

Begrazing door hazen, konijnen en ganzen op de kwelder van Schiermonnikoog.



Doctoraalverslag door Rixt Smit
Jaar: 1995

Doct versl

D 524

Begrazing door hazen, konijnen en ganzen op de kwelder van Schiermonnikoog

**Begeleiding: René van der wal
Werkgroep: Dieroecologie
Doctoraalverslag door Rixt Smit
Jaar: juni 1995**

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

INHOUDSOPGAVE

SAMENVATTING	1
INLEIDING	2
MATERIAAL EN METHODE	3
RESULTATEN	9
Grafieken	12
DISCUSSIE	28
CONCLUSIE	32
AANBEVELINGEN	33
DANKWOORD	34
LITERATUURLIJST	35

SAMENVATTING

De kwelder van het eiland Schiermonnikoog groeit in oppervlakte naar het oosten toe. De jonge gebieden in het oosten worden veelvuldig bezocht door rotganzen, brandganzen, hazen en konijnen. De soorten *Plantago maritima*, *Puccinellia maritima* en *Juncus gerardii* worden veelvuldig gegeten op de lage kwelder. Op de hoge kwelder wordt er gefourageerd op *Festuca rubra*. De oude gebieden lijken niet geprefereerd te worden door deze grazers. Dit kan komen doordat de biomassa en de bedekking van de plantensoorten die begraasd worden in de oude gebieden erg laag zijn.

De invloed van de grazers op de korte termijn vegetatieontwikkeling is bepaald door op verschillende leeftijdsgebieden exclusures te plaatsen. Fullexclusures zijn volledig afgesloten voor de grazers en ganzenexclusures sluiten de ganzen uit. De begrazingsdruk van de hazen en konijnen is significant hoger in de ganzenexclusure dan in de controle. Dit kan er op duiden dat er een competitie is tussen de haasachtigen en de ganzen.

Begrazing lijkt in deze successiereeks op korte termijn de lichtinval te verhogen en de vegetatiehoogte te verlagen. De biomassa en de bedekking van de verschillende plantensoorten lijken niet beïnvloed te worden op korte termijn. Doordat de lichtinval groter is tijdens begrazing, kan de invloed van begrazing op langere termijn zijn dat het aantal plantensoorten groot is en de biomassa van de verschillende soorten laag is.

INLEIDING

In dit onderzoek is het eiland Schiermonnikoog (53°29'N, 6°12'E) gekozen als studiegebied. Op dit eiland liggen verschillende successiestadia naast elkaar. De kwelder van Schiermonnikoog breidt zich uit naar het oosten. Dit komt door de getijstromingen rond het eiland. De jonge gebieden in het oosten worden gekenmerkt door een open en lage vegetatie, waar veel verschillende plantensoorten voorkomen. In de oudere delen is de vegetatie dicht en hoog en wordt gedomineerd door *Elymus arthericus*. In deze successiereeks is er dus een toename in hoogte en biomassa van de vegetatie in de tijd, maar een afname in het aantal plantensoorten en lichtbeschikbaarheid. Er is sprake van chronosequentie. Het gebied van 100 jaar oud is representatief voor die leeftijd. De gebieden zijn onderling te vergelijken (Olf, 1992).

De kwelder van Schiermonnikoog wordt gebruikt door grazers als fourageergebied. Volgens Edward (1987) is begrazing een proces wat de organisatie van bijna alle plantengemeenschappen beïnvloedt. De invloed is volgens hem te bepalen door het natuurlijke systeem te manipuleren. Dit kan door grazers toe te voegen aan een gebied of door grazers te beletten een gebied te betreden. Grazers kunnen velerlei invloeden hebben op de vegetatie: grotere soortendiversiteit (Bakker, 1993), verminderde zaadproductie, zaaddispersie, creëren van open plekken (zaadkieming) en veranderen competitie-balans tussen soorten (Edward, 1987). In dit onderzoek zal bekeken worden welke invloed de grazers hebben op de kweldervegetatie. De rotgans (*Branta bernicla bernicla*) en de brandgans (*Branta leucopsis*) gebruiken de kwelder in het voorjaar om op te vetten voor de reis naar hun broedplaats (Theunissen, 1985). Twee andere grazers, namelijk de haas (*Lepus europaeus*) en het konijn (*Oryctolagus cuniculus*) zijn het hele jaar aanwezig op de kwelder en in de duinen. De konijnen hebben hun holen in de duinen. De hazen zijn veel gesignaleerd op de kwelder (Snel, 1994).

Er zijn vier grazers aanwezig op de kwelder die in alle ontwikkelingsstadia van de kwelder kunnen fourageren. De vraag is nu: **wat is de invloed van deze twee verschillende groepen grazers op korte termijn vegetatieontwikkeling in deze successiereeks?**

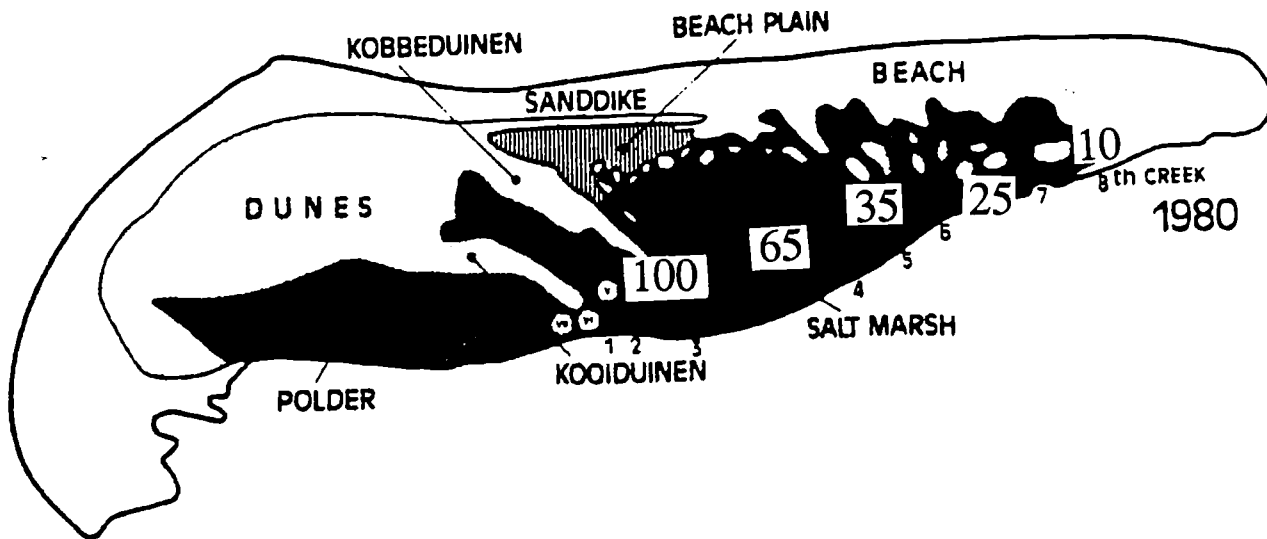
In het volgende hoofdstuk zal worden ingegaan op het onderzoeksgebied en de methode die is gebruikt. Vervolgens worden de resultaten behandeld. Tenslotte zullen de resultaten worden bediscussieerd. Als laatste wordt de literatuurlijst gepresenteerd.

MATERIAAL EN METHODE

Onderzoeksgebied

Het waddeneiland Schiermonnikoog is vanaf zijn ontstaan constant in beweging geweest. Door het ontstaan van duinen door zandafzetting, die bijeen werden gehouden door de soorten *Elymus farctus* en *Ammophila arenaria*, kon zich achter de duinen een gebied ontwikkelen wat niet onder invloed stond van de Noordzee. Dit gebied, de kwelder, staat wel onder invloed van de Waddenzee. De kwelder wordt regelmatig overstromd door de Waddenzee. Dit gebeurt bij springvloed en storm op de hoger gelegen gedeelten en bij vloed lopen de lager gelegen gedeelten al onder. Deze overstromingen zorgen voor een enorme aanvoer van klei en organisch materiaal wat zich afzet op de kwelder. Door veranderende stromingen langs de oost-en westkust van het eiland is het eiland in beweging naar het oosten. Hierdoor is de westkant het oudste gedeelte en wordt het gebied naar het oosten toe steeds jonger. De oude gebieden bestaan langer en zijn door de jaren heen vaker overstromd. Hierdoor hebben de oude kweldergebieden een dikkere kleilaag dan de jonge gebieden (Olf, 1992). Uit onderzoek is gebleken dat het stikstofgehalte toeneemt met de dikte van de kleilaag (Olf, 1993). Dit is van invloed op de vegetatie die aanwezig op de verschillende leeftijdsgebieden. Volgens Tillman is er in de jongere gebieden sterke competitie om nutriënten tussen de verschillende plantensoorten, omdat de bodem voornamelijk bestaat uit zand die nutriëntenarm is. In de oudere gebieden zijn de nutriënten veelal niet limiterend meer, maar ontstaat er een competitie om licht. Doordat de lagere delen van elk gebied eerder overstromen dan de hogere delen, is er meer sedimentatie mogelijk op de lage kwelder. Een bijkomende stress is echter het zout. De soorten op de lage kwelder moeten zoutresistent zijn. Dit is van grote invloed op de soorten die voorkomen op de kwelder. Op de lage tot niet hoge kwelder komen vooral de soorten *Plantago maritima*, *Puccinellia maritima*, *Artemisia maritima*, *Limonium vulgare*, *Atriplex portulacoïdes* en *Juncus gerardii* voor. Op de hoge kwelder gaat het hoofdzakelijk om *Festuca rubra* en *Elymus arthericus* (Olf, 1992).

In dit onderzoek zijn de transecten gebruikt die Olf (1992) op basis van topografische kaarten heeft neergelegd met uitbreiding van twee transecten. In figuur 1 zijn de verschillende transecten aangegeven. De transecten bevinden zich in verschillende successiestadia. De volgende leeftijden zijn aan de ontwikkelingsstadia toegekend: transect 0-5 respectievelijk 2, 10, 25, 35, 65 en 100 jaar oud.



Figuur 1. In deze figuur zijn de verschillende leeftijden van de transecten aangegeven. Het zwarte gedeelte ten oosten van de kooiduinen is de kwelder.

De kwelder wordt begraasd door twee groepen grazers; ganzen en haasachtigen. De rotgans wordt al jaren geobserveerd door mensen uit de werkgroep dieroecologie onder leiding van de heer Drent. De rotgans heeft een duidelijke voedsel voorkeur. De voorkeur gaat uit naar *Plantago maritima*, *Triglochin maritima*, *Puccinellia maritima* en *Festuca rubra*. (Theunissen, 1985; Prop. 1990).

Uit onderzoek van Olf (1992) blijkt dat de rotgansen vooral voorkomen op de jonge successiestadia, wat overeenkomt met het voorkomen van de favoriete voedselplanten. De gebieden die gedomineerd worden door *Elymus athericus*, worden door de ganzen gemeden.

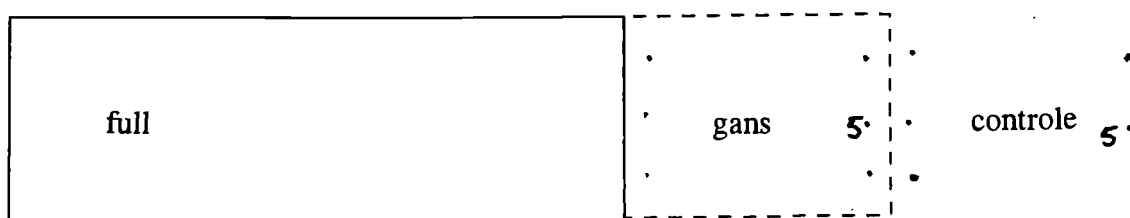
De konijnen en hazen komen het hele jaar voor op de kwelder. Uit onderzoek blijkt dat de hazen en konijnen in ieder geval gedurende de winter de kwelder gebruiken als voedselgebied (Snel, 1994). De soorten die aanwezig zijn op de kwelder en die in andere gebieden gegeten werden door konijnen zijn *Festuca rubra* en *Trifolium repens* (Crawley, 1990). Uit onderzoek van Snel (1994) blijkt dat *Festuca rubra* in het najaar voor beide grazers een belangrijke voedselplant is. Er lijkt positief geselecteerd te worden op *Plantago maritima*, *Triglochin maritima*, *Aster tripolium* en *Spartina anglica*. Van beide grazers is bekend dat het generalisten zijn (Crawley, 1990; Uresk, 1978). Uit het onderzoek van Snel (1994) blijkt mede dat de konijnen zich minder ver van de duinen begeven dan de hazen. De hazen lijken de gehele kwelder te gebruiken als voedselgebied.

Methode

In maart 1994 zijn op Schiermonnikoog op de verschillende transecten in totaal 24 exclosures geplaatst van 6 x 21 m² (126 m²) of 8 x 20 m² (160 m²) (zie figuur 2). Per transect zijn vier exclosures gebouwd; twee op de hoge kwelder (1.80 m boven NAP) en twee op de lage kwelder (1.40 m boven NAP). Elke exclosure is opgedeeld in drie verschillende types:

- * de full exclosure (6 x 9 m² en 8 x 12 m²), is volledig afgesloten voor grote grazers. Van de exclosure van 8 x 12 m² is de helft gebruikt voor dit onderzoek. Dit gebied is afgesloten m.b.v. schapegaas met een maaswijdte van 10 x 10 cm² en een hoogte van 1 m. Hieroverheen is kippegaas met een maaswijdte 2 cm geplaatst. Dit laatste gaas is 50 cm hoog en zit 10 cm in de grond om te voorkomen dat konijnen holen graven onder het gaas door. Over de exclosure is touw gespannen om het invliegen van ganzen te voorkomen.
- * de ganzenexclosure (6 x 6 m² en 4 x 8 m²) is afgesloten voor de ganzen, maar bereikbaar voor hazen en konijnen. Deze bereikbaarheid is mogelijk gemaakt door ijzerdraad te spannen met een diameter van 3 mm op een hoogte van ongeveer 30 cm van de grond. Ook bij deze exclosure is bovenlangs touw gespannen. Deze methode is uitgetoet door Groot Bruinderink (1987) en bleek effectief te zijn.
- * de controle (6 x 6 m² en 4 x 8 m²), is gemarkeerd met behulp van kleine paaltjes en volledig bereikbaar voor alle grote grazers, doordat het niet is afgesloten met gaas of ander materiaal.
- * Deze type exclosures zijn aaneengesloten. De controle ligt altijd aan de buitenkant en de volgorde van de full en ganzen exclosure is at random.

Om de vraagstelling te beantwoorden zijn een aantal metingen uitgevoerd. Er wordt eerst ingegaan op de methode die gebruikt is om begrazing aan te tonen. Vervolgens worden de metingen die zijn uitgevoerd om de ontwikkeling van de vegetatie bij te houden, behandeld.



Figuur 2. Deze figuur laat 1 exclosure zien met de ganzeexclosure en de fullexclosure. de controle is aangegeven met twee punten. De zes punten in de ganzeexclosure en de controle zijn de keutelpaaltjes.

Begrazing door grote grazers

De begrazing is gemeten door vanaf januaridag 111 (21 april 1994) tweewekelijks keutels te tellen en te rapen. In de ganzenexclosure en de controle zijn per type zes keutelpaaltjes geplaatst. De keutels werden geraapt in een halve cirkel met een straal van 89 cm.. De methode is een goede maat om de begrazingsdruk te bepalen (Owen,1971). De keutels bij paaltje nummer vijf (zie figuur 2) werden geraapt, gedroogd en gewogen. De hazekeutels en konijnenkeutels zijn enkel gescheiden op grootte, vorm en structuur.

Een methode die gebruikt is om de dieetkeuze te bepalen, is observeren welke soorten aangevreten zijn. In drie van de keutelplotjes is per soort gekeken naar het percentage aangevreten planten. Het gaat er niet om hoeveel er van een plant is weggevreten, omdat dat niet of nauwelijks waar te nemen is. Het aantal planten van een soort aanwezig in het keutelplotje is gesteld op 100% en vervolgens is gekeken hoeveel van deze soort is aangevreten. De mate van begrazing die is gebruikt, is te zien in tabel 1.

Tabel 1. De mate van begrazing van de desbetreffende plantensoort die gebruikt is om begrazing te bepalen.

	Percentage aangevreten
zeer weinig planten aangevreten	1-10 %
weinig planten aangevreten	10-40 %
veel planten aangevreten	40-70 %
alle tot bijna alle planten aangevreten	70-100 %

Vegetatie-ontwikkeling

De ontwikkeling van de vegetatie in de verschillende treatments is bijgehouden aan de hand van een aantal methodes. Er is gekeken naar de structuur van de vegetatie en naar de soorten die voorkomen. Hieronder volgt een tabel waarin staat vermeld of een meting in beide of in één exclosures is uitgevoerd:

Tabel 2. Welke metingen zijn in beide of in één exclosure uitgevoerd.

