

TIEN JAAR BEGRAZING OP DE OOSTERKWELDER VAN SCHIERMONNIKOOG
het verband tussen veranderingen in vegetatie, het terrein-
gebruik door de pinken en de kwaliteit van het gewas

april-oktober 1981

Joan Looijen
Rick Looijen
Hans Zomer

Rijksuniversiteit Groningen
Laboratorium voor
Plantengeecologie
doctoraalverslag
begeleider:
drs. J.P. Bakker

Rijksinstituut voor
Natuurbeheer
Leersum
Werkgroep Begrazing
begeleider:
dr. J.C.P. Thalen

1984

Overneming van gegevens is alleen toegestaan
na toestemming van de begeleiders

Rijksinstituut voor Natuurbeheer
Leersum

TJEN JAAR BEGRAZING OP DE OOSTERKWELDER VAN SCHIERMONNIKOOG
het verband tussen veranderingen in vegetatie, het terrein-
gebruik door de pinken en de kwaliteit van het gewas

april-oktober 1981

Joan Looijen

Rick Looijen

Hans Zomer

Rijksuniversiteit Groningen
Laboratorium voor
Plantenecologie
doctoraalverslag
begeleider:
drs. J.P. Bakker

Rijksinstituut voor
Natuurbeheer
Leersum
Werkgroep Begrazing
begeleider:
dr. D.C.P. Thalen

1984

Overneming van gegevens is alleen toegestaan
na toestemming van de begeleiders

Rijksinstituut voor Natuurbeheer
Leersum

INHOUD	blz.
1. INLEIDING	1
1.1. Inleiding	1
1.2. Beweiding op de Oosterkwelder	3
1.3. Het onderzoek op de Nieuw Beweide Kwelder	4
2. VERANDERINGEN IN DE VEGETATIE	8
2.1. Inleiding	8
2.2. Materiaal en methode	10
2.2.1. Het begrip plaatstrouw	11
2.3. Resultaten	13
2.3.1. Algemeen	13
2.3.2. Veranderingen in het beweide deel	13
2.3.2.1. Vergelijking van de gegeneraliseerde vegetatiekaartjes	13
2.3.2.2. Vergelijking van de gedetailleerde vegetatiekaartjes	18
2.3.3. Veranderingen in het onbeweide deel	23
2.3.3.1. Vergelijking van de gegeneraliseerde vegetatiekaartjes	23
2.3.3.2. Vergelijking van de gedetailleerde vegetatiekaartjes	24
2.4. Diskussie en konklusies	27
3. BEWEIDINGSDRUK	34
3.1. Inleiding	34
3.2. Methode	34
3.3. Resultaten en diskussie	35
4. GRAASKRACHT EN BEGRAZINGSDRUK	38
4.1. Inleiding	38
4.2. Methode	38
4.2.1. De Wiegert-Evans methode	39
4.2.2. De methode van Job en Taylor	42
4.2.3. Konsumptie	45
4.2.4. Materiaal en gevolgde procedure	49
4.2.5. Groei gedurende één maand	53
4.3. Resultaten en diskussie	55
4.3.1. Standing crop schattingen	55
4.3.2. Produktie en konsumptie	59
4.3.3. De relatie produktie - konsumptie	64
4.3.4. De "actual use factor"	65
4.3.5. De graaskracht en de begrazingsdruk	69
4.3.6. Groei gedurende één maand	74
4.3.7. Beweidingsdruk en begrazingsdruk	76

5. BEGRAZINGSFREKWENTIE	78
5.1. Inleiding en vraagstelling	78
5.2. Materiaal en methoden	80
5.3. Resultaten algemeen	82
5.3.1. Begrazingsfrequentie van de typen	82
5.3.1.1. Het toetsen van de gevonden verschillen	84
5.3.2. Begrazingsfrequentie per soort van alle typen tezamen	87
5.3.2.1. Het toetsen van de gevonden verschillen in voorkeur	87
5.3.3. Begrazingsfrequentie van de soorten per type	91
5.3.3.1. Het vaststellen van de voorkeur	91
5.4. Diskussie	93
5.5. Samenvatting	96
6. DE KWALITEIT VAN HET GEWAS	97
6.1. Inleiding en vraagstelling	97
6.2. Materiaal en methoden	103
6.2.1. Het plantenmateriaal	103
6.2.2. Het veldwerk	103
6.2.3. De bepalingen algemeen	103
6.2.3.1. De eiwitbepaling (volgens Deys)	105
6.2.3.2. De bepaling van het celwandgehalte en - van daaruit - de celinhoud	105
6.2.3.3. De verteerbaarheid van de celwanden, volgens de In-vitro-modificatie van van Soest	105
6.2.3.4. De organische stofbepaling	106
6.2.3.5. De verteerbaarheid van de organische stof (Dom)	106
6.3. Resultaten	107
6.3.1. De kwaliteit van de zeven vegetatietypen	107
6.3.1.1. Het celwandgehalte	107
6.3.1.2. Het % onverteerde celwand en de verteerbaarheid van de celwanden	107
6.3.1.3. De verteerbaarheid van de organische stof van elk type	109
6.3.1.4. Het asgehalte	109
6.3.1.5. Het eiwitgehalte	109
6.3.1.6. Het verband tussen de verteerbaarheid en het eiwitgehalte	110
6.3.1.7. Samenvatting kwaliteit van de zeven typen	112
6.3.2. De kwaliteit van de soorten	114
6.3.2.1. Het celwandgehalte	114
6.3.2.2. Het % onverteerde celwanden en de verteerbaarheid van de celwanden	114
6.3.2.3. De verteerbaarheid van de organische stof	116
6.3.2.4. Het eiwitgehalte	116
6.3.2.5. Het verband tussen verteerbaarheid en eiwitgehalte	116
6.3.2.6. Samenvatting kwaliteit van de soorten	118

