# PRIMAIRE SUCCESSIE OP DE KWELDER IN RELATIE TOT STIKSTOF IN DE BODEM.

Harm van Wijnen,
Doctoraal verslag April 1993.
Afdeling Plantenoecologie
Universiteit Groningen

Begeleider: J.P. Bakker.
periode: Augustus 1992-Mei 1993

D 493

DOCTORAALVERSLAG/SCRIPTIE

Vakgroep Biologie van Planten
Lab. voor Plantenoecologie
Biologisch Centrum,
Haren (Gn),

Doctoraalverslagen/scripties van het Lab. voor Plantenoecologie zijn interne rapporten, dus geen officiële publicaties.
De inhoud varieert van een eenvoudige bespreking van onderzoeks-resultaten tot een concluderende discussie van gegevens in wijder verband.

De conclusies, veelal slechts gesteund door kortlopend onderzoek, zijn meestal van voorlopige aard en komen voor rekening van de auteurs(s).

BIBLIOTHEEK RU GRONINGEN
1394 9108

Overname en gebruik van gegevens slechts toegestaan na overleg met auteur(s) en/of Vakgroepbestuur.

Rijksuniversiteit Groningen
Bibliotheek Biologisch Centrum
Kerklaan 30 — Postbus 14
9750 AA HAREN

D493

**Inhoud**


Abstract.....2
Inleiding.....4
Methode gebiedsbeschrijving...6
transecten.....7
N-totaal.....8
klei.....9
plantesoorten.....9
Resultaten klei/N-totaal.....10
plantesoorten.....14
Discussie.....18
Conclusies.....20
Literatuur.....21
Dankwoord.....22
Appendix I.....23
Appendix II.....25

**Abstract**

Primairy Succession on coastal barrier islands was investigated using Chronosequences (Crocker 1955, Olff 1992). During 200 years on Schiermonnikoog (The Netherlands), 65 years on Terschelling (The Netherlands) and 100 years on Skallingen (Denmark) vegetation changes were related to the N pool size in the top soil. The work which was done by Olff (1992), was used in order to generalise the succession found on Schiermonnikoog for other coastal barrier islands. More than 7000 recordings of the plantspecies were taken. Only 144 soil samples for the N pool size were possible, due to time constraints. Therefore, the N pool size was related to the thickness of the clay layer, which could be measured much faster. This gives a linear relationship. The N pool size increases with increasing clay thickness. In order to explain variation in clay thickness, a response surface of the clay thickness dependent on the age of the marsh and the watercolumn was made. The total watercolumn above the ground (since the development of the salt marsh) was calculated by multiplying the watercolumn with the age of the salt marsh. It appeared, that the clay thickness showed a linear relationship with the total watercolumn. On Terschelling the clay accumulation was more than twice as fast as on Schiermonnikoog and Skallingen. This could not be explained. Response surfaces of the different plant species were made, dependent on age and watercolumn. The use of dominance and the use of presence of plantspecies was compared. There appeared to be no real difference between the two methods. With the use of presence, more species could be used, but with this method, it was less clear whether the abundance of species increased or decreased. Therefore the probability of dominance is also useful to describe succession. Finally, it was difficult to generalise the response surfaces of Schiermonnikoog for other coastal barrier islands. It became clear that the species distribution on Skallingen and Terschelling was comparable with the species distribution on Schiermonnikoog, but to generalise the succession on Schiermonnikoog, more data are necessary.

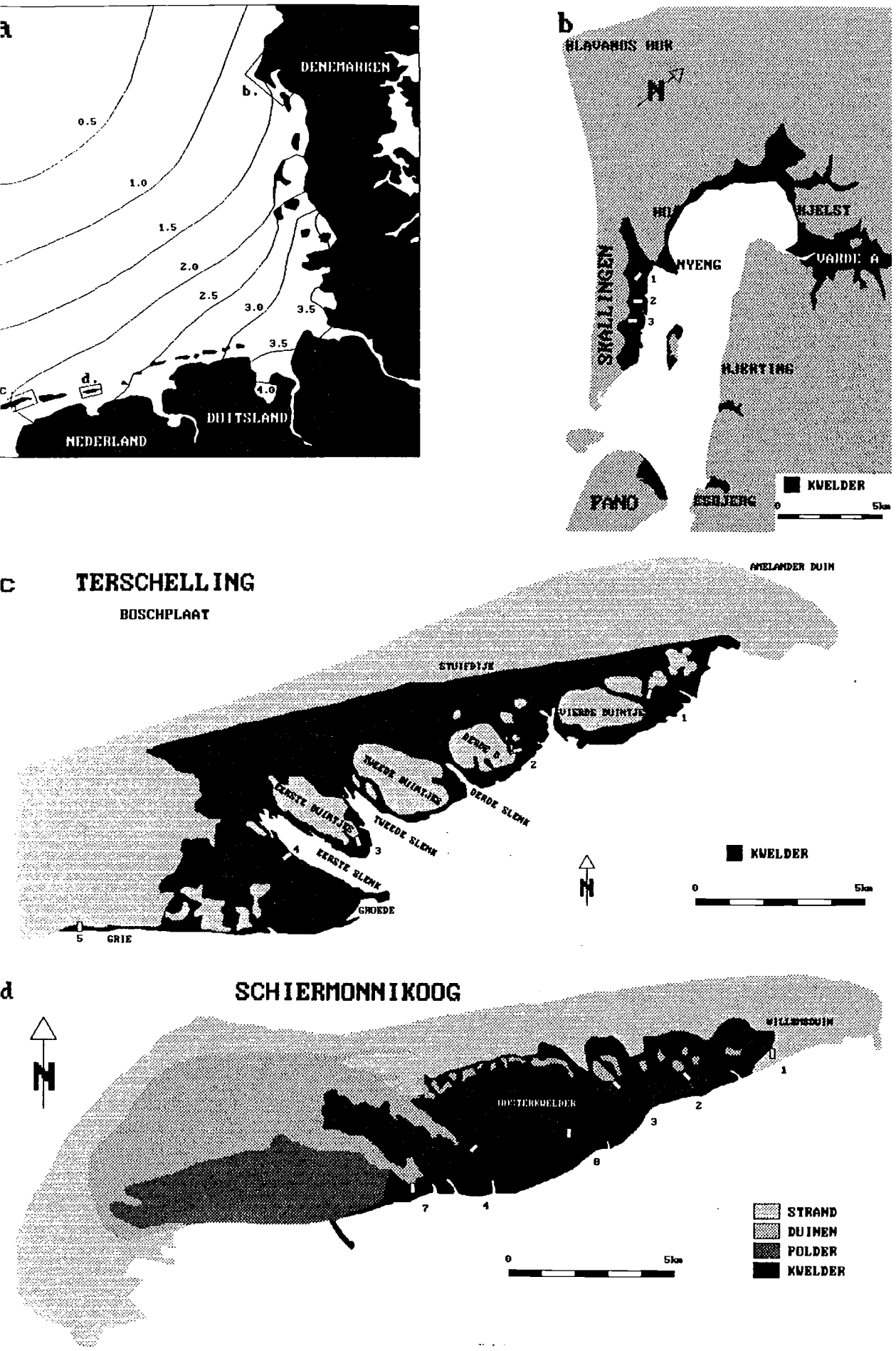



Fig 1. a) Overzichtskaartje van het Waddengebied met daarin aangegeven de tij-amplitude en de drie onderzoeksgebieden. b) Skallingen met transecten 1, 2 en 3. c) Terschelling met transecten 1t/m 5. d) Schiermonnikoog met transecten 1, 2, 3, 4, 7 en 8.

**primaire successie op de kwelder in relatie tot de stikstof pool in de bodem.**

**Inleiding**

Lange termijn successieonderzoek is van groot belang voor het opsporen van een bepaalde trend. Zo kan een versnelde zeespiegelstijging op de Waddeneilanden zorgen voor erosie en een retrogressieve successie (Warren 1993). Vaak kan zo'n trend op korte termijn niet zichtbaar gemaakt worden, omdat de fluctuaties daarvoor te groot zijn. Eén van de methoden om successie op lange termijn te beschrijven, is door gebruik te maken van "chronosequences" (Crocker 1955, Olff 1992). Met deze methode wordt niet de temporele variatie, maar de ruimtelijke variatie van plantengemeenschappen op het moment van onderzoek beschreven. Aan de hand van ouderdomschattingen van vergelijkbare gebieden, door bestudering van oude kaarten en luchtfoto's, kunnen verschillende successiestadia worden gevonden en met elkaar worden vergeleken. In dit onderzoek zal worden getracht de gevonden successie op Schiermonnikoog (Olff 1992) te generaliseren voor meerdere Waddeneilanden.

In de tijd neemt het hoogwaterniveau van de zeespiegel toe. Deze stijging bedroeg tot 30 jaar geleden nog zo'n 1 mm/jaar (Dijkema 1990). Toch blijft de inundatiefrequentie hetzelfde, omdat de sedimentatie tijdelijk de zeespiegelstijging kan compenseren (Bakker *et al* 1993). Zowel in de tijd, als van hoog naar laag op de kwelder, neemt de dikte van het sediment (klei) toe. Met deze toename van klei, vindt er ook een accumulatie van stikstof in de bodem plaats. Er blijkt een rechtlijnig verband te bestaan tussen de kleidikte en de stikstof pool in de bovenste 50 cm van de bodem (Olff 1992). Deze toename van de stikstof pool is mogelijk één van de oorzaken van successie op de kwelders van waddeneilanden. Door de toename van stikstof in de bodem, wordt competitie om licht belangrijker, waardoor kleine plantesoorten worden vervangen door grotere soorten (Tilman 1985). Het is daarom interessant, vooral omdat de kleidikte een makkelijk meetbare parameter is, om de stikstof pool in de bodem te relateren aan de kleidikte. Olff (1992) heeft voor de berekening van N-totaal, waarbij de bulk density van de grond met de N concentratie wordt vermenigvuldigd, de waarden uit de bovenste zandlagen geëxtrapoleerd tot 50 cm. Mogelijk is deze onnauwkeurigheid van belang, aangezien zowel de bulk density waarden als de stikstofconcentratie waarden op 50 cm diepte aanzienlijk kunnen verschillen van de waarden daarboven. Variatie in kleidikte kan vervolgens worden verklaard door het te relateren aan de leeftijd van de kwelder en de base elevation (hoogte van de zandondergrond). Olff (1992) gebruikte hier base elevation, in plaats van de hoogte van het maaiveld, om voor de verschillende successiestadia een vast punt in de ruimte en tijd te hebben. Hoogteverschillen veroorzaakt door kleidikteverschillen, worden zodoende niet meegerekend. Aangenomen mag worden dat de base elevation in de loop van de kwelderontwikkeling niet veranderd is. Er kan dus van worden uitgegaan dat de omstandigheden waaronder de primaire successie is begonnen overal vergelijkbaar zijn geweest.

Er zijn voor dit onderzoek, waarbij de gevonden successie op Schiermonnikoog wordt vergeleken met andere eilanden, een aantal bezwaren tegen het gebruik van de base elevation. Zoals

uit figuur 1a blijkt, is de tijamplitude bij de verschillende Waddeneilanden verschillend. Op Skallingen (Denemarken) bedraagt het tijverschil ca 1.5 meter, op Terschelling ca 2.0 meter en op Schiermonnikoog ca 2.3 meter. Om deze reden is bij een bepaalde base elevation ook de inundatiefrequentie per eiland verschillend. Het wordt zodoende moeilijk om op basis van de base elevation, deze gebieden met elkaar te vergelijken. Een ander bezwaar, is het feit dat de hoogte van het maaiveld niet voor alle successiestadia constant wordt gehouden. Hierdoor verandert de inundatiefrequentie per successiestadium. In de tijd blijft de inundatiefrequentie op een eiland wèl hetzelfde. In dit type onderzoek echter, wordt er niet in de tijd gekeken, maar in de ruimte op één bepaald tijdstip (zie fig. 2). Zodoende heeft een 200 jaar oude kwelder, met een kleilaag van 20 cm, een geheel andere inundatiefrequentie dan een 10 jaar oude kwelder met dezelfde base elevation, maar met slechts enkele centimeters klei. De gevonden successie kan op deze manier ook veroorzaakt zijn door de ophoging van de kwelder.