In één van de exclosures	In beide exclosures
Stengellengte (full exclosure)	Vegetatie hoogte
Bedekking	Bloeiaren
Biomassa	Lichtmeting

Om de invloed van de grazers op de soortsaamenstelling van een successiestadia te bepalen is ten eerste gebruikt gemaakt van de Puntkwadraat methode. M.b.v. deze methode is het mogelijk de bedekking van de aanwezige soorten te meten. Een balk wordt m.b.v. lange staven boven de vegetatie geplaatst. Door met een dunne staaf via de gaten in de balk op de vegetatie te prikken, noteert men de eerste plantesoort die wordt aangeraakt. Op deze manier is ervoor gezorgd dat de meting at random plaatsvindt. In elk type exclosure zijn driewekelijks 10 x 10 = 100 punten gemeten.

De tweede methode die is gebruikt, is biomassa bepalen in het begin van het groeiseizoen (maart) en aan het eind van het groeiseizoen (juni). De biomassa is bovengronds gemonsterd met behulp van een maaimachine met een kopbreedte van 10 cm.. De gemaaide stroken zijn 80 cm lang. De gemonsterde planten zijn uitgezocht op soort en gedroogd bij 65°C. Met deze methode is de seizoensproduktie te meten.

Om de invloed van de grazers op de vegetatieontwikkeling te bepalen is de hoogte van de vegetatie gemeten. Deze bepaling is gedaan met een ronde schijf van schuimplastic (gewicht 131,85 g, oppervlakte 707 m²). De hoogte van de vegetatie is net als het keutels tellen, vanaf januaridag 111 tweewekelijks gemeten.

Tevens is in elk type exclosure in juni de lichtinval gemeten. Deze meting vond verticaal plaats en om de 5 cm tot de vegetatiehoogte. Er zijn per type exclosure 10 punten gemeten. Deze meting is gedaan om te kijken of er op korte termijn invloed is op de lichtinval door de grazers.

Om te kijken of de stengellengte van één soort toeneemt met de leeftijd van een gebied zijn de stengels van *Festuca r.* en *Puccinellia m.* uit de full exclosures geplukt.

Voor deze twee soorten is gekozen, omdat deze soorten in alle successiestadia in meer of mindere mate voorkomen. De stengellengte en bladlengte zijn tot op de millimeter gemeten m.b.v. een lineaal. Vervolgens zijn de gewichten bepaald van stengels en bladeren.

De invloed van de grazers op reproductie is bepaald door te kijken naar bloeiaren van *Festuca r.* in de transecten van 10 en 25 jaar. De bloeiaren van *Festuca r.* waren in juli nog aanwezig. De bloeiaren zijn geteld door vijf maal at random een vierkant raamwerk (324 m²) te gooien in elk type enclosure. Er is alleen gekeken op de transecten van 10 en 25 jaar, omdat hier de begrazingsdruk het hoogst was. Hiervoor is gekozen op basis van gegevens over begrazingsdruk en op basis van waarnemingen.

RESULTATEN

De rotgans (*Branta bernicla bernicla*) en de brandgans (*Branta leucopsis*) grazen in het voorjaar op de kwelder. De brandgans gebruikt de kwelder van maart tot medio april. De rotgans komt gedurende de tweede helft van april en in mei naar de kwelder om te grazen. Andere grazers van de kwelder op Schiermonnikoog zijn de haas (*Lepus europaeus*) en het konijn (*Oryctolagus cuniculus*). Deze laatste herbivoren zijn het gehele jaar aanwezig op het eiland.

De grazers gebruikten niet de hele kwelder, maar leken een voorkeur te hebben voor bepaalde gebieden. In figuur 3 is het gemiddeld aantal keutels per m² per week uitgezet tegen de leeftijd. Er is te zien dat de hazen vooral voorkomen in de gebieden van 10 en 25 jaar oud (figuur 3A). Dit geldt ook voor de konijnen (fig. 3B). De begrazingsdruk van de konijnen lijkt erg laag te zijn op de lage kwelder. Ganzenkeutels werden voornamelijk gesignaleerd op de hoge kwelder in de gebieden van 10, 35 en 65 jaar oud en op de lage kwelder in de gebieden van 10, 25 en 35 jaar oud. Het lijkt dat er meer ganzenkeutels gevonden zijn op de lage kwelder dan de hoge kwelder (figuur 3C).

Op welke soorten planten de verschillende grazers fourageren is uitgezet in figuur 4. In deze figuur is het percentage aangevreten van de plant uitgezet tegen de leeftijd van het gebied. De soorten die vermeld worden zijn de soorten die het meest aangevreten waren. In figuur 4 is te zien dat de verschillende soorten vooral zijn aangevreten in de gebieden van 10 en 25 jaar oud. Er lijkt geen verschil waarneembaar tussen de ganzenexclosure en de controle (n.s.). *Festuca rubra* werd niet meer aangevreten in de ganzenexclosure dan in de controle. Dit geldt ook voor *Puccinellia maritima* en *Spergularia maritima*. *Plantago maritima* leek meer aangevreten gevonden in de controle dan in de ganzenexclosure (n.s.). *Juncus gerardii* werd in het gebied van 10 jaar oud in beide types evenveel begraasd. Op de lage kwelder leek *Juncus gerardii* vooral begraasd te worden in de gebieden die 25, 35 en 65 jaar oud zijn. Een opvallend waarneembaar verschijnsel is dat *Juncus gerardii* vooral aangevreten was aan de topjes van de plant, maar dat wel veel planten waren aangevreten. Dit in tegenstelling tot *Plantago maritima* die op het oog helemaal weggevreten was. Soorten die ook aangevreten waren maar in mindere mate zijn *Aster tripolium*, *Armeria maritima*, *Triglochin maritima*, *Trifolium repens* en *Limonium vulgare*.

De reden waarom grazers kiezen voor bepaalde gebieden om te grazen, kan zijn dat de soorten die ze begrazen aanwezig zijn in die gebieden. Een bijkomende reden zou kunnen zijn dat er veel verschillende de soorten aanwezig zijn die ze begrazen. In figuur 5 is het aantal soorten van de begraasde soorten en het aantal soorten in totaal aanwezig uitgezet tegen de verschillende leeftijden van de bestudeerde transecten. Het gemiddeld aantal soorten aangevreten en in totaal aanwezig is bepaald door het aantal soorten volgens de puntkwadraat-methode en volgens de biomassa gegevens te middelen. Op de hoge kwelder was het totaal aantal aanwezige soorten het hoogst in de gebieden van 10 en

25 jaar. Dit geldt ook voor het aantal soorten dat begraasd werd, alleen zijn dit er minder dan het totaal. Het gebied van 15 jaar leek de meest begraasde soorten te bezitten op de lage kwelder. Dit aantal bleef gelijk tussen de 25 en 100 jaar. Het totaal aantal soorten was vanaf de leeftijd van 15 jaar gelijk in alle gebieden.

De hoogte van de vegetatie nam toe over het seizoen en met de leeftijd van de kwelder. Dit is te zien in figuur 6. Bij de 10 en 25 jaar oude kwelder leek er ten tijde van de hoogste begrazingsdruk in mei een verschil te zijn tussen de verschillende typen exclusies. De vegetatiehoogte in ganzenexclusie en de controle leken lager dan de vegetatiehoogte in de full exclusie. Bij de hoge kwelder zat een dal in de leeftijdsgebieden 10 en 25 jaar oud t.o.v. de oudere gebieden. Bij de lage kwelder leek de hoogte geleidelijk toe te nemen. De stengellengte van *Puccinellia maritima* nam eveneens toe met de leeftijd. De stengellengte was bij 100 jaar oud gemiddeld 4.82 cm., terwijl de gemiddelde vegetatiehoogte 28 cm was. Dit verschil is significant (T-test, < 0.001). De stengellengte van *Festuca rubra* nam eveneens toe in de leeftijd, maar de gemiddelde lengte daalde na 35 jaar. Ook hier was de stengellengte van *Festuca rubra* op de 100 jaar oude kwelder significant minder dan de gemiddelde vegetatiehoogte (T-test, < 0.001).

De lichtprofielen van de verschillende successiestadia zijn uitgezet tegen de hoogte (figuur 7). De lichtprofielen zijn apart weergegeven voor de hoge en lage kwelder. De drie lijnen refereren naar de verschillende type exclusies, namelijk de full exclusie, de ganze exclusie en de controle. Hoe langer het gebied zich ontwikkeld had, hoe minder licht inval op de verschillende hoogtes. Op de lage kwelder leek er een verschil te zijn tussen de drie types in de gebieden van 10, 25 en 35 jaar. Dit verschil leek ook aanwezig op de hoge kwelder in de gebieden van dezelfde leeftijd.

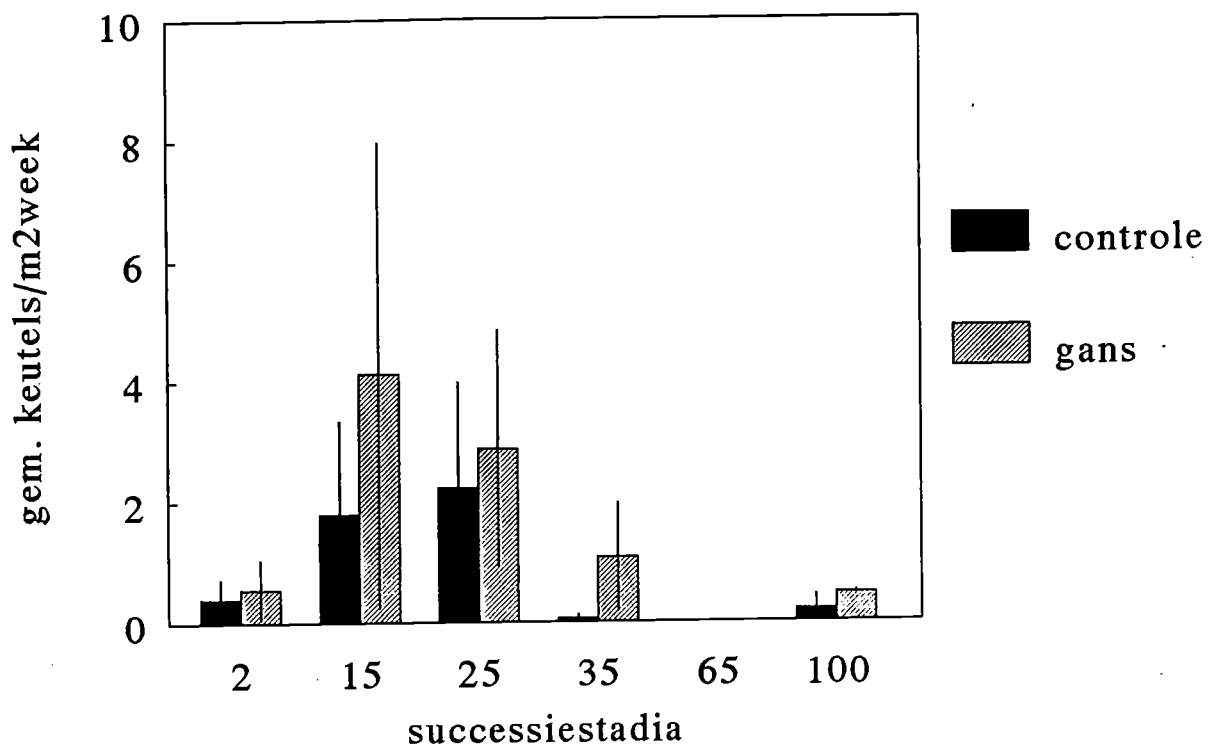
De biomassa (gram per m²) van de spruit leek toe te nemen over het seizoen en met de leeftijd van de verschillende gebieden (figuur 8). De biomassa van het dode materiaal leek af te nemen over het seizoen, maar oer te nemen met de leeftijd van het gebied. In figuur 9A is de biomassa van de begraasde en onbegrasde soorten uitgezet tegen de leeftijd van het gebied. Op de hoge kwelder is te zien dat de biomassa van de soorten die aangevreten waren hoog leek te zijn in de gebieden van 10 en 25 jaar oud. Op de lage kwelder echter leek de biomassa van soorten die begraasd werden hoog te zijn in de gebieden van 25 tot 100 jaar oud. Op de lage kwelder leek *Juncus* veel aanwezig in de oudere gebieden, waardoor er veel biomassa van begraasde soorten op de oudere delen van de kwelder voorkwam (figuur 9B). De biomassa per soort leek geen verschil aan te geven tussen de verschillende type exclusies en is aangegeven in de bijlage.

De bedekking in procenten aangegeven van een aantal soorten staat vermeld in figuur 10. De soorten *Plantago maritima*, *Festuca rubra*, *Puccinellia maritima* en *Juncus gerardii* zijn aangegeven, omdat deze soorten het meest begraasd worden. De soort *Elymus athericus* wordt vermeld, omdat deze soort vermeden lijkt te worden door de grazers (Olf, 1992). In mei waren alle drie de grazers aanwezig en is de begrazingsdruk maximaal. Figuur 10C laat de bedekking van *Puccinellia m.* zien op de lage kwelder. De

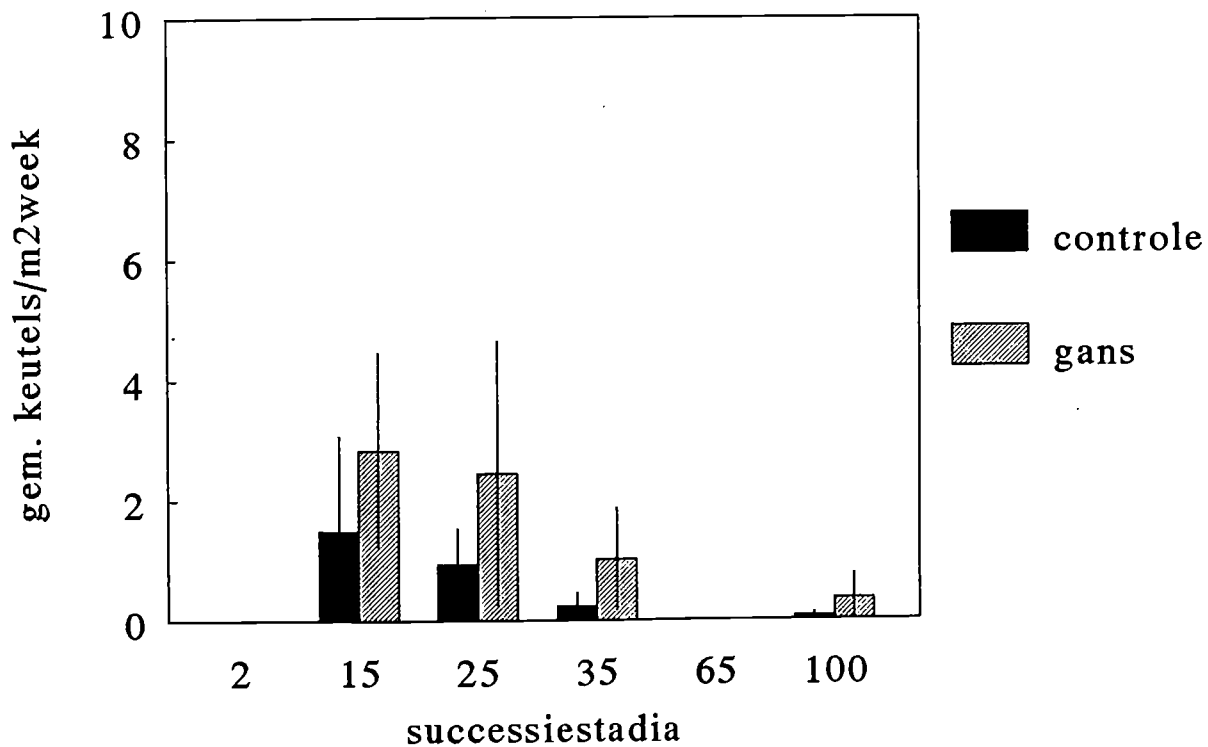
hoogste bedekking was waarneembaar in het gebied van 10 jaar oud. *Plantago mar.*, figuur 10A, had de hoogste bedekking in de gebieden van 10 en 25 jaar oud op de lage kwelder. Dit gold ook voor *Festuca r.* op de hoge kwelder in figuur 10B. Deze laatste soort kwam wel in alle successiestadia voor in tegenstelling tot *Plantago maritima*. De bedekking van *Juncus g.* op de lage kwelder nam toe met de leeftijd van het gebied. Dit is te zien in figuur 10D. De hoogste bedekking was te vinden in het gebied van 100 jaar oud. De soort *Elymus athericus* in figuur 10E leek een piek te hebben qua bedekking op de 35 jaar oude kwelder. De bedekking van deze soort was het hoogst in de gebieden die ouder zijn dan 25 jaar. In de figuren zijn drie lijnen uitgezet, waar in de legenda is aangegeven om welk type enclosure het gaat. Er lijkt geen verschil te bestaan in bedekking bij deze soorten tussen de controle, ganzenenclosure en de volledig afgesloten enclosure.

