spergularia sal/mar.* de soorten die zich in 1988 en 1989 drastisch uitbreidden en de vegetatie in dit terreintype domineerden.

Tabel 2. Gemiddelde bedekkingspercentage van de 34 meest voorkomende plantensoorten in de jaren na de afsluiting, apart voor de voormalige schorren, slikken en platen. Alleen soorten die in minimaal één van de jaren in minstens vijf pq's voorkwamen. Alleen pq's die op muizen werden bemonsterd. Soorten die in een of meer jaren minimaal 5% van het oppervlak van de pq's bedekten zijn vet gedrukt.

	schor n=28 Raai 4A,5,6						slik n=7 Raai 1						plaat n=15 Raai 2,3,4B,7				
	87	88	89	90	91	92	87	88	89	90	91	92	87	88	89	90	91
Fioringras	0	.1	.1	.1	.1	0	0	0	.1	2	10	5	0	0	.1	.1	0
Zeeaster	14	3	0	0	0	0	.1	17	37	22	3	3	0	.1	.1	1	2
Strandmelde	.1	5	5	.1	.1	0	0	0	.1	.1	.1	0	0	0	.1	.1	.1
Spiesmelde	23	37	34	3	0	0	0	1	4	12	7	1	0	2	.1	.1	.1
Duinriet	0	.1	6	13	30	49	0	0	0	.1	1	1	0	.1	.1	1	3
Knikkend Wilgeroosje	0	0	.1	.1	.1	.1	0	0	0	0	0	0	0	0	.1	.1	.1
Akkerdistel	.1	7	7	16	22	21	0	0	0	1	4	9	0	.1	.1	.1	.1
Speerdistel	0	.1	4	4	3	4	0	0	1	1	1	2	0	0	.1	.1	.1
Echt Lepelblad	.1	2	.1	.1	.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Strandkweek	4	2	4	10	11	11	0	0	0	0	0	0	0	.1	.1	.1	.1
Harig Wilgeroosje	.1	2	11	16	9	4	0	.1	0	1	3	7	0	.1	.1	.1	.1
Kleinbl. Wilgeroosje	0	.1	2	5	.1	0	0	0	.1	3	2	0	0	.1	.1	.1	.1
Kantig Wilgeroosje	0	0	1	3	0	0	0	0	.1	.1	0	0	0	.1	.1	.1	.1
Canadese Fijnstraal	.1	.1	.1	.1	.1	0	0	0	.1	.1	0	0	0	0	.1	.1	.1
Rood Zwenkgras	.1	.1	.1	.1	.1	.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Bleekgele Droogbloem	0	.1	.1	.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	.1	.1	.1
Engels Raaigras	0	0	0	.1	.1	0	0	0	.1	2	4	4	0	0	.1	2	3
Reukloze Kamille	.1	3	1	.1	.1	0	0	0	0	.1	0	0	0	0	.1	.1	1
Riet	0	0	0	0	0	0	0	0	.1	1	12	14	0	0	.1	.1	.1
Straatgras	0	0	0	0	0	0	0	.1	1	4	4	7	.1	.1	1	4	3
Veldbeemdgras	0	.1	0	.1	.1	4	0	0	.1	21	40	30	0	.1	.1	.1	3
Ruw Beemdgras	0	0	.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	.1	0	0
Gewoon Kweldergras	14	9	3	0	0	0	0	0	2	2	1	2	0	.1	.1	.1	.1
Kortarige Zeekraal	.1	0	0	0	0	0	3	9	2	.1	0	0	.1	4	9	14	17
Langarige Zeekraal	.1	0	0	0	0	0	7	.1	0	0	0	0	.1	.1	1	0	0
Klein Kruiskruid	.1	.1	.1	.1	0	0	0	.1	.1	.1	.1	0	.1	.1	.1	0	0
Zeebies	3	.1	.1	.1	.1	.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	.1	.1
Melkdistel spec.	.1	.1	.1	.1	.1	.1	0	0	.1	.1	.1	0	0	.1	.1	.1	0
Slikpest	7	.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	.1	.1	.1	.1	.1
Schijnspurrie spec.	1	.1	0	0	0	0	1	25	27	0	0	0	.1	3	6	1	.1
Schorrekruid	2	0	0	0	0	0	0	.1	.1	0	0	0	0	.1	.1	.1	.1
Paardebloem	0	.1	.1	.1	0	0	0	0	.1	.1	0	0	0	0	0	.1	.1
Schorrezoutgras	12	2	1	0	.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	.1
Klein Hoefblad	0	0	0	0	0	0	0	0	.1	6	8	20	0	0	0	0	0
Aantal soorten	20	24	23	22	18	10	4	9	20	22	17	13	6	18	28	27	26

Daarna namen beide soorten echter snel af in bedekking. De volgende soorten in de successie op het slik waren Spiesmelde, met een maximale bedekking in 1990, en Veldbeemdgras *Poa pratensis* en Fioringras *Agrostis stolonifera* (max 1991). De soorten die aan het eind van de onderzoeksperiode sterk toenamen op het slik waren de Akkerdistel, Harig wilgeroosje, Riet *Phragmites australis*, Straatgras *Poa annua*, en Klein Hoefblad *Tussilago farfara* (Tabel 2).

Op de platen breidde vooral Zeekraal zich sterk uit in de loop der jaren. Aan het eind van de onderzoeksperiode waren er nog steeds zoutminnende en zouttolerante soorten aanwezig. Daarnaast trad vergrassing op, vooral door Straatgras, Veldbeemdgras, Duinriet en Engels raaigras *Lolium perenne*. Behalve Zeekraal en Zilte Schijnspurrie kwamen alle soorten echter voor met zeer lage bedekkingspercentages. Hoewel zich op de platen slechts langzaam een gesloten vegetatie ontwikkelde (zie par. 3.1.1) bleek hier de diversiteit aan soorten vanaf 1989 echter duidelijk groter dan op het schor en slik (Tabel 2).

3.2 Geografische verspreiding van de muizensoorten.

In totaal werden er gedurende de onderzoeksperiode van zes jaar elf verschillende soorten muizen gevangen (Tabel 3). Er werden onder andere vier soorten woelmuizen aangetroffen. 1: de Veldmuis *Microtus arvalis*, 2: de Aardmuis *Microtus agrestis*, 3: de Noordse woelmuis *Microtus oeconomus*, en 4: de Rosse woelmuis *Clethrionomys glareolus*. Verder werden drie soorten ware muizen (*Muridae*) gevangen. 1: de Bosmuis *Apodemus sylvaticus*, 2: de Huismuis *Mus musculus*, en 3: de Dwergmuis *Micromys minutus*. Ook werd het voorkomen van vier soorten spitsmuizen aangetoond, en wel 1: de Huisspitsmuis *Crocidura russula*, 2: de Bosspitsmuis *Sorex araneus*, 3: de Dwergspitsmuis *Sorex minutus*, en de Waterspitsmuis *Neomys fodiens*. Zowel de Huismuis (5 exx) als de Waterspitsmuis (1 ex) werden alleen buiten de raaien gevangen in het achterland (Dijkstra 1987) en van beide soorten ligt het voor de hand dat ze slechts sporadisch op de buitendijkse gronden zullen worden aangetroffen: de Huismuis is namelijk sterk gebonden aan menselijke bebouwing en de Waterspitsmuis, een zeldzame soort in Nederland, komt vooral voor bij stromend water, voornamelijk beekjes op de hogere zandgronden (Lange et al 1986).

Op de Dintelse gorzen (Raai 4) werden in totaal zeven van de elf soorten gevangen (Tabel 3). Van de woelmuizen werden hier alleen de Veldmuis en de Aardmuis aangetroffen. De Noordse woelmuis werd hier niet gevangen, zeer waarschijnlijk als gevolg van het ontbreken van de soort in het achterland ter plaatse. Ook de Rosse woelmuis werd nog niet aangetroffen op de Dintelse gorzen, hoewel de soort in de omgeving wel voorkomt. Dit was bijvoorbeeld het geval op de Slikken van de Heen (Raai 6) waar enkele exemplaren werden aangetroffen. Deze gebieden, die slechts van elkaar gescheiden zijn door de Steenbergse Vliet (zie Kaart 1) en de Eendracht (Slikken van de Heen-West), vertoonden qua soortensamenstelling van de muizen grote overeenkomst. Ook op de Slikken van de Heen werden geen Noordse woelmuizen aangetroffen. In beide gebieden werden zowel de Veldmuis als de Aardmuis gevangen en ook de Bosmuis, de Dwergmuis en de drie soorten spitsmuizen (Huis- Bos- en Dwergspitsmuis) kwamen er voor (Tabel 3).

Tabel 3. De verspreiding van de verschillende muizensoorten in het onderzoeksgebied. + : gevangen in de onderzoeksraaien ter plaatse, ± : gevangen maar buiten de raaien, = : niet gevangen.

soort	Brabant	Zeeland	Z. Holland (Goeree)
	Dintelse Gorzen	Slikken vd Heen	Hellegatsplaten en Krammerse Slikken
Veldmuis	+	+	+
Aardmuis	+	+	=
Noordse woelmuis	=	=	+
Rosse woelmuis	=	+	=
Bosmuis	+	+	+
Huismuis	=	±	±
Dwergmuis	+	+	+
Huisspitsmuis	+	+	+
Bosspitsmuis	+	+	+
Dwergspitsmuis	+	+	=
Waterspitsmuis	=	=	±

Op Goeree was de samenstelling van de woelmuizensoorten echter verschillend van die langs de zuidelijke oever van het Volkerakmeer. De Noordse woelmuis werd hier wel gevangen, terwijl de Aardmuis en de Rosse woelmuis ontbraken (Tabel 3).

Waarschijnlijk komen deze soorten op een groot deel van de Zeeuwse en Zuidhollandse eilanden niet voor (Lange et al 1986). De enige woelmuizensoort die zowel langs de Brabants-Zeeuwse oever als bij Goeree werd gevangen was de Veldmuis. Ook de Bosmuis en de Dwergmuis werden bij Goeree aangetroffen en van de Spitsmuizen ontbrak hier alleen de Dwergspitsmuis in de vangsten (Tabel 3). Ook van deze soort is de aanwezigheid op het eiland nog niet aangetoond.

Het ontbreken van respectievelijk de Noordse woelmuis op de zuidelijke oeverzone en de Aardmuis, de Rosse woelmuis en de Dwergspitsmuis in de raaien bij Goeree is dus zeer waarschijnlijk een gevolg van ruimtelijke isolatie, aangezien deze soorten niet voorkomen in het achterland ter plaatse.