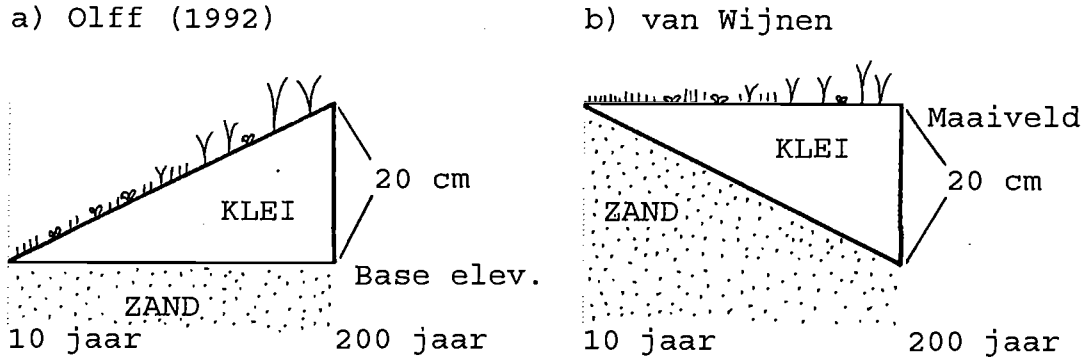



Fig 2. Twee benaderingswijzen om verschillende successiestadia met elkaar te vergelijken. a) Olff (1992), waarbij de base elevation constant wordt gehouden. b) Dit onderzoek, waarbij de hoogte van het maaiveld (en daarmee de inundatiefrequentie) constant wordt gehouden.

Wanneer echter in plaats van de base elevation, de hoogte van het maaiveld, en daarmee de inundatiefrequentie, wordt gebruikt, dan wordt het verschil tussen de eilanden, veroorzaakt door de tijamplitude, opgeheven. Ook is daarmee het effect van ophoging van de kwelder weggewerkt. Volgens Dijkema (mondeling), is de inundatiefrequentie niet voldoende om de variatie in kleidikte te verklaren. Ook de mate en de duur van overstroming is van belang. Daarom is het beter om de inundatiefrequentie om te rekenen in waterkolom (meter per jaar). Hierbij wordt er vanuit gegaan, dat een grotere waterkolom, meer sediment bevat waardoor de sedimentatie toeneemt. Om de verschillen in sedimentatiesnelheid per eiland te bepalen, wordt de kleidikte uitgezet tegen de totale waterkolom. Dit wil zeggen, de waterkolom (meter per jaar) vermenigvuldigd met de leeftijd van de kwelder.

Samen levert dit het beeld op van een kwelder waarbij de chronosequences een successie vertegenwoordigen volgens de haloserie (Westhoff & van Oosten 1991). Nu is dit voor de maximaal 200 jaar oude kwelder van het eiland Schiermonnikoog al onderzocht door Olff (1992). Hij heeft echter gebruik gemaakt van dominante soorten. Dit onderzoek tracht de resultaten van Olff (1992) te generaliseren voor meerdere Waddeneilanden in het waddengebied, waarbij ook wordt gekeken of het gebruik van de presentie van soorten een ander beeld van de successie oplevert. De volgende vraagstellingen zijn geformuleerd:

1a Blijft de relatie kleidikte/N-totaal rechtlijnig bij een toenemende dikte van de kleilaag?
b Levert het meten van N totaal tot 50 cm in de bodem, dezelfde waarden als het extrapoleren van waarden uit bovenliggende lagen?
2a Welk verband bestaat er tussen de hoogte en de waterkolom?
b Is de bestaande responsiecurve van de kleidikte tegen de leeftijd van de kwelder en de base elevation (Olff 1992) generaliseerbaar voor andere waddeneilanden dan Schiermonnikoog?
c Welk verband bestaat er tussen totale waterkolom en de kleidikte?
3a Hoe verloopt de successie op kwelders van 10 tot 200 jaar waarbij gebruik is gemaakt van presentie van soorten?
b Is er een verschil te zien tussen de responiecurves van Schiermonnikoog waarbij gebruik is gemaakt van dominantie van soorten en die waarbij gebruik is gemaakt van presentie van soorten?
b Zijn de responsiecurves van de afzonderlijke plantesoorten tegen de leeftijd van de kwelder en de base elevation (Olff 1992) generaliseerbaar voor andere waddeneilanden?

## METHODE

### *Gebiedsbeschrijving*

Kwelders, en dan voornamelijk de kwelders van 1-2m +NAP, die langere tijd niet door de mens zijn beinvloed, zijn moeilijk te vinden in het waddengebied. Voornamelijk op Schiermonnikoog (Oosterkwelder), Terschelling (de Boschplaat) en delen van Skallingen zijn nog ongestoorde kwelders te vinden (Bakker 1983). Op deze waddeneilanden doet zich de unieke situatie voor dat er op een beperkt oppervlak kwelders van verschillende leeftijd zijn te vinden en daarom ideaal zijn voor dit soort onderzoek.

Schiermonnikoog bijvoorbeeld is een dynamisch eiland, dat voortdurend (schoksgewijs) aan één zijde afkalft en aan de andere zijde aangroeit. Op het nieuw gevormde stuk strand kan primaire successie plaatsvinden. Op deze wijze ontstaat er een gradient van successiestadia, waarbij in dit geval de leeftijd van oost naar west toeneemt. Het jongste stadium is 10 jaar oud en ligt bij het Willemsduin en het oudste stadium is 200 jaar oud en ligt op de oude beweide kwelder, tegen de Bancks-polder. Daartussen zijn kwelderleeftijden te vinden van 25, 35, 60 en 100 jaar. De sedimentatiesnelheid blijkt laag op de kwelder (100 cm +NAP) ongeveer 1 mm/jaar te zijn (Olff 1992).

Dit heeft geresulteerd in een kleilaag van 1 cm op de kwelder van 10 jaar tot een kleilaag van 20 cm op een kwelder van 200 jaar.

Terschelling daarentegen is veel stabieler. Op dit eiland is de Boschplaat lange tijd een zandplaat geweest die onder voortdurende invloed van de Noordzee stond. Plantengroei had hier toen vrijwel geen kans. Alleen aan de zuidzijde van elk duincomplex bevond zich een strook kwelder van enkele tientallen meters breed (Hollman 1962). Sinds er echter in 1931 een stuifdijk werd aangelegd, was kweldervorming wel mogelijk (Westhoff 1991, Roozen 1985). Er zijn vermoedelijk op dit eiland twee verschillende kwelderleeftijden te vinden. Namelijk op de Boschplaat waar de kwelders zo'n 60 jaar oud zijn en op het veel oudere de Grië, waar zich een kwelder van 500 jaar bevindt. Aan de hand van luchtfoto's kon de leeftijd niet worden geschat, omdat de oudste foto's van 1949 zijn, en in die tijd was vrijwel de gehele Boschplaat al begroeid. Alleen het gebied ten noorden van de duintjes bestond nog uit een zandplaat. Uit oude kaarten van 1854 en 1927 valt op te maken dat de Boschplaat in die tijd nog niet begroeid was. Aangenomen kan dus worden dat de kwelder op de Boschplaat tussen 1927 en 1947 is ontstaan. Kleidikteverschillen moeten hier dus zijn veroorzaakt door verschillen in sedimentatiesnelheid. Volgens Leendertse (1992) varieert de sedimentatiesnelheid op de Boschplaat, in tegenstelling tot Schiermonnikoog, van 0 tot 9 mm/jaar, afhankelijk van de hoogteligging. Dit verklaart waarom er laag op een kwelder van 60 jaar toch een kleilaag van 30 cm kan liggen (de Groede).

Een derde kweldertype is op Skallingen (Denemarken) te vinden. Hier worden de leeftijdsverschillen veroorzaakt door dijkdoorbraken. Sinds het begin van deze eeuw heeft zich achter een noord-zuid lopende duinenrij een kwelder ontwikkelt (Jacobsen 1952). In de loop van de tijd zijn er echter verschillende doorbraken geweest, die de kwelder weggeslagen hebben, zodat het proces weer overnieuw kon beginnen. De kwelderleeftijden variëren hier van 60 tot 100 jaar. Er is op Skallingen een "binnen"- en "buitenkwelder" (Gabrielsen & Iversen 1933). Dit komt doordat er vroeger een zandbank voor het schiereiland heeft gelegen. De ruimte tussen deze zandbank en het schiereiland is later opgevuld met klei en wordt nu de binnenkwelder genoemd. Aan de buitenzijde van de zandbank heeft zich de buitenkwelder ontwikkeld. De sedimentatiesnelheid bedraagt hier ongeveer 2 mm/jaar tussen 60 en 120 cm +NAP (Jacobsen 1952).

### *Transecten*

Op de drie eilanden is een aantal transecten gelegd (fig 1b,1c,1d), genummerd van 1-3 op Skallingen, 1-5 op Terschelling en 1-8 op Schiermonnikoog, waarbij op Schiermonnikoog de transecten 5 en 6 niet zijn gebruikt, aangezien zij kortgeleden nog werden beweid. Ook transect 5 op Terschelling wordt nog beweid, maar omdat er hier een kleilaag van 35 cm ligt, is dit transect toch gebruikt. Behalve transect 8 op Schiermonnikoog, dat 60 jaar oud is, zijn alle transectnummers naar oplopende leeftijd van de kwelder. De lengte van het transect was zodanig gekozen, dat het transect de gehele zonatie bedekte, op een hoogtegradient van 100 - 200 cm +NAP. Meestal was

10 bij 50 meter voldoende. De langste zijde werd loodrecht op de hoogtelijnen van een duintje gelegd. Bij het uitzoeken van de transecten werd uitgegaan van een aantal criteria:

- De range van de waterkolom boven maaiveld moest voor alle transecten min of meer gelijk zijn.
- Wanneer mogelijk, moest er enige spreiding in kwelderleeftijd zijn.
- De kleidikte moest geleidelijk toenemen naar beneden toe.
- Zo min mogelijk erosiegeulen.
- Niet te dicht bij slenken of zee, aangezien hier oeverwallen voorkomen.

Helaas kon niet altijd aan alle criteria worden voldaan en moest er een afweging worden gemaakt van wat toelaatbaar was. De kwelderleeftijd werd geschat aan de hand van luchtfoto's en oude kaarten. Elk transect werd vervolgens opgedeeld in vakken van 1 $m^2$. Op deze wijze werden in totaal 7231 vakken van 1 $m^2$ verkregen. In elk van de vakken werden de volgende bepalingen gedaan:

- kleidikte m.b.v. een guts.
- plantesoorten: presentie, en dominantie van drie soorten.
- hoogte van maaiveld ten opzichte van NAP m.b.v. een theodoliet.

*N-totaal bepaling*

Op drie plaatsen langs elk transect werden grondmonsters genomen: hoog, midden en laag. Op elke plaats werden drie monsters genomen, zodat er per transect 9 monsterplekken uitgekozen werden. Op verschillende standaarddiepten werden monsters genomen: 0-10 cm, 10-25 cm en 25-50 cm voor de N bepaling; 1-6 cm, 15-20 cm en 30-35 cm voor de bulk density bepaling. Als de grens van de kleilaag met de zandlaag binnen deze diepten lag, werd de monsterdiepte opgesplitst zodat er van die diepte 1 monster in de klei en 1 monster in het zand werd genomen. Per monsterplaats werden meerdere gaten geprikt om zowel voldoende materiaal te krijgen, als om de spreiding zo groot mogelijk te houden. De monsters voor de bulk density bepaling werden met behulp van pF ringen (100cc) genomen. Ze werden eerst gewogen, dan gedroogd op 105°C gedurende 48 uur en vervolgens weer gewogen, zodat zowel het vochtgetal als de bulk density kon worden berekend. De monsters voor de N bepaling werden ook gedroogd op 105°C gedurende 48 uur, vervolgens gemalen en weer gedroogd, zodat met behulp van de Kjeldahl methode (Moore/Chapman 1986) de N-concentratie kon worden bepaald. Om de C/N ratio te kunnen berekenen, werd ook het gloeiverlies (door 1 gram droge grond gedurende 12 uur tot 1000°C te verhitten) en het humusverlies (1 gram droge grond gedurende 12 uur tot 500°C verhitten) bepaald. N-totaal werd als volgt berekend (eerst per laag):

Dikte van de laag*N-concentratie*bulk density.