Als maat voor reproductieve succes is het aantal bloeiaren van *Festuca rubra* per m² gescored en uitgezet tegen de verschillende type enclosures. Figuur 11A laat het aantal bloeiaren zien van het gebied van 25 jaar en het verschil in aantal op de hoge en op de lage kwelder. Op de lage kwelder leek het aantal bloeiaren van *Festuca r.* in de volledig afgesloten enclosure hoger te zijn dan in de controle en de ganzenenclosure. Op de hoge kwelder leek dit verschil niet aanwezig te zijn. Het gebied van 10 jaar liet eenzelfde resultaat zien in figuur 11B.

gem. aantal keutels in mrt-juni
haas, hoge kwelder

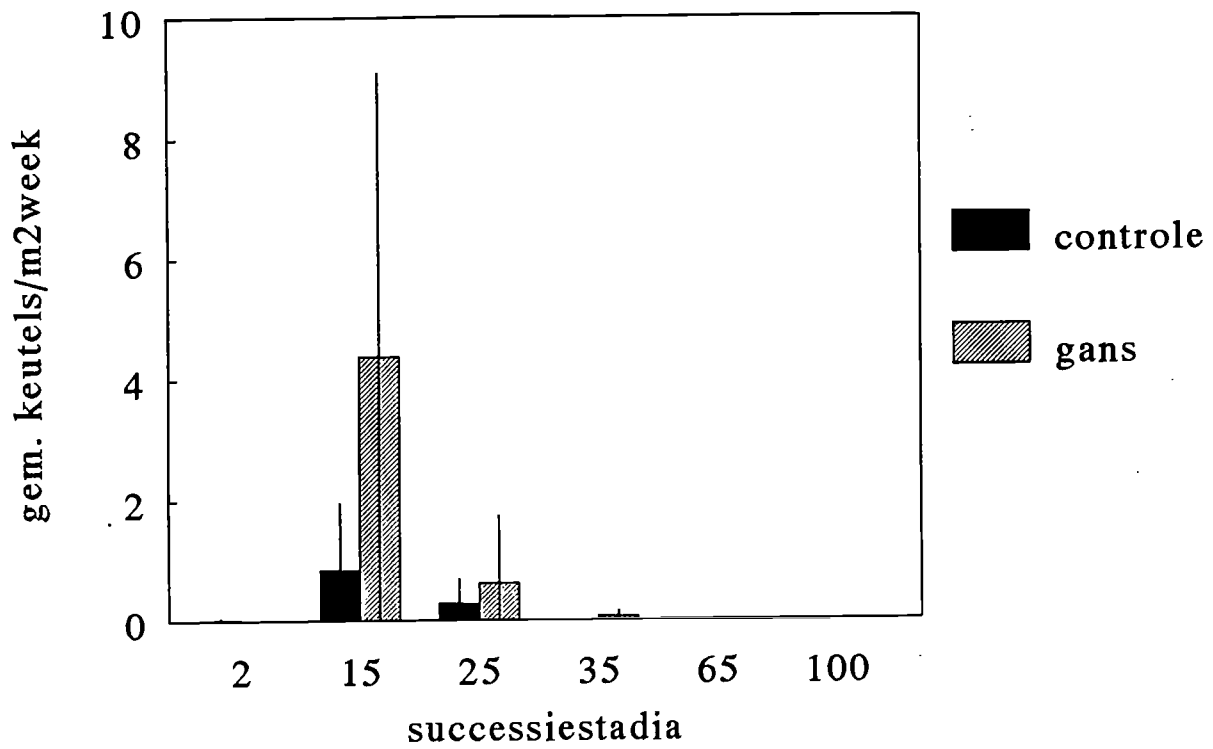


haas, lage kwelder

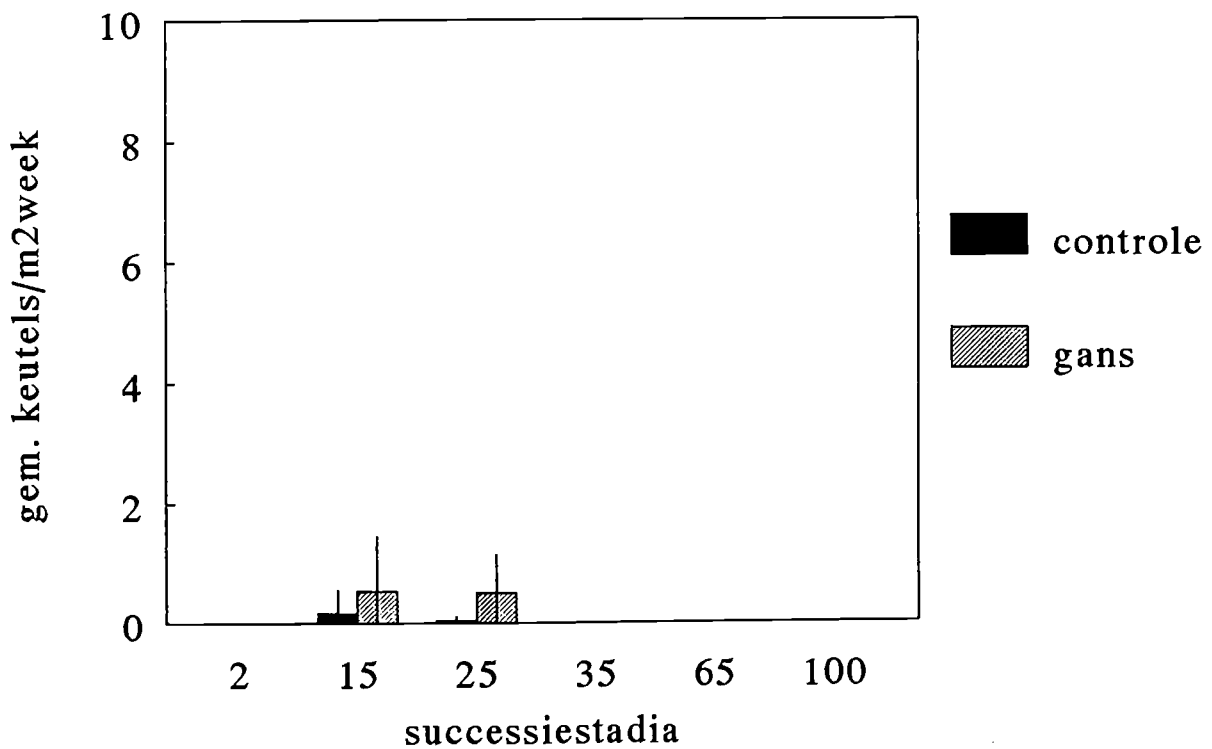


Figuur 3A. In deze figuur is het gemiddeld aantal keutels van de hazen per m² per week uitgezet tegen de leeftijd van het gebied voor de controle en ganzeexclusur . De hoge en lage kwelder zijn apart weergegeven.

gem. aantal keutels in mrt-juni
konijn, hoge kwelder

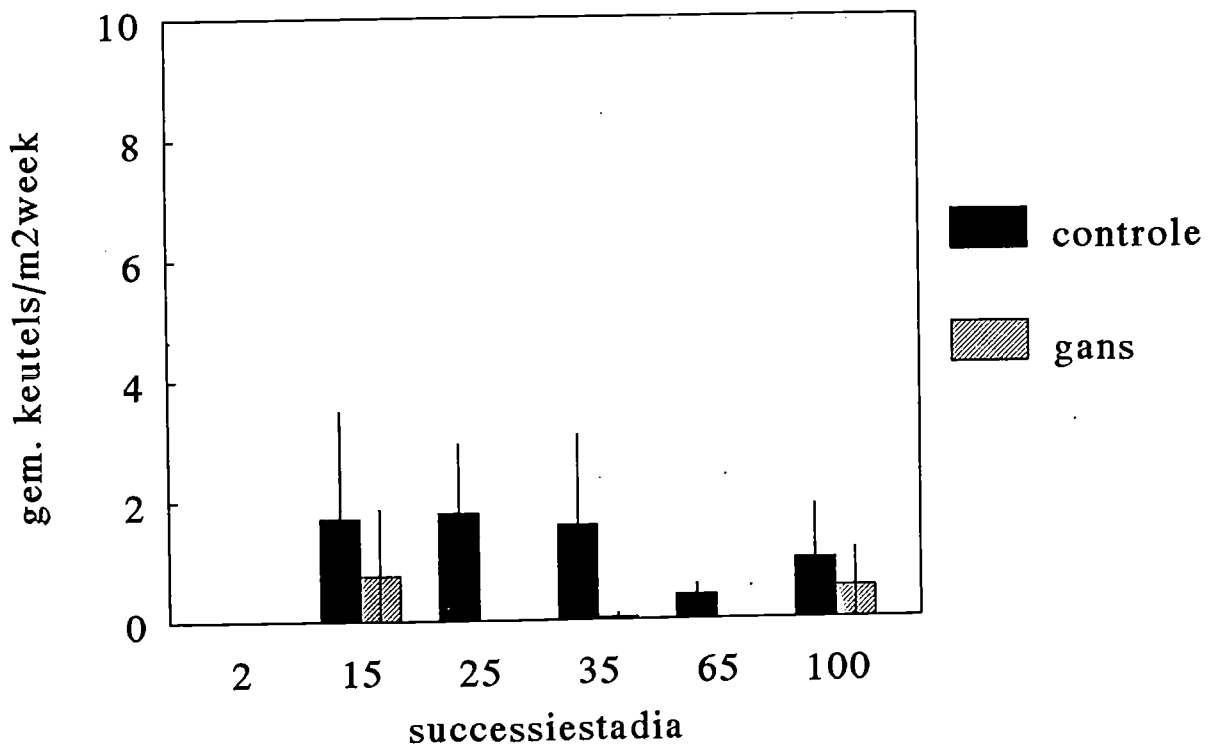
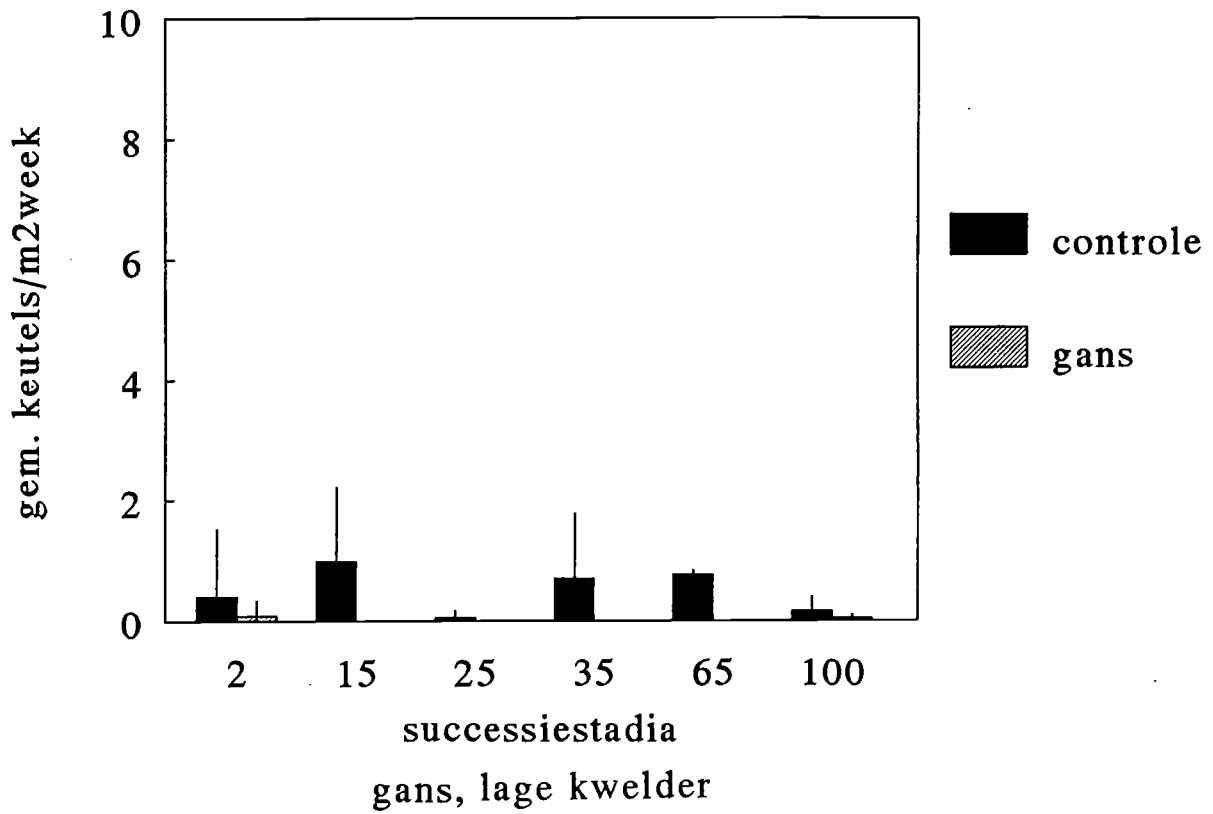


konijn, lage kwelder



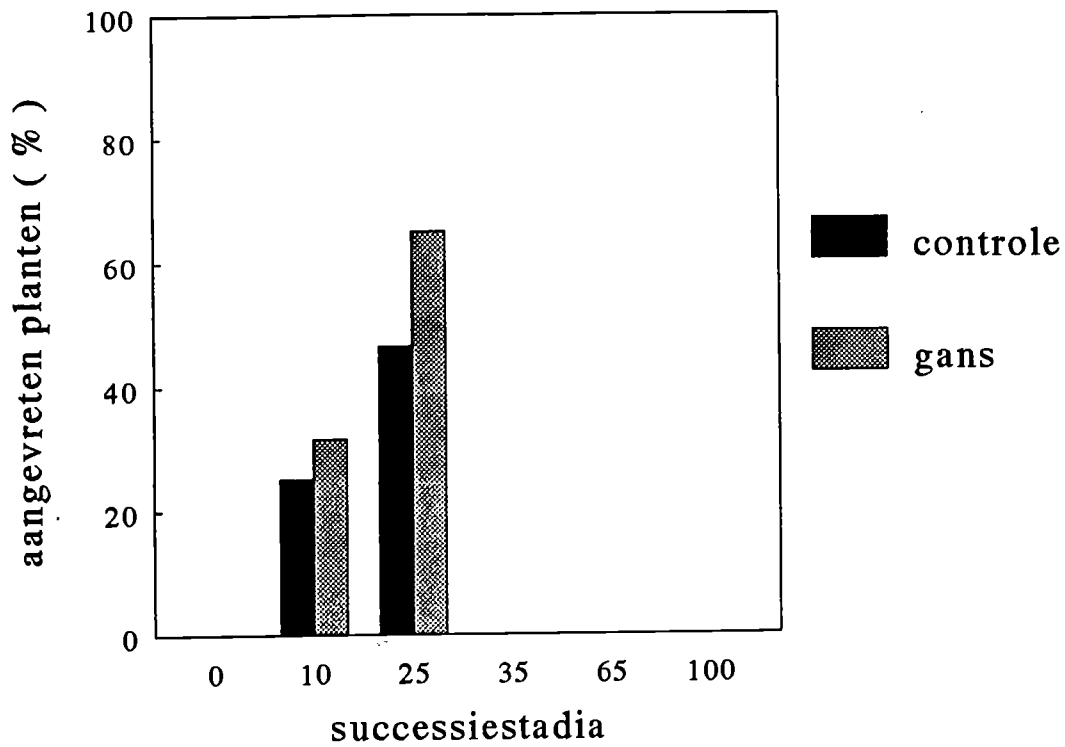
Figuur 3B. In deze figuur is het gemiddeld aantal keutels van de konijnen per m² per week uitgezet tegen de leeftijd van het gebied voor de controle en ganzeexclusure. De hoge en lage kwelder zijn apart weergegeven.

gem. aantal keutels in mrt-juni
gans, hoge kwelder

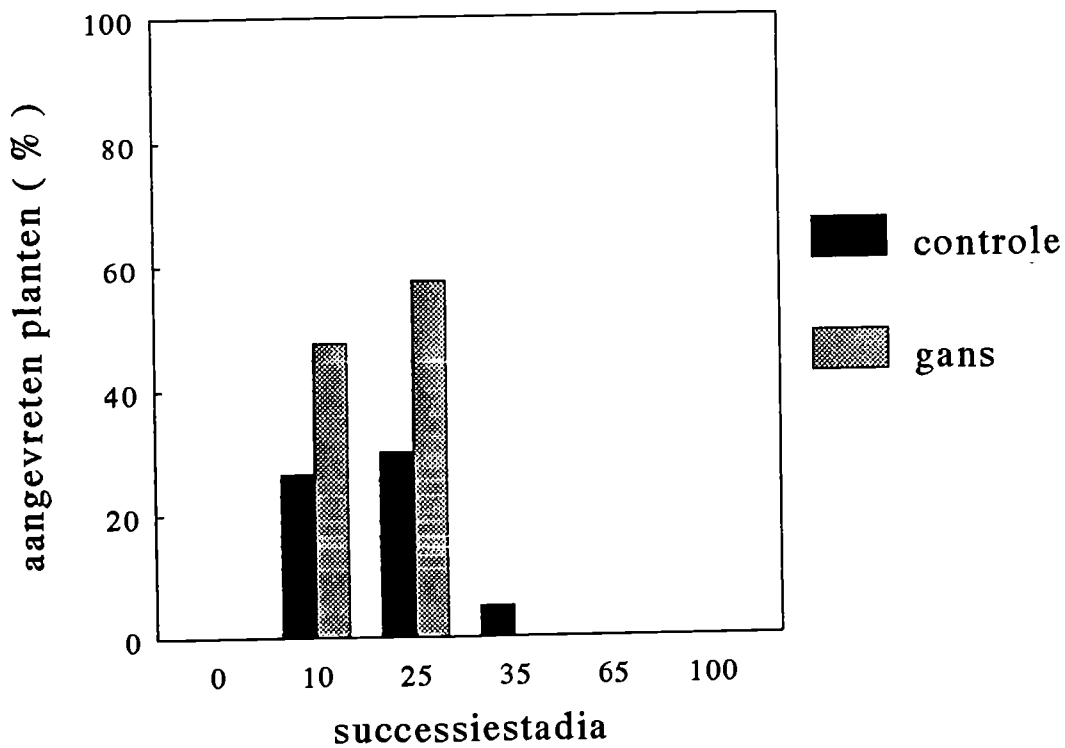


Figuur 3C. In deze figuur is het gemiddeld aantal keutels van de ganzen per m² per week in de controle uitgezet tegen de leeftijd van het gebied. De hoge en lage kwelder zijn apart weergegeven.