6.4.	Diskussie	119
6.4.1.	Het eiwitgehalte en de verteerbaarheid	119
6.5.	Samenvatting	126
7.	HET VEGETATIE AANBOD EN DE VOORKEUR VAN DE PINKEN	128
7.1.	Inleiding	128
7.2.	De relatie "begrazingsdruk-begrazingsfrequentie" en de relatie "actual use factor-begrazingsfrequentie"	128
7.3.	De relatie "voorkeur-kwaliteit"	131
7.3.1.	De relatie "voorkeur-kwaliteit" voor de typen	131
7.3.2.	De relatie "voorkeur-kwaliteit" voor de soorten	132
7.3.3.	Voorkeur en kwaliteit	134
7.4.	De relatie "voorkeur-biomassa aanbod"	135
7.5.	Nogmaals voorkeur en aanbod: verjonging contra eiwit?	139
8.	DE VERANDERINGEN IN DE VEGETATIE EN DE DRUK OP DE VEGETATIE	142
8.1.	Een samenvatting van de belangrijkste gegevens	142
8.2.	Het Puccinellia-type	143
8.3.	Het Juncus gerardius-type	143
8.4.	Het Artemisia-type	143
8.5.	Het Elytrigia-type	144
8.6.	Het Juncus maritimus-type	145
8.7.	Het Festuca-type	145
8.8.	Het Armeria-type	146
8.9.	Het Ammophila-type	146
8.10.	Het Lolium-type van de OBK	146
8.11.	Diskussie en een laatste woord over de veebezetting	147
9.	SAMENVATTING	149
	LITERATUUR	155
	BIJLAGEN	

Dankwoord:

"Tien jaar begrazing op de Oosterkwelder van Schiermonnikoog" had niet in deze vorm kunnen verschijnen zonder de medewerking van vele mensen.

In de eerste plaats willen we onze begeleiders bedanken. Jan Bakker voor zijn stimulerende begeleiding en enthousiasme, zowel in het veld als bij het uitwerken.

Samen met Dick Thalen zagen we de karakteristieke patronen op de kwelder voor onze ogen ontstaan. Zijn geweldige stroom ideeën en adviezen hielpen ons in het juiste graaspoor te blijven.

Het onderzoek had niet plaats kunnen vinden zonder de vergunning van Domeinen in de persoon van de heer Nieuwenhuis.

Met Jan de Leeuw hebben we op een plezierige wijze ideeën kunnen uitwisselen. Zijn ervaring, samen met die van Steven de Bie en Sip van Wieren, heeft ons meer inzicht gegeven in de achtergronden van de graaswereld van herbivoren.

Tevens willen we hierbij onze voorgangers/steren bedanken: Gerda Allersma, Jacob Ruyter, Jelle Norder en Rolf Boersma. Hun werk vormde de basis van dit verslag en ze hebben ons in het veld een eind op weg geholpen.

Willem van Hal en Jos de Wiljes willen we bedanken voor hun geweldige medewerking bij het uitvoeren van de soms bepaald niet reukloze proeven in het lab van plantenoecologie.

Sieze Nijdam, Jouke Franke en Jacob Hogendorf stelden de ruimte en materialen in de kas tot onze beschikking.

Dankzij de Vakgroep Natuurbeheer van de LH in Wageningen en in het bijzonder de mensen van het Mali-project was het voor ons mogelijk een deel van de kwaliteits analyses uit te voeren in hun Voedselanalyse laboratorium. Met name Steven de Bie, Albert Heringa, Ich-nas Heitkönig en het personeel van het lab willen we bedanken voor hun geweldige gastvrijheid en hulp.

De heer van der Honing van het IVVO in Lelystad was zo vriendelijk gegevens te verschaffen met betrekking tot de energiebehoefte van een pink.

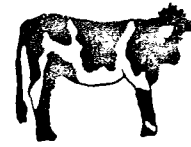
Door de hulp van Klaas van Nierop en Ans Schoorlemmer waren de maandelijkse "scheid-sessies" een stuk aangenamer.

In het kader van het onderzoek brachten we met Jan Bakker een bezoek aan de Groede op Terschelling. Met Yzaak de Vries verruimden we verder onze blik. In zijn gezelschap brachten we een plezierige tijd door op de begraasde kwelders van Skållingen.

Tenslotte gaat onze dank uit naar alle vrienden/innen, die ons op verschillende wijze behulpzaam zijn geweest. In het bijzonder Peter Esselink en Meine van Noordwijk voor hun hulp in het veld en bij de verwerking van de gegevens.



en wij dan ?



1. INLEIDING.

1.1. Inleiding.

In veel half natuurlijke terreinen en natuurreservaten wordt als beheersmaatregel beweiding toegepast. Over het algemeen streeft men daarmee drie doeleinden na, te weten landschappelijke, economische en natuurwetenschappelijke.

Als landschappelijke doelstellingen kunnen worden genoemd:

- a. behoud of herstel van het oorspronkelijke karakter van het terrein; dit houdt onder andere in
- b. behoud en/of bevordering van de zelfregulerende werking van het oekosysteem (Hulsman, 1981),
- c. opbouw en instandhouding van ruimtelijke gradiënten. In terreinen waar, na het wegvallen van de oorspronkelijke vorm van beheer, 'niets doen' als beheersmaatregel wordt ingevoerd, vermindert in veel gevallen de oekologische variatie als gevolg van het wegvallen van een hoeveelheid dynamiek (van Leeuwen, 1966; Bassett, 1980). Beweiding kan, door weer enige dynamiek aan het terrein toe te voegen, de oekologische diversiteit vergroten (Bülow-Olsen, 1980c). Daarmee wordt zowel de soortdiversiteit als de diversiteit van patronen en structuren bedoeld.

Als economische doelstelling geldt het kostenbesparende aspect van beweiding voor zowel de beheersinstantie als de boer. Voor de eerste is beweiden goedkoper dan bijvoorbeeld maaien en afvoeren (Thalen, 1982) en de tweede kan tegen geringe kosten voor pacht en reparatiewerkzaamheden zijn vee relatief goedkoop laten grazen.