3.3. Kolonisatie van de muizen.

3.3.1 Kolonisatie van de voormalige schorren

Op de voormalige schorren langs de Brabantse en Zeeuwse oever van het Volkerakmeer werden in september 1987, pas vier maanden na voltooiing van de Philipsdam, reeds vier soorten muizen gevangen, namelijk de Veldmuis, de Bosmuis, de Dwergmuis en de Huisspitsmuis (Tabel 4). In 1988 had ook de Bosspitsmuis dit biotoop gekoloniseerd, terwijl pas in 1991 de Dwergspitsmuis en twee andere woelmuizensoorten, de Aardmuis en de Rosse woelmuis, hier voor het eerst werden gevangen. In 1991 en 1992 kwamen er in totaal acht soorten muizen voor op het schor langs de zuidelijke oever van het meer (Tabel 4). Op Goeree, langs de noordelijke oever, is slechts een klein oppervlak schor aanwezig (Krammerse Slikken), en hier waren slechts twee pq's gesitueerd (3.1 en 3.2). De in Nederland zeldzame Noordse woelmuis werd reeds vanaf 1987 op deze schorretjes frequent, en als enige woelmuizensoort, gevangen.

Tabel 4. Gemiddelde muizen-index (aantal gevangen per 100 valdagen) van de verschillende soorten op de voormalige schorren, slikken en platen, in de loop der jaren. n=aantal bemonsterde pq's. Voor ieder jaar zijn per pq de juli- en septembercensus samen genomen (per jaar per pq 120-180 valdagen). ** De Noordse woelmuis werd wel gevangen op de schorretjes van de Krammerse Slikken (Goeree, Raai 3A, 2 pq's), en is daar de enige woelmuizensoort!

Soort	schor n=28 pq's Raai 4A,5,6 brabantse oever						slik n=7 pq's Raai 1 Goeree						plaat n=15 pq's Raai 2,3B,4B,7 Gehele gebied				
	87	88	89	90	91	92	87	88	89	90	91	92	87	88	89	90	91
veldmuis	30	29	31	5	4	8	0	1	.4	14	10	2	0	0	0	0	0
aardmuis	0	0	0	0	.1	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
noordse woelmuis**	0	0	0	0	0	0	0	.2	.1	.4	4	5	0	0	0	0	0
rosse woelmuis	0	0	0	0	.1	.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
bosmuis	2	2	4	3	.8	.7	0	.8	1	3	1	.4	0	0	0	.6	.4
dwergmuis	3	.3	.5	.2	.1	.3	0	0	0	.5	0	.7	0	0	0	0	0
huisspitsmuis	.5	.8	.3	.7	.1	.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
bosspitsmuis	0	.1	.1	.1	.5	.7	0	.1	0	.5	.5	.6	0	0	0	0	0
dwerfspitsmuis	0	0	0	0	.1	.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

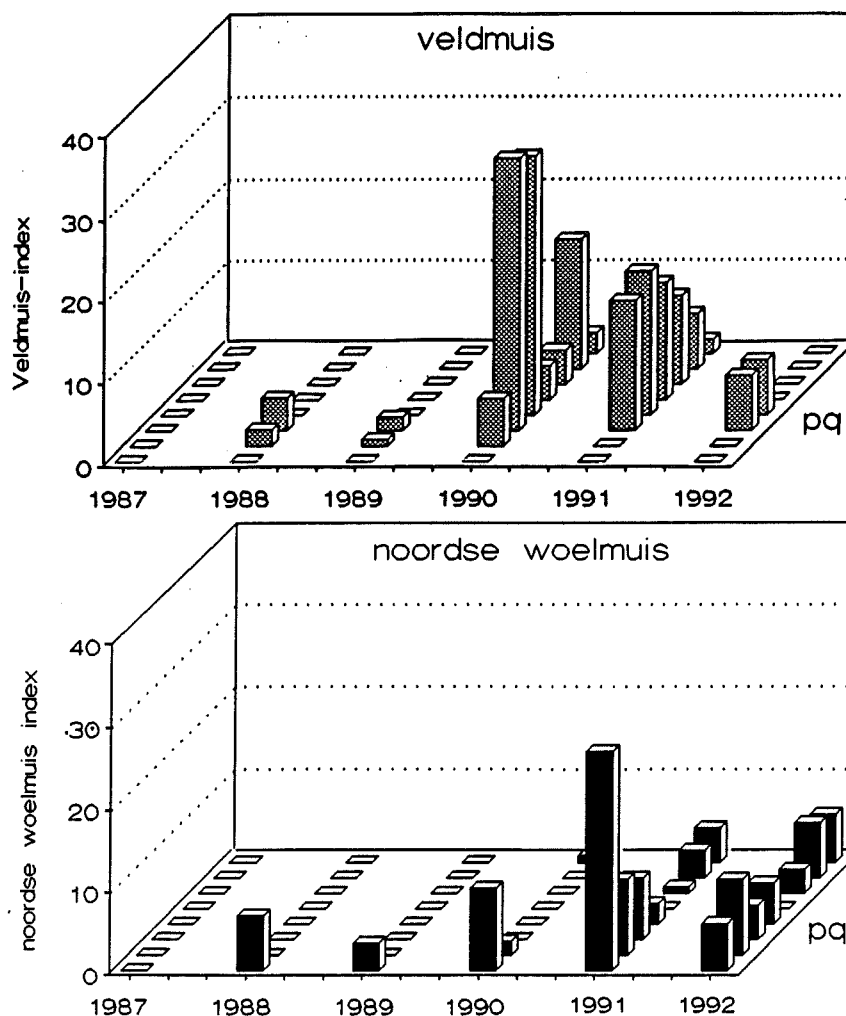
3.3.2 Kolonisatie op de platen

Op de lutumarme platen was aan het einde van het onderzoek nog steeds sprake van een zeer open structuur van de vegetatie en ook de strooisellaag had zich hier nog in het geheel niet ontwikkeld (zie Figuur 1). Ook de kolonisatie van de platen door de muizen was in 1991 nog nauwelijks op gang gekomen. Alleen enkele exemplaren van de Bosmuis werden vanaf 1990 gevangen (Tabel 4). Aangezien in de directe omgeving van de platen, op de schorren of aan de voet van de voormalige zeedijk wel muizen werden gevangen (Tabel 4 en Dijkstra 1987) lijkt ruimtelijke isolatie, of afstand tot de immigratiebron, niet de verklaring voor het nagenoeg ontbreken van kolonisatie op de platen. Aannemelijker lijkt de veronderstelling dat zich in dit terreintype, zes jaar na de afsluiting, nog geen geschikt biotoop had gevormd.

3.3.3 Kolonisatie op het slik.

Op de laaggelegen drooggevalen gronden in het gebied komt er alleen op het westelijk deel van de Hellegatsplaten bij Goeree (Raai 1) een lutumrijke kleibodem voor (slik), terwijl op rest van de platen de bodem bestaat uit lutumarm zand (plaat). Dit verschil in abiotische uitgangssituatie en vervolgens vegetatiesuccessie (zie Tabel 1 en 2), was reden om Raai 1 te onderscheiden van de rest van de laaggelegen gronden (slik vs plaat), in de analyse van de muizenvangsten. Op het nagenoeg onbegroeide slik werden in 1987 nog geen muizen gevangen. De vegetatie ontwikkelde zich hier echter veel sneller dan op de platen (zie Figuur 1 en Tabel 2) en in 1988 werden op het slik de eerste Veldmuizen, Noordse woelmuizen, Bosmuizen en Bosspitsmuizen gevangen (Tabel 4). De Bosmuis had toen reeds de gehele raai gekoloniseerd (Dijkstra 1988). Vanaf 1990 werd hier ook de Dwergmuis aangetroffen (Tabel 2), en sindsdien is de soortensamenstelling op het slik bij Ooltgensplaat niet meer veranderd.

RAAI 1 slik/plaat



Figuur 2. De Veldmuis-index (aantal per 100 valdagen) en de Noordse woelmuis-index op het Westelijk deel van de Hellegatsplaten (slik, Raai 1), van 1987 tot 1992. Voor ieder jaar zijn per pq de juli- en september vangsten samen genomen. pq. nrs: 1,2,3,4,5,6,8,11.

Het slik vormde het enige terreintype waar in de loop van de onderzoeksperiode kolonisatie plaats vond door Veldmuizen en Noordse woelmuizen. In Figuur 2 wordt een overzicht gegeven van de kolonisatie van beide soorten op het slik (Raai 1). In 1988 werden de eerste veldmuizen aangetroffen bij het tweede en derde pq. Op deze plaats is de bodem relatief slikkig (25% lutum), en hier had zich in 1988 een dichte zeeaster (zulte) vegetatie gevormd. Ook in 1989 werden alleen op deze plaats enige Veldmuizen gevangen, en pas in 1990 was de gehele raai gekoloniseerd (Figuur 2). De Noordse woelmuis kwam in 1988 en 1989 alleen voor op het eerste pq van de raai, gelegen aan de voet van de dijk, in een rietkloon. In 1990 werden voor het eerst ook enkele exemplaren verder van de dijk gevangen, en in 1991 was de gehele raai door deze soort gekoloniseerd. In een statistisch model werd vervolgens getoetst in hoeverre de variatie in Veldmuis-index (Ma-index) op het slik, zoals weergegeven in Figuur 2, kon worden verklaard door de variatie in structuur van de vegetatie ter plaatse. Ook de Noordse woelmuis-index werd in het model opgenomen als onafhankelijke variabele (Tabel 5). Het bleek dat de Ma-index positief geassocieerd was met de procentuele bedekking van zowel de strooisellaag als de kruidlaag.

Tabel 5. Logistische regressie van de Veldmuisvangsten als functie van de percentuele bedekking van de kruidlaag, de bedekking van de strooisellaag en de Noordse woelmuis-index. Gegevens van Raai 1 (slik), 1987-1992.

Tevens staat de deviantie (spreiding) vermeld van het nulmodel waarin alleen de constante werd gefit, en van het eindmodel waarin de factoren die een significante bijdrage leverden waren opgenomen. (df = aantal vrijheidsgraden). p = kans op een Veldmuisvangst (aantal veldmuizen / aantal valdagen)
 $1-p$ = fractie van de valdagen waarin geen veldmuis werd gevangen.