De waarden van alle diepten werden bij elkaar opgeteld, zodat per monsterplaats de N-totaal werd verkregen per $m^2$ en tot een diepte van 50 cm. (APPENDIX I).

*klei*

De waterkolom werd berekend, door eerst per eiland de inundatiefrequentie uit te rekenen voor kwelderhoogten van 50-250 cm +NAP (Dijkema, Jensen *et al.* 1985). Bij een inundatiefrequentie van 1 keer per jaar, werd de bijbehorende hoogte als bovengrens genomen van de waterkolom. Van elk onderliggende interval van 10 cm, werd het aantal keren dat dit interval per jaar overstroomde, vermenigvuldigd met 10 en opgeteld bij het bovenliggende interval. Op deze wijze kon voor elke hoogte de waterkolom (meter/jaar) worden berekend.

N-totaal werd met behulp van lineaire regressie gerelateerd aan de kleidikte. De metingen van alle transecten in de drie gebieden werden hierbij samengenomen. De variatie in kleidikte werd verklaard, door het te relateren aan de leeftijd van de kwelder en de waterkolom. Hiervoor werd een responsiecurve gemaakt, waarvoor het volgende model werd gebruikt:

$$D = a6+a1*L+a2*W+a3*L^2+a4*W^2+a5*L*W$$

Waarbij D=Dikte kleilaag (cm)
L=Leeftijd kwelder (jaar)
W=Waterkolom (meter/jaar)
a1-a6=parameters

De parameters werden berekend met behulp van "Forward Stepwise Multiple Regression Analysis". De drie gebieden werden hierbij samengenomen, zodat een gemiddelde werd verkregen. De data van transect 5 op Terschelling werden wel gebruikt voor de berekening, maar werden uiteindelijk niet weergegeven in de figuur, omdat van dit transect ook geen soorten bekend zijn. Voor de drie gebieden apart werd de kleidikte met behulp van lineaire regressie gerelateerd aan de totale waterkolom die er gedurende de kwelderontwikkeling boven het maaiveld heeft gestaan. Deze laatste parameter werd berekend, door de leeftijd van de kwelder te vermenigvuldigen met de waterkolom (meter per jaar).

*plantengemeenschappen*

Zowel de presentie van alle soorten, als de dominantie van drie soorten werd bepaald. Echter alléén de presentie van de plantesoorten werd gebruikt voor de analyse. Dit in tegenstelling tot Olff (1992), die de dominantie van soorten gebruikte. Een voordeel van de presentie is, dat er meerdere soorten kunnen worden bekeken en dat de "subjectiviteit" bij het bepalen van dominantie wordt uitgesloten. Een nadeel is echter dat soorten die overal een beetje voorkomen gelijkwaardig worden met soorten die overal veel voorkomen. Voor elke soort apart en per gebied werd ook weer een responsiecurve gemaakt. Deze werd verkregen door de kans te berekenen dat een soort voorkomt (waarde tussen 0 en 1), afhankelijk van de leeftijd van de kwelder en de waterkolom die er per jaar boven staat. Deze kans werd berekend met behulp van het volgende model (Huisman *et al* 1993):

$$K = 1/(1+EXP(a6+a1*L+a2*W+a3*L^2+a4*W^2+a5*L*W))$$

Waarbij K = Kans op presentie,
W = Waterkolom/jaar,
L = Leeftijd van de kwelder
a1 t/m a6 = parameters

De parameters van dit model werden berekend met behulp van Forward Stepwise Multiple Regression Analysis (logistische regressie)(APPENDIX II). De data van transect 5 op Terschelling werden weggelaten, aangezien deze kwelder wordt beweid. Ook de data van de transecten 5 en 6 op Schiermonnikoog zijn weggelaten, aangezien deze kwelders kortgeleden nog werden beweid. Als er soorten waren die slechts sporadisch voorkwamen, dit wil zeggen minder dan 40 in slechts één transect, dan werden ze weggelaten.

**Resultaten** *klei/N-totaal*

Zoals uit fig 3 blijkt, is er een hoge correlatie tussen de kleidikte en N-totaal ($n = 37$, $r = 0.89$, $p < 0.001$). De drie vierkantjes boven de lijn bij een kleidikte van 7 en 35 cm zijn afkomstig van transect 5 op Terschelling en doen de lijn iets steiler lopen. Bij 0 cm klei is de totale hoeveelheid stikstof in de bodem tot 50 cm ongeveer 51 gram/m². Bij een kleidikte van 35 cm bedraagt dit zo'n 1100 gram/m². De gestippelde lijn geeft de relatie weer, door Olff (1992) gevonden voor Schiermonnikoog (punten niet weergegeven).

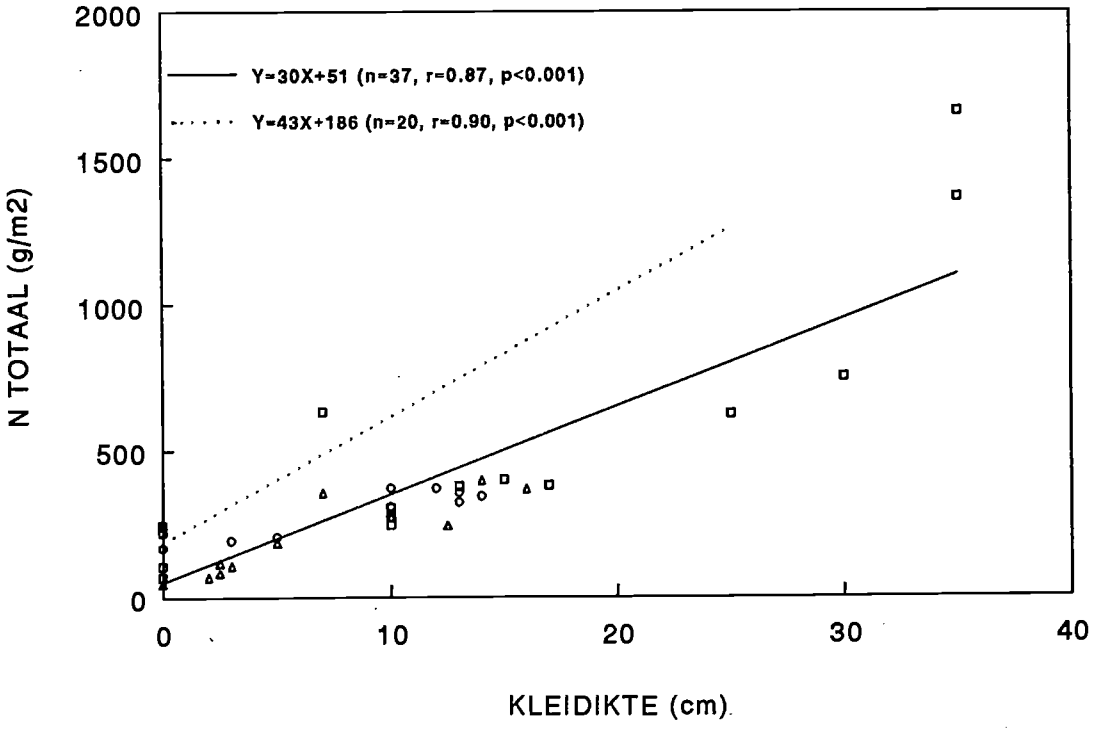



Fig 3. N-totaal (in g/m², tot een diepte van 50 cm) tegen kleidikte (in cm) van Schiermonnikoog Δ , Terschelling □ en Skallingen o .

Fig. 4 geeft de relatie van de waterkolom tegen de hoogte van het maaiveld voor zowel Schiermonnikoog, Terschelling als Skallingen. Het verschil in waterkolom tussen Skallingen en Terschelling bedraagt op 150 cm +NAP ongeveer 2 meter en op 80 cm +NAP ongeveer 30 meter per jaar. Het verschil tussen Schiermonnikoog en Terschelling is groter en bedraagt op 150 cm +NAP ongeveer 8 meter en op 100 cm +NAP ongeveer 50 meter per jaar.

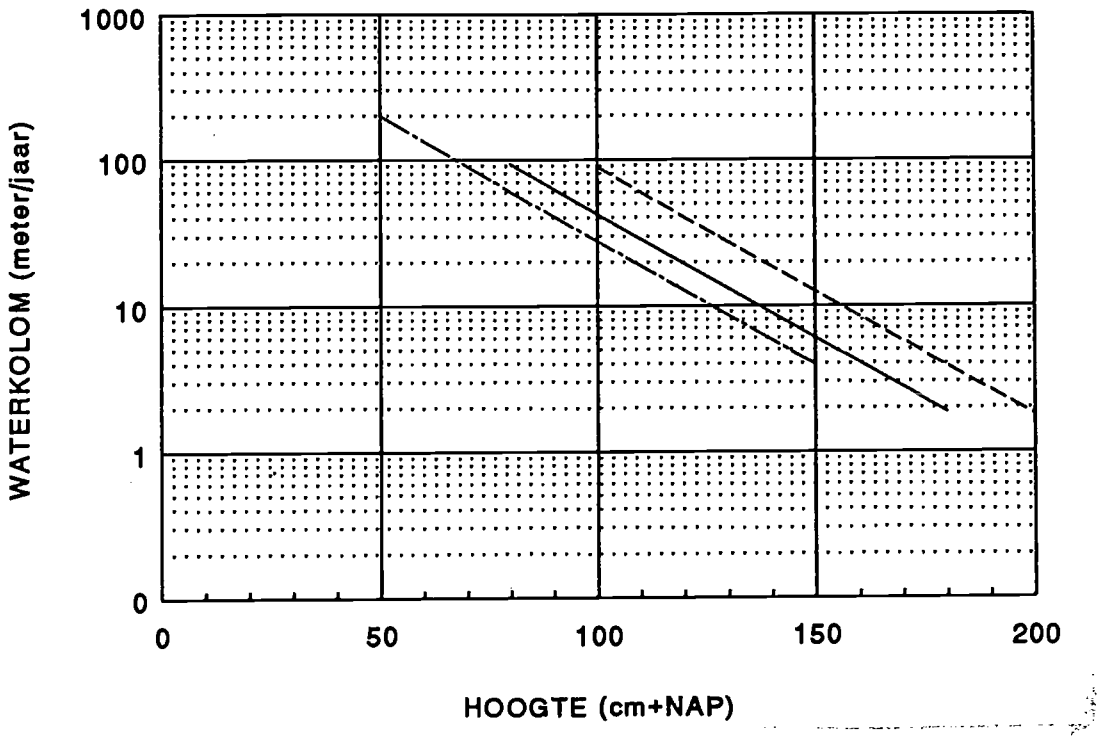



Fig 4. Waterkolom tegen de hoogte +NAP voor Schiermonnikoog, Terschelling en Skallingen.

------ Schiermonnikoog: W = 10^(3.65-0.017*H)
——— Terschelling: W = 10^(3.33-0.017*H)
-·-·-·- Skallingen: W = 10^(3.15-0.017*H)

Waarbij W = Waterkolom/jaar en H = Hoogte in cm +NAP.

Fig 5 geeft de responsiecurve weer van de kleidikte tegen de leeftijd van de kwelder en de waterkolom. Deze curve is een gemiddelde van de drie eilanden. Bij een waterkolom van 30 meter per jaar (dus laag op de kwelder), is er op een kwelder na 10 jaar ongeveer 7 cm klei gesedimenteerd, terwijl er na 200 jaar ongeveer 30 cm klei ligt. Bij een waterkolom van 5 meter per jaar, ligt er daarentegen na 10 jaar nog vrijwel geen klei en na 200 jaar ongeveer 7 cm klei.