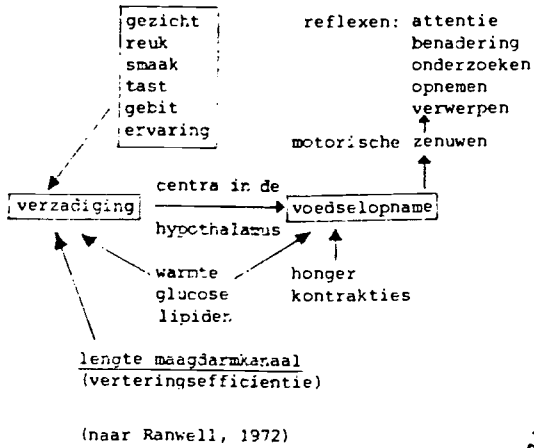
Met natuurwetenschappelijk onderzoek aan beweiding beoogt men:

- a. inzicht te krijgen in de effecten van deze beheersmaatregel op de vegetatie en in de processen die daarbij een rol spelen. Met de aldus verkregen gegevens beoogt men tevens
- b. adviezen te geven met betrekking tot de te voeren vorm van beheer.

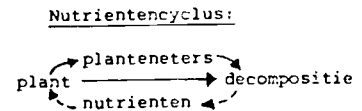
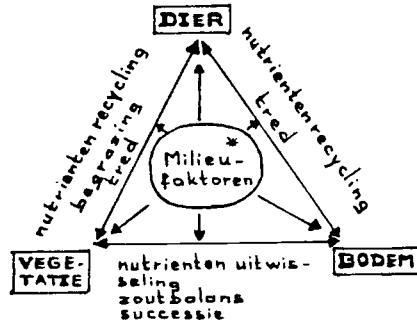
Bij beweiding speelt de driehoeksrelatie plant-dier-bodem een centrale rol. Op deze verhouding grijpen andere (milieu)faktoren in. In figuur 1 is dit schematisch met behulp van pijlen weergegeven; bij de afzonderlijke componenten staan de belangrijkste parameters vermeld, die de onderlinge relaties beïnvloeden.

Het beweidingsonderzoek nu richt zich voornamelijk op de plant-dier relaties, met sterk de nadruk op de vegetatiekundige aspecten daarvan (Duffey, 1974; Ranwell, 1972). Dit geldt ook voor het onderzoek op de Oosterkwelder van Schiermonnikoog.

fig. 1.1 De Relatie Dier, Vegetatie en Bodem



- soort dier :
- . graasgewoonten (generalist/specialist)
 - . individuele eigenschappen (reuk-, smaak-, gezicht- en tastvermogen)
 - . ervaring
 - . verteringsefficiëntie (verteringssnelheid/doorstromingsnelheid)
- afstand tot de drinkplaats
- dichtheid van de kudde/groep
- aanwezigheid van een rangorde
- onderlinge sociale relaties
- gesteldheid (leeftijd, gezondheid, groei, drachtig, zogend)



- aanbod en beschikbaarheid van de soorten
- verscheidenheid/soortenrijkdom
- chemische samenstelling (zie tabel 6.1)
- fysische eigenschappen
 - . groeistadium/ouderdom
 - . doordringbaarheid
 - . smakelijkheid (harigheid, enz.)
 - . secundaire plantstoffen
- Strategie
 - . overlevingskansen
 - . kiemings- en vestigingsmogelijkheden

* Kwelder-milieu factoren:

- invloed van getijden
 - . fotosynthese
 - . effect zoutwater
 - . mechanisch effect
 - . verspreiding van zaden
- temperatuur
- licht/straling
- bemesting

- fysische factoren:
 - .grote porien
 - .aeratie
 - .temperatuur
 - .grondwater(stand en -beweging)
- chemische factoren:
 - .organische stof .stikstofgehalte
 - .watergehalte .kaliumgehalte
 - .zoutgehalte .fosfor
 - .ijzergehalte
- biologische factoren:
 - .macro-organismen (krabben/wormen)
 - .micro-organismen (fungi/bacterien)

1.2. Beweiding op de Oosterkwelder.

Oorspronkelijk werd de gehele Oosterkwelder op Schiermonnikoog beweid met koeien. In 1958 werd om veterinaire reden besloten de beweiding voortaan te beperken tot het kweldergedeelte tussen de eerste slenk en de dijk: de Oud Beweide Kwelder (OBK, zie figuur 2).

Als gevolg van droge zomers en het grote aantal koeien (80-120 in de eerste jaren na 1958) kon dit stuk echter nauwelijks voldoende voer produceren. Door op gedeelte ervan kunstmest te strooien hadden de boeren al geprobeerd de opbrengst te verhogen. Daarmee werd echter een belangrijke hoeveelheid uitwendige dynamiek aan het terrein toegevoegd, min of meer in strijd met de oekologische doelstellingen van het beheer. De discussie hieromtrent tussen boeren en natuurbeschermers is nog steeds gaande.

In 1972 werd op verzoek van de boeren een tweede kweldergedeelte in (her)beweiding genomen. Dit betrof het stuk tussen de eerste en de tweede slenk en het fietspad: de Nieuw Beweide Kwelder (NBK, zie figuur 2). Later, in 1973, werd daar nog een derde stuk, ten noorden van het fietspad, aan toegevoegd: het Pietersmastuk (zie figuur 2). Het totaal oppervlakte beweid gebied, inclusief 9 hectare Binnendijks, was daarmee gekomen op ca. 100 hectare. De veedichtheid hierop is de laatste 10 jaar ongeveer 1,6 pink (jonge koe) per hectare geweest.

De effecten van het beheer op de vegetatie worden onderzocht door herhalingskarteringen uit te voeren. Daarnaast geven de opnames van Permanente Quadraten (PQ's) meer gedetailleerde informatie over veranderingen in soortssamenstelling, bedekking, hoogte, groeivormen en stapeling van dood materiaal. Combinaties van beweid/niet-beweid en maaien/niet-maaien maken het mogelijk het effect van verschillende beheersmaatregelen te vergelijken.