Afhankelijke variabele : $LN ((p / (1-p))$

Onafhankelijke variabelen	coefficient	afname deviantie	significantie (p-waarde)
Bedekking kruidlaag	+ 0.034	31.8	< 0.01
Bedekking strooisellaag	+ 0.037	116.5	< 0.001
Noordse woelmuis-index	-- 0.462	197.9	< 0.001

interakties

kruidlaag x str.laag	-----	1.0	N.S
kruidlaag x N. woelmuis	-----	0.9	N.S.
str.laag x N. woelmuis	-----	1.2	N.S.

Deviantie nulmodel : 540 (df 40)

Deviantie eindmodel: 228 (df 37)

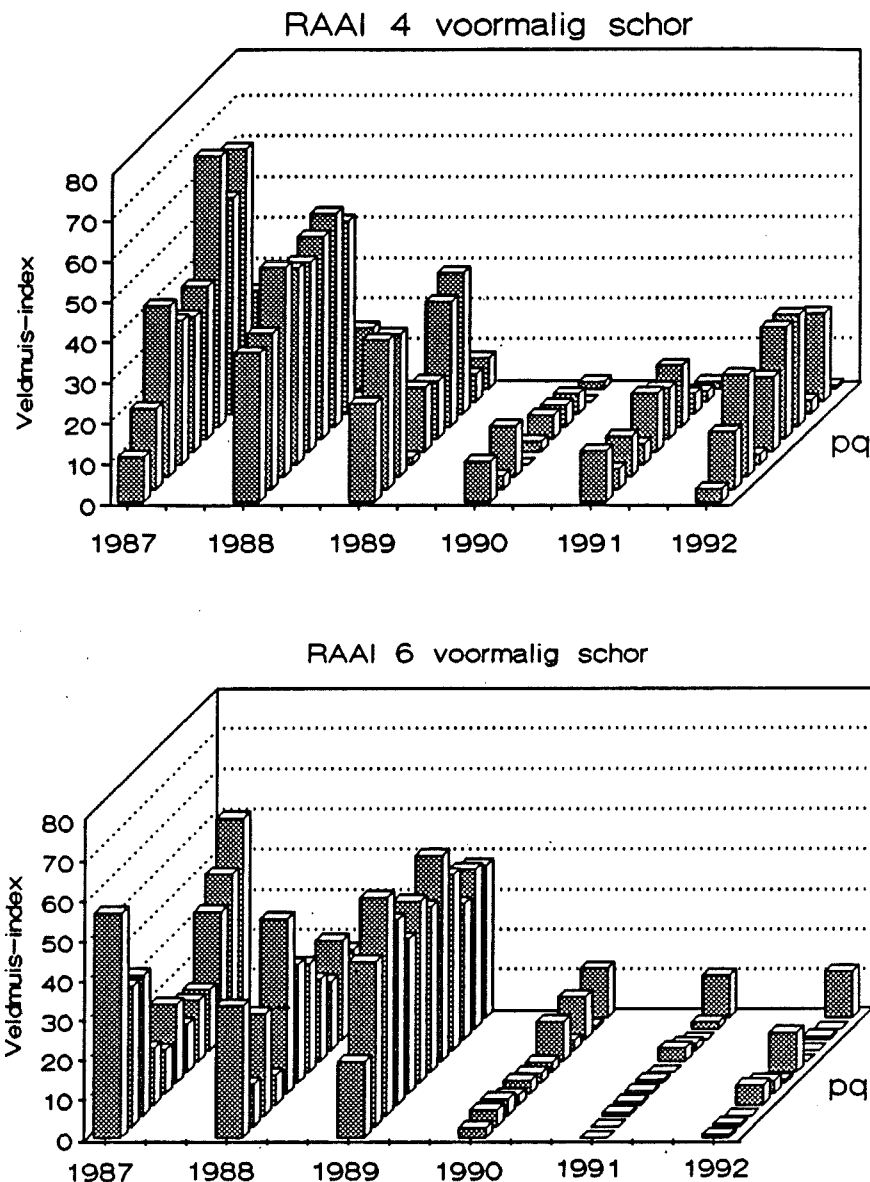
Verder waren de Veldmuis vangsten negatief gecorreleerd met de vangsten van de Noordse woelmuis (Tabel 5). De deviantie in het eindmodel bedroeg 42 % van de deviantie in het nulmodel en daarmee was dus 58 % van de variatie in de Veldmuisvangsten verklaard. Eenzelfde resultaat werd gevonden wanneer de Noordse woelmuis-index als afhankelijke variabele werd beschouwd, en de Veldmuis-index, samen met de vegetatie-parameters, als onafhankelijke variabelen.

Hoewel er alleen sprake is van correlaties, en geen causaal verband werd aangetoond, is het waarschijnlijk dat in het eerste stadium van vegetatie-successie op het drooggevallen slik, de snelheid van de kolonisatie door veldmuizen werd beperkt door de aanvankelijk nog onvoldoende ontwikkelde kruidlaag en strooisellaag ter plaatse.

Kolonisatie van nieuwe gebieden door muizen kan zeer snel plaatsvinden als zich een min of meer gesloten vegetatie heeft gevormd, zoals bleek op het voormalig schor. Daar waar de vegetatie een zeer open structuur had en geen strooisellaag aanwezig was, zoals gedurende de gehele onderzoeksperiode op de platen, vond geen kolonisatie plaats. Wanneer, zoals in dit geval, ter plaatse ook Noordse woelmuizen voorkomen, koloniseert de Veldmuis in een eerder successiestadium dan de Noordse woelmuis, en beide soorten lijken elkaar te mijden. Na verdere verruiging neemt de Noordse woelmuis toe terwijl de Veldmuis grotendeels verdwijnt.

3.4 Variaties in Veldmuis-index na de kolonisatie fase.

In deze studie stond de variatie in woelmuizen-aanbod centraal, dit tegen de achtergrond van het belang van deze soorten voor met name de roofvogels. De woelmuizensoort die landelijk en ook in het studiegebied veruit het meest voorkwam, namelijk de Veldmuis, is dan ook de soort die in de volgende paragrafen in detail zal worden besproken. Aangezien het schorrenbiotoop reeds aan het begin van de onderzoeksperiode was gekoloniseerd waren voor dit terreintype gegevens van in totaal zes jaar beschikbaar voor de analyse.



Figuur 3. De Veldmuis-index (aantal vangsten per 100 valdagen) op het voormalig schor: de Dintelse Gorzen (Raai 4, pq nrs: 1,2,4,6,7,8,9,10,11,12) en de Slikken van de Heen (Raai 6, pq nrs: 2,3,4,5, 11,6,12,7,13,8, 14,19). Voor ieder jaar zijn per pq de juli- en september vangsten samen genomen.

De gemiddelde Veldmuis-index (Ma-index) voor het schorren biotoop is samengesteld uit gegevens afkomstig van verschillende raaien, gelegen op de Dintelse gorzen en op de Slikken van de Heen (Kaart 1 appendix, Raai 4,5,6). Er was sprake van grote verschillen in de Ma-index, zowel tussen jaren als ook binnen jaren op de verschillende monsterpunten, zoals blijkt uit Figuur 3 (Raai 4 en Raai 6).

Een beperkt deel van de variatie kon worden verklaard door het effect van de kruidlaag bedekking op de veldmuizen. Evenals op het slik (zie Tabel 5) was er ook op het schor sprake van een positief verband tussen de kruidlaagbedekking en de Veldmuis-index ($n = 6 \text{ jaar} * 28 \text{ pq's} = 168 \text{ vangplekken}$). Op de plaatsen waar de bedekking 60 % of meer bedroeg ($n = 144 \text{ pq's}$) was dit verband echter afwezig. In de volgende paragrafen zijn alleen deze punten in de analyse betrokken aangezien aan de voor Veldmuizen belangrijke voorwaarde van een grotendeels gesloten vegetatie was voldaan.

3.4.1 Variaties in Veldmuis-index in de tijd.

In de eerste drie jaren na het droogvallen (1987, 1988, 1989) werden er extreem hoge dichtheden gemeten vergeleken met andere gebieden, zoals de Lauwersmeerpolder, waar in die jaren met dezelfde methode werd gevangen (Beemster & Dijkstra 1991). In 1990 werden er echter veel minder Veldmuizen gevangen en ook in 1991 en 1992 werd niet meer het niveau bereikt van de eerste jaren na de afsluiting (Figuur 3, Tabel 6).

Tabel 6. De Veldmuis-index (aantal per 100 valdagen) \pm s.e.m. op het voormalig schor op de Dintelse gorzen en de Slikken van de Heen, in de verschillende jaren. Gegevens van Raai 4,5 en 6. Alleen pq's waar in het betreffende jaar de bedekking van de kruidlaag minstens 60 % bedroeg.

jaar	veldmuis-index
1987	30.24 \pm 3.63 (n=28 pq's)
1988	31.17 \pm 2.79 (n=20 pq's)
1989	33.00 \pm 2.69 (n=25 pq's)
1990	4.29 \pm 0.71 (n=20 pq's)
1991	4.82 \pm 0.94 (n=24 pq's)
1992	8.58 \pm 1.85 (n=27 pq's)

Wanneer de vangsten per pq tussen de verschillende jaren werden vergeleken bleek de Veldmuis-index in 1987, 1988 en 1989 niet significant van elkaar verschillend (Wilcoxon-signed rank, gepaarde waarnemingen per pq). Deze eerste drie jaren afzonderlijk leverden echter een hogere index op dan in elk van de laatste drie jaar. (Wilcoxon $p < 0.01$, 9 x). De jaren met de laagste index, 1990 en 1991, verschilden niet van elkaar. In 1992 was er sprake van een licht herstel in de veldmuizenstand en de index was weer hoger dan in de beide voorafgaande jaren ($p < 0.05$, 2 x).

Met behulp van logistische regressie werd bovendien een significant jaar-effect vastgesteld op de veldmuisvangsten. Dit werd getoetst door "jaar" als dummy variabele in het model op te nemen.

Als p = de kans op een vangst (aantal veldmuizen / aantal valdagen) en

j_{87} = 1 in 1987, resp. 0 in de andere jaren

j_{88} = 1 in 1988, resp. 0 in de andere jaren enz.

$$\text{LN}(p/1-p) = -0.9*j_{87} - 0.8*j_{88} - 0.7*j_{89} - 3.1*j_{90} - 3.0*j_{91} - 2.4*j_{92}$$

Deviantie nulmodel : 3244 (df 143)

Deviantie model met jaar als dummy variabele: 1402 (df 138) $F_{(5,138)} = 16.2$ $p < 0.001$

De deviantie (1402, df 138) bedroeg slechts 43.2 % van de waarde van het nulmodel (3244, df 143), en de jaarverschillen verklaarden dus 56.8 % van de spreiding in de veldmuisvangsten.