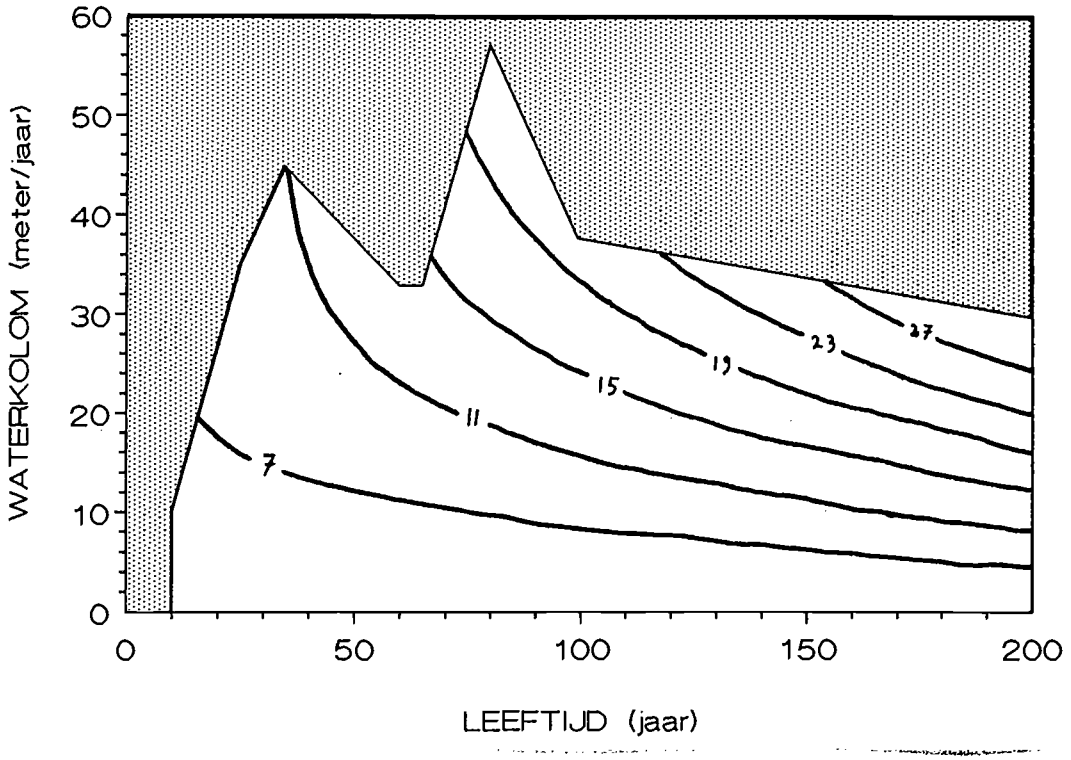
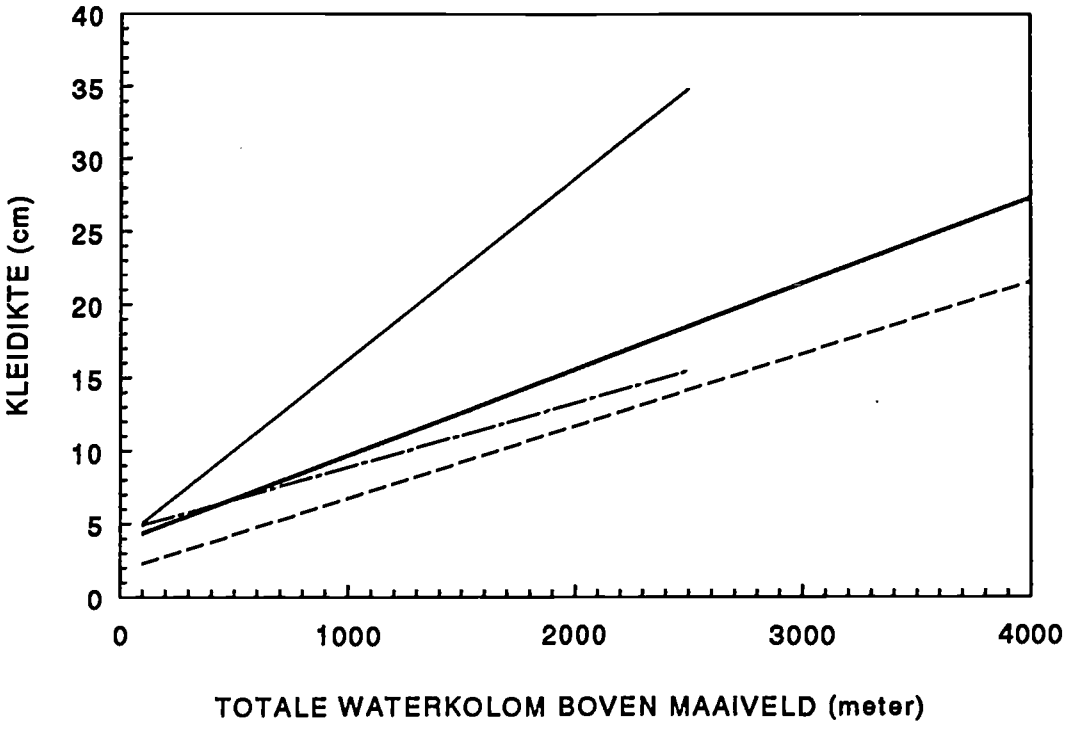



Fig 5. Responsiecurve van de kleidikte tegen de leeftijd van de kwelder en de waterkolom voor de drie gebieden samen.
$D=4.089-0.034*L+0.175*W+0.00013*L^2-0.0035*W^2+0.0045*L*W$

Uit Fig 6 blijkt dat de sedimentatiesnelheid tussen de eilanden behoorlijk kan verschillen. Bij een waterkolom van 20 meter/jaar op Terschelling, dus op een hoogte van 120 cm +NAP, bevindt zich hier na 200 jaar (dus bij een totale waterkolom van 4000 meter) ongeveer 52 cm klei, terwijl op Schiermonnikoog en Skallingen hier na 200 jaar zo'n 21 cm klei ligt (fig 6). Voor Terschelling betekent dit een sedimentatiesnelheid van 2.6 mm/jaar en voor Schiermonnikoog en Skallingen een sedimentatiesnelheid van 1.0 mm/jaar.

Bij een waterkolom van 2 meter/jaar op Terschelling, en dus op een hoogte van 180 cm +NAP, bevindt zich hier na 200 jaar (dus bij een totale waterkolom van 400 m) ongeveer 8.6 cm klei. Op Schiermonnikoog zo'n 3.8 cm klei en op Skallingen zo'n 6 cm (fig 6). Dit betekent voor Terschelling een sedimentatiesnelheid van 0.43 mm/jaar, voor Schiermonnikoog een sedimentatiesnelheid van 0.19 mm/jaar en voor Skallingen een sedimentatiesnelheid van 0.3 mm/jaar.

Voor de N accumulatie bij een waterkolom van 20 meter/jaar komt dit overeen met 8.1 g/m²/jaar op Terschelling en 3.4 g/m²/jaar op Schiermonnikoog en Skallingen. Bij een waterkolom van 2 meter/jaar, bedraagt de N accumulatie 1.5 g/m²/jaar op Terschelling, 0.83 g/m²/jaar op Schiermonnikoog en 1.2 g/m²/jaar op Skallingen.




De drie gebieden samen

K=0.006*W+3.78
(n=7231, r=0.62, p<0.001)

Terschelling

K=0.012*W+3.80
(n=2150, r=0.84, p<0.001)

Schiermonnikoog

K=0.005*W+1.79
(n=3681, r=0.81, p<0.001)

Skallingen

K=0.004*W+4.48
(n=1400, r=0.79, p<0.001)

Fig 6. Kleidikte tegen totale waterkolom voor de drie gebieden apart en voor de gebieden samen.

*plantesoorten*

Fig 7. geeft de responsiecurves van de kans op dominantie van soorten weer zoals door Olff (1992) voor Schiermonnikoog gevonden. De cijfers in de figuur geven de kans op dominantie aan. Hieruit blijkt dat laag op de kwelder eerst *Puccinellia maritima, Suaeda maritima* en *Glaux maritima* dominant zijn. Vervolgens wordt *Limonium vulgare* dominant en verdwijnen de eerstgenoemde soorten. In de loop van de tijd wordt na *Limonium vulgare,* eerst *Artemisia maritima* dominant, waarna uiteindelijk *Atriplex portulacoides* en *Elymus athericus* overblijven. Op de middenkwelder wordt eerst *Plantago maritima* en vervolgens *Festuca rubra* dominant. Hoog op de kwelder zijn eerst *Armeria maritima* en *Festuca rubra* dominant, waarna *Armeria maritima* verdwijnt en *Festuca rubra* overblijft. Uiteindelijk wordt *Elymus athericus* dominant over de hele gradient.

Fig 8. geeft de responsiecurves van de kans op presentie van soorten voor zowel Schiermonnikoog als Terschelling en Skallingen. Let op het verschil in schaal van de x-as tussen de drie gebieden. Op Schiermonnikoog blijken laag op de kwelder vooral *plantago maritima, Limonium vulgare, Glaux maritima, Suaeda maritima, Salicornia Europeae* en *Puccinellia maritima* de grootste kans op voorkomen te hebben. In de loop van de tijd nemen *Limonium vulgare en Plantago maritima* af en nemen *Artemisia maritima, Aster tripolium* en *Atriplex portulacoides* toe. *Glaux maritima, Suaeda maritima* en *Salicornia maritima* blijven in de loop van de tijd echter constant.

Op de middenkwelder hebben *Festuca rubra* en *Plantago maritima* in het begin van de successie de grootste kans op voorkomen. Later neemt *Plantago maritima* af en blijft *Festuca rubra* enigszins constant. *Artemisia maritima* neemt na 40 jaar toe, maar verdwijnt weer na 100 jaar.

Hoog op de kwelder hebben eerst *Armeria maritima, Festuca rubra* en *Plantago maritima* de grootste kans op voorkomen. *Plantago maritima* neemt geleidelijk af en *Atriplex prostrata, Elymus athericus* en *Artemisia maritima* nemen toe. In de loop van de tijd verdwijnen ook *Artemisia maritima* en *Atriplex prostrata* weer. Uiteindelijk blijven *Festuca rubra* en *Elymus athericus* over. De responsiecurves van de andere twee eilanden passen aardig in dit beeld. *Plantago maritima* blijkt op Schiermonnikoog veel meer voor te komen dan op Terschelling en Skallingen. Ook *Atriplex portulacoides* wijkt iets af. Deze soort komt op Terschelling en Skallingen veel hoger op de kwelder voor dan Schiermonnikoog.

De overige soorten van Fig. 8, die niet dominant worden, zijn *Juncus gerardii, Triglochin maritima* en *Spergularia maritima. Juncus gerardii* blijkt vooral midden op de kwelder de grootste kans op voorkomen te hebben, terwijl *Triglochin maritima* en *Spergularia maritima* vooral laag op de kwelder voorkomen. *Spergularia maritima* blijkt na 50 jaar te verdwijnen, terwijl *Triglochin maritima* na 60 jaar verschijnt en na 200 jaar weer verdwijnt.