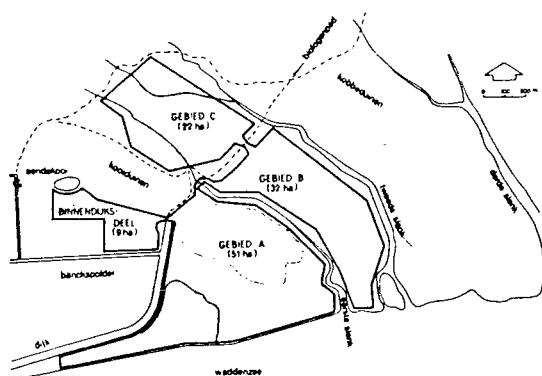


fig 2 : Overzicht van de verschillende in beweiding zijnde kweldergedeelten.
 A = Oud Beweide Kwelder (OBK)
 B = Nieuw Beweide Kwelder (NBK)
 C = Pietersmastuk

1.3. Het onderzoek op de Nieuw Beweide Kwelder.

Van de NBK met een totaal oppervlakte van 32 hectare is in 1971 een vegetatiekaart gemaakt om de uitgangssituatie - dat wil zeggen de situatie voordat, na 13 jaar niet-beweiding, met de herbeweiding werd begonnen - vast te leggen (van der Duim, 1973 en Prins, 1974). In 1976 werd na vijf jaar herbeweiding een eerste herhalingskartering uitgevoerd (Norder en Ruyter, 1977). Er bleken zich sterke veranderingen voorgedaan te hebben:

- de verruiging van de kwelder (uitbreiding van *Elytrigia* spp.), welke was opgetreden na het uit beweiding nemen, was teruggedrongen,
- als gevolg van de begrazing vond er een toename plaats van het aantal soorten per oppervlakte,
- het patroon van de onderscheiden vegetatietypen was fijnkorreliger geworden,
- er was een teruggang in de successie opgetreden: zoutminnende soorten breidden zich uit. Dit zou het gevolg kunnen zijn van het wegvallen van de konkurrentie van zoutmijdende soorten (met name *Festuca rubra*) of van het zouter worden van de bodem. Dit laatste zou het gevolg kunnen zijn van een sterkere verdamping door de kortere vegetatie, in samenhang met verdichting van de bodem (Bakker & Ruyter, 1981).

In 1981 werd een tweede herhalingskartering van de NBK uitgevoerd. De resultaten daarvan zullen in hoofdstuk 2 van dit verslag besproken worden. Een vergelijking van de gemaakte vegetatiekaart met de in 1971 respectievelijk 1976 gemaakt kaarten laat zien of en in hoeverre de bovengenoemde trends zich voortgezet hebben.

Om een optimaal beheer, beantwoordend aan de doelstellingen, mogelijk te maken, is het naast bestudering van de effecten van dat beheer op de vegetatie noodzakelijk inzicht te krijgen in de processen, die zich achter die effecten schuilhouden. Dit kan mede noodzakelijk zijn om het beheer eventueel bij te kunnen sturen.

Zo kan het zijn, dat het voor de boeren in ekonomies opzicht voordelig is om zoveel mogelijk vee in te zetten. Als dat echter zou leiden tot nivelleringen in het landschap - geringere oekologische diversiteit - dan is het vanuit natuurbeheersoogpunt gezien juist "voordeliger" om minder vee rond te laten lopen. En indien er zelfs sprake zou zijn van overbegrazing, zou dat ook voor de boeren op de lange termijn nadelig zijn.

Om hierin inzicht te krijgen is het nodig aan de ene kant de draagkracht ("carrying capacity") van het terrein te kennen en aan de

andere kant de begrazingsdruk ("grazing pressure").

De draagkracht van een terrein kan worden omschreven als 'het maximaal aantal dieren, dat elk jaar gedurende een gegeven aantal dagen een gegeven oppervlakte kan bezetten, zonder een neerwaardse trend in de gewasproductie tot gevolg te hebben' (Stoddart et al., 1955).

We zouden dit ook het (maximale) potentiële aantal dieren kunnen noemen. De begrazingsdruk aan de andere kant is het werkelijk aantal dieren, dat hetzelfde oppervlakte gedurende hetzelfde aantal dagen begraasd.

In principe kunnen we van een evenwicht tussen de vegetatie en de herbivore dieren spreken, als het werkelijk aantal dieren overeenkomt met het potentiële aantal. Indien het werkelijk aantal dieren het potentiële aantal overschrijdt, spreken we van overbegrazing. In een natuurlijk systeem zal er ook geen sprake van een evenwicht zijn, als het werkelijk aantal herbivoren geringer is dan het potentiële aantal (onderbegrazing). Op het "gedrag" van de vegetatie en de herbivore populatie - in populatiedynamische zin - gaan we hier niet verder in.

Het is goed om in het effect van een bepaalde begrazingsdruk op de vegetatie onderscheid te maken in de afzonderlijke effecten van betreding en begrazing (bemesting laten we, hoewel zeker ook van belang, in dit verslag achterwege).

Het aspect betreding zullen we in dit verslag vervatten in de term beweidingsdruk en deze omschrijven als het aantal dieren, dat een gegeven oppervlakte gedurende een gegeven aantal dagen bezet (betreedt).

Om verwarring te vermijden willen we er, ten overvloede wellicht, op wijzen, dat we begrazingsdruk aldus verbinden aan het aspect begrazing en beweidingsdruk aan het aspect betreding. (Het Engelse "grazing pressure" omvat in feite beide Nederlandse termen).

Er bestaat een goede relatie tussen het aantal uren, dat door koeien (pinken) in een bepaalde vegetatie wordt doorgebracht, en het aantal mestplakken, dat daarin door hen wordt neergelegd. De beweidingsdruk is daarmee eenvoudig meetbaar door het aantal mestplakken per oppervlakte per tijdseenheid te tellen (Allersma, 1977).