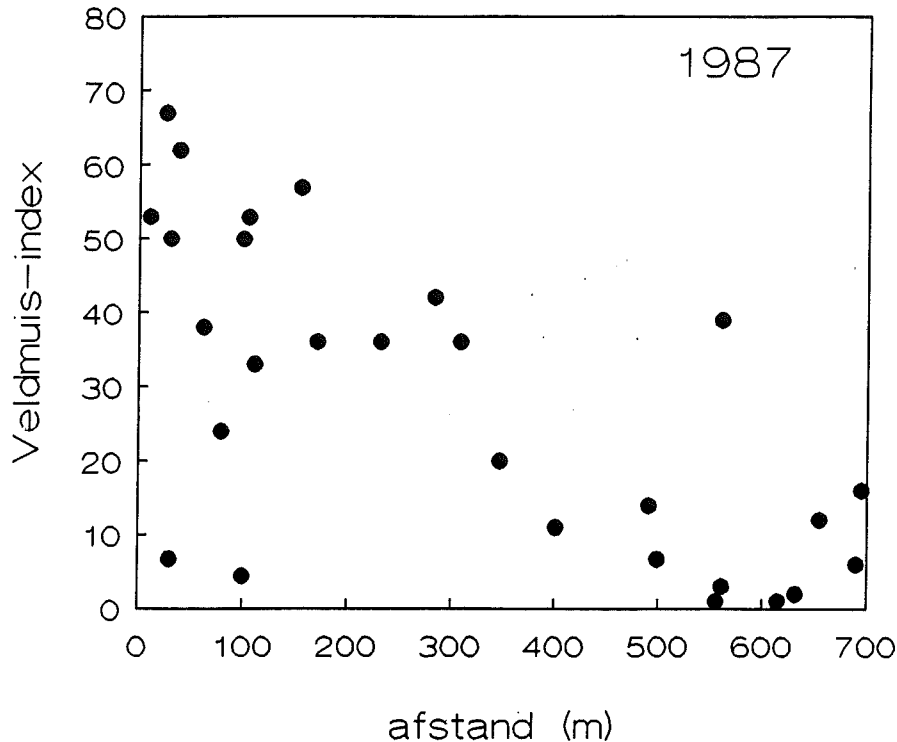
3.4.2. Variaties in de Veldmuis-index in de ruimte en de tijd.

3.4.2.1 De Veldmuis-index in relatie tot de afstand van de dijk.

Hoewel de kolonisatie door de Veldmuis op het voormalig schor reeds in 1987 had plaatsgevonden (zie par. 3.3.1) bleek de Veldmuis-index in dat jaar negatief geassocieerd met de afstand tot de dijk, oftewel de immigratiebron (Figuur 4). De afstand van de pq's tot de dijk varieerde tussen 10 meter en 700 meter, en mogelijk waren de lagere Veldmuisvangsten verder van de dijk in 1987 een gevolg van latere vestiging van de soort na het droogvallen van het gebied. Ook in de andere jaren bleek de afstand tot de dijk echter een belangrijke verklarende faktor van de Veldmuis-index (Figuur 5).

Evenals in 1987 was er ook in 1988 een significant negatief verband. In 1989 was er sprake van een sterk positieve correlatie. In 1990, toen er sprake was van een crash in de Veldmuis populatie (zie Figuur 3 en Tabel 6) werd geen verband aangetoond. In 1991 en 1992 was er opnieuw sprake van een significant negatieve associatie tussen de Veldmuisvangsten en de afstand tot de dijk (Figuur 5).

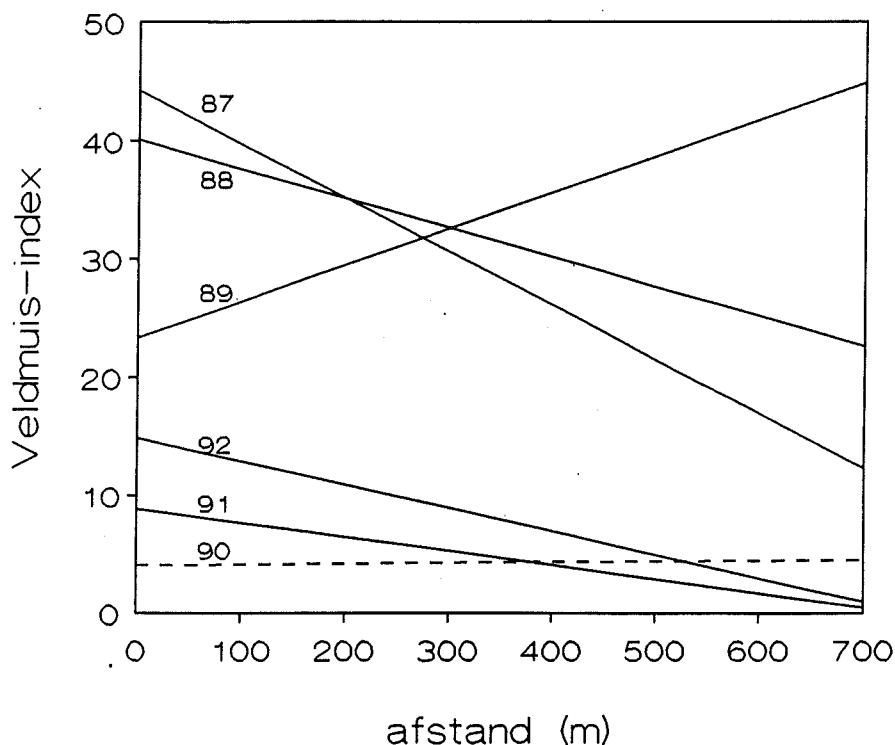
Met een logistische regressie werd vervolgens getoetst of het effect van afstand tot de dijk op de vangsten afhankelijk was van het jaar, zoals gesuggereerd door bovenstaand resultaat. Wanneer de interactie tussen jaar en afstand werd opgenomen in het model had dit een significant effect op de verklaarde variatie in de vangsten ($F_{5,132} = 8.94$, $p < 0.001$). Dit model, waarin respectievelijk jaar, afstand en de interactie tussen beiden een significante bijdrage leverden, verklaarde in totaal 69.1 % van de spreiding in de veldmuisvangsten, oftewel 30.9 % van de deviantie van het nulmodel was nog niet verklaard.



Figuur 4. De veldmuis-index per pq als functie van de afstand tot de dijk in 1987. Voormalig schor, Raai 4,5,6. Alleen pq's met een kruidlaagbedekking $\geq 60\%$ ($n=28$ pq's). Dintelse gorzen en Slikken van de Heen.

3.4.2.2. De Veldmuis-index in relatie tot de andere muizensoorten.

Zoals eerder aangetoond bestond er een negatief verband tussen de Veldmuisvangsten en die van de Noordse woelmuis tijdens de kolonisatie fase op het slik bij Ooltgensplaat (zie Tabel 5). Hoewel deze laatste soort niet voorkwam op de schorren langs de Brabantse en Zeeuwse oever van het Volkerak, werden hier behalve grote aantallen Veldmuizen nog zeven andere muizensoorten gevangen. Tijdens de eerste jaren van het onderzoek betrof dit hoofdzakelijk Bosmuizen en Dwergmuizen en in het laatste jaar voornamelijk Aardmuizen die toen het schor koloniseerden (zie Tabel 4). Wanneer de gegevens van alle jaren werden samen genomen bleek er ook op het schor sprake van een negatief verband tussen de Veldmuis-index per pq en de cumulatieve vangsten van de andere soorten ter plaatse (Logist. regr. $F_{(1,142)} = 4.65$ $p < 0.05$). Wanneer de index van de andere muizensoorten werd toegevoegd aan het model waarin "jaar", afstand tot de dijk, en de interactie tussen beiden als onafhankelijke variabelen reeds waren opgenomen (zie vorige paragraaf), resulteerde dit in een hoog significante toename van de verklaarde spreiding in de Veldmuisvangsten (Logist. regr. $F_{(1,132)} = 33.34$, $p < 0.001$). Van de deviantie van het nulmodel (3244), resteerde in dit model nog 24.6 % (deviantie = 798). Zowel jaar, afstand tot de dijk, de interactie tussen beiden en de vang-index van de andere muizensoorten leverden een significante bijdrage.



Figuur 5. Het verband tussen de Veldmuis-index (aantal per 100 valdagen) en de afstand tot de dijk (m) in de verschillende jaren. Voormalig schor Raai 4,5,6. Alleen pq's met een kruidlaagbedkking $\geq 60\%$. Logistische regressie per jaar.

p = kans op een veldmuisvangst (aantal veldmuizen / aantal valdagen)

1987: $\ln(p/1-p) = -0.0021 \cdot \text{afst} - 0.28$	$F_{(1,26)} = 10.2$	$p < 0.01$
1988: $\ln(p/1-p) = -0.0012 \cdot \text{afst} - 0.38$	$F_{(1,18)} = 5.9$	$p < 0.05$
1989: $\ln(p/1-p) = 0.0014 \cdot \text{afst} - 1.17$	$F_{(1,23)} = 11.2$	$p < 0.01$
1990: $\ln(p/1-p) = 0.0002 \cdot \text{afst} - 3.16$	$F_{(1,18)} = 0.1$	N.S.
1991: $\ln(p/1-p) = -0.0031 \cdot \text{afst} - 2.18$	$F_{(1,22)} = 11.9$	$p < 0.01$
1992: $\ln(p/1-p) = -0.0031 \cdot \text{afst} - 1.61$	$F_{(1,25)} = 10.4$	$p < 0.01$

3.4.2.3. De Veldmuis-index in relatie tot de soortsaamenstelling van de vegetatie.

Op het voormalig schor was er, na de afsluiting van het Volkerak in 1987, sprake van een snelle vegetatie-successie (zie Tabel 2). Aanvankelijk domineerden er zouttolerante soorten als Zeeaster, Kweldergras, Schorrezoutgras en Slikpest. Deze soorten waren reeds na één jaar grotendeels verdwenen terwijl Spiesmelde tot drie jaar na de afsluiting zeer veel voorkwam. Na het verdwijnen van de zouttolerante soorten verschenen ruigtekruiden zoals distelsoorten en wilgeroosjes. In de laatste jaren van het onderzoek was Duinriet beeldbepalend op het voormalig schor (zie par.3.1.2). Behalve deze verschillen in vegetatiesamenstelling tussen de jaren was er ook binnen jaren variatie in soortsaamenstelling tussen de pq's. In deze paragraaf wordt geanalyseerd in hoeverre variatie in procentuele bedekking van de

Tabel 7. De Veldmuis vangsten per pq als functie van alléén de bedekkingspercentages van de afzonderlijke plantensoorten in de pq's. Alleen soorten die in minstens één van de jaren gemiddeld 5 % of meer van het oppervlak bedekten. Gegevens 1987-1992, voormalig schor Raai 4,5,6. Alleen pq's met een kruidlaagbedekking ≥ 60 %.