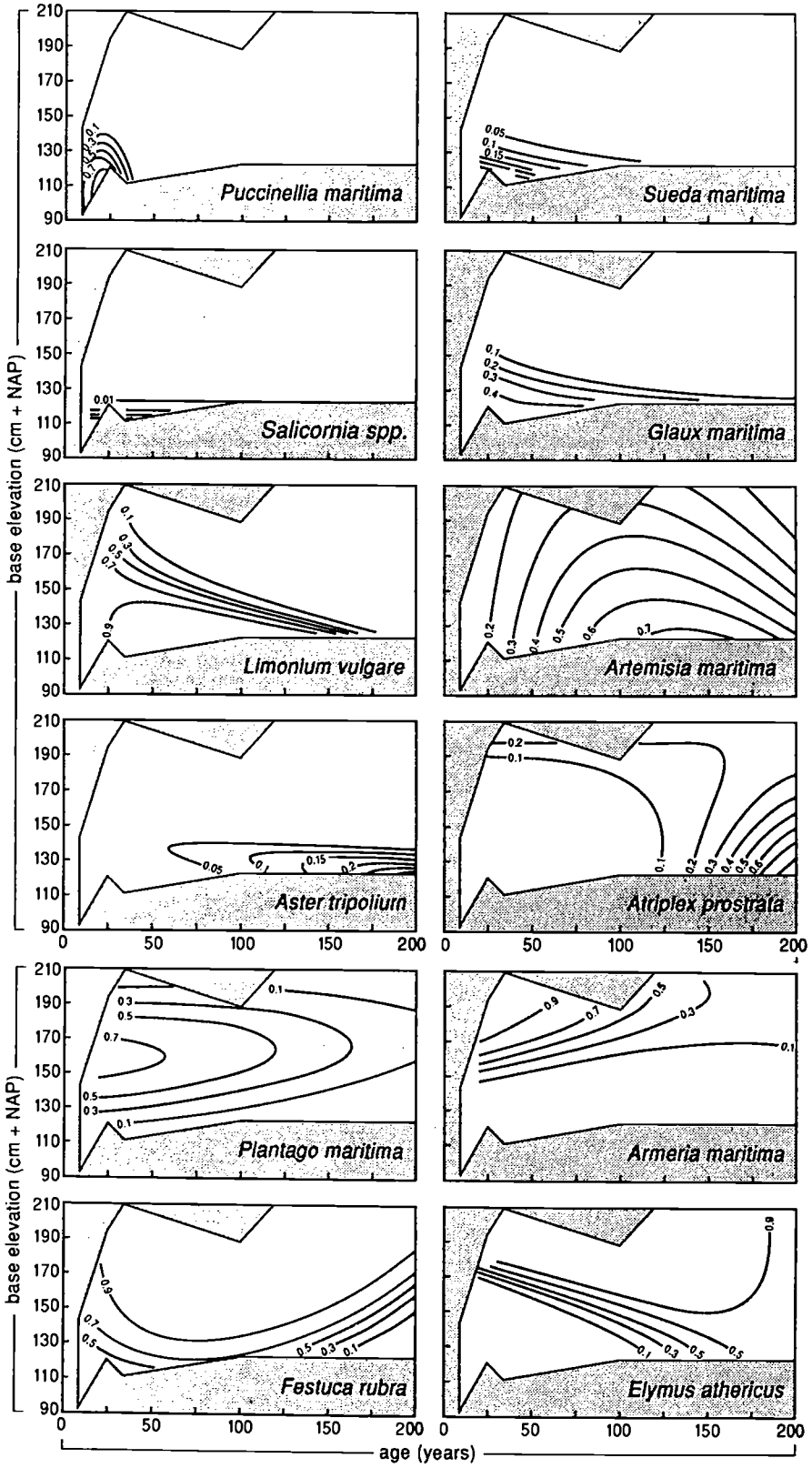
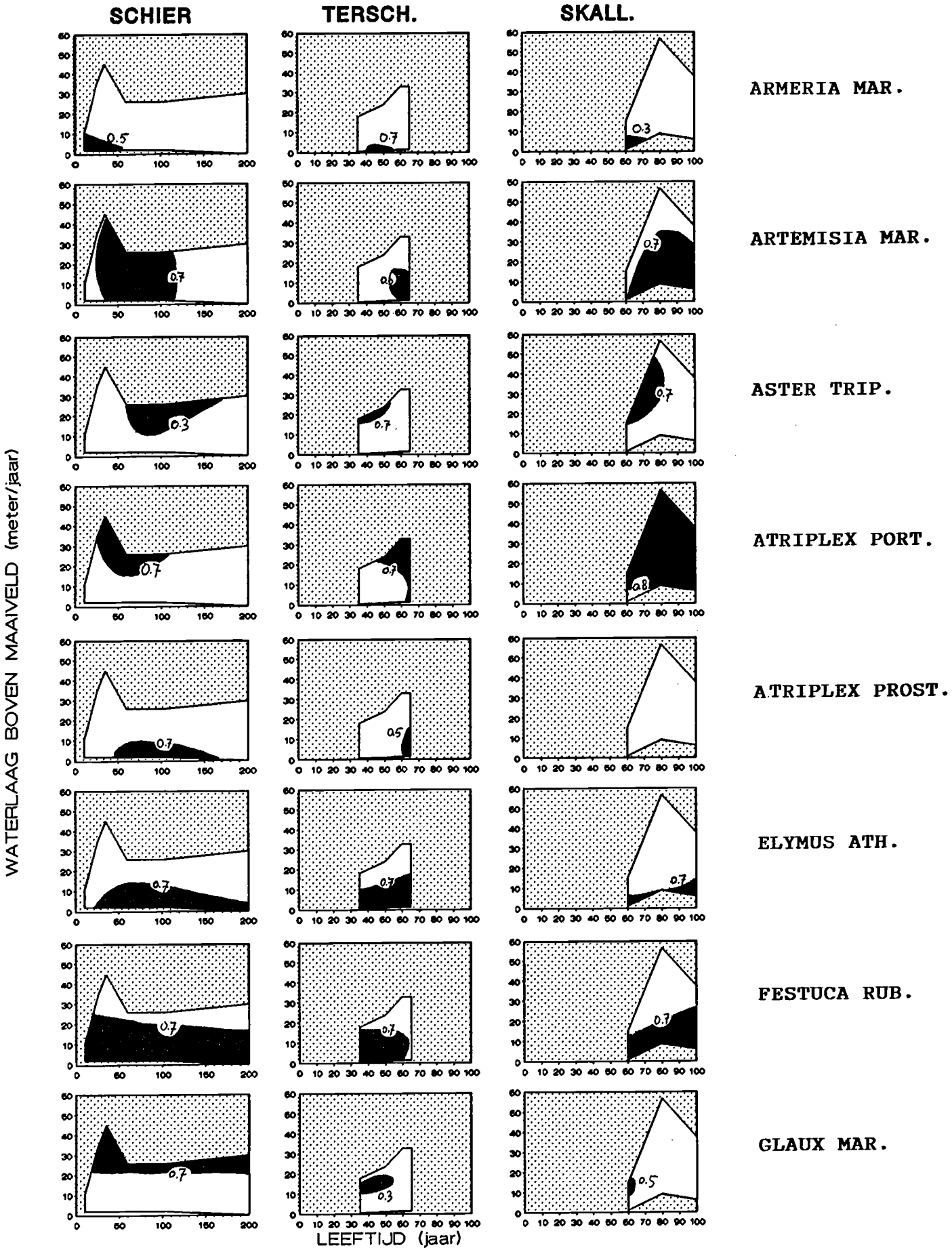



Fig 7. Responsiecurves van 12 kweldersoorten op Schiermonnikoog, waarin de kans op dominantie is weergegeven, afhankelijk van de leeftijd van de kwelder en de base elevation (Olff 1992).


SCHIER
TERSCH.
SKALL.
ARMERIA MAR.
ARTEMISIA MAR.
ASTER TRIP.
ATRIPLEX PORT.
ATRIPLEX PROST.
ELYMUS ATH.
FESTUCA RUB.
GLAUX MAR.
WATERLAAG BOVEN MAAIVELD (meter/jaar)
LEEFTIJD (jaar)

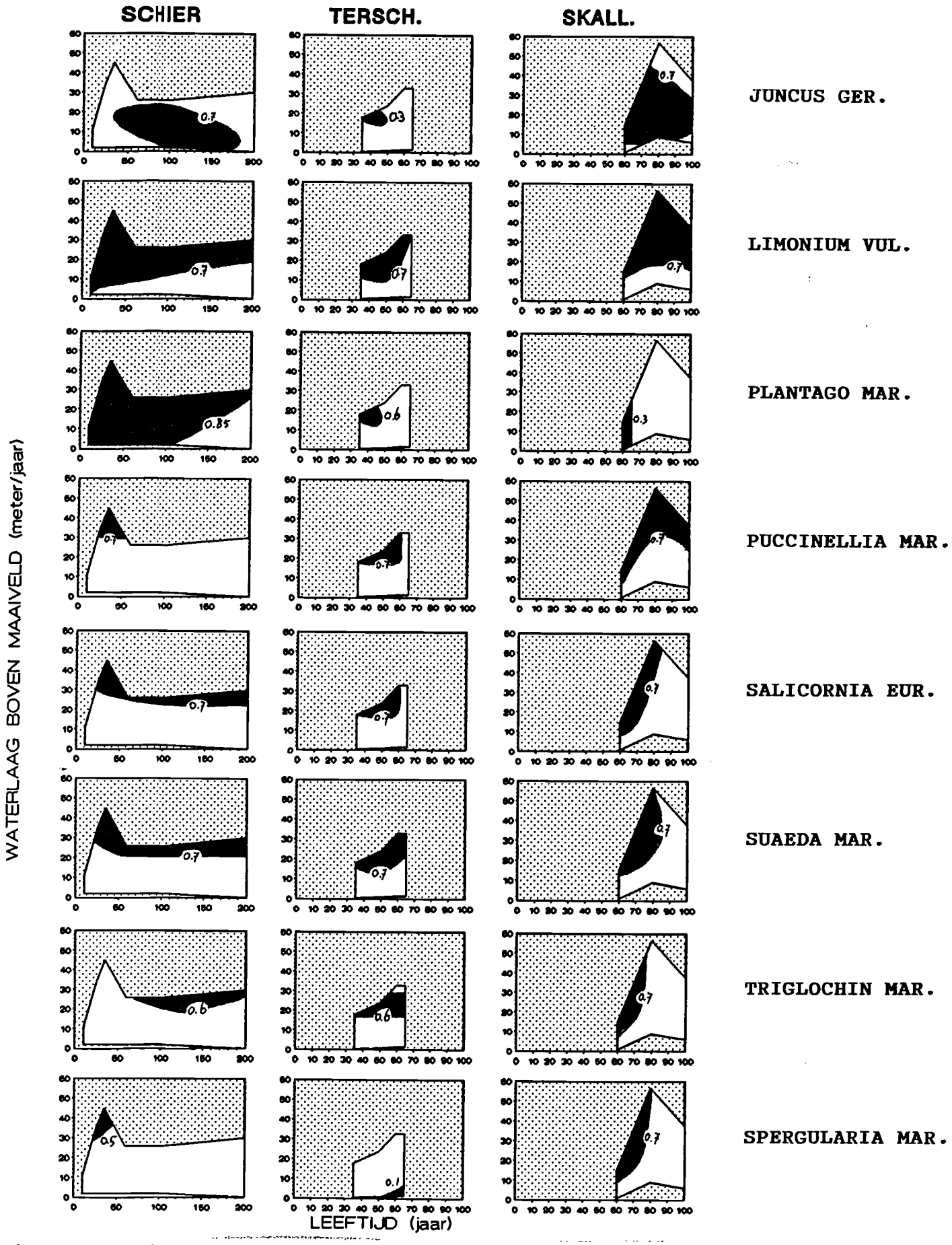



Fig 8. Responsiecurves van 16 kweldersoorten op Schiermonnikoog, Terschelling en Skallingen, waarin de kans op presentie is weergegeven, afhankelijk van de leeftijd van de kwelder en de waterkolom. Het zwartgekleurde gebied geeft de kans op presentie aan, die groter is dan de aangegeven grenswaarde. De parameters van de afzonderlijke responsiecurves staan in APPENDIX II.

**Discussie**

Volgens Roozen (1985) en de Leeuw (1992), wordt de zonatie van plantengemeenschappen op de eilandkwelders niet veroorzaakt door successie. Althans niet op een beperkte tijdschaal. De Leeuw (1992) schrijft de zonatie toe aan een hoogtegradient in de base elevation. Deze gradient bestond namelijk al voordat er zich een vegetatie ontwikkelde. Voornamelijk het zoutgehalte en de grootte van de waterkolom (en daarmee de mate van onderdompeling), die sterk afhankelijk zijn van de base elevation, bepalen hier de zonatie (fig 9). Hoger op de kwelder kan een neerslagtekort in de zomer zorgen voor een hoge zoutstress, wat ook de zonatie kan beïnvloeden (De Leeuw 1989).

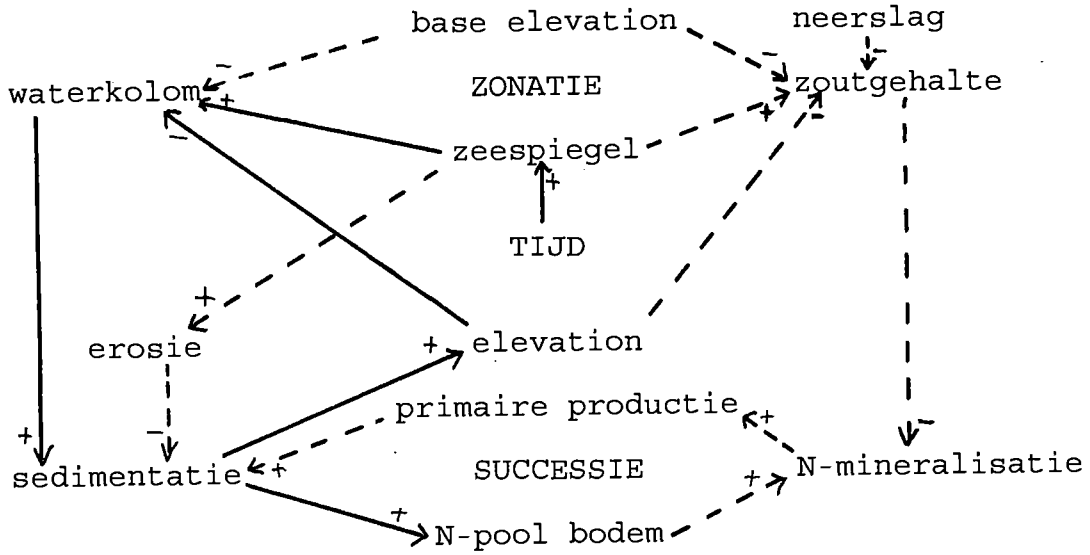



fig 9: Schema van mogelijke interacties op eilandkwelders. Doorgetrokken lijnen geven de in dit verslag onderzochte relaties.