De beweidingsdruk per vegetatietype werd tevens gemeten in de jaren 1977-1980 en bleek in de loop der jaren konstant en even groot als in de jaren 1974-1976 te zijn (Allersma, ongepubliceerd).

In 1981 werd daarom volstaan met telling van een klein aantal mestvakken (uitgezette vakken van 20 x 20 meter, waarin het aantal mestplakken geteld wordt) per vegetatietype. De resultaten daarvan zullen we bespreken in hoofdstuk 3 en deze daarin vergelijken met de tellingen van 1977-1980.

De vraag doet zich vervolgens voor of de pinken in die vegetatietypen, die ze veel resp. weinig bezoeken, ook veel resp. weinig grazen. Er is weliswaar een onderscheid mogelijk tussen graasplakken en andere typen plakken en we zouden daarmee in principe een aparte graastijd uit kunnen rekenen (zie Allersma, 1977), ware het niet, dat daar twee bezwaren aan kleven: ten eerste is het onderscheid tussen de typen mestplakken vaag en onbetrouwbaar, en ten tweede weten we met de graastijd nog niet hoeveél materiaal er weggegraasd wordt. Om dit te weten te komen zullen we direkt de hoeveelheid gekonsumeerde biomassa per tijdseenheid moeten meten. Als tevens bekend is wat de (energie)behoefte van een pink is - en deze kunnen we uitrekenen - dan kunnen we, door de totale hoeveelheid gekonsumeerde biomassa te delen door de behoefte per pink, een redelijke schatting maken van het aantal pinken, dat voor die konsumptie verantwoordelijk is. Daarmee hebben we de gewenste begrazingsdruk.

Analoog aan de draagkracht kunnen we de graaskracht van een terrein ("grazing capacity") omschrijven als 'het maximaal aantal dieren, dat elk jaar gedurende een gegeven aantal dagen een gegeven oppervlakte kan begrazen, zonder een neerwaardse trend in de gewasproductie tot gevolg te hebben (Stoddart et al., 1955).

De moeilijkheid is, dat we deze niet in één seizoen kunnen meten. Van Gils en Zonneveld (1981) geven echter een formule, die het mogelijk maakt toch een schatting van de graaskracht te maken:

$$G = F \times U^{-1} \times p, \text{ waarin}$$

G = de graaskracht in stuks vee per oppervlakte per tijdseenheid,
 F = de "forage growth", de bovengrondse netto primaire produktie, in gewicht per oppervlakte per tijdseenheid,
 U = de behoefte van het vee in gewicht per dier per tijdseenheid, en
 p = de "proper use factor", de maximale hoeveelheid F die elk jaar begraasd kan worden, zonder een neerwaardse trend in de (totale) gewasproductie tot gevolg te hebben, in decimalen (0-1).

Voor grassen wordt een proper use factor van 0,5 gebruikt (Pratt & Gwynne, 1977 ; Houerou & Hoste, 1977 ; van Gils & Zonneveld, 1981). De energiebehoefte kunnen we uitrekenen en de gewasproductie F werd in dit onderzoek gemeten.

Zowel de produktie- als de konsumptiemetingen werden gedaan in de belangrijkste onderscheiden vegetatietypen (zie hoofdstuk 2) van de NBK, alsmede in het met kunstmest behandelde en door Lolium perenne (Engels raaigras) gedomineerde Lolium-type van de OBK. Dit laatste om

de invloed van kunstmest op zowel produktie als konsumptie te meten. In hoofdstuk 4 zullen deze metingen bespreken, alsmede de met behulp daarvan geschatte graaskracht en begrazingsdruk.

Uit het onderzoek van Allersma (1977) bleek, dat de pinken voorkeur hadden voor bepaalde vegetatietypes. Deze voorkeur zal tevens uit verschillen in begrazingsdruk kunnen blijken. Daarnaast werd geprobeerd voorkeur te meten met behulp van merktransekten: lijnen van gemerkte planten, die periodiek op begrazing gecontroleerd werden. Hiermee werd de begrazingsfrequentie gemeten van vegetatietypes en soorten binnen die types. Dit zal worden besproken in hoofdstuk 5.

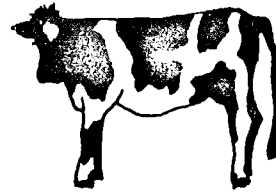
Als pinken een bepaalde voorkeur hebben voor het ene vegetatietype boven het andere, doet zich de vraag voor waarom ze die voorkeur hebben. In het algemeen zal een dier proberen in zo kort mogelijke tijd zoveel mogelijk voedsel op te nemen (MacArthur and Pianka, 1966). Bij veel moet gedacht worden aan veel in kwantitatief opzicht (energie), en in kwalitatief opzicht (nutriënten).

Hoewel wat herbivoren betreft niet zozeer de foerageertijd als wel de fermentatietijd (-snelheid) in de pens beperkend is, mogen we toch wel aannemen, dat de pinken hetzij op energie-inhoud en hoeveelheid selecteren, hetzij op de "kwaliteit" van het voedsel.

Een kwalitatieve analyse van het plantenmateriaal kan aanwijzingen geven wat betreft de vraag naar het verband tussen de voorkeur van de pinken en de kwaliteit van de versillende vegetatietypes. Dit zullen we bespreken in hoofdstuk 6.

In hoofdstuk 7 zullen we proberen de verschillende voorkeursmetingen aan elkaar te relateren en vervolgens de relaties met aan de ene kant het energie-aanbod (droge stof-aanbod) en aan de andere kant de kwaliteit behandelen.