Logistische regressie. p = kans op een veldmuisvangst (aantal veldmuizen / aantal valdagen)

Afhankelijke variabele: LN ($(p/(1-p))$)

Onafhankelijke variabelen	coefficient	deviantie afname	F waarde	significantie (p-waarde)
bedekkingsperc. planten :				
Zeeaster	+ 0.0182	78.25	$F_{(1,138)} = 4.97$	$p < 0.05$
Kweldergras	+ 0.0123	118.24	$F_{(1,138)} = 7.51$	$p < 0.01$
Spiesmelde	+ 0.0101	220.87	$F_{(1,138)} = 14.03$	$p < 0.001$
Strandmelde	+ 0.0132	69.27	$F_{(1,138)} = 4.40$	$p < 0.05$
Duinriet	-- 0.0147	232.36	$F_{(1,138)} = 14.74$	$p < 0.001$
Deviantie nulmodel: 3244 (df 143) 100 %				
Deviantie eindmodel: 2172 (df 138) 66.9 %				
Schorrezoutgras	+ 0.0085	14.34	$F_{(1,137)} = 0.91$	N.S.
Strandkweek	+ 0.0021	3.81	$F_{(1,137)} = 0.24$	N.S.
Harig Wilgeroosje	+ 0.0013	0.78	$F_{(1,137)} = 0.05$	N.S.
Akkerdistel	-- 0.0060	16.23	$F_{(1,137)} = 1.03$	N.S.
Kleinbl. Wilgeroosje	-- 0.0369	10.13	$F_{(1,137)} = 0.64$	N.S.
Slikpest	-- 0.0035	1.01	$F_{(1,137)} = 0.06$	N.S.

verschillende plantensoorten was geassocieerd met de Veldmuis-index ter plaatse. Hierbij werden opnieuw alleen pq's in de analyse betrokken waar de totale kruidlaagbedekking minstens 60 % bedroeg. Vanwege statische overwegingen werden voorts alleen die plantensoorten beschouwd die in minstens één van de jaren gemiddeld 5 % of meer van het oppervlak bedekten. Aldus resteerden in totaal elf soorten die in één model als onafhankelijke variabelen werden opgenomen, met de kans op een Veldmuisvangst als afhankelijke variabele (Tabel 7). Uit de analyse bleek dat het model in totaal ongeveer één derde van de spreiding in de veldmuisvangsten verklaarde (deviantie nulmodel waarin alleen de constante werd gefit: 3244, eindmodel: 2172).

Van de elf plantensoorten bleken er vijf die een significante bijdrage leverden. Het bedekkingspercentage van respectievelijk Zeeaster, Kweldergras, Spiesmelde en Strandmelde was positief geassocieerd met de veldmuisvangsten, terwijl een toename in de bedekking van Duinriet juist een lagere Veldmuis-index opleverde (Tabel 7). De variatie in de bedekking op het schor van de overige zes soorten had geen significant effect op de Veldmuisvangsten. Dit waren vooral de ruigtekruiden zoals Akkerdistel en Wilgeroosjes, maar ook de zouttolerante soorten Slikpest, Schorrezoutgras en Strand-

kweek. Wanneer alleen informatie beschikbaar is over de soortensamenstelling in een gebied en aanvullende informatie ontbreekt (zie par.3.4.1 en 3.4.2) heeft dit dus toch een zekere voorspellende waarde voor de Veldmuis-index ter plaatse. Wanneer veel Spiesmelde, Kweldergras en Zeeaster in het gebied voorkomen dan zijn dit positieve indicatoren voor Veldmuizen, terwijl een door Duinriet gedomineerd terrein waarschijnlijk minder aantrekkelijk is voor de soort, en lagere dichtheden oplevert.

Tabel 8. De Veldmuis vangsten per pq als functie van 1: jaar (dummy var.), 2: de afstand tot de dijk (m), 3: de interactie tussen beiden, 4: de index van de andere muizensoorten, en 5: de bedekkingspercentages van de afzonderlijke plantensoorten in de pq's. Gegevens 1987-1992, voormalig schor Raai 4,5,6. Alleen pq's met een kruidlaagbedkking $\geq 60\%$.

Logistische regressie. p = kans op een veldmuisvangst (aantal veldmuizen / aantal valdagen)

Afhankelijke variabele: $LN((p/(1-p)))$

Onafhankelijke variabelen	coefficient	deviantie afname	F waarde	significantie (p-waarde)
jaar (dummy var.)	afh. van jaar	515.5	$F_{(5,128)} = 18.75$	$p < 0.001$
afstand tot dijk (m)	-- 0.0021	36.6	$F_{(1,128)} = 6.65$	$p < 0.05$
jaar * afstand	afh. van jaar	337.4	$F_{(5,128)} = 12.27$	$p < 0.001$
index andere muizen	-- 0.0853	152.8	$F_{(1,128)} = 27.79$	$p < 0.001$
bedekkingsperc. planten :				
Duinriet	-- 0.0079	42.81	$F_{(1,128)} = 7.79$	$p < 0.01$
Spiesmelde	-- 0.0055	39.81	$F_{(1,128)} = 7.24$	$p < 0.01$
Slikpest	-- 0.0197	22.17	$F_{(1,128)} = 4.03$	$p < 0.05$
Deviantie nulmodel: 3244 (df 143) 100 %				
Deviantie eindmodel: 704 (df 128) 21.7 %				
Zeeaster	+ 0.0037	4.55	$F_{(1,127)} = 0.83$	N.S.
Schorrezoutgras	+ 0.0035	0.41	$F_{(1,127)} = 0.41$	N.S.
Strandkweek	+ 0.0016	2.46	$F_{(1,127)} = 0.45$	N.S.
Harig Wilgeroosje	+ 0.0028	5.30	$F_{(1,127)} = 0.96$	N.S.
Kweldergras	-- 0.0035	8.17	$F_{(1,127)} = 1.49$	N.S.
Strandmelde	-- 0.0015	1.84	$F_{(1,127)} = 0.33$	N.S.
Akkerdistel	-- 0.0013	1.01	$F_{(1,127)} = 0.18$	N.S.
Kleinbl. Wilgeroosje	-- 0.0028	2.66	$F_{(1,127)} = 0.48$	N.S.

In dit model werd echter geen rekening gehouden met de overall jaarverschillen in de Veldmuis-index, noch met de afstand tot de dijk en de vangsten van de andere muizensoorten, die allen een significant effect op de Veldmuisvangsten bleken te hebben (zie par.3.4.1 en 3.4.2). Wanneer deze factoren in het model werden opgenomen, samen met de bedekkingspercentages van de plantensoorten, bleek de voorspellende waarde veel groter dan in het model met de plantensoorten alleen (Tabel 8). In totaal verklaarde dit model bijna 80 % van de variatie in de Veldmuis-index gedurende de onderzoeksperiode. De verschillen tussen jaren, de afstand tot de dijk (effect afhankelijk van jaar), en de vangsten van de andere muizensoorten, die een belangrijk deel van de spreiding in de Veldmuisvangsten verklaarden (zie par. 3.4.2), bleken ook in dit model de belangrijkste verklarende variabelen, hoewel in deze analyse rekening werd gehouden met de veranderende soortensamenstelling (vegetatie-successie) die optrad in de pq's tijdens de onderzoeksperiode. In het eindmodel resteerden drie plantensoorten die een significante bijdrage leverden aan de verklaarde deviantie in de Veldmuisvangsten. Alle drie de soorten, respectievelijk Duinriet, Spiesmelde en Slikpest, hadden een negatief effect op de Veldmuizen. Geen van de plantensoorten was positief geassocieerd met de Veldmuisvangsten. Hoewel zowel Zeeaster, Kweldergras en Spiesmelde in het "plantenmodel" (Tabel 7) een positief effect hadden bleek dit dus verklaard te kunnen worden door de andere variabelen, vooral de overall jaarverschillen. Deze drie soorten kwamen veel voor tijdens de eerste jaren van het onderzoek toen de gemiddelde Veldmuis-index relatief hoog was (zie 3.4.1). Wanneer met de jaarverschillen rekening werd gehouden bleek de variatie in de bedekkingspercentages van Zeeaster en Kweldergras geen effect te hebben op de Veldmuisvangsten, terwijl Spiesmelde zelfs negatief gecorreleerd was (Tabel 8). Het negatieve effect van Duinriet, dat bleek in het "plantenmodel" (Tabel 7) bleef echter gehandhaafd als rekening werd gehouden met bovenstaande factoren. Samenvattend kan gesteld worden dat dit resultaat erop wijst dat tijdens de eerste jaren van vegetatiesuccessie op het drooggevalen schor kennelijk gunstige omstandigheden aanwezig waren voor Veldmuizen. De variatie in soortensamenstelling van de planten die op dat moment voorkwamen was waarschijnlijk niet van doorslaggevend belang voor de variatie in de dichtheid van de Veldmuizen in die jaren. Hoewel Spiesmelde (naast Zeeaster en Kweldergras) een goede indicator-soort vormt voor het successiestadium met hoge dichtheden Veldmuizen, bleek uit bovenstaande analyse dat de soort zelf waarschijnlijk minder aantrekkelijk is voor de muizen (Tabel 8). Het volgende successiestadium waarin Duinriet de dominerende soort was op het schor, ging gepaard met relatief weinig Veldmuisvangsten. Gegeven het soortenaanbod op dat moment en rekening houdend met de overall jaarverschillen in de Veldmuisvangsten, had een toenemende bedekking van Duinriet een negatief effect op de Veldmuis-index. Deze soort is dus niet alleen een goede indicator-soort voor een successiestadium met weinig Veldmuizen maar heeft mogelijk ook zelf een negatief effect op de muizen. Hierbij moet overigens worden gesteld dat deze resultaten uitsluitend correlaties betreffen. Aangezien geen van de variabelen experimenteel werd gemanipuleerd kan geen uitspraak worden gedaan omtrent de werkelijke oorzaken van de variaties in de Veldmuis-index.