De successie echter, wordt mogelijk veroorzaakt door een toename van de stikstof pool in de bodem. In de loop van tijd neemt het niveau van de zeespiegel toe, waardoor de kwelder wordt opgehoogd. Zoals uit Fig 3 blijkt, bestaat er een lineaire relatie tussen de kleidikte en de N-totaal in de bodem. Deze relatie blijkt voor zowel Schiermonnikoog, Terschelling als Skallingen hetzelfde te zijn. Transect 5 op Terschelling lijkt een uitzondering. Dit transect heeft hogere N-totaal waarden in vergelijking met de kleidikte dan de andere transecten. Mogelijk kan de hoge leeftijd van 500 jaar hier de oorzaak van zijn. Door inklinking, kan de kleilaag relatief dunner zijn geworden (de Glopper 1988, Wolfe 1985), terwijl N-totaal gelijk is gebleven. De waarden zouden dus nog voor deze inklinking gecorrigeerd moeten worden, zoals is gedaan door de Glopper (1988), waarbij de inklinking na 100 jaar werd berekend afhankelijk van het lutumgehalte in de bovengrond. Als voor de inklinking zou worden gecorrigeerd, dan verschuiven de drie punten van transect 5 naar rechts en komen op de lijn terecht. De andere punten zouden ook gaan verschuiven, maar veel minder, omdat de leeftijd veel geringer is. Deze correctie is echter niet uitgevoerd, omdat het lutumgehalte niet bekend is. Verder blijkt dat de hellingshoek van de regressielijn kleiner is en op een lager punt begint, dan de relatie

die Olff (1992) heeft beschreven (stippellijn). Het is zeer waarschijnlijk dat dit verschil wordt veroorzaakt doordat Olff (1992) de N-totaal waarden uit de bovenliggende lagen heeft geëxtrapoleerd tot 50 cm diepte. Hierdoor werd een overschatting van de werkelijke waarden verkregen.

Om de kleiaccumulatie op de verschillende eilanden met elkaar te kunnen vergelijken, werd de waterkolom berekend (Fig 4.). Deze bleek logaritmisch toe te nemen van hoog naar laag op de kwelder. Hierbij bleek de waterkolom bij een bepaalde hoogte per eiland te verschillen. Op Skallingen was de waterkolom het kleinst en op Schiermonnikoog het grootst.

Deze waterkolom werd vervolgens gebruikt voor de responsiecurve van de kleidikte (Fig 5.). De variatie in kleidikte afhankelijk van de leeftijd en de waterkolom voor de drie eilanden samen, komt overeen met de variatie in kleidikte afhankelijk van de leeftijd en de base elevation voor Schiermonnikoog alleen (Olff 1992). Hoog op een jonge kwelder is de kleilaag het dunst en laag op een oude kwelder is de kleilaag het dikst. Zoals echter ook uit Fig 6. zal blijken, is de sedimentatiesnelheid op Terschelling ongeveer twee keer zo groot als op Schiermonnikoog en Skallingen. Omdat Fig 5 een gemiddelde is van de drie eilanden, is de dikte van de kleilaag over het algemeen groter dan in de responsiecurve van Schiermonnikoog alleen. In Fig 5 is na 200 jaar op een hoogte van 130 cm +NAP (waterkolom = 30 meter), de kleidikte ongeveer 27 cm, terwijl Olff (1992), die alleen naar Schiermonnikoog heeft gekeken, hier een kleidikte van 19 cm vond. Deze responsiecurve geeft dus niet zozeer de juiste waarde voor de kleidikte, maar wel de manier waarop de klei is verdeeld op de kwelder.

Fig 6 geeft de lineaire regressielijnen voor de kleidikte tegen de totale waterkolom voor de verschillenden eilanden en voor de eilanden samen. Een toename van de totale waterkolom, zorgt voor een toename van de kleidikte en dus de stikstofpool in de bodem. De sedimentatiesnelheid van 1.0 mm/jaar laag op de kwelder van Schiermonnikoog, komt overeen met de waarde gevonden door Olff (1992). De sedimentatiesnelheid op Terschelling blijkt meer dan 2 maal zo groot te zijn dan op Schiermonnikoog en Skallingen. Een mogelijke oorzaak kan liggen in het feit dat de ouderdom van de kwelder niet goed geschat is. Als de kwelders ouder blijken te zijn, verschuiven de punten in de grafiek naar rechts en neemt de steilheid af. Echter aan de hand van oude kaarten (Top.dienst Emmen), gegevens van Roozen (1985) en van Leendertse (mondeling) kan worden opgemaakt dat de kwelders niet veel ouder kunnen zijn dan de aangegeven leeftijd. Uitsluitsel hierover kan worden verkregen door isotopen bepalingen in de kleilaag. De ouderdom van de kleilaag geeft namelijk ook de ouderdom van de kwelder aan. Aan de hand van de activiteit van de isotoop 210Pb, kan de leeftijd van de kleilaag worden bepaald (Orson en Howes 1992). Mogelijk is ook, dat het slibgehalte in de waddenzee bij Terschelling hoger is. Hierdoor bevindt zich in een bepaalde waterkolom meer slibdeeltjes, waardoor hier meer sediment kan bezinken. Ook kan de erosiesnelheid op Schiermonnikoog en Skallingen hoger zijn.

Het gebruik van de presentie van plantesoorten in de plaats van dominantie, blijkt ook mogelijk te zijn om de successie te beschrijven. Het is echter beter om beide te gebruiken. Als een soort namelijk nog niet dominant is, dan kan wel worden

bepaald of hij al aanwezig is. Bij het gebruik van presentie, gaat net als bij Olff (1992), de successie laag op de kwelder van *Puccinellia maritima, Suaeda maritima* en *Glaux maritima* naar *Limonium vulgare,* dan *Artimisia maritima* en uiteindelijk *Atriplex portulacoides*. Een verschil is, dat *Puccinellia maritima, Suaeda maritima* en *Glaux maritima* niet lijken af te nemen. Ze verliezen dus hun dominantie, maar blijven wel aanwezig laag op de kwelder. Op de middenkwelder gaat de successie van *Plantago maritima* naar *Festuca rubra*. *Festuca rubra* is ook in het begin van de successie aanwezig, maar is nog niet dominant. Geleidelijk neemt echter de dominantie toe en verdwijnt *Plantago maritima*. Op de hoge kwelder gaat de successie van *Armeria maritima* en *Festuca rubra* naar *Atriplex prostrata, Elymus athericus* en *Artemisia maritima*. *Festuca rubra* blijft dominant. *Armeria maritima* verdwijnt geheel. *Atriplex prostrata* neemt wel toe, maar wordt niet dominant. Uiteindelijk verdwijnen *Atriplex prostrata* en *Artemisia maritima* weer en blijven *Festuca rubra* en *Elymus athericus* over.

Het hierboven beschreven successiebeeld kon niet voor Terschelling en Skallingen apart worden gevonden. Wel is duidelijk dat de beschreven soorten op deze eilanden voorkomen bij dezelfde leeftijd en waterkolom als de soorten op Schiermonnikoog. Aangenomen mag worden dat de successie op deze eilanden op een vergelijkbare wijze verloopt als op Schiermonnikoog.

**Conclusies**

De relatie kleidikte/N totaal blijft rechtlijnig bij toenemende ouderdom van de kwelder. Met elke centimeter klei komt er gemiddeld 31 gram/m² stikstof bij.

Extrapoleren van waarden uit bovenliggende lagen blijkt niet mogelijk te zijn.

Er bestaat een logaritmisch verband tussen hoogte en waterkolom. De waterkolom neemt toe naar beneden toe.

De bestaande responsiecurve van de kleidikte tegen de leeftijd en de base elevation (Olff 1992), bleek wel generaliseerbaar voor andere waddeneilanden. Het blijkt echter dat op sommige eilanden de sedimentatiesnelheid verschilt en daarom verschilt ook de kleidikte afhankelijk van de leeftijd en de base elevation.

Er bestaat een rechtlijnig verband tussen de kleidikte en de totale waterkolom. Zoals hierboven al vermeld, is de hellingshoek van de regressielijnen van eiland tot eiland verschillend.

Het is mogelijk om de presentie van soorten te gebruiken om de successie te beschrijven. Beter is het zowel de presentie als de dominantie te gebruiken.

Het is nog niet duidelijk of de bestaande responsiecurves van de afzonderlijke plantesoorten tegen de leeftijd en de base elevation generaliseerbaar zijn voor andere waddeneilanden dan Schiermonnikoog. Het gebruik van chronosequences was op deze eilanden minder geschikt.

**Literatuur**


Bakker J.P. (1983). Use and management of salt marshes on sand dune islands. Chapter 8.3 in: Ecology of the wadden sea, by Wolff W.J.(ed), A.A. Balkema/Rotterdam

Bakker J.P., De Leeuw J., Dijkema K.S., Leendertse P.C., Prins H.H.T., Rozema J. (1993). Salt Marshes along the coast of the Netherlands. in press.

Crocker R.L., Major J. (1955). Soil development in relation to vegetation and surface age at Glacier Bay, Alaska. Journal of Ecology 43:427-448

De Leeuw J., De Munck W., Olff H., Bakker J.P. (1992). Does zonation reflect the succession of salt marsh vegetation ? Thesis, University of Groningen, Chapter ...

De Leeuw J., Olff H., Bakker J.P. (1989). Year to year variation in peak above ground biomass of six salt marsh angiosperm communities as related to rainfall deficit and inundation frequency. Aquat. Bot. 36:139-151.

Dijkema K.S., Bossinade P., Bouwman P., De Glopper R.J. (1990). Salt marshes in the Netherland Wadden Sea: rising high tide levels and accretion enhancement. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht pp 173-188.

Gabrielsen E.K., Iversen J. (1933). Die vegetation der halbinsel Skallingen. Botanisk Tidsskrift, Bd. 42, Hefte 4

Glopper R.J. De bodem van buitendijkse gronden in Nederland. Rijkswaterstaat, directie Flevoland.

Glopper R.J. (1988). Twenty-seventh course on land drainage. 33 Soil subsidence.

Hollman A. (1962). Sedimentatie op de Boschplaat. Doct. scriptie, fysische geografie, Amsterdam.

Huisman J., Olff H., Fresco L.F.M. (1993). A hierarchical set of models for species response analysis. Journal of Vegetation science: in press.

Jacobsen B. (1952). Landskabsudviklingen i Skallingenmarsken. Geogr. Tidsskr. 52:147-159

Jensen A., Hendriksen K., Rasmussen M.B. (1985). The distribution and interconversion of ammonium and nitrate in the Skallingen salt marsh and their exchange with the adjacent coastal water. Vegetatio 62:357-366

Leendertse P.C. (1992). Vegetatie ontwikkeling op de Boschplaat van Terschelling tussen 1953 en 1990 in relatie tot stikstofgehalten in de bodem. Vrije Universiteit van Amsterdam, vakgroep Oecologie en Oecotoxicologie.