percentage begrazing
festuca rub., hoge kwelder

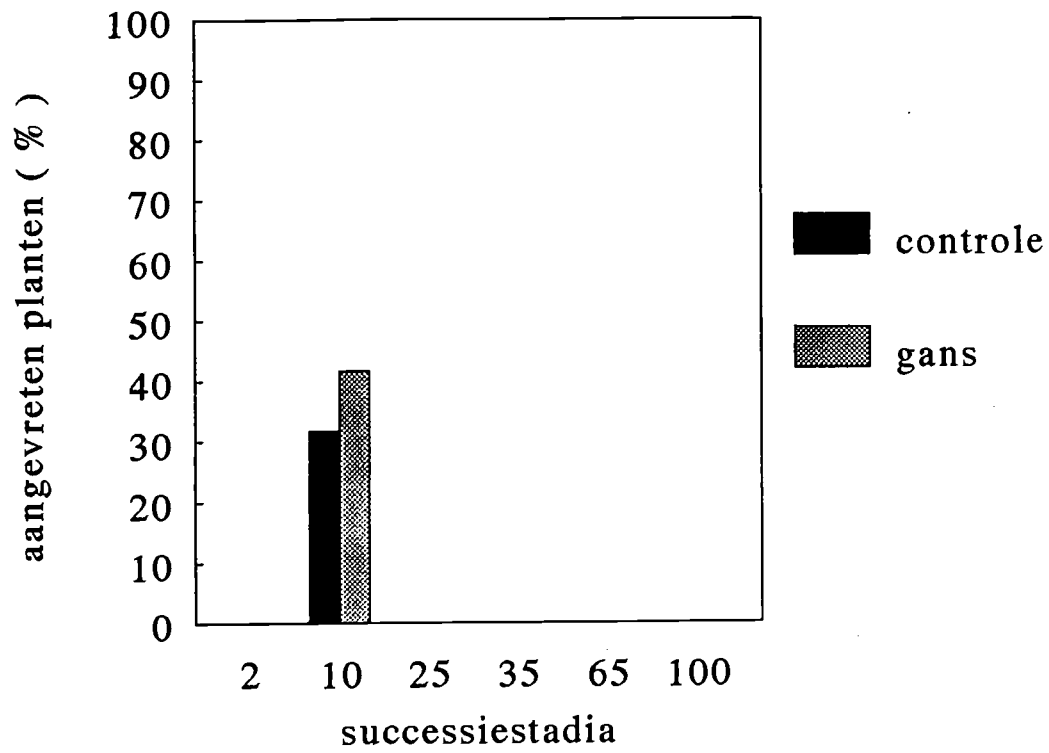


Puccinellia mar., lage kwelder

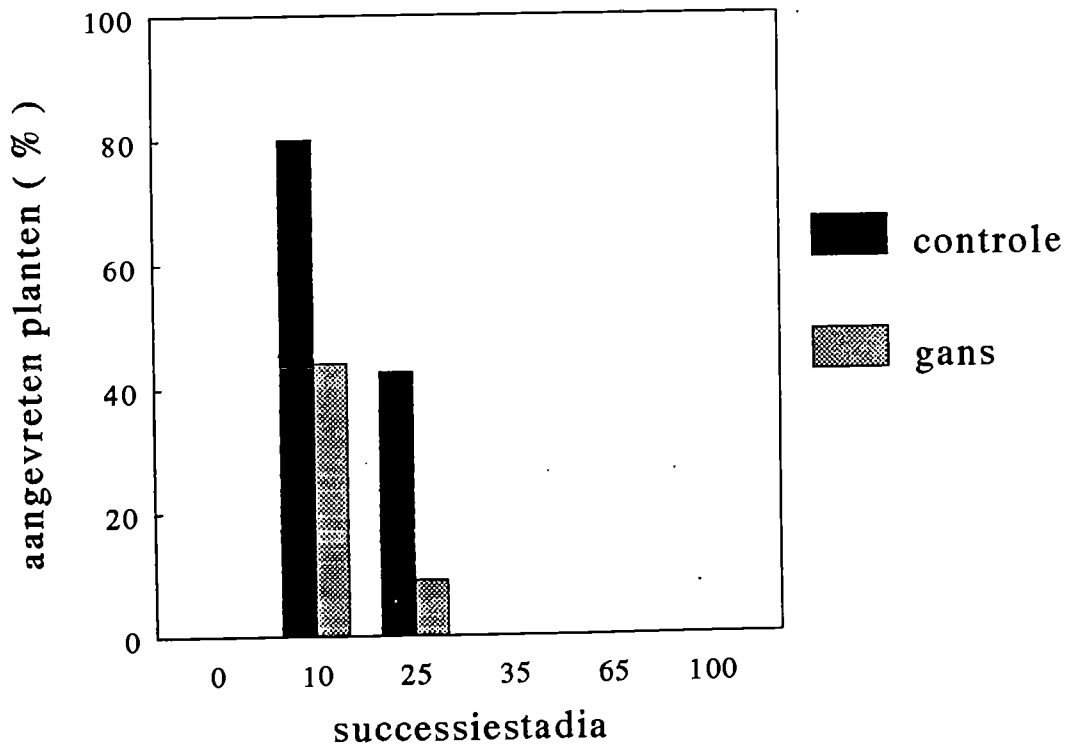


Figuur 4. In deze figuur is het percentage aangevreten van de plant uitgezet tegen de leeftijd van de kwelder voor de controle en ganzeexclusure. De planten die zijn weergegeven zijn: *Festuca rubra*, *Puccinellia maritima*, *Spergularia maritima*, *Plantago maritima* en *Juncus gerardii*.