3.5 Variaties in roofvogeldichtheid in relatie tot het veldmuizenaanbod.

Uit braakbalonderzoek en populatiestudies is bekend dat woelmuizen in het algemeen en veldmuizen in het bijzonder de belangrijkste prooien vormen voor muizenetende roofvogels en uilen (Van Wijngaarden et al 1971, Wijnandts 1984, Masman 1988). Van de muizenetende roofvogels is de Torenvalk (*Falco tinnunculus*) de meest voorkomende soort in open wetland-biotop. Ook de drooggevalle gronden langs het Volkerak-Zoommeer worden door de valken frequent gebruikt als jaagterrein. Door gebrek aan nestgelegenheid broedt de soort echter (nog) niet in het gebied. Torenvalken maken zelf geen nest en maken doorgaans gebruik van oude eksternesten, nissen in gebouwen en ook nestkasten, als broedplaats. Doordat de struiklaag en de boomlaag zich nog niet voldoende hebben ontwikkeld ontbreken voorsnog de oude ekster- en kraaienesten in het gebied. In het "oude land" in de directe omgeving van het Volkerakgebied was echter wel broedgelegenheid aanwezig. Zo werden nesten gelokaliseerd in een watertoren bij Sint Philipsland, onder de brug over de Eendracht, onder de Haringvlietbrug, in een nestkast bij Ooltgensplaat en in oude eksternesten. Ondanks de vaak kilometers afstand tot de broedplaats joegen de valken op de drooggevalle gronden langs het Volkerak-Zoommeer. Tijdens de broedtijd in 1988 en 1989 werden op de voormalige schorren, zoals de Dintelse gorzen en de Slikken van de Heen minimaal 10 paartjes Torenvalken geteld die in het gebied joegen (Tabel 9). In deze jaren was ook de Veldmuis-index ter plaatse uitzonderlijk hoog (zie Figuur 3).

Tabel 9. Overzicht van de aantallen Torenvalken van 1987 tot 1992 die jagend werden aangetroffen op resp. de voormalige schorren en op het slik (westelijk deel van de Hellegatsplaten). Zowel het aantal paartjes in de broedtijd als het aantal bezette territoria (individuen) in de herfst (sept/okt) staat weergegeven.

aantal paren Torenvalken	Schorren dintelse gorzen slikken vd heen	Slikken hellegatsplaat-west.
juli 1988	10	1
juli 1989	10	2
juli 1990	3	5
juli 1991	3	4
juli 1992	3	3
<hr/>		
min. aantal Torenvalken		
sept 1987	22	0
sept 1988	16	4
sept 1989	15	5
sept 1990	3	18
sept 1991	4	16
sept 1992	3	7

In de periode 1990-1992, gekarakteriseerd door een relatief lage Veldmuizenstand op het schor, werden hier jaarlijks nog slechts drie paartjes Torenavalken geteld. In september, wanneer de juveniele valken zelfstandig jagen en territoria vormen, werden in 1987 minimaal 22 valken geteld op het schor, terwijl ook in 1988 en 1989 nog grote aantallen werden aangetroffen. Vanaf 1990 waren slechts enkele exemplaren aanwezig (Tabel 9).

Op de drooggevallen platen werden geen jagende torenvalken aangetroffen. Dit is niet verwonderlijk aangezien op de platen in de onderzoeksperiode nog geen muizen voorkwamen.

Op het drooggevallen slik op het westelijk deel van de Hellegatsplaten (Raai 1) was dit wel het geval. Zowel in de broedtijd als in de herfst was er sprake van een duidelijke toename in aantallen torenvalken in de loop van de jaren (Tabel 9). Vooral in de herfst van 1990 waren er veel valken aanwezig. Terwijl met de verrekijker de plaat werd geobserveerd werden maximaal 18 individuen tegelijkertijd "biddend" waargenomen. Dit vormt uiteraard een minimum schatting van de aantallen aanwezig, omdat de zittende exemplaren op grote afstand over het hoofd worden gezien. Samenvattend kan gesteld worden dat de toenemende Veldmuis-index in de loop der jaren op het slik bij Ooltgensplaat (Figuur 2), en de afnemende dichtheid van de veldmuizen op de voormalige schorren (Fig.2 en 3) werd gereflekteerd door het aantalsverloop ter plaatse van een belangrijke predator van de muizen, namelijk de Torenavalk (Tabel 9). Ook andere muizenetende roofvogels, zoals de Bruine Kiekendief (broedvogel), en de Blauwe Kiekendief (overwinteraar), Buizerd en Velduil maken gebruik van het veldmuizenaanbod op de drooggevallen gronden langs het Volkerak-Zoommeer. Het aantal broedgevallen van de Bruine Kiekendief nam toe van drie in 1987 tot vijftien in 1992, waarschijnlijk mede als gevolg van de toenemende verruiging van het terrein, waardoor meer geschikte broedplaatsen voor deze grondbroeder ontstonden.

4. Discussie

De vegetatie langs de oevers van het Volkerak- en Zoommeer bleek in de jaren na het gereedkomen van de Philipsdam, mede als gevolg van de verzoeting snel te veranderen. Op de voormalige schorren werden de in 1987 dominerende zouttolerante soorten als Kweldergras, Zeeaster en Schorrezoutgras grotendeels vervangen door soorten die typerend zijn voor ruderaal terreinen. Vooral Akkerdistel en Speerdistel en meerdere soorten wilgeroosjes vertoonden een duidelijke toename op het voormalig schor (Tabel 2, zie ook Brongers & Spaans 1990). De Spiesmelde bereikte hier de hoogste bedekking in 1988, namelijk gemiddeld 37% van het oppervlak van de pq's. In 1990 kwam deze soort echter nauwelijks meer voor (3%, Tabel 2). Opvallend was de sterke toename van Duinriet en Strandkweek op de voormalige schorren, gedurende de laatste jaren van het onderzoek. In 1992 bedekte Duinriet gemiddeld 49% van het oppervlak van de pq's ter plaatse.

Op de platen nam de gemiddelde bedekking van de kruidlaag geleidelijk toe van slechts 1% in 1987 tot 34% in 1992, terwijl de strooisellaag zich nog in het geheel niet had ontwikkeld. De vegetatie in dit biotoop bestond de gehele onderzoeksperiode voornamelijk uit eenjarige zoutminnende soorten als Zeekraal en Zilte Schijnspurrie. De laatste jaren vond echter enige vergrassing plaats, vooral door Straatgras, Engels raaigras en Duinriet (Tabel 2).

Op het voormalig slik was, evenals op de platen, in 1987 nauwelijks enige vegetatie aanwezig. De kruidlaag ontwikkelde zich op het slik echter veel sneller, en reeds in 1989 had de gemiddelde bedekking van de kruidlaag op het slik het niveau bereikt van de voormalige schorren (Figuur 1). Ook de strooisellaag ontwikkelde zich op het slik veel sneller dan op de platen. In 1988 had zich hier een dichte Zeeaster-vegetatie gevormd, een soort die ook in 1989 nog frequent voorkwam. Vanaf dat jaar trad er een sterke vergrassing op, voornamelijk door Straatgras en Fioringras. Vanaf 1991 namen Riet en Klein Hoefblad sterk toe op het slik (Tabel 2).

Kolonisatie door de muizen had op het schor reeds plaatsgevonden in september 1987, slechts vier maanden na de voltooiing van de Philipsdam. Op de platen trad nog nauwelijks kolonisatie op tot het einde van de onderzoeksperiode in 1992. De oorzaak van deze extreme verschillen is waarschijnlijk het ontbreken van een min of meer gesloten vegetatie op de platen, terwijl dit op het schor reeds in 1987 het geval was. Deze hypothese werd ondersteund door de kolonisatie van het voormalig slik. Hier vond kolonisatie plaats gedurende de onderzoeksperiode en de veldmuisvangsten was sterk positief gecorreleerd met de bedekking van de kruidlaag en strooisellaag tijdens de kolonisatiefase ter plaatse.

Variaties in de Veldmuis-index na de kolonisatiefase werden geanalyseerd aan de hand van de gegevens op het schor. De Veldmuis-index in de zes jaren die beschikbaar waren voor analyse verschilde aanzienlijk van jaar tot jaar (Figuur 3). In 1987 - 1989 was er sprake van extreem hoge vangsten, vergeleken met andere gebieden waar dezelfde vangmethode werd gebruikt (Beemster & Dijkstra 1991). In 1990 en 1991 bedroeg de Veldmuis-index slechts 15% van het niveau in de eerste drie jaar van het onderzoek en in 1992 was er sprake van een licht herstel (Tabel 6).

Verder bleek er een verband tussen de afstand tot de dijk (immigratiebron) en de Veldmuis-index. In vier van de zes onderzoeksjaren was er sprake van een negatieve correlatie, in één jaar (1989) was er een positief verband, en in één jaar (1990) bleek geen correlatie aanwezig (Figuur 5).

Ook de vangsten van de andere muizensoorten bleken negatief geassocieerd met de Veldmuisvangsten. Dit bleek zowel op het slik tijdens de kolonisatiefase (Veldmuis vs Noordse woelmuis, Figuur 2, Tabel 5) als op het schor, waar de andere soorten in de eerste onderzoeksjaren vooral bestonden uit Bosmuizen en Dwergmuizen, terwijl in 1992 de Aardmuis het gebied koloniseerde (par.3.4.2.2). Hoewel in theorie a priori een negatief verband tussen de vangsten van verschillende soorten kan worden verwacht, immers des te meer vallen worden "bezet" door één soort, des te minder blijven er over voor andere soorten, zal dit vooral dan een rol spelen wanneer een groot deel van de vallen bezet is. Dit was in het huidige onderzoek slechts zelden het geval, immers zelfs in de jaren met extreem hoge vang-index (1987-1989) werd gemiddeld slechts in 35 % van de vallen een muis gevangen (Tabel 4). Het lijkt dus aannemelijk dat er sprake was van negatieve beïnvloeding van Veldmuizen ten opzichte van de andere soorten.