In hoofdstuk 8 ten slotte zullen we proberen de verbanden te leggen tussen de veranderingen in de vegetatie en de druk op de vegetatie. We zullen daarbij tevens ingaan op de verwachtingen, die de uitvoerders van het beheer kunnen hebben bij voortzetting van de huidige vorm van beheer. We zullen trachten aan te geven of, gegeven de huidige veebezetting, de vegetatie zich ontwikkelt in een richting, die overeenkomt met de doelstellingen van het beheer: tegengaan van de verruiging van de kwelder; scheppen van diversiteit van soorten, patronen en structuren; en tevens het kreëren en/of in stand houden van geschikte habitats voor een aantal weidevogels.



2 De veranderingen in de vegetatie.

2.1 Inleiding.

Verandering van beheer in een (natuur)terrein leidt vaak tot een afname in diversiteit (van Leeuwen, 1966).

Op de Oosterkwelder op Schiermonnikoog uitte zich dat als een verruiging van de vegetatie na stopzetting van beweiding door pinken. Met name Elytrigia spp.⁺ en Juncus maritimus breidden zich sterk uit.

Een verzoek van de boeren aldaar tot hernieuwde beweiding werd dan ook ingewilligd en in 1972 werd het terrein tussen eerste en tweede slenk, het fietspad en het wad opnieuw in beweiding genomen.

De gevolgen van beweiding kunnen zijn:

- het creëren van open, verstoorde plekken in de vegetatie.

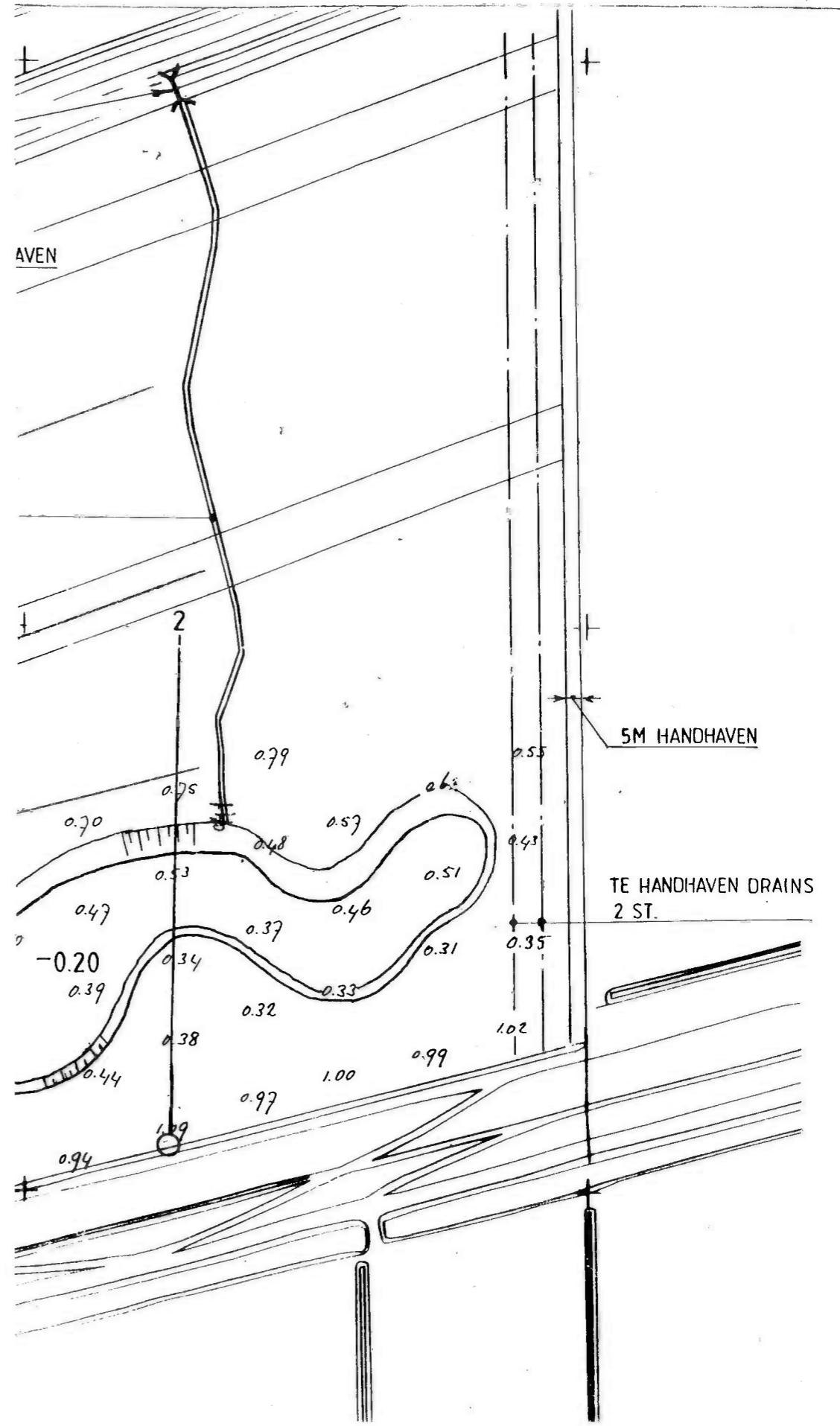
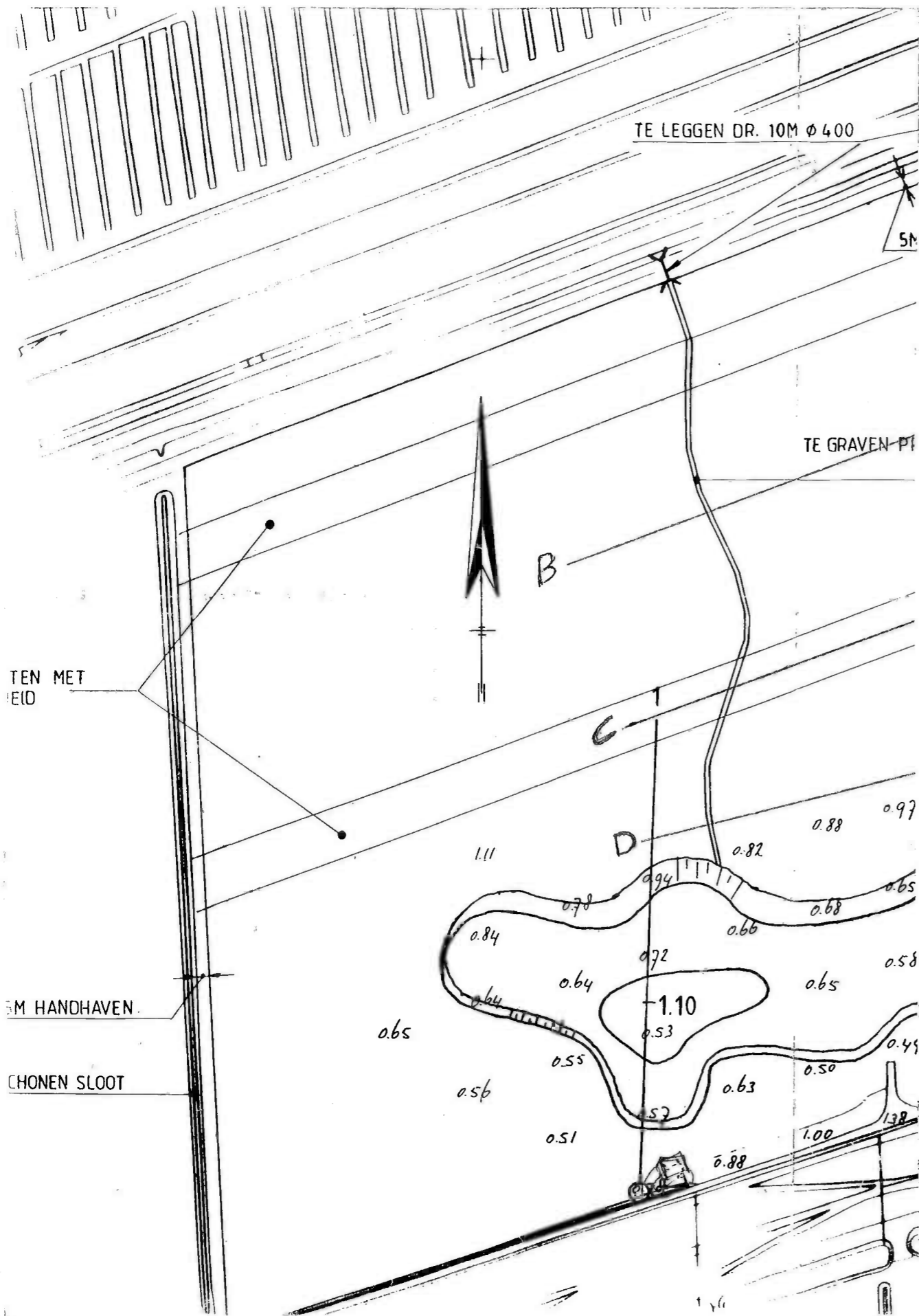
Pionierssoorten kunnen zich dan handhaven, hetgeen een grotere variatie van de flora inhoudt. In een kortere meer open vegetatie hebben een groot aantal soorten een grotere kans op kieming (Brands & Hoekstra, 1980).