percentage begrazing
spergularia mar., lage kwelder

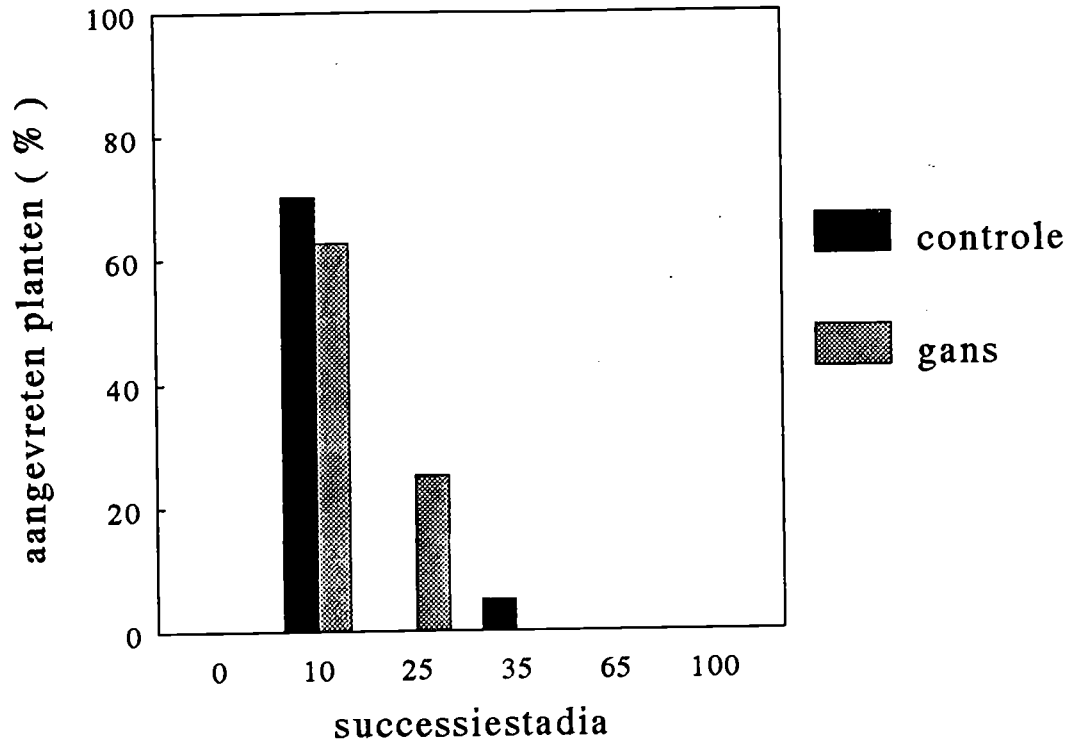


Plantago maritima, lage kwelder

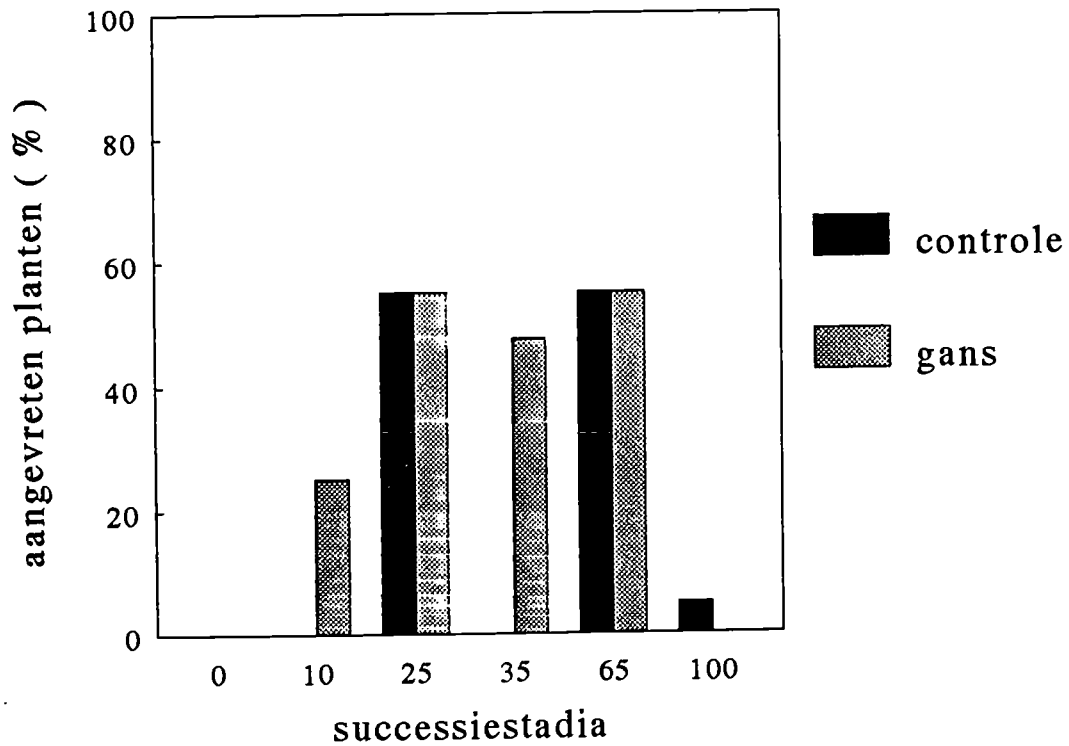


figuur 4

percentage begrazing
juncus ger., hoge kwelder



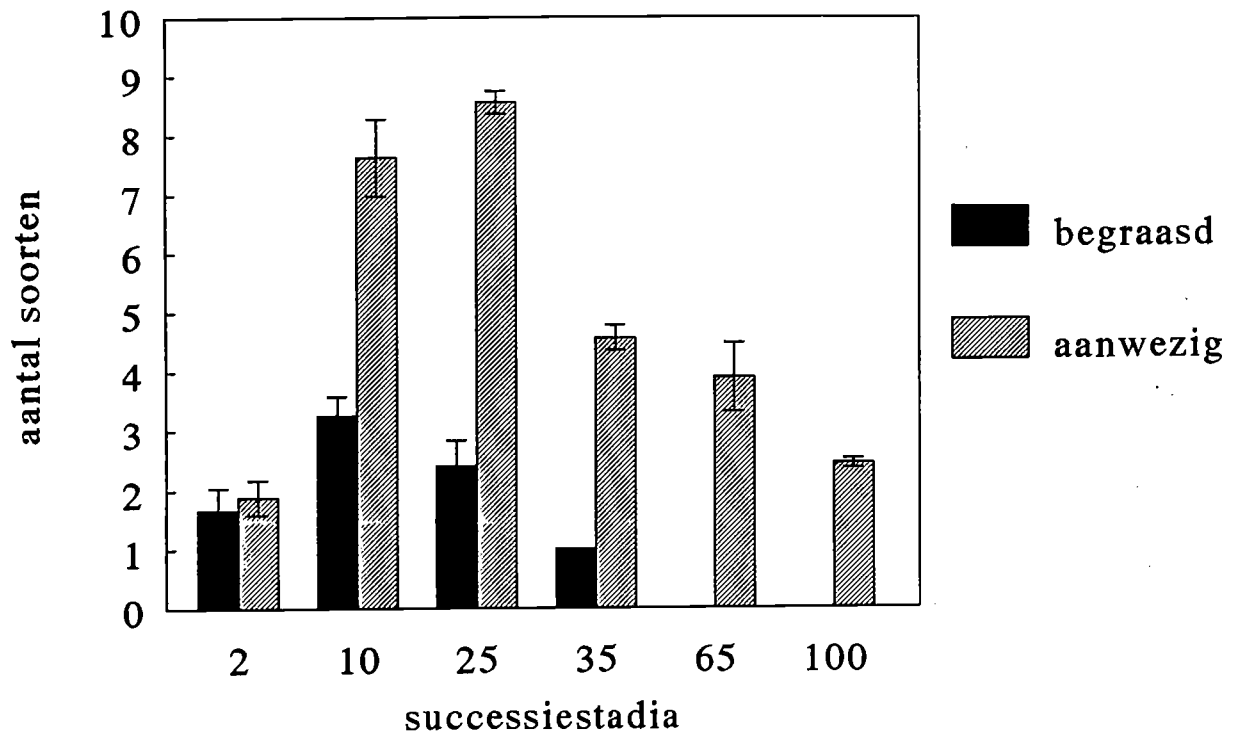
juncus ger., lage kwelder



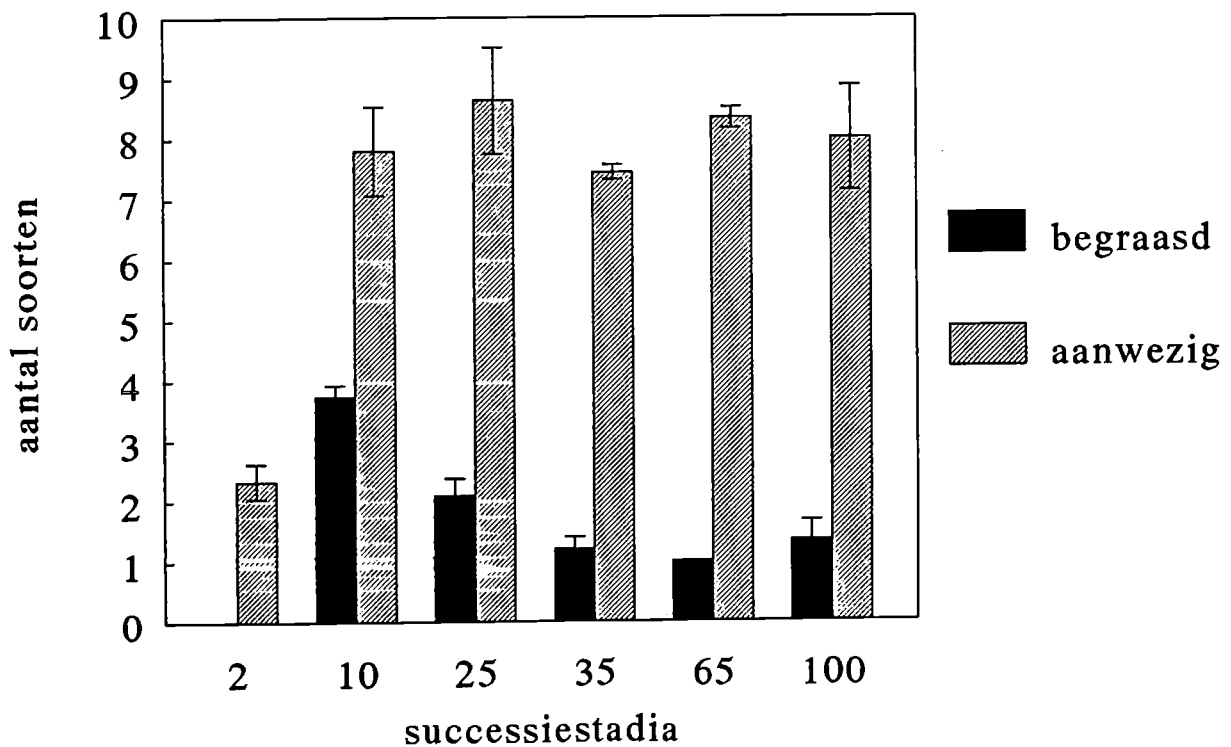
figuur 4

aantal soorten begraasd t.o.v. aanwezig

hoge kwelder, juni

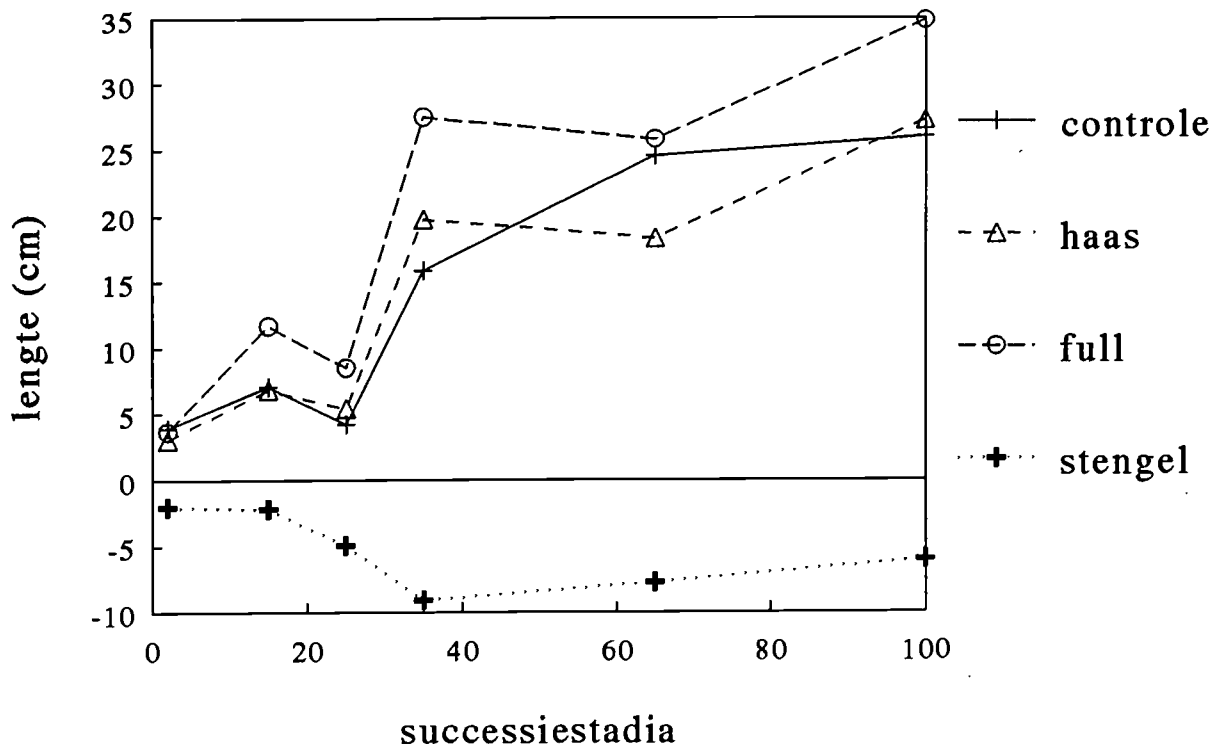


lage kwelder, juni

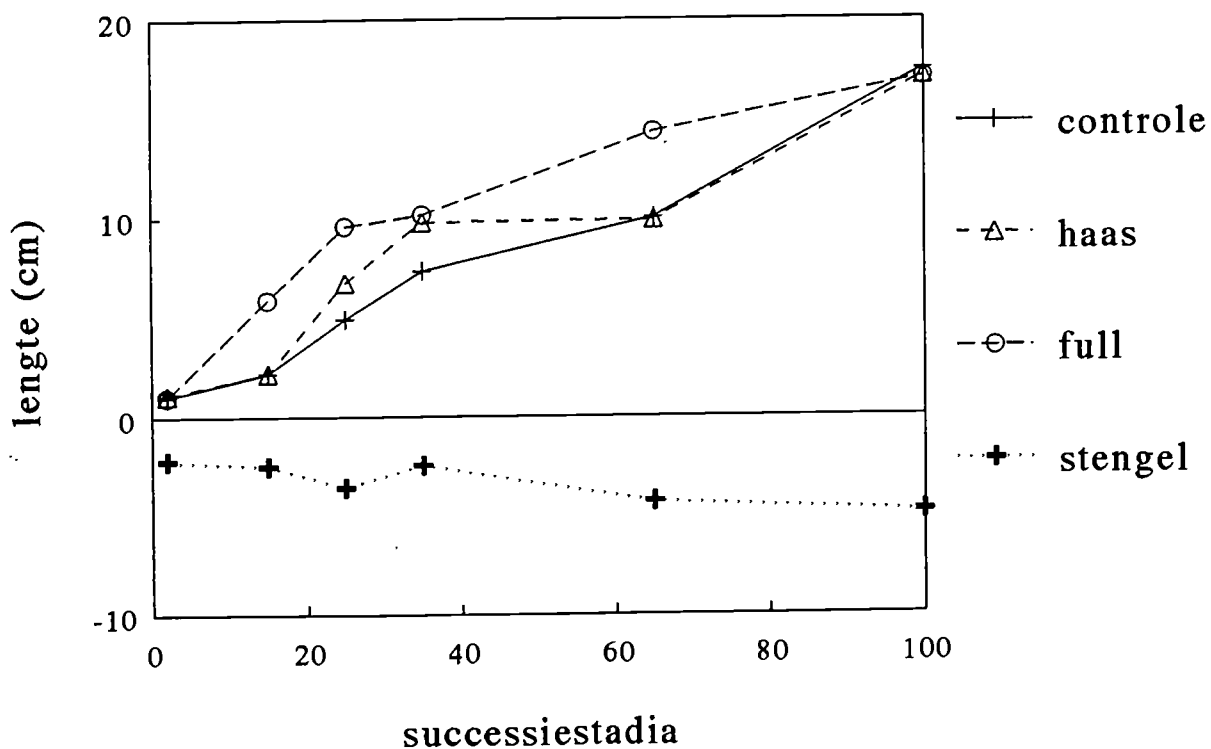


Figuur 5. In deze figuur is aantal soorten van de begraasde soorten en het aantal soorten totaal aanwezig uitgezet tegen de leeftijd van het gebied.

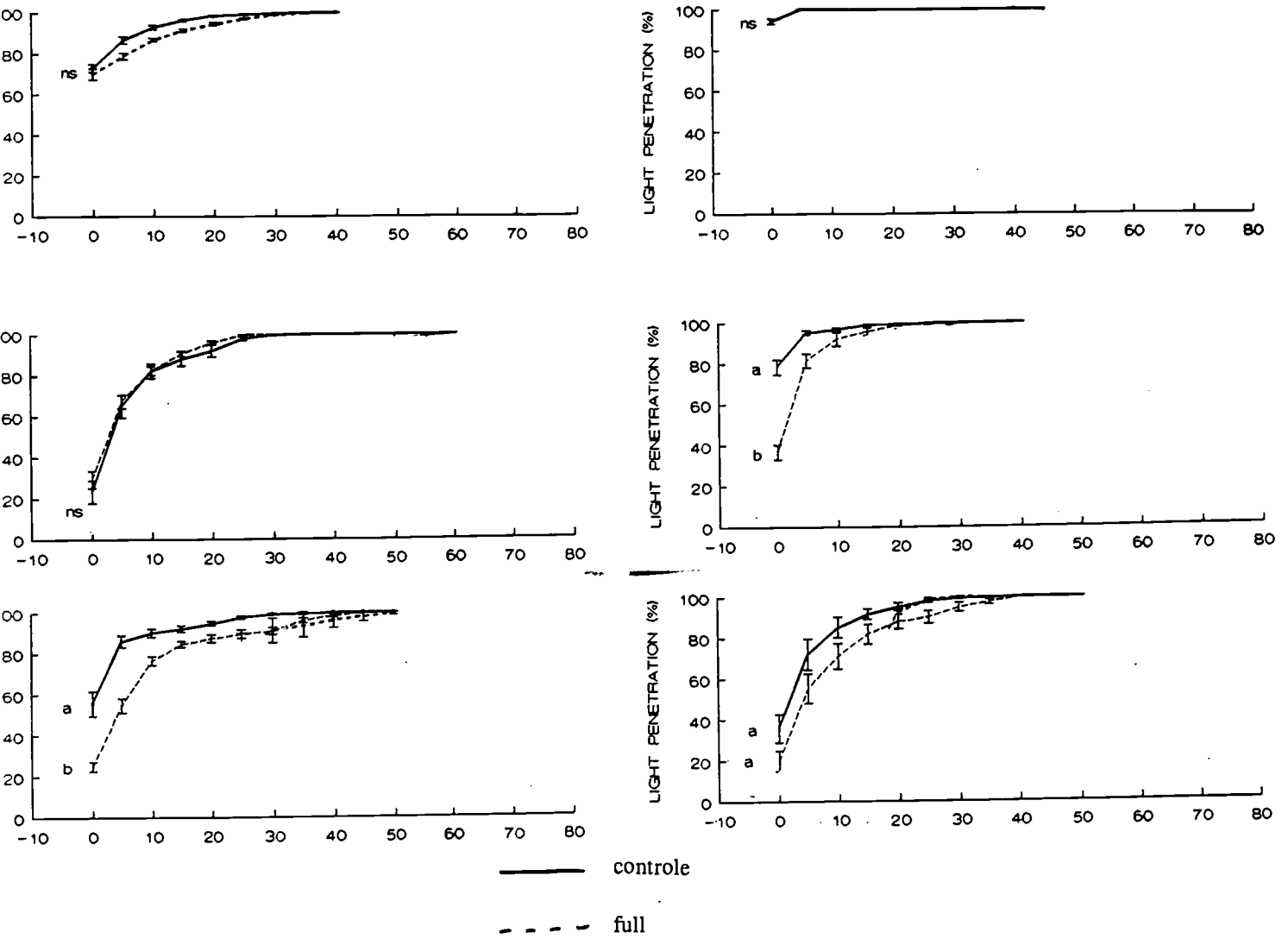
Hoogte vegetatie t.o.v. stengellengte Festuca r., Hoge kwelder in mei



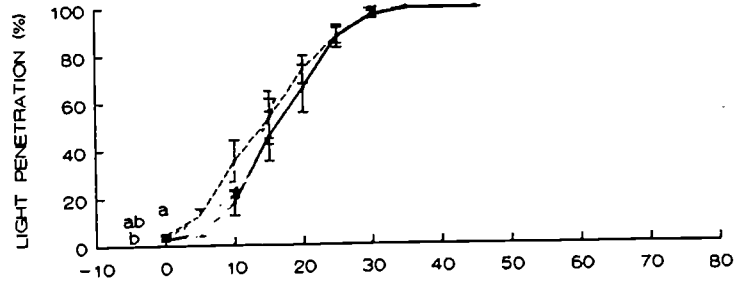
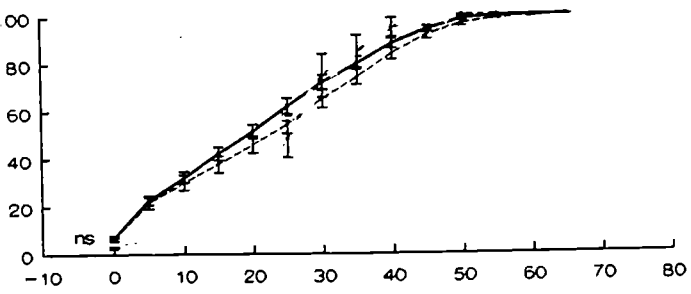
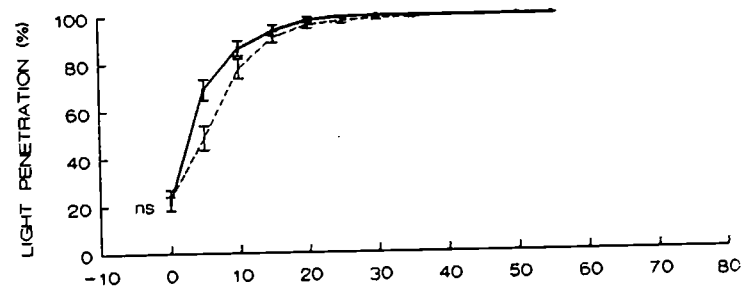
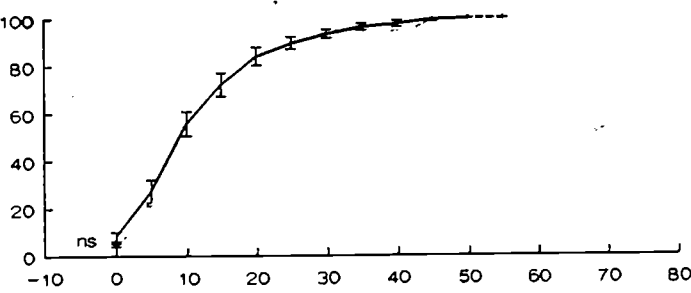
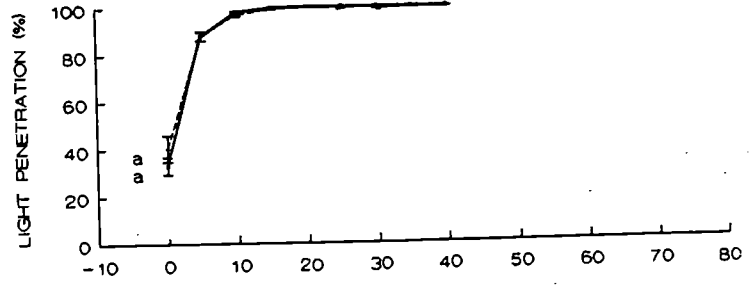
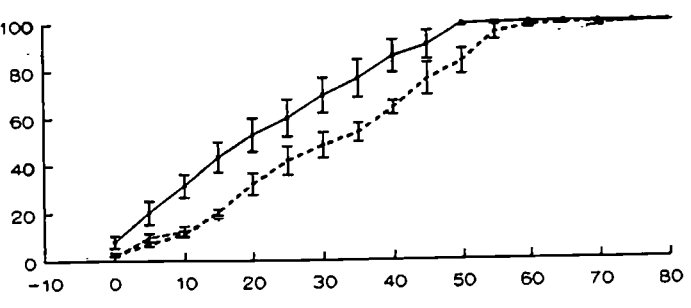
Puccinellia, Lage kwelder in mei



Figuur 6. De hoogte van de vegetatie in juni (cm) is uitgezet tegen de leeftijd van het gebied voor de full enclosure, ganzeenclosure en controle. In deze figuur is tevens de stengellengte van *Festuca r.* op de hoge kwelder en de stengellengte van *Puccinellia m.* op de lage kwelder uitgezet tegen de leeftijd van het gebied.



Figuur 7. In deze figuur is het percentage lichtinval uitgezet tegen de hoogte van de meting (cm) voor de full enclosure en de controle. De lichtinval is weergegeven voor de verschillende leeftijden en hoogte van de kwelder.