Bovenstaande relaties tussen de Veldmuis-index enerzijds en de jaareffecten, de afstand tot de dijk en de vang-index van de andere muizensoorten anderzijds hoeven echter niet noodzakelijkerwijs een gevolg te zijn van causale verbanden. Zo is het bijvoorbeeld heel goed mogelijk dat de jaarverschillen in Veldmuis-index een gevolg waren van de veranderende vegetatiesamenstelling in de loop van het onderzoek. Ook het negatieve verband tussen de Veldmuis-index en de andere muizensoorten zou kunnen berusten op preferentie van verschillende biotopen, oftewel soortensamenstelling van de vegetatie. In een model waarin ook de bedekkingspercentages van de afzonderlijke plantensoorten waren opgenomen als verklarende variabelen bleek echter dat het "jaareffect", de interactie tussen jaar en afstand tot de dijk, en de vangindex van de andere muizensoorten het grootste deel van de spreiding in de Veldmuis-index verklaarden. Daarnaast bleek dat de bedekkingspercentages van respectievelijk Duinriet, Spiesmelde en Slikpest negatief gecorreleerd waren met de Veldmuis-index. In totaal werd door deze factoren 79 % van de spreiding in de Veldmuisvangsten verklaard (Tabel 8). De variatie in bedekkingspercentages van de andere frequent voorkomende plantensoorten had geen significant effect. Kennelijk is het niet zo dat Veldmuizen een duidelijke voorkeur vertonen voor één of meerdere van de plantensoorten die tijdens de onderzoeksperiode op het voormalig schor voorkwamen. Er zijn wel aanwijzingen dat vooral Duinriet, maar ook Spiesmelde en Slikpest worden gemeden gegeven het soortenaanbod op het schor in de periode dat deze soorten voorkwamen.

Hoewel in totaal bijna 80% van de variatie in de Veldmuisvangsten kon worden verklaard, is toch de voorspellende waarde van het model gering aangezien het "jaar" en de vangindex van de andere muizen het grootste deel van de spreiding verklaarden. Als deze variabelen gemeten moeten worden om de Veldmuis-index redelijk te kunnen voorspellen dan zal er een vangprogramma moeten worden opgezet, en in dat geval wordt immers de Veldmuis-index direct gemeten, en hoeft er niets meer voorspeld te worden. Toch bleek dat, wanneer alleen informatie over de soortensamenstelling van de vegetatie beschikbaar is, in totaal 33% van de spreiding in de Veldmuisvangsten kon worden verklaard (Tabel 6). In dit model werden de bedekkingspercentages van de elf meest voorkomende plantensoorten als onafhankelijke variabelen gebruikt. Het bleek dat hoge bedekkingspercentages van Zeeaster, Kweldergras, Spiesmelde en Strandmelde waren geassocieerd met een hoge Veldmuis-index. Duinriet had een negatief effect. De zes overige soorten, waaronder ruigtekruiden als Akkerdistel en Harig Wilgeroosje, maar ook zouttolerante soorten als Schorrezoutgras en Strandkweek hadden geen aantoonbaar verband met de Veldmuis-index (Tabel 6). Wanneer een beheerder of anderszins geïnteresseerd persoon dus uitsluitend een globale indruk heeft over de

soortsamenstelling van de vegetatie dan kan hiermee toch een redelijk betrouwbare voorspelling van de Veldmuizenstand worden gedaan. Het Kweldergras / Zeeaster / Spiesmelde stadium in de successie is kennelijk zeer gunstig voor Veldmuizen en deze plantensoorten vormen dan ook positieve indicatoren, hoewel Spiesmelde zelf waarschijnlijk minder aantrekkelijk is voor Veldmuizen, vergeleken met de andere soorten die in dit successiestadium voorkomen. Het daaropvolgende stadium waarin Akkerdistel en Harig Wilgeroosje domineerden was duidelijk minder gunstig voor de Veldmuis. Dit gold ook voor het laatste successiestadium tijdens de onderzoeksperiode waarin Duinriet bijna 50% van het oppervlak op het schor bedekte. Het is echter de vraag of de hoge dichtheden van de Veldmuis op het voormalig schor sinds 1990 definitief tot het verleden behoren. Gezien de bij veldmuizen optredende 3-4 jarige cyclus in aantallen (Hansson & Henttonen 1988, Dijkstra et al 1988) is het niet uitgesloten dat de populatie zich in de toekomst herstelt en er opnieuw "piekjaren" op de schorren gaan optreden. Aangezien in 1992 een andere woelmuizensoort, namelijk de Aardmuis, het gebied koloniseerde is dit echter niet waarschijnlijk. De Aardmuis is namelijk een soort die vooral in ruige terreinen veel voorkomt, terwijl de Veldmuis concurrentiekrachtiger is in kortere vegetaties en ook begrazing door vee beter verdraagt (de Kogel 1980, 1982).

De muizenetende roofvogels, en met name Torenvalken, fourageerden in de eerste jaren na de afsluiting in grote aantallen op de voormalige schorren in het Volkerak-Zoommeer. In 1990 - 1992, toen het veldmuizen-aanbod ter plaatse sterk was gereduceerd bleken nog slechts enkele Torenvalken aanwezig op het schor (Tabel 9). De aantallen jagende valken op het Westelijk deel van de Hellegatsplaten (voormalig slik) bleken in 1990 echter opvallend te zijn toegenomen, vergeleken met de jaren daarvoor. Deze toename ging samen met een sterke verhoging van de veldmuizen-index en een uitbreiding van het door de muizen gekoloniseerde areaal ter plaatse (Figuur 2). Als gevolg van het ontbreken van nestgelegenheid broedt de Torenvalk nog niet in het gebied. De soort maakt zelf geen nest, maar maakt gebruik van oude ekster- en kraaienesten, of holtes in bomen en gebouwen. Ook worden nestkasten benut. Deze "voorzieningen" ontbreken vooralsnog in het Volkerakgebied, en de nesten van de op de drooggevallen gronden jagende valken werden soms op kilometers afstand in het "oude land" aangetroffen (max. 5 km). Ondanks de extra investering van tijd en energie, gepaard gaand met het transport van de gevangen muizen van de jaagplek naar het nest, kozen de valken toch voor deze strategie. Het is waarschijnlijk dat het jaagrendement (aantal muizen gevangen per uur jagen), als gevolg van het zeer hoge veldmuizenaanbod op de drooggevallen gronden, ook extreem hoog was. Het energetische voordeel van een hoger jaagrendement ter plaatse was waarschijnlijk groter dan het nadeel van de relatief hoge transportkosten, vergeleken met de mogelijkheid om te gaan jagen in het oude land, dicht bij het nest.

Bij een beheer van de drooggevallen gronden in het Volkerak-Zoommeer, mede gericht op het doen ontstaan en handhaven van gezonde populaties toppredatoren, zoals roofvogels, is het prooiaanbod van doorslaggevend belang. Voor de muizenetende roofvogels en uilen zijn het de woelmuizen, met name Veldmuizen, die de belangrijkste prooi vormen. De aantrekkelijkheid van een gebied voor de roofvogels wordt in hoge mate bepaald door hun jaagrendement, dwz. de opbrengst per tijdseenheid jagen (Dijkstra 1988A). Dit jaagrendement wordt op zijn beurt bepaald door de kans op lokalisatie van een muis door de roofvogel wat zich uit in het aantal vangpogingen per tijdseenheid jagen (stootfrequentie) * de pakkans van een gelokaliseerde muis, oftewel de fraktie van de vangpogingen die succesvol is (stootsucces). De stootfrequentie wordt

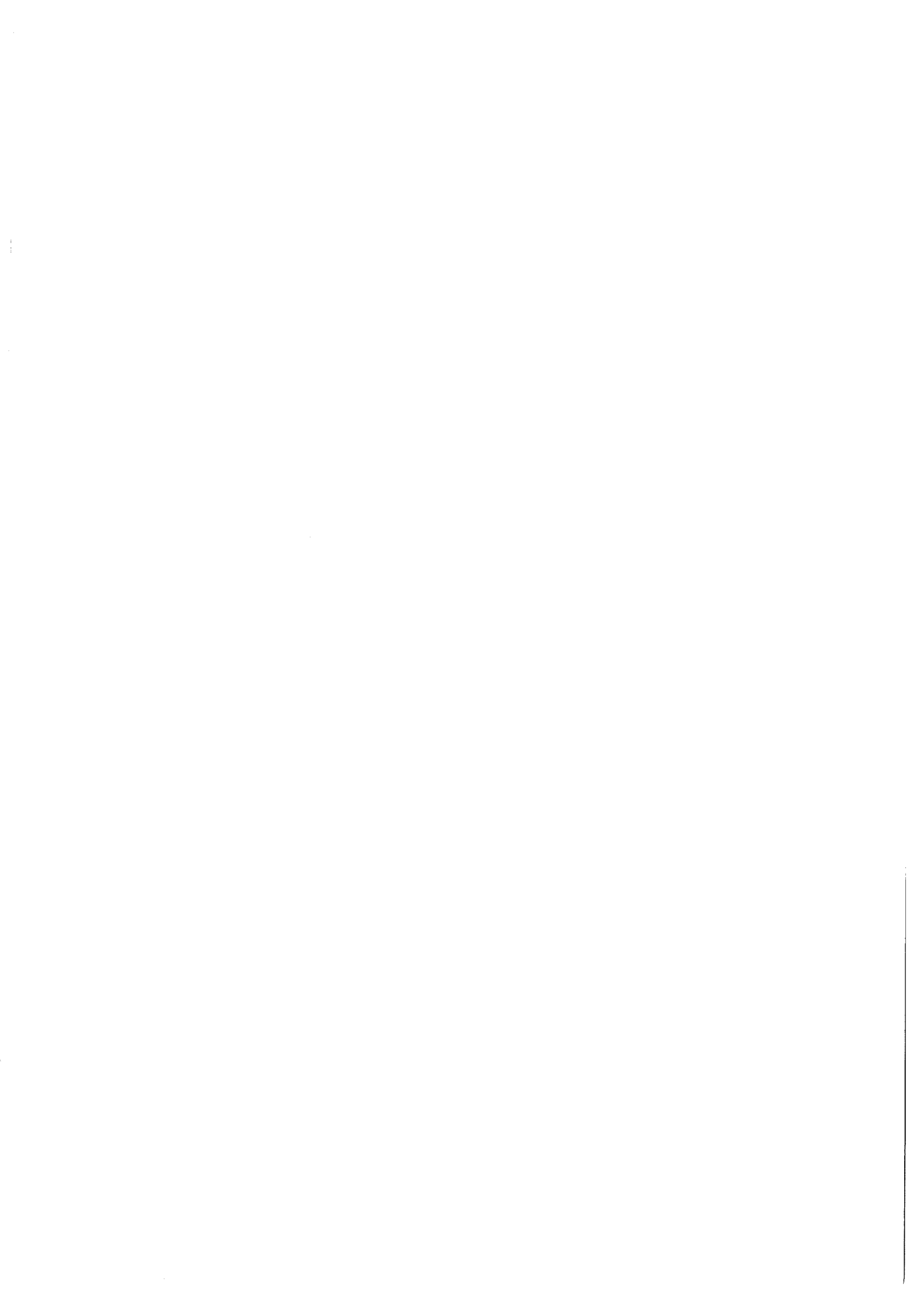
voor een belangrijk deel bepaald door de populatie-dichtheid van de muizen (Masman et al. 1988). Daarnaast is echter de structuur van de vegetatie van invloed op de lokalisatiekans. Zo is het voor de hand liggend dat een veldmuis, (levend op de grond), in een hoge dichte "ruigtevegetatie" minder snel wordt gelokaliseerd dan in een korte open vegetatie. Ook het stootsucces wordt mogelijk verlaagd door een dichte, hoge vegetatie. In het Lauwersmeergebied zijn er aanwijzingen dat Torenvalken in de loop van de jaren steeds minder jagen boven verruigende terreinen, hoewel er plaatselijk hoge dichtheden veldmuizen kunnen voorkomen (Beemster & Dijkstra 1991). Dit stadium lijkt nu al bereikt op de voormalige schorren in het Volkerakgebied. Op de lange duur is te verwachten dat bij een beheer van "niets doen" het biotoop ongeschikt wordt voor Veldmuizen, als gevolg van de voortschrijdende vegetatiesuccessie en de daarmee gepaard gaande kolonisatie door andere soorten muizen, zoals de Aardmuis en de Rosse woelmuis. Mogelijkheden om verdere verruiging tegen te gaan en een open vegetatie te handhaven zijn bijvoorbeeld begrazing of maaien. Inmiddels is een beheer ingesteld op de Dintelse gorzen en de Slikken van de Heen waarbij gebruik wordt gemaakt van grote grazers. Gezien de relatief lage veedichtheid is de verwachting dat de vegetatie op grote delen van het schor verder zal verruigen, waardoor de muizen niet gelokaliseerd kunnen worden door de roofvogels. Hiertegenover staat echter dat de verruiging van de voormalige schorren meer geschikte broedplaatsen oplevert voor groundbroeders zoals Kiekendieven, die bovendien minder afhankelijk zijn van Veldmuizen als Torenvalken. Zo nam het aantal broedgevallen van de Bruine Kiekendief in het gebied toe van drie in 1987 tot vijftien in 1992. In dit verband is de kolonisatie van het gebied door de vos van belang. De afgelopen jaren werden de eerste sporen van deze belangrijke predator van groundbroedende vogelsoorten reeds aangetroffen. De kans op grootschalige predatie van groundnesten door de vos is echter aanzienlijk kleiner wanneer de grondwaterstand tot op of boven het "maaiveld" staat, zoals bleek in de Oostvaardersplassen (M. Zijlstra p.m.). Het doen ontstaan van een relatief veilig broedbiotoop voor groundbroeders, zoals Kiekendieven, bijvoorbeeld door middel van verhoging van het meerpeil, verdient dan ook aanbeveling.