- de hoeveelheid dood materiaal op de bodem is door begrazing minder. Veel strooisel beschermt de bodem tegen uitdroging (Kelting, 1954), stimuleert de vorming van monocultures en zou in staat zijn de start van het groeiseizoen uit te stellen door lagere temperaturen onder de strooisellag (Weaver & Roland, 1952).
- een veranderde dichtheid, penetrati weerstand en watergehalte van de bodem. Deze correleren sterk met de mate van betreding (Crawford & Liddle, 1977).
- een herverdeling van mineralen, omdat plaats van begrazen en defeaceren veelal verschillen.
- de verspreidingsmogelijkheden van zaden worden zowel via interne als externe weg vergroot (Ellison, 1960, Bülow-Olsen, 1980).
- het ontstaan van een veelheid aan gradienten bij een voldoende extensieve beweiding (in bijvoorbeeld betreding, begrazing, bemesting, hoeveelheid dood materiaal, stand-ing crop) als gevolg van verschillen in kwaliteit en bereikbaarheid van het voedsel. Dit wordt meestal beschouwd als één van de voorwaarden om tot een grotere diversiteit te komen.

Onderzoekingen van het gevolg van beweiding op de vegetatie behelzen vaak niet meer dan een vergelijking tussen een begraasd deel en een onbegraasd deel van het onderzoeksterrein op een bepaald tijdstip (Kelting, 1954, Pitt & Heady, 1979, Beeftink, 1965).

Lange termijn onderzoek naar de ontwikkeling van de vegetatie is één van de voorwaarden om tot een beter inzicht en eventuele voorspelling van successie te komen. Pas dan kan het een bruikbaar gereedschap in de handen van natuurbeheersinstanties worden.

⁺Elytrigia pungens en E. xobtusiuscula komen naast en doorelkaar voor op de Oosterkwelder. Aangezien ze vegetatief niet onderscheiden kunnen worden, worden ze hier verder aangeduid als Elytrigia spp.



Langlopendsuccessieonderzoek is zeldzaam. Successie wordt meestal als hypothese afgeleid uit observaties van zonering in een landschap op een bepaald tijdstip. Absolute voorwaarde hiervoor is echter de veronderstelling, dat deze ruimtelijke zonering op hetzelfde tijdstip, homoloog is met temporele successen van vegetatietypen op dezelfde plaats (Gleason in Drury & Nisbet, 1973).

De beste methode voor onderzoek naar successie is een combinatie van herhalingskarteringen en informatie uit permanente quadraten (Londo, 1974).