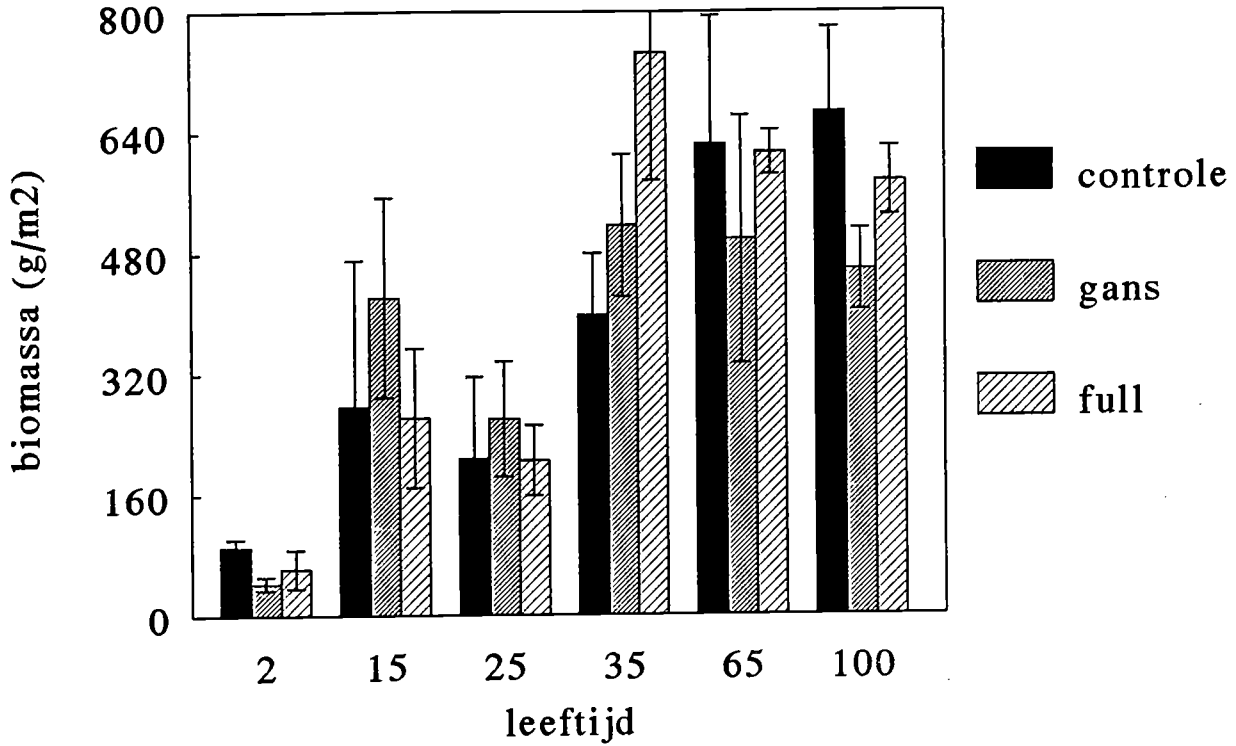


HEIGHT (CM)

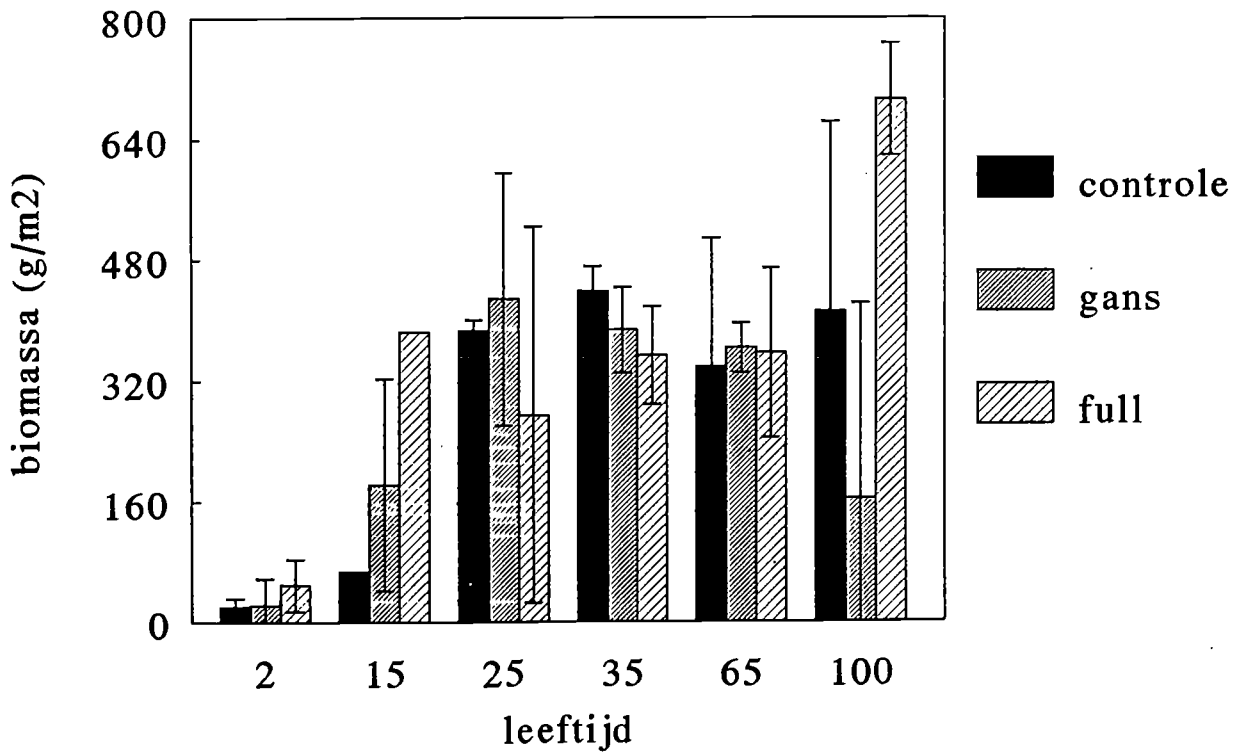
— controle
 - - - full

Figuur 7

Gemiddelde biomassa in juni hoge kwelder

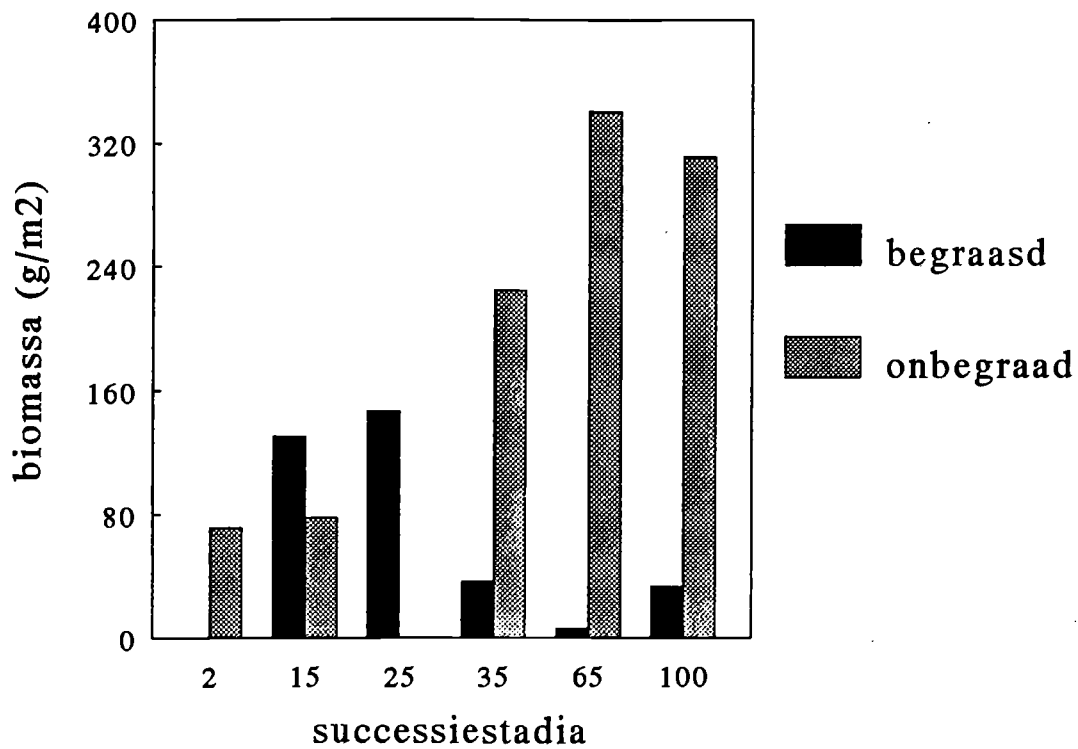


lage kwelder

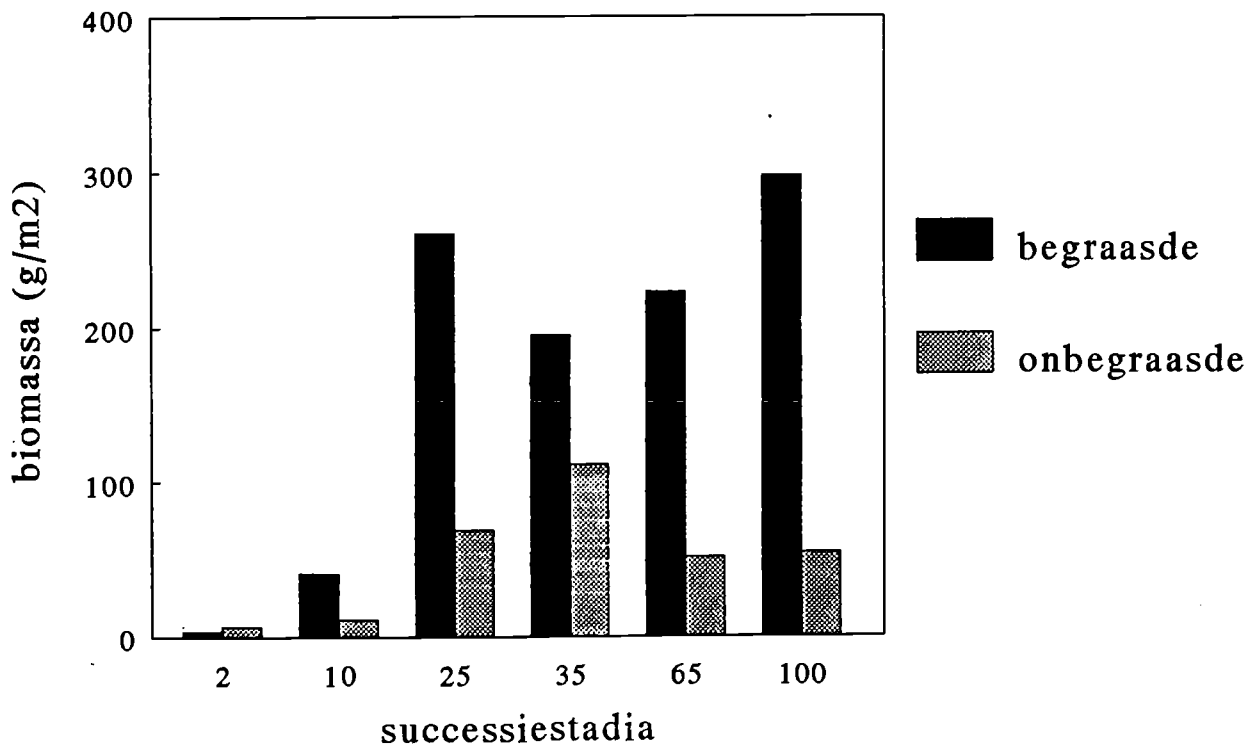


Figuur 8. De biomassa (g/m²) van de spruit op de hoge en lage kwelder is uitgezet tegen de leeftijd van het gebied voor de full exclusure, ganzeexclusure en controle.

Biomassa begraasd t.o.v. onbegraasd Hoge kwelder, Juni, Controle

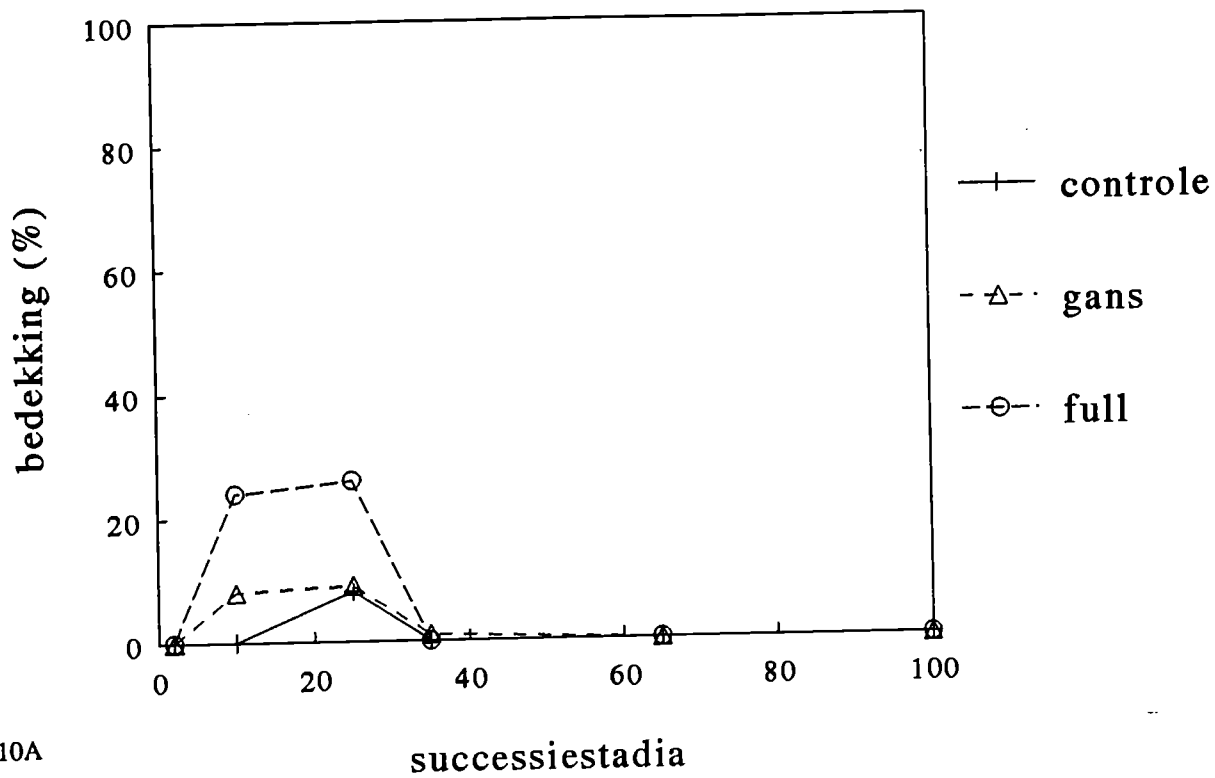


Lage kwelder, Juni, Controle



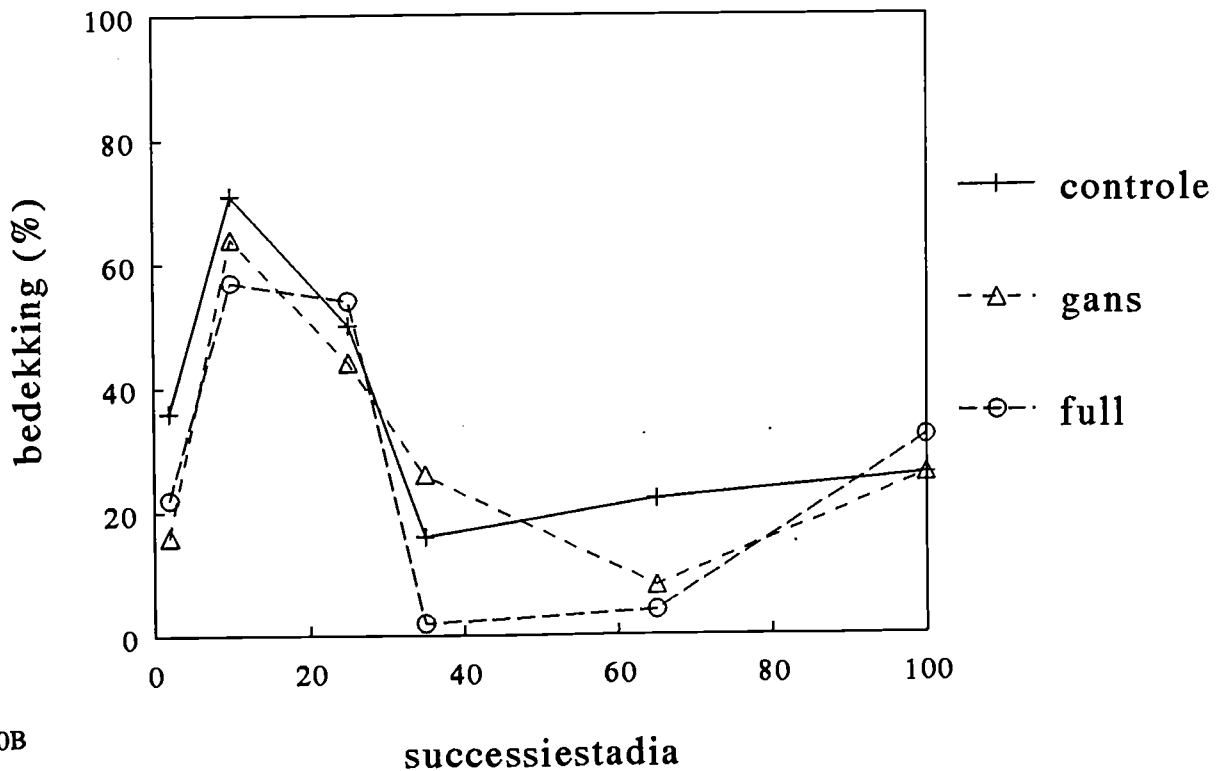
Figuur 9. In deze figuur is de biomassa (g/m²) van de begraasde soorten en onbegraasde soorten in de controle in juni uitgezet tegen de leeftijd van de kwelder.