Bij het beheer van de drooggevallen gronden langs Goeree, zoals op de Krammer-sche Slikken en op de Hellegatsplaten zal verder rekening moeten worden gehouden met het voorkomen van de Noordse Woelmuis ter plaatse. Deze in Nederland zeldzame soort komt alleen voor op de Zeeuwse eilanden en Texel, in de Biesbosch, op vochtige plaatsen bij de Friese meren en in laagveengebieden in Noordholland. De populatie wordt beschouwd als een relict van de laatste ijstijd en vormt de uiterste zuidgrens van het verspreidingsgebied van de soort in Europa. Op de genoemde eilanden is het vaak de enige woelmuizensoort en in de meeste biotopen is de Noordse Woelmuis minder concurrentiekrachtig dan de Veldmuis (Poelen 1974). Alleen in zeer vochtige en vaak ruige, onbegraste terreinen lijkt de soort zich te kunnen handhaven in concurrentie met de Veldmuis (de Kogel 1982). Op de Hellegatsplaten komen beide soorten voor en het was de Veldmuis die in 1990 massaal de plaat koloniseerde, terwijl de Noordse woelmuis sinds 1987 ieder jaar werd gevangen in een rietveldje aan de voet van de dijk. In 1990 werden de eerste drie exemplaren gevangen op de plaat tegenover meer dan honderd veldmuizen. In 1991 en 1992 breidde de soort zich echter sterk uit terwijl er, vooral in 1992, slechts weinig Veldmuizen werden gevangen. De uitbreiding van de Noordse woelmuis ging samen met een verdere verruiging van het gebied, vooral door een toename in de bedekking van riet. Sinds 1992 worden de Hellegatsplaten echter begrast, en het beheer is gericht op het doen ontstaan van een open grazig biotoop (Beheerscie. Krammer-Volkerak 1989). Dit houdt in dat het riet op den duur waar-

schijnlijk zal verdwijnen. Daarmee zou een biotoop ontstaan waar de Noordse woelmuis zich waarschijnlijk niet zal kunnen handhaven. Gezien het schaarse voorkomen van de Noordse woelmuis in Nederland, lijkt een beheer, mede gericht op het in stand houden van deze soort op de Krammersche Slikken en de Hellegatsplaten aanbevelenswaard. Aangezien de Noordse woelmuis begrazing slecht lijkt te verdragen (de Kogel 1982) is het sinds 1992 ingestelde begrazingsbeheer verre van optimaal voor deze soort. Het ligt voor de hand dat, bij de huidige begrazingsdruk, de Noordse woelmuis op langere termijn op de Krammerse Slikken en de Hellegatsplaten zal verdwijnen, zoals in het verleden ook reeds gebeurde op de Slikken van Flakkee, in de Grevelingen (de Kogel 1982).

5. Literatuur

- Anonymus (1986). Onderzoeksplan oeverontwikkeling Volkerakmeer en Zoommeer over 1987-1996. (1986). Min. v. Verkeer & Waterstaat.
- Bakker, D. (1954). Enige onderzoekingen naar de ontwikkeling van de vogelbevolking in de Noordoostpolder. Directie van de Wieringermeer, Bijlage notulen Landb. Afd., 21-12-54.
- Beemster N. & C. Dijkstra (1991). Roofvogels in Nederlandse wetlands I. Variaties in voedselaanbod: Woelmuizen. Rapport Directie Flevoland.
- Beheerscie. Krammer-Volkerak (1989). Visie op het beheer van de drooggevalle gronden en ondiepwatergebieden in het Krammer-Volkerak. Min. v. Verkeer & Waterstaat.
- Brongers, M. & B. Spaans. (1990). Vegetatie en broedvogels van het Krammer-Volkerak en Zoommeer in 1989. Rapport RWS, Directie Flevoland.
- Cave, A.J. (1968). The breeding of the Kestrel, *Falco tinnunculus*, in the reclaimed area Oost-Flevoland. *Neth. J. Zool.* 18: 313-407.
- Dijkstra, C. (1987,1988,1989,1990). Muizen op de drooggevalle gronden in het Volkerakmeer en Zoommeer. Voortgangsverslagen I, II, III, IV. RUG/RWS.
- Dijkstra, C. (1988A). Reproductive tactics in the Kestrel (*Falco tinn.*). Dissertatie RUG.
- Dijkstra, C., S.Daan, T. Meijer, A.J. Cave & R.P.B. Foppen (1988B). Daily and seasonal variations in bodymass of the Kestrel in relation to food availability and reproduction. *Ardea* 76: 127-140.
- Hansson, L. & H. Henttonen (1988). Rodent dynamics as community processes. *TREE* 3: 195-200.
- Hornfeldt, B. (1978). Synchronous population fluctuations in voles, small game, owls, and Tularemia in northern Sweden. *Oecologia* 32: 141-152.
- Kogel, T.J. de (1980). Een verkennend onderzoek naar het voorkomen van de Noordse Woelmuis (*Microtus oeconomus*) op de schorren langs de Oosterschelde, Krammer en Volkerak. Nota 79-21. Delta dienst.
- Kogel, T.J. de (1982). De kleine zoogdieren van de Slikken van Flakkee. Nota DDMI 81.09. Delta dienst.
- Lange, R., A. van Winden, P. Twisk, J. de Laender & C. Speer. (1986). Zoogdieren van de Benelux. Erla Amsterdam.
- Masman, D., S.Daan & H.J.A. Beldhuis (1988). Ecological energetics of the Kestrel: Daily energy expenditure throughout the year based on time-energy budget, food intake and doubly labeled water methods. *Ardea* 76:64-81.
- Ostfeld, S.O., C.D. Canham & S.R. Pugh (1993). Intrinsic density-dependent regulation of vole populations. *Nature* 366: 259-261.
- Poelen, M.A.J. (1974). De verdringing van de Noordse woelmuis op Noord-Beveland. Rapport RIN Leersum.
- Slager, H. (1989). Onderzoek naar de abiotische factoren op de drooggevalle oevergebieden in het Krammer-Volkerak en het Zoommeer in 1987 en 1988. Rapport Directie Flevoland.
- Timmerman, A. (1971). Zoogdieren en hun predatoren in het nieuwe Lauwersmeergebied. *De Levende Natuur* 74: 90-95 en 116-120.
- Wijnandts, H. (1984). Ecological energetics of the Long-eared Owl. *Ardea* 72: 1-92.
- Wijngaarden, A. van, (1957). Verslag Landb.k. Onderzoek. 63: 1-22.
- Wijngaarden, A. van, V. van Laar & M.D.M. Trommel (1971). De verspreiding van de Nederlandse zoogdieren. *Lutra* 13: no. 1-3.





De Dienst Weg- en Waterbouwkunde is het kenniscentrum van de Rijksoverheid dat onderzoekt, adviseert en kennis overdraagt in de constructieve weg- en waterbouw, de natuur- en millieutechniek van fysieke infrastructuur, waterkeringen en watersystemen, en de grondstoffenvoorziening voor de bouw, inclusief de milieu-aspecten.

Dienst Weg- en Waterbouwkunde Rijkswaterstaat, Van der Burghweg 1,
Postbus 5044, 2600 GA DELFT, tel. 015-699408

W-DWW-94-719



De Dienst Weg- en Waterbouwkunde is het kenniscentrum van de Rijksoverheid dat onderzoekt, adviseert en kennis overdraagt in de constructieve weg- en waterbouw, de natuur- en millieutechniek van fysieke infrastructuur, waterkeringen en watersystemen, en de grondstoffenvoorziening voor de bouw, inclusief de milieu-aspecten.

Dienst Weg- en Waterbouwkunde Rijkswaterstaat, Van der Burghweg 1,
Postbus 5044, 2600 GA DELFT, tel. 015-699408

W-DWW-94-719