Moore P.D., Chapman S.B. (1986). Methods in plant ecology. second edition. pp 291/323-326

Olff H. (1992). On the mechanisms of vegetation succession. Thesis, University of Groningen, pp 179-202

Orson R.A., Howes B.L. (1992). Salt marsh development studies at Waquoit Bay, Massachusetts: Influence of geomorphology on long-term plant community structure. Estuarine, Coastal and shelf science 35,453-471

Ranwell D.S. (1972). Ecology of Salt marshes. London, Chapman and Hall. pp 63-131

Roozen A.J.M., Westhoff V. (1985). A study on long term salt

marsh succession using permanent plots.
Tilman D. (1985) The resource-ratio hypothesis of plant succession. American Naturalist 125:827-852
Warren R.S., Niering W.A. (1993). Vegetation change on a Northeast tidal marsh: interaction of sea level rise and marsh accretion. Ecology, pp 96-103
Westhoff V., van Oosten M.F. (1991). De plantengroei van de waddeneilanden.
Wolfe D.A. (1985). Estuarine variability. Academic press, pp 243-255

**Dankwoord**

Mijn speciale dank gaat uit naar Wim de Munck, die in weer en wind kilometers heeft gewaterpast. Dit was nodig, omdat de transecten vaak ver van de strandpalen aflagen. Hierbij bleek de Boschplaat altijd weer groter dan gedacht. Hij was een goede leermeester. Ook dank aan Staatsbosbeheer op Terschelling. Zij hebben voor mij de hoekpalen van de transecten naar de juiste bestemming gebracht. Verder ook veel dank aan diegenen die een week hebben meegeholpen op Skallingen (Geurt Verwey, Izaak de Vries, Anja Hazekamp, Edwin van Hooff, Anton Prins, Peter Esselink en Jan Bakker), Kees Dijkema voor zijn informatie over het tij, George Visser voor de goede verzorging in het onderkomen op Terschelling en natuurlijk Jan Bakker voor zijn grote inzet en deskundigheid.

APPENDIX I: Uitkomsten van de bodemanalyse, per eiland en per laag.

| LOC | TRANS | POSIT | THICK | DEPTH | SUBST | VOCHT | GLOEIV | HUMUS | C/N | N-CONC | BULK | POOL | POOL (0-50 cm) |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1 | 1 | 1 | 10 | 10 | 1 | 62.5 | 23.9 | 21.3 | 21.0 | 0.59 | 37.0 | 217.6 | 273.7 |
| 1 | 1 | 1 | 15 | 25 | 2 | 19.7 | 0.9 | 0.6 | 21.3 | 0.02 | 153.6 | 39.5 | |
| 1 | 1 | 1 | 25 | 50 | 2 | 17.9 | 0.4 | 0.2 | 33.4 | 0.00 | 166.2 | 16.5 | |
| 1 | 1 | 2 | 10 | 10 | 1 | 56.6 | 15.3 | 13.4 | 18.1 | 0.43 | 51.8 | 222.1 | 304.8 |
| 1 | 1 | 2 | 15 | 25 | 2 | 19.8 | 0.9 | 0.7 | 17.8 | 0.02 | 145.6 | 49.8 | |
| 1 | 1 | 2 | 25 | 50 | 2 | 18.9 | 0.6 | 0.3 | 16.2 | 0.01 | 153.1 | 32.9 | |
| 1 | 1 | 3 | 10 | 10 | 2 | 4.9 | 0.8 | 0.8 | 18.3 | 0.03 | 139.4 | 34.6 | 68.2 |
| 1 | 1 | 3 | 15 | 25 | 2 | 4.0 | 0.3 | 0.3 | 20.5 | 0.01 | 136.3 | 16.3 | |
| 1 | 1 | 3 | 25 | 50 | 2 | 3.3 | 0.2 | 0.2 | 24.4 | 0.01 | 136.6 | 17.3 | |
| 1 | 2 | 1 | 10 | 10 | 1 | 64.8 | 26.9 | 23.9 | 18.3 | 0.76 | 34.7 | 262.2 | 378.4 |
| 1 | 2 | 1 | 3 | 13 | 1 | 54.8 | 12.3 | 10.4 | 17.2 | 0.35 | 50.9 | 53.6 | |
| 1 | 2 | 1 | 12 | 25 | 2 | 20.8 | 1.2 | 0.8 | 20.4 | 0.02 | 148.3 | 42.1 | |
| 1 | 2 | 1 | 25 | 50 | 2 | 17.4 | 0.5 | 0.3 | 34.8 | 0.01 | 163.3 | 20.5 | |
| 1 | 2 | 2 | 10 | 10 | 1 | 61.8 | 20.4 | 18.0 | 18.2 | 0.58 | 30.2 | 174.0 | 246.3 |
| 1 | 2 | 2 | 15 | 25 | 2 | 20.3 | 1.1 | 0.7 | 22.0 | 0.02 | 150.2 | 43.1 | |
| 1 | 2 | 2 | 25 | 50 | 2 | 19.6 | 0.6 | 0.4 | 31.4 | 0.01 | 159.3 | 29.2 | |
| 1 | 2 | 3 | 10 | 10 | 2 | 8.0 | 1.6 | 1.5 | 16.0 | 0.05 | 106.1 | 56.4 | 106.2 |
| 1 | 2 | 3 | 15 | 25 | 2 | 4.0 | 0.4 | 0.3 | 18.0 | 0.01 | 144.4 | 20.8 | |
| 1 | 2 | 3 | 25 | 50 | 2 | 5.2 | 0.3 | 0.3 | 18.4 | 0.01 | 151.5 | 29.0 | |
| 1 | 3 | 1 | 10 | 10 | 1 | 56.5 | 18.6 | 16.6 | 21.7 | 0.45 | 41.1 | 182.7 | 379.3 |
| 1 | 3 | 1 | 7 | 17 | 1 | 39.6 | 6.9 | 5.7 | 23.2 | 0.14 | 63.1 | 63.3 | |
| 1 | 3 | 1 | 8 | 25 | 2 | 23.5 | 2.1 | 1.6 | 43.0 | 0.02 | 160.3 | 28.6 | |
| 1 | 3 | 1 | 25 | 50 | 2 | 22.5 | 1.5 | 1.1 | 24.6 | 0.03 | 160.6 | 104.7 | |
| 1 | 3 | 2 | 10 | 10 | 1 | 56.2 | 19.7 | 18.0 | 19.7 | 0.53 | 51.2 | 272.2 | 400.1 |
| 1 | 3 | 2 | 5 | 15 | 1 | 40.6 | 8.2 | 6.2 | 18.9 | 0.19 | 83.3 | 78.8 | |
| 1 | 3 | 2 | 10 | 25 | 2 | 19.6 | 1.3 | 1.0 | 33.0 | 0.02 | 156.6 | 28.0 | |
| 1 | 3 | 2 | 25 | 50 | 2 | 17.9 | 1.0 | 0.7 | 78.3 | 0.01 | 164.0 | 21.1 | |
| 1 | 3 | 3 | 10 | 10 | 2 | 7.0 | 4.2 | 3.1 | 18.7 | 0.10 | 124.0 | 120.3 | 244.4 |
| 1 | 3 | 3 | 15 | 25 | 2 | 5.0 | 1.2 | 1.0 | 19.0 | 0.03 | 138.4 | 64.2 | |
| 1 | 3 | 3 | 25 | 50 | 2 | 5.1 | 0.8 | 0.6 | 22.5 | 0.02 | 145.5 | 60.0 | |
| 1 | 4 | 1 | 10 | 10 | 1 | 52.2 | 17.5 | 14.9 | 18.2 | 0.48 | 59.0 | 280.0 | 749.6 |
| 1 | 4 | 1 | 15 | 25 | 1 | 50.6 | 12.7 | 10.6 | 21.1 | 0.29 | 60.4 | 263.9 | |
| 1 | 4 | 1 | 5 | 30 | 1 | 44.3 | 10.1 | 7.6 | 19.2 | 0.23 | 69.9 | 80.0 | |
| 1 | 4 | 1 | 20 | 50 | 2 | 21.9 | 2.2 | 1.6 | 21.6 | 0.04 | 149.0 | 125.7 | |
| 1 | 4 | 2 | 10 | 10 | 1 | 55.7 | 20.6 | 18.6 | 19.5 | 0.55 | 52.1 | 288.5 | 622.8 |
| 1 | 4 | 2 | 15 | 25 | 1 | 52.7 | 12.1 | 9.2 | 18.2 | 0.29 | 57.3 | 252.1 | |
| 1 | 4 | 2 | 25 | 50 | 2 | 21.9 | 1.8 | 1.3 | 35.2 | 0.02 | 152.5 | 82.3 | |
| 1 | 4 | 3 | 10 | 10 | 2 | 5.0 | 2.8 | 2.6 | 16.1 | 0.10 | 120.0 | 113.8 | 224.1 |
| 1 | 4 | 3 | 15 | 25 | 2 | 2.2 | 0.9 | 0.7 | 19.7 | 0.02 | 134.3 | 43.4 | |
| 1 | 4 | 3 | 25 | 50 | 2 | 2.1 | 0.5 | 0.4 | 13.7 | 0.02 | 141.7 | 67.0 | |
| 1 | 5 | 1 | 10 | 10 | 1 | 44.9 | 16.5 | 14.4 | 16.7 | 0.50 | 90.7 | 454.9 | 1363.1 |
| 1 | 5 | 1 | 15 | 25 | 1 | 49.8 | 18.2 | 15.7 | 16.9 | 0.54 | 67.8 | 547.6 | |
| 1 | 5 | 1 | 10 | 35 | 1 | 42.8 | 12.3 | 10.2 | 19.1 | 0.31 | 80.3 | 247.9 | |
| 1 | 5 | 1 | 15 | 50 | 2 | 21.5 | 2.3 | 1.8 | 20.9 | 0.05 | 153.0 | 112.8 | |
| 1 | 5 | 2 | 10 | 10 | 1 | 59.0 | 27.2 | 24.9 | 19.4 | 0.75 | 51.4 | 384.2 | 1656.1 |
| 1 | 5 | 2 | 15 | 25 | 1 | 54.2 | 28.4 | 26.8 | 15.9 | 0.98 | 46.8 | 684.7 | |
| 1 | 5 | 2 | 10 | 35 | 1 | 45.3 | 18.6 | 17.2 | 16.6 | 0.60 | 75.9 | 455.6 | |
| 1 | 5 | 2 | 15 | 50 | 2 | 21.6 | 1.9 | 1.8 | 17.6 | 0.06 | 152.3 | 131.6 | |
| 1 | 5 | 3 | 7 | 7 | 1 | 46.9 | 17.9 | 17.5 | 19.6 | 0.52 | 84.9 | 307.9 | 632.8 |
| 1 | 5 | 3 | 3 | 10 | 2 | 17.9 | 4.2 | 4.0 | 20.8 | 0.11 | 148.8 | 49.6 | |
| 1 | 5 | 3 | 15 | 25 | 2 | 16.0 | 2.6 | 2.5 | 15.0 | 0.10 | 137.6 | 201.4 | |
| 1 | 5 | 3 | 25 | 50 | 2 | 14.0 | 0.6 | 0.5 | 16.4 | 0.02 | 152.9 | 73.9 | |
| 2 | 8 | 1 | 10 | 10 | 1 | 67.3 | 5.4 | 5.0 | 6.0 | 0.48 | 35.3 | 170.8 | 271.7 |
| 2 | 8 | 1 | 15 | 25 | 2 | 20.3 | 0.4 | 0.3 | 8.3 | 0.02 | 157.6 | 48.8 | |
| 2 | 8 | 1 | 25 | 50 | 2 | 19.6 | 0.4 | 0.2 | 10.3 | 0.01 | 160.9 | 52.1 | |
| 2 | 8 | 2 | 7 | 7 | 1 | 52.6 | 5.5 | 5.0 | 5.5 | 0.54 | 54.7 | 205.2 | 356.9 |
| 2 | 8 | 2 | 3 | 10 | 2 | 20.6 | 0.4 | 0.4 | 6.1 | 0.04 | 151.7 | 17.0 | |
| 2 | 8 | 2 | 15 | 25 | 2 | 19.7 | 0.5 | 0.5 | 6.7 | 0.04 | 151.7 | 89.5 | |
| 2 | 8 | 2 | 25 | 50 | 2 | 18.2 | 0.4 | 0.2 | 10.1 | 0.01 | 163.5 | 45.2 | |
| 2 | 8 | 3 | 10 | 10 | 2 | 7.7 | 1.4 | 1.3 | 5.3 | 0.14 | 126.1 | 180.9 | 251.6 |
| 2 | 8 | 3 | 15 | 25 | 2 | 6.0 | 0.2 | 0.2 | 6.2 | 0.02 | 145.5 | 45.4 | |
| 2 | 8 | 3 | 25 | 50 | 2 | 6.4 | 0.2 | 0.1 | 7.7 | 0.01 | 139.9 | 25.2 | |
| 3 | 1 | 1 | 10 | 10 | 1 | 60.5 | 23.8 | 21.8 | 19.4 | 0.65 | 50.1 | 326.0 | 370.5 |
| 3 | 1 | 1 | 15 | 25 | 2 | 19.8 | 1.1 | 0.8 | 34.5 | 0.01 | 148.4 | 30.2 | |
| 3 | 1 | 1 | 25 | 50 | 2 | 18.5 | 0.5 | 0.3 | 47.7 | 0.00 | 152.1 | 14.4 | |
| 3 | 1 | 2 | 10 | 10 | 1 | 58.4 | 25.1 | 23.3 | 20.2 | 0.67 | 37.2 | 248.3 | 307.6 |
| 3 | 1 | 2 | 15 | 25 | 2 | 18.3 | 0.9 | 0.8 | 26.3 | 0.02 | 149.8 | 39.2 | |
| 3 | 1 | 2 | 25 | 50 | 2 | 18.3 | 0.6 | 0.4 | 48.3 | 0.01 | 156.8 | 20.1 | |
| 3 | 1 | 3 | 3 | 3 | 1 | 28.7 | 11.9 | 11.2 | 17.2 | 0.38 | 103.9 | 117.4 | 192.3 |
| 3 | 1 | 3 | 7 | 10 | 2 | 6.6 | 1.1 | 0.9 | 18.0 | 0.03 | 146.6 | 31.2 | |
| 3 | 1 | 3 | 15 | 25 | 2 | 4.3 | 0.4 | 0.4 | 18.4 | 0.01 | 144.2 | 25.2 | |
| 3 | 1 | 3 | 25 | 50 | 2 | 7.8 | 0.3 | 0.2 | 25.3 | 0.01 | 143.8 | 18.5 | |