bedekking *plantago maritima*
lage kwelder, mei



10A

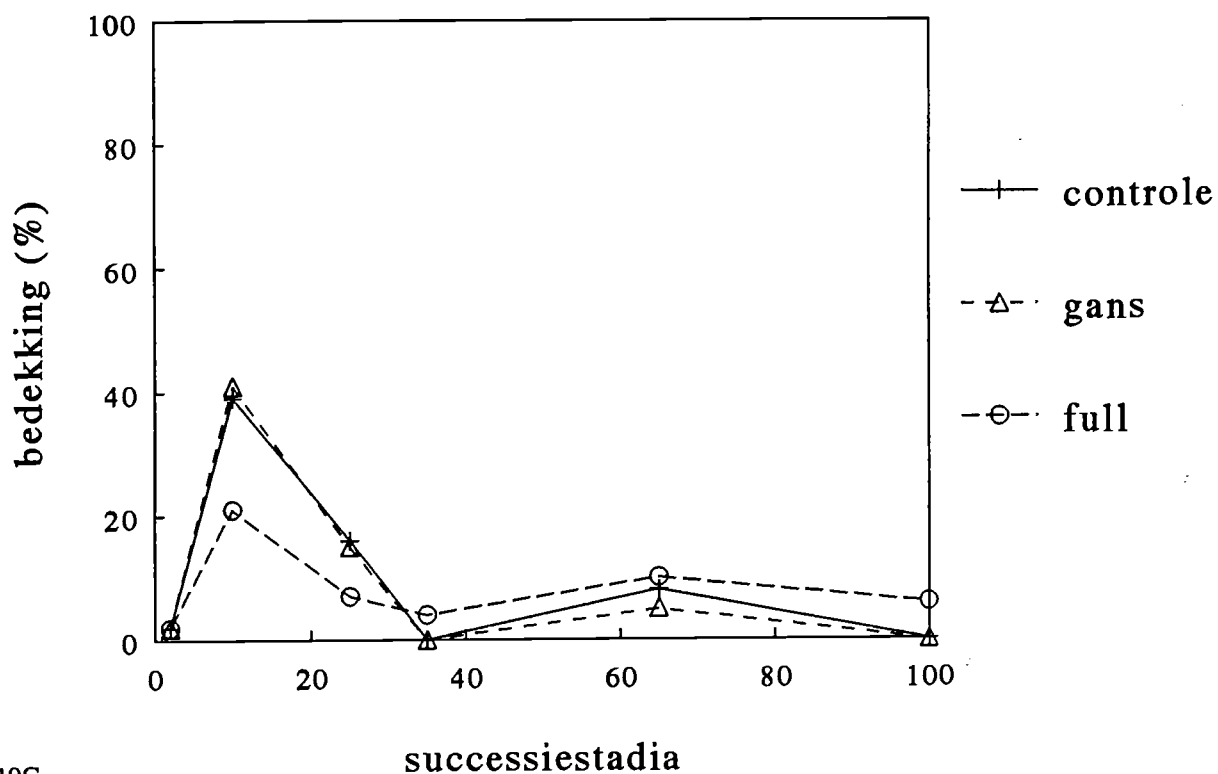
bedekking *festuca rubra*
hoge kwelder, mei



10B

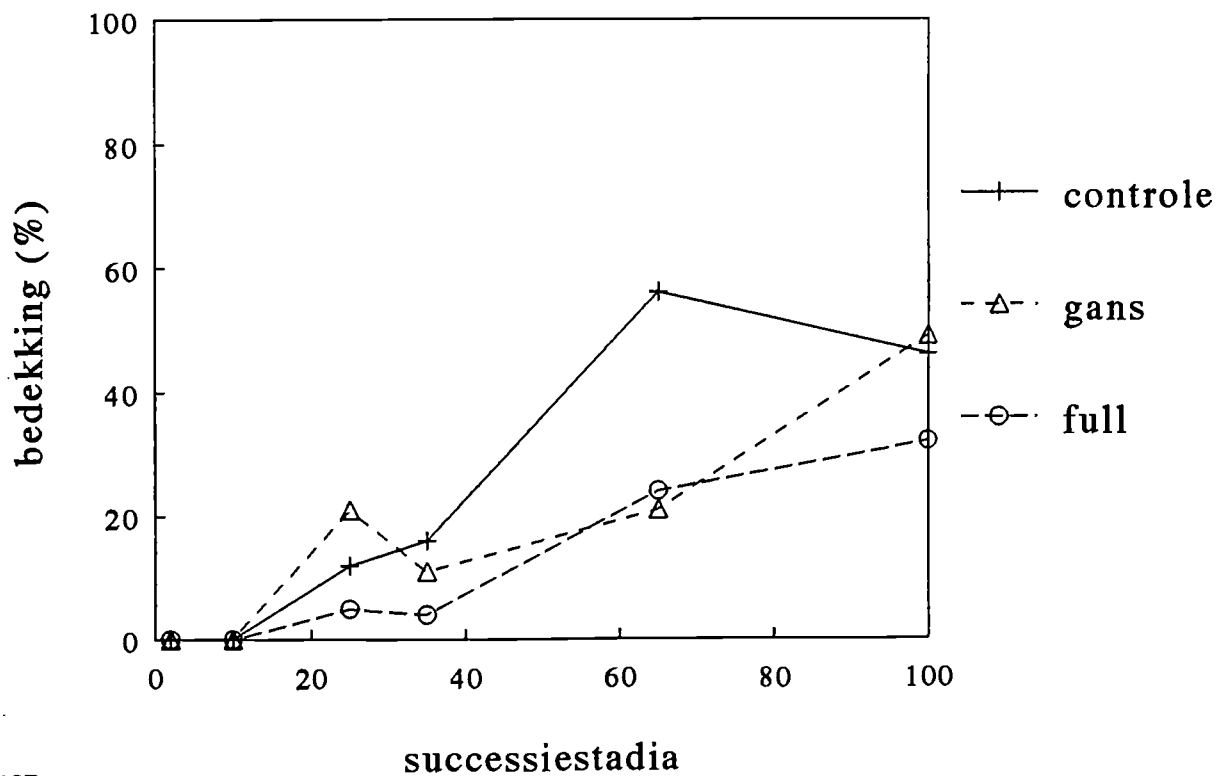
Figuur 10. Het percentage bedekking van *Plantago m.*, *Festuca r.*, *Puccinellia m.*, *Juncus gerardii* en *Elymus a.* zijn uitgezet tegen de leeftijd van het gebied voor de full enclosure, ganzeenclosure en controle.

bedekking puccinellia maritima
lage kwelder, mei



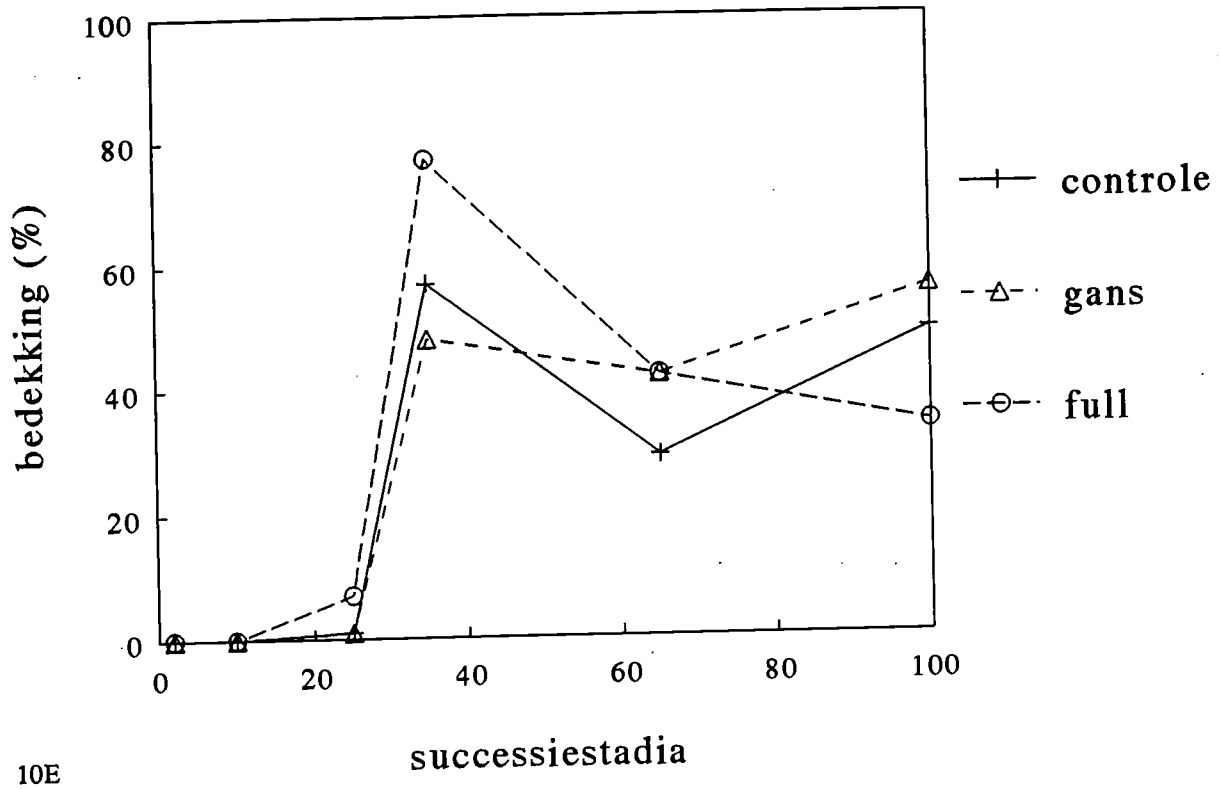
10C

bedekking juncus gerardii
lage kwelder, mei



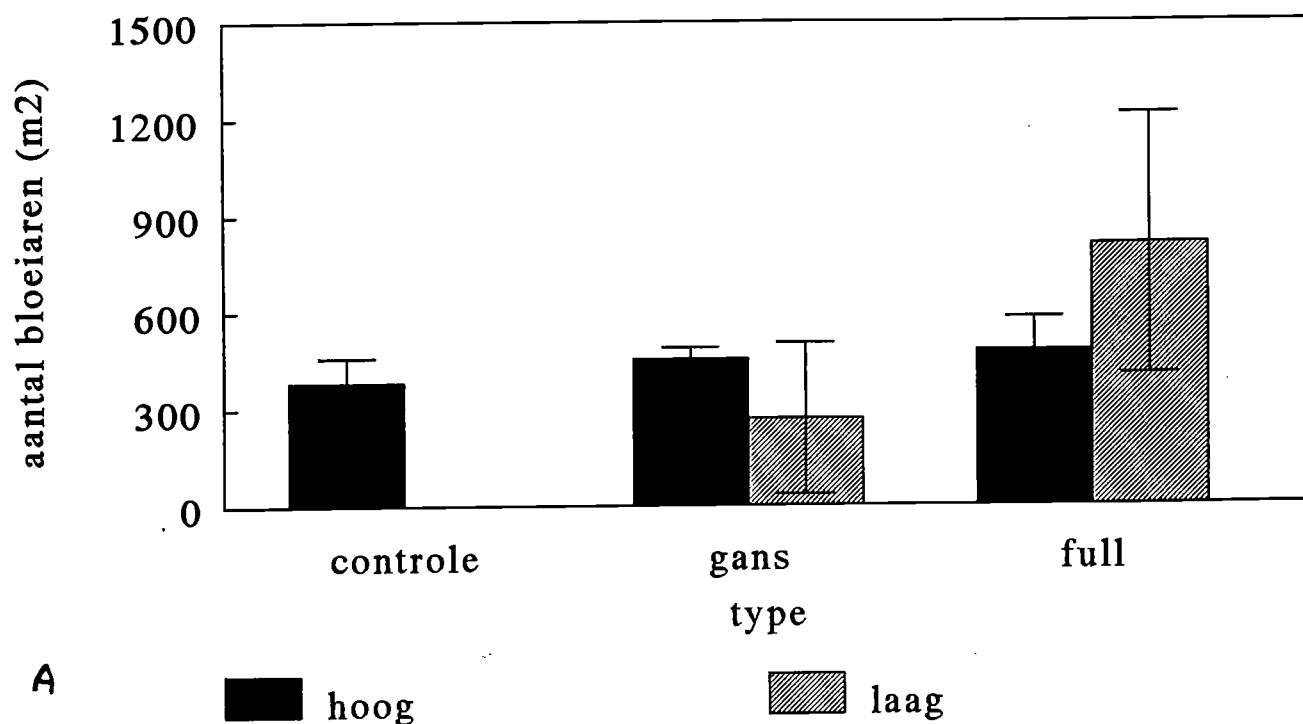
10D

bedekking elymus arthericus
hoge kwelder, mei

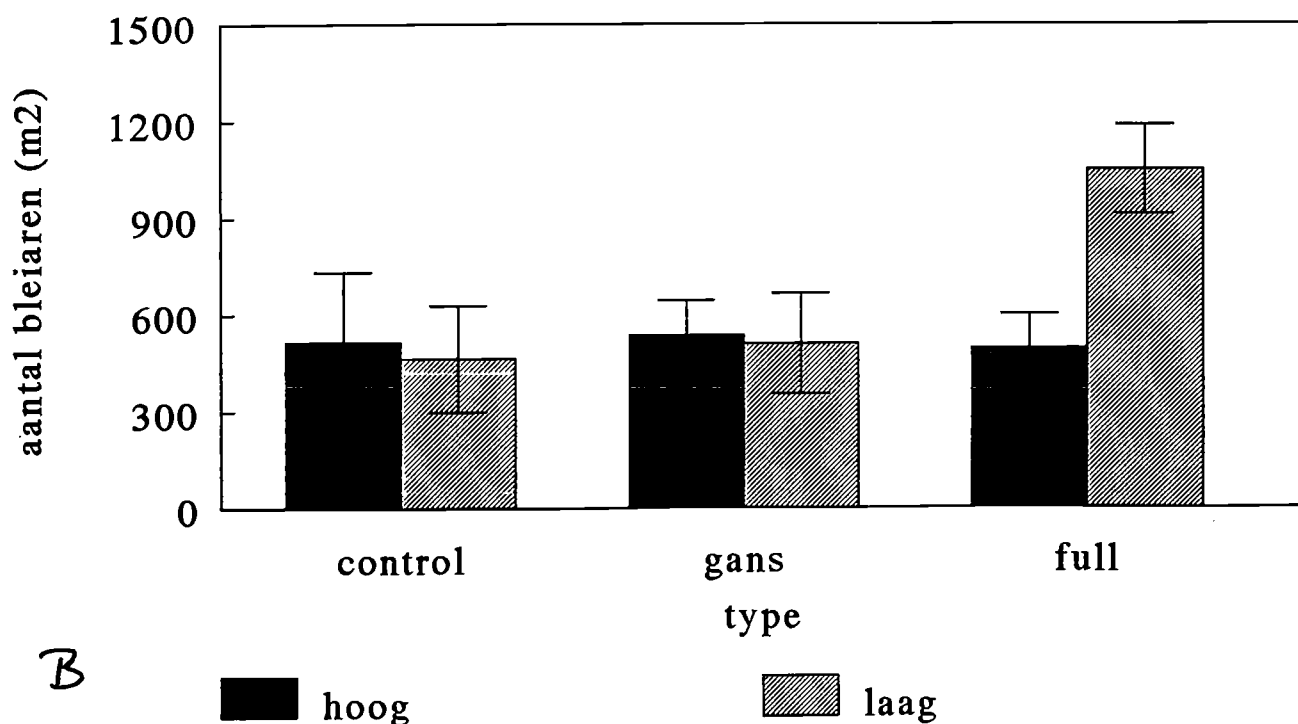


10E

aantal bloeiaren in juni festuca r., 10 jaar



festuca r., 25 jaar



Figuur 11. Het aantal bloeiaren van Festuca r. in juni op de 15 en 25 jaar oude kwelder is uitgezet tegen het type, namelijk controle, ganzeexclusure en full exclusure.

DISCUSSIE

De grazers

Om de vraag te beantwoorden of de grazers invloed hebben op korte termijn vegetatieontwikkeling in deze successiereeks, wordt er eerst in gegaan op de deelvragen: "Waar fourageren de grazers en waarom daar?"