| LOC | TRANS | POSIT | THICK | DEPTH | SUBST | VOCHT | GLOEIV | HUMUS | C/N | N-CONC | BULK | POOL | POOL (0-50 cm) |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 3 | 2 | 1 | 10 | 10 | 1 | 64.2 | 22.1 | 19.4 | 16.8 | 0.67 | 35.3 | 235.4 | 323.0 |
| 3 | 2 | 1 | 3 | 13 | 1 | 57.9 | 15.9 | 14.1 | 18.5 | 0.44 | 35.3 | 46.7 | |
| 3 | 2 | 1 | 12 | 25 | 2 | 19.9 | 1.2 | 0.8 | 28.9 | 0.02 | 158.7 | 30.4 | |
| 3 | 2 | 1 | 25 | 50 | 2 | 19.2 | 0.6 | 0.3 | 62.8 | 0.00 | 154.0 | 10.5 | |
| 3 | 2 | 2 | 10 | 10 | 1 | 66.6 | 28.4 | 26.0 | 17.7 | 0.85 | 33.9 | 287.7 | 370.4 |
| 3 | 2 | 2 | 2 | 12 | 1 | 49.8 | 11.0 | 9.8 | 20.5 | 0.28 | 33.9 | 18.8 | |
| 3 | 2 | 2 | 13 | 25 | 2 | 20.7 | 1.2 | 0.8 | 25.0 | 0.02 | 149.6 | 38.1 | |
| 3 | 2 | 2 | 25 | 50 | 2 | 19.0 | 0.7 | 0.4 | 37.5 | 0.01 | 159.2 | 25.9 | |
| 3 | 2 | 3 | 5 | 5 | 1 | 37.8 | 14.7 | 13.1 | 18.0 | 0.42 | 60.5 | 127.7 | 205.7 |
| 3 | 2 | 3 | 5 | 10 | 2 | 16.7 | 1.6 | 1.5 | 22.4 | 0.04 | 148.5 | 28.6 | |
| 3 | 2 | 3 | 15 | 25 | 2 | 14.3 | 0.6 | 0.5 | 27.9 | 0.01 | 148.5 | 24.3 | |
| 3 | 2 | 3 | 25 | 50 | 2 | 17.7 | 0.6 | 0.4 | 31.6 | 0.01 | 148.9 | 25.1 | |
| 3 | 3 | 1 | 10 | 10 | 1 | 66.3 | 26.3 | 24.0 | 18.7 | 0.74 | 34.0 | 253.2 | 344.0 |
| 3 | 3 | 1 | 4 | 14 | 1 | 53.2 | 12.7 | 11.8 | 20.0 | 0.34 | 45.5 | 62.5 | |
| 3 | 3 | 1 | 11 | 25 | 2 | 18.9 | 0.9 | 0.7 | 33.1 | 0.01 | 153.8 | 19.8 | |
| 3 | 3 | 1 | 25 | 50 | 2 | 19.3 | 0.8 | 0.4 | 109.9 | 0.00 | 157.8 | 8.5 | |
| 3 | 3 | 2 | 10 | 10 | 1 | 65.5 | 28.8 | 25.8 | 17.4 | 0.86 | 32.3 | 277.0 | 355.3 |
| 3 | 3 | 2 | 3 | 13 | 1 | 51.9 | 13.0 | 11.1 | 20.9 | 0.31 | 41.5 | 38.4 | |
| 3 | 3 | 2 | 12 | 25 | 2 | 19.6 | 1.0 | 0.9 | 37.3 | 0.01 | 142.8 | 22.7 | |
| 3 | 3 | 2 | 25 | 50 | 2 | 19.1 | 0.7 | 0.7 | 90.8 | 0.00 | 146.0 | 17.3 | |
| 3 | 3 | 3 | 10 | 10 | 2 | 15.3 | 3.3 | 3.2 | 18.2 | 0.10 | 114.9 | 80.8 | 168.8 |
| 3 | 3 | 3 | 15 | 25 | 2 | 10.2 | 1.3 | 1.3 | 21.0 | 0.03 | 139.0 | 72.5 | |
| 3 | 3 | 3 | 25 | 50 | 2 | 12.2 | 0.4 | 0.4 | 53.6 | 0.00 | 139.6 | 15.5 | |

LOC: LOCATIE

1=TERSCHELLING
2=SCHIERMONNIKOOG
3=SKALLINGEN

TRANS: TRANSECTNUMMER

POSIT: POSITIE OP TRANSECT

1=LAAG
2=MIDDEN
3=HOOG

THICK: DIKTE VAN DE LAAG (cm)

DEPTH: DIEPTE T.O.V. MAAIVELD (cm)

SUBST: SUBSTANTIE

1=KLEI
2=ZAND

VOCHT: VOCHTGETAL (g/100g)

GLOEIV:GLOEIVERLIES (g/100g)

HUMUS: HUMUS VERLIES(g/100g)

C/N: C/N RATIO

N-CONC:N CONCENTRATIE (g/100g)

BULK: BULK DENSITY (g/100cc)

POOL: THICK*BULK*N-CONC (g/m2)

POOL
(0-50):POOL VOOR ALLE LAGEN OPGETELD (g/m2)

APPENDIX II: Parameters voor de logistische responsiecurve dat de kans op aanwezigheid geeft, afhankelijk van de leeftijd (L) en de waterkolom (W).
S = SCHIERMONNIKOOG, T = TERSCHELLING, SK = SKALLINGEN

| PL.SOORTEN | GEBIED | a1 | a2 | a3 | a4 | a5 | a6 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| ARMERIA MAR. | S | -.0258 | -.1497 | 6.65E-5 | .0009 | | 1.5654 |
| | T | 2.2964 | 2.2073 | -.0230 | | -.0688 | -52.8658 |
| | SK | | | .0005 | | -.0053 | -1.5404 |
| ARTEMISIA MAR. | S | .0728 | .0286 | -.0005 | -.0007 | | -1.0233 |
| | T | 3.7725 | 1.4831 | -.0291 | -.0244 | -.0178 | -121.2100 |
| | SK | .5165 | -.1545 | -.0065 | -.0100 | | 13.9357 |
| ASTER TRIP. | S | .0140 | | -.0001 | -.0003 | .0003 | -1.5648 |
| | T | | 1.9948 | .0032 | -.0119 | -.0248 | -17.7377 |
| | SK | -1.5761 | .7251 | .0106 | -.0077 | -.0029 | 47.7944 |
| ATRIPLEX PORT. | S | .1145 | | -.0013 | | .0024 | -3.2928 |
| | T | | -.0704 | .0009 | .0067 | | -2.7915 |
| | SK | .0359 | .4803 | | -.0070 | | -5.0990 |
| ATRIPLEX PROS. | S | .1907 | .2109 | -.0009 | -.0028 | -.0055 | -6.1027 |
| | T | -.4553 | .1938 | .0059 | -.0164 | | 5.5091 |
| | SK | | | | | | |
| ELYMUS ATH. | S | .1452 | .0104 | -.0006 | | -.0054 | -1.7843 |
| | T | | -1.2779 | | | .0122 | 8.7225 |
| | SK | 9.5273 | | -.0564 | .0240 | -.0239 | -375.5180 |
| FESTUCA RUB. | S | -.0007 | -.0238 | | -.0019 | -.0004 | 2.8463 |
| | T | -.2917 | -1.4949 | -.0028 | -.0274 | .0326 | 28.1349 |
| | SK | 2.6335 | .5880 | -.0155 | .0050 | -.0156 | -97.0553 |
| GLAUX MAR. | S | .0005 | .1611 | | -.0020 | 1.04E-5 | -1.8547 |
| | T | .4210 | .7931 | -.0109 | -.0793 | .0353 | -14.4098 |
| | SK | -.7440 | .9910 | .0065 | -.0096 | -.0049 | 6.7681 |
| JUNCUS GER. | S | .0856 | .4165 | -.0003 | -.0099 | -.0016 | -5.0385 |
| | T | 1.1271 | 2.8404 | -.0084 | -.0515 | -.0246 | -48.2036 |
| | SK | -.9741 | 2.5439 | .0075 | -.0295 | -.0163 | 19.7604 |
| LIMONIUM VULG. | S | -.0295 | -.0555 | -.0004 | .0004 | .0054 | .8015 |
| | T | .8524 | 1.9782 | -.0058 | .0064 | -.0329 | -31.1966 |
| | SK | | .1148 | | -.0042 | .0036 | -4.1528 |
| PLANTAGO MAR. | S | -.0105 | -.1152 | | .0010 | -.0005 | 2.7499 |
| | T | 1.1891 | 2.2362 | -.0098 | -.0288 | -.0272 | -41.3576 |
| | SK | -1.5664 | | .0105 | | | 52.6884 |
| PUCCINELLIA MAR. | S | .0254 | .3027 | -9.5E-6 | -.0020 | -.0008 | -6.4331 |
| | T | 2.0363 | 4.9281 | -.0086 | -.0088 | -.0713 | -99.2722 |
| | SK | -3.0304 | -2.1665 | .0181 | .0166 | .0266 | 118.3613 |
| SALICORNIA EUR. | S | -.0283 | .1862 | | -.0009 | .0016 | -4.3862 |
| | T | 1.2290 | 2.9535 | -.0054 | -.0080 | -.0040 | -61.7788 |
| | SK | -16.0696 | -3.7237 | .0985 | .0257 | .0451 | 614.1155 |
| SUAEDA MAR. | S | -.0539 | -.0247 | -.0001 | .0010 | .0037 | .0034 |
| | T | .9001 | 1.2230 | -.0064 | .0041 | -.0186 | -32.5976 |
| | SK | -5.2266 | .8432 | .0332 | -.0084 | -.0032 | 185.0329 |
| TRIGLOCHIN MAR. | S | .0668 | .2452 | -.0003 | -.0042 | .0005 | -7.0942 |
| | T | | 1.2985 | | -.0284 | | -13.3624 |
| | SK | -6.7516 | | .0430 | -.0058 | .0080 | 239.6814 |
| SPERGULARIA MAR. | S | .0708 | .1283 | -.0005 | | -.0017 | -4.0577 |
| | T | .0725 | -.1179 | | | | -6.3667 |
| | SK | -7.4130 | -.6063 | .0466 | | .0125 | 270.8375 |