De hazen en konijnen hebben een voorkeur voor de gebieden op de jonge kwelder. Dit komt waarschijnlijk doordat daar de plantensoorten te vinden zijn waar ze op selecteren. De plantensoorten die waren aangevreten in de ganzenexclosure waren volgens figuur 4 *Festuca rubra*, *Puccinellia maritima*, *Spergularia maritima*, *Plantago maritima* en *Juncus gerardii*. Dit komt voor een deel overeen met de gegevens die Snel (1994) in het najaar van 1993 heeft gevonden. Hij concludeerde dat *Festuca rubra* een belangrijke voedselplant is in het najaar. Uit inventarisatie van vraatsporen en keutelanalyses werden *Plantago m.*, *Triglochin m.*, *Aster tripolium* en *Spartina t.* ook als voedselplanten gezien waarop geselecteerd werd door hazen en konijnen. De soort *Spartina townsendii* werd niet aangetroffen in de keutelplotjes van dit onderzoek. *Triglochin m.* is in het onderzoek niet naar voren gekomen als een belangrijke voedselplant. Dit kan komen door verschillende voedselvoorkeuren in elk seizoen. Een andere mogelijkheid is dat deze plant weinig is aangetroffen in de keutelplotjes en daardoor onderschat is. *Triglochin m.* is een plantensoort die in kleine pollen wordt aangetroffen en voornamelijk in de midden kwelder waar voor dit onderzoek geen exclusures werden geplaatst. Een belangrijk verschil is dat in dit onderzoek *Juncus gerardii* veelvuldig aangevreten wordt gevonden. De plantensoorten die aangevreten zijn, worden voornamelijk gevonden in de gebieden die begraaasd worden door de hazen en konijnen. Dit is te zien in figuur 10 (bedekking). Dit zou de keuze van de hazen en konijnen voor de jonge kwelder kunnen verklaren. Een manco is echter dat *Juncus gerardii*, die veelvuldig wordt aangevreten, in alle latere successiestadia wordt aangetroffen. Een reden voor de keuze van deze grazers kan zijn dat er veel soorten in de gebieden van 10 en 25 jaar aanwezig zijn die geprefereerd worden. Dit laatste is te zien in figuur 5. Een andere reden kan zijn dat de kwaliteit van *Juncus gerardii* afneemt in de oudere gebieden; dit kan onderzocht worden. *Juncus gerardii* is meer uniform verdeeld dan *Plantago maritima*. Dit kan een reden zijn dat de topjes van *Juncus gerardii* aangevreten zijn, terwijl *Plantago m.* in pollen te vinden is en daarom meteen de hele plant wordt gegeten. Uit onderzoek van Bhadresa (1987) komt naar voren dat konijnen in graslanden vooral een voorkeur vertonen voor grassen als *Festuca rubra* en *Agrostis tenuis*. Dit komt voor een deel overeen met de uitkomsten uit dit onderzoek, terwijl een grasland een ander systeem is. Hazen hebben eveneens een voorkeur voor grassen. De helft van hun dieet bestaat daar uit (Klein, 1994)

Uit een aantal waarnemingen die zijn gedaan op de jonge kwelder (25 jaar), lijkt het dat de hazen solitair of in kleine groepjes fourageren. Dit komt in overeenstemming

met het onderzoek van Monaghan (1985). Deze heeft gevonden dat hazen niet groepge-
wijs grazen als het voedsel niet uniform is verdeeld over het gebied. Dit is het geval op
de kwelder van Schiermonnikoog, waar de vegetatie een grillig karakter heeft door kleine
en grote hoogteverschillen en overstroming door zout water.

Zoals in veel onderzoeken aangetoond werd de lage kwelder veelvuldig bezocht
door de rotganzen in de jonge gebieden (10, 25 en 35 jaar). Deze gebieden die al jaren
begrasd worden, worden nog steeds in hoge mate bezocht volgens de keutelgegevens. De
soorten die aangevreten zijn in de controle van de lage kwelder zijn *Puccinellia maritima*,
Plantago maritima, *Spergularia maritima* en *Juncus gerardii*. Dit komt overeen met het
onderzoek van Theunisse (1985). In dit artikel staat eveneens vermeld dat *Juncus gerardii*
als voedselplant wordt beschouwd, maar heeft geen belangrijk aandeel in het dieet van de
rotgans. Op de kwelder van Norfolk werden *Puccinellia m.*, *Aster tripolium* en *Triglochin*
m. tot de belangrijkste voedselplanten gerekend (Rawcliff). Dit hoeft niet te betekenen dat
al deze soorten door rotganzen worden gegeten, omdat er ook haze- en konijnekeutels zijn
gevonden in de controlevakken. De voorkeur van de rotganzen voor de gebieden van 10,
25 en 35 kan verklaard worden door de hoge kwaliteit van de plantesoorten waar de
rotgans de voorkeur aan geeft (Prop, 1990). De hoge kwelder werd minder bezocht door
de rotgans. Er zijn twee soorten die in deze gebieden wordt begrasd, namelijk *Festuca*
rubra en *Juncus gerardii*. De begrazingsdruk van de rotgans op hoge kwelder lijkt het
hoogst in de gebieden van 10, 35 en 65 jaar zoals blijkt uit figuur 3. Er zijn geen
vraatsporen gesignaleerd op de kwelder van 65 jaar. Een verklaring kan zijn dat de
keutels zijn aangespoeld, omdat ze wel in de buurt van vloedlijnen werden gevonden. Een
andere reden kan zijn dat deze keutels van de brandgans afkomstig zijn en dus in het
begin van dit onderzoek gevonden zijn. Dit onderzoek vond niet in de gehele periode
plaats dat de brandgans aanwezig was. In maart was de vegetatie voor het grootste
gedeelte nog dood. Er waren veel gaten tussen de vegetatie waar te nemen, wat leek op
begrazing van de brandgans op ondergrondse delen van planten. Dit verschijnsel is ook
gevonden in Canada, waar de sneeuwganzen fourageert op de ondergrondse delen van *Carex*
en *Puccinellia m.* (Jefferies, 1988).

De rotganzen, de hazen en konijnen hebben een voorkeur voor dezelfde gebieden.
Het lijkt dat deze grazers dezelfde soorten begrazen. Waarom deze soorten zo belangrijk
zijn kan komen door hun hoog proteïne gehalte. Uit onderzoek van van der Wal (1994)
blijkt dat de hazen en konijnen minder gebruik maken van de kwelder, zodra de ganzen
de kwelder innemen. Een ander feit wat in dit onderzoek naar voren komt is dat hazen en
konijnen meer grazen in de ganzenexclosure dan in de controle. Dit zou er op kunnen
duiden dat de hazen en konijnen nadeel ondervinden van de aanwezigheid van de ganzen.
Naar dit fenomeen zou meer onderzoek gedaan kunnen worden.

De invloed van de grazer

De invloed op de structuur van de vegetatie werd bepaald door de hoogte van de vegetatie te bepalen en de lichtinval. De hoogte van de vegetatie is in mei verschillend tussen de verschillende type exclosures op de hoge en lage kwelder, vooral in de gebieden die begraasd worden (figuur 6). Dit duidt erop dat begrazing wel degelijk effect heeft op korte termijn wat betreft de structuur van de vegetatie. Ook in de fullexclosure is een dal aanwezig op de hoge kwelder. Dit kan erop wijzen dat de vegetatie nog te lijden heeft onder de begrazing van het vorige jaar en het najaar. De soorten *Festuca rubra* en *Puccinellia maritima* zijn op alle transecten vertegenwoordigd. Volgens de bedekking (figuur 10) is die het hoogst in de jonge gebieden (15 en 25 jaar). De stengellengte van deze soorten is in deze gebieden ongeveer gelijk als de gemiddelde vegetatiehoogte (figuur 6). In de oudere gebieden neemt de vegetatiehoogte enorm toe net als de bedekking van die soorten, waardoor het lijkt dat *Festuca r.* en *Puccinellia m.* het moeten afleggen tegen andere soorten. *Festuca r.* lijkt het af te leggen tegen *Elymus athericus* (figuur 10E) en *Puccinellia* tegen *Juncus gerardii* (figuur 10D). Dit zou kunnen gaan om de competitie om licht.

Er is een verschil in lichtinval in de jonge gebieden tussen de controle en de full exclosure (figuur 7). De controle laat het meeste licht door wat een gevolg kan zijn van begrazing. De full exclosure wordt niet begraasd, wat zich meteen lijkt te vertalen in een verminderde lichtinval door de vegetatie. In het gebied van 35 jaar zijn niet veel keutels gevonden. Dat er toch een verschil is tussen de verschillende types, lijkt te wijten aan de zilvermeeuwen en kleine mantelmeeuwen die in de controle vakken broedden. De vegetatie was in de controle plat, terwijl die in de full rechtop stond. Een gevolg van een verminderde lichtinval in de fullexclosures kan zijn dat de planten die veel kunnen investeren in de stengel het zullen winnen van de planten die een meer horizontale groei vertonen. De fullexclosures in begraasde gebieden kunnen zich dan uiteindelijk ontwikkelen tot gebieden die vergelijkbaar zijn met de transecten van de oude kwelder (65 en 100 jaar). Dus minder soorten en een overheersing van *Elymus athericus* op de hoge kwelder en van *Juncus gerardii* op de lage kwelder. Dat er competitie om licht plaatsvindt tussen soorten is gevonden in Zweden waar *Puccinellia m.* de strijd verliest met *Agrostis stolonifera* als de begrazingsdruk laag is (Pehrsson, 1988).

Op korte termijn lijkt begrazing invloed te hebben op de reproductieve succes van *Festuca rubra* (figuur 11). Op de jonge kwelder zijn er geen of weinig bloeiaren in de controle en de ganzenexclosure en de meeste bloeiaren in de afgesloten exclosure. Dat er invloed is door grazers op het reproductieve succes is gevonden in Zweden (Pehrsson, 1988). Hier werd 17% van de bloemen van verschillende soorten weggevreten. Bazely (1986) vond eveneens dat in de exclosure de planten in bloei stonden, terwijl ze daar buiten werden aangevreten en vertrapt. Tenslotte in een onderzoek naar begrazing door konijnen werd gevonden dat in de exclosure bloemen werden gevormd (Bhadresa, 1987).

In de gebieden die begraasd werden, was geen bloei aanwezig. De enige soorten die overleefden in de begraasde gebieden konden zich vegetatief voortplanten.

Op soortsniveau is er gekeken naar de invloed van de grazers op de biomassa en de bedekking van de verschillende soorten. Zoals blijkt uit de resultaten lijkt er in één seizoen geen verandering op te treden in bedekking en biomassa van de verschillende soorten tussen de verschillende type exclosures in de verschillende leeftijdsgebieden (Figuur 8 en 10). Toch zijn de biomassagegevens interessant als het gaat om de reden waarom de grazers zich beperken tot bepaalde transecten. De gebieden met een hoge biomassa worden door de grazers gemeden. Dit is ook gevonden in Norfolk, waar de rotganzen deze gebieden mijden (Rawcliff). Van de Koppel et al. verklaren dat deze gebieden niet aantrekkelijk zijn voor de grazers doordat de biomassa en de vegetatiehoogte te hoog is. De primaire produktie zou te hoog zijn, zodat deze gebieden niet onder controle te houden zijn door deze grazers. Dit is in tegenspraak met de klassieke theorieën die vermelden dat bij een verhoogde primaire produktie de begrazingsintensiteit zal toenemen. Dit lijkt niet het geval op de kwelder van Schiermonnikoog. Waarom de produktie zo hoog kan zijn komt volgens Bakker (1993) door een ophoping van organisch materiaal wat gebruikt wordt door de vegetatie. De gebieden met een lage biomassa worden door de rotganzen, hazen en konijnen geprefereerd. Dit is ook het geval in Norfolk (Rawcliff). Volgens Prop (1990) preferen rotganzen planten met een hoog proteïne gehalte. In de gebieden met een lage biomassa investeren de planten weinig in de stengel, waardoor er een hoge dichtheid stikstof aanwezig zou kunnen zijn in de bladeren. Op de transecten waar de begrazing het hoogst is, is de biomassa van de soorten die aangevreten zijn gevonden het hoogst. Dit kan eveneens verklaren waarom de grazers kiezen voor deze gebieden.

CONCLUSIE

* De rotganzen, hazen en konijnen beïnvloeden in één seizoen de hoogte van de vegetatie en de lichtinval op de jonge kwelder. De hoogte van de vegetatie wordt laag gehouden en de lichtinval is in de controle hoger dan in de exclusures.

* De grazers hebben een negatieve invloed op de reproductieve succes van *Festuca rubra* op de jonge kwelder (10 en 25 jaar). Er waren significant minder bloeiaren in controle t.o.v. de exclusures.

* De grazers hebben op korte termijn vegetatieontwikkeling geen invloed op de biomassa en de bedekking van de verschillende soorten die in de begraasde gebieden aanwezig zijn.

* De hazen en konijnen grazen significant meer in de ganzeexclusure dan in de controle. Dit kan duiden op competitie om voedsel tussen de haasachtigen en de ganzen.

AANBEVELINGEN

- * Op lange termijn moet er gekeken worden of hazen en konijnen invloed hebben op vegetatieontwikkeling, als begrazing door ganzen wordt uitgesloten.
- * Om te weten of de soorten die aangevreten zijn gevonden werkelijk worden gegeten, is het van belang dat de keutels van hazen, konijnen en ganzen geanalyseerd worden.
- * Of de hazen en konijnen werkelijk hinder ondervinden van de aanwezigheid van ganzen zou onderzocht kunnen worden door observaties op de jonge kwelder. Om te kijken waar ze last van hebben, bijvoorbeeld de hoeveelheid ganzenkeutels, zouden er keutels van ganzen in de ganzenexclosure neergelegd kunnen om te zien of de konijnen die ontwijken.
- * Het is belangrijk dat de soorten die aangevreten worden op de jonge kwelder geanalyseerd worden op de hoeveelheid stikstof aanwezig in de bladeren. Dezelfde methode zou gedaan kunnen worden op de dezelfde soorten die aanwezig zijn in de oudere gebieden om er achter te komen waarom ze deze gebieden niet bezoeken.
- * De gevolgen van het afnemen van het reproductieve succes van *Festuca rubra* moet in kaart worden gebracht. Neemt de bedekking van *Festuca rubra* af in de full exclosures in de begraasde gebieden door competitie om licht?

DANKWOORD

Ik wil Wendela Tarbuck en Iwan van den Burg bedanken voor het meehelpen bouwen van de exclosures. Ik bedank de dieroecologie studenten voor hun hulp en de gezelligheid in de Herdershut. Het meest wil ik René van der wal bedanken voor zijn adviezen, ondersteuning en uiterst positieve begeleiding. Ondanks de zware start in maart heb ik met veel plezier gewerkt aan dit onderzoek.

LITERATUURLIJST

- Bakker, J.P., J. de Leeuw, K.S. Dijkema, P.C. Leendertse, H.H.T. Prins en J. Rozema** (1993), Salt marshes along the coast of the Netherlands, Laboratory of plant ecology, University of Groningen, *Hydrobiologica* 265: 73-95.
- Bazely, D. R. en R. L. Jefferies** (1986), Changes in the composition and standing crop of salt-marsh communities in response to removal of a grazer. *Journal of ecology* 74:693-706.
- Bhadresa,R.** (1987) Rabbit grazing: Studies in grassland community using faecal analysis and exclosures, *Field Studies* 6, 657-684
- Crawley, M.J.** (1990), Rabbit grazing, plant competition and seedling recruitment in acid grassland, *Journal of applied ecology*, 27, 803-820.
- Edwards, P.J. en M.P. Gillman** (1987), Herbivores and plant succession. 295-314, Chapter 14 from *Colonisation, succession and stability*.
- Gray, A. J. en R. Scott** (1977b) The ecology of Morecome bay: VII. The distribution of *Puccinellia maritima*, *Festuca Rubra* and *Agrostis Stolonifera* in the salt marshes. *Journal of applied ecology*,14, 229-241.
- Groot Bruinderink, G.W.T.A.,** (1987), *Wilde ganzen en cultuurgrasland in Nederland*, CABO publikatie, Wageningen 1987
- Jefferies, R.L.** (19), Pattern and process in arctic coastal vegetation in response to foraging by lesser snow geese, *Plant form and vegetation structure*, 281-300.
- Klein,D.R. en C. Bay,** 1994, resource partitioning by mammalian herbivores in the high Arctic, *Oecologia* 97: 439-450
- Koppel, J. van de , J. Huisman, R. van der Wal en H. Olf** (1995), Patterns of herbivory along a gradient of primary productivity: An empirical and theoretical investigation, niet gepubliceerd.
- Krebs, C.J.** (1988), *The message of ecology*. Harper and Row ,New York 195pp

- Madsen, J.** (1989), Spring feeding ecology of brent geese *Branta bernicla*: annual variation o salt marsh food supplies and effects of grazing on growth of vegetation, Danish review of game biology, Vol. 13 Nr. 7
- Monaghan P. en N.B. Metcalfe,** (1985) Group foraging in wild brown hares: effects of resource distribution and social status. *Animal behaviour* 33: 993-999
- McNaughton, S.J.** (19), Grazing lawns: animal in herds, plant form and coevolution, *The American naturalist* 124, 6, 863-883
- Olf, H., J. Huisman en B.F. van Tooren** (1993), Species dynamics and nutrient accumulation during early primarily succession in coastal dunes., Department of Plant biology, University of Groningen, *Journal of ecology*, 81, 693-706
- Owen M.** (1971), The selection of feeding sites by white-fronted geese in winter. *Journal of applied ecology*, 8 : 905-917
- Pehrsson, O.** (1988), Effects of grazing and inundation on pasture quality and seed production in a salt marsh, Sweden, *Vegetatio* 74: 113-124,
- Prop, J. en C. Deerenberg** (1990), Spring staging Brent Geese *Branta bernicla*: feeding constraints and the impact of the diet on accumulation of body reserves., *Oecologia*, 87: 19-28.
- Snel J.** (1994), Dieetkeuze van hazen (*Lepus europaeus* Pallas) en konijnen (*Oryctolagus cuniculu* (L.)) op de Oosterkwelder van Schiermonnikoog: een vergelijking, Doctoraal verslag.
- Teunissen W., B. Spaans en R. Drent** (1985), Breeding success in brent in relation to individual feeding opportunities during spring staging in the wadden sea, *Ardea* 73 :109-119.
- * **Rawcliff** (1994), The use of salt marsh by Brent geese and their effect on plant communities.