Het doel van het vegetatiekundige deel van dit onderzoek is inzicht te krijgen in de veranderingen die optreden in de vegetatie na herintroduceren van beweiding in vergelijking met de voortgaande ontwikkeling in vegetatie in een onbeweid gebleven kwelder. Onderdeel van deze vraagstelling is trachten een maat te vinden voor de mate waarin een vegetatietype gebonden is aan een bepaalde plaats. Een dergelijke maat zou dan voorspellingen bij voortzetting van het gevoerde beheer mogelijk kunnen maken.





2.2 Materiaal en methode.

Het onderzoeksterrein, ongeveer 34 ha groot, maakt deel uit van de Oosterkwelder op Schiermonnikoog. Het wordt begrensd door de eerste en tweede slenk, het fietspad en het wad.

Het ongeveer 24.5 ha grote beweide deel maakt onderdeel uit van en staat in open verbinding met het totaal beweide oppervlak van de Oosterkwelder van ongeveer 100 ha. In 1981 weidden hier ongeveer 160 pinken.

De resterende 10 ha blijven onbeweid en maken een vergelijking in de ontwikkeling van de vegetatie mogelijk, tussen herintroduceren van beweiding na 14 jaar en blijvend niets doen.

In 1971 is voor het onderzoeksterrein een vegetatietypologie ontworpen op basis waarvan het onderzoeksterrein werd gekarteerd om de uitgangssituatie vast te leggen (van de Duim, 1973, Prins, 1974). Deze typologie is in 1976 aangepast en uitgebreid (Norder & Ruyter, 1977) en in 1981 uitgebreid, maar verder ongewijzigd overgenomen, nadat in juni een 100-tal opnames tezamen met de karteerders van 1976 zijn gemaakt, om de typologie te verifiëren.

Gekarteerd werd op een schaal van 1:250 op dezelfde wijze waarop dat in 1976 is gebeurd. In het terrein is een raster van 50 bij 50 m aangebracht met behulp van paaltjes. Er werd per blok gekarteerd door op twee tegenoverliggende zijden van het vierkant touwen van 50 m, met om de meter een merkje, te spannen. Een derde gemerkt touw schoof iedere keer 5 m op.

De op deze wijze tot stand gekomen veldkaartjes werden fotografisch verkleind tot een schaal 1:1000.

Vergelijking van de aldus verkregen vegetatiekaarten geschiedde door twee vegetatiekaarten en een systematisch puntenraster van $\frac{1}{2}$ cm over elkaar heen te leggen. Van ieder punt werd dan genoteerd welk vegetatiecoenon het in 1981 en in 1976 was. Vervolgens werd van ieder punt uit de tabellen, die op deze manier zijn vervaadigd, het vegetatiecoenon van 1971 genoteerd.

Voor de verwerking van deze gegevens, werden de gebruikte typologieën omgezet in een in 1980 ontworpen typologie, algemeen geldend voor het gehele onderzoeksterrein op de Oosterkwelde (ongeveer 110 ha) en delen van de Groede, Terschelling en tevens syntaxonomisch gekarakteriseerd (Boersma, 1982).

Sterk vereenvoudigde vegetatiekaartjes ontstonden door een aantal vegetatiecoena samen te voegen tot grotere eenheden Bijlage 2.1.

Deze vegetatietypen komen vrijwel overeen met de in de hoofdstukken produktie en consumptie en kwaliteit gebruikte eenheden.

Het karteren op een wijze zoals in 1971, 1976 en 1981 houdt vrijwel onvermijdelijk in tekenfouten in.

Verder is het trekken van een grens, waartussen een geleidelijke overgang bestaat,

een tamelijk subjectieve beslissing.

Voorts is het vrijwel onmogelijk, dat verschillende groepen mensen op exact dezelfde wijze vegetaties klassificeren. Zelfs binnen één groep kunnen verschillen in de wijze van karteren bestaan.

Wanneer over twee vegetatiekaarten, op een dergelijke wijze tot stand gekomen, zonder enige terughoudendheid een systematisch puntenraaster wordt gelegd, is het niet ondenkbaar, dat er "veranderingen" op zouden kunnen treden, die in feite niet reëel zijn. Om dit zoveel mogelijk te vermijden, werd bij het vergelijken van de twee kaarten voortdurend gecorrigeerd. Dit gebeurde aan de hand van het hek, het fietspad, Juncus maritimus-pollen en open plekken in de Juncus maritimus-vegetaties, die vermoedelijk slechts weinig van plaats veranderen.

Dat daarbij ook reële veranderingen gemist kunnen worden, is onvermijdelijk bij het karteren op dergelijke schaal.

Zoals reeds werd opgemerkt werd de vergelijking van de vegetatiekaarten uit 1971 en 1981 niet direkt gemaakt.

Genoemde restricties ten aanzien van het vergelijken van vegetatiekaarten gelden dan in nog sterkere mate. De bespreking van de resultaten zal dan ook vrijwel geheel gewijd zijn aan de vergelijking tussen de jaren 1976 en 1981.

2.2.1 Het begrip plaatstrouw

Na het vervaardigen van een vegetatiekaart wordt deze vergeleken met die van 5 jaar terug met behulp van een systematisch puntenraaster. Aan de hand hiervan worden oppervlaktes en overgangen tussen verschillende vegetatietypen gekwantificeerd.

Een mogelijk gelijk blijven in oppervlak hoeft echter nog niets te zeggen over de mate van onveranderlijkheid van een vegetatietype.

Norder & Ruyter (1977) en Bakker & Ruyter (1981) namen als maat voor onveranderlijkheid dat percentage van het oppervlak in 1971 dat in 1976 nog steeds uit datzelfde type bestond. Als voorbeeld (fig. 1) in het beweidde deel is in de periode 1976-1981 volgens deze berekeningswijze het coenon 2.4 voor 904:1987 = 45% gelijk gebleven.

Wanneer een type in oppervlak achteruitgaat, gaat een belangrijk stuk informatie verloren, als dit percentage als enige maat voor onveranderlijkheid wordt gebruikt.

Coenon 2.4 uit bovengenoemd voorbeeld gaat in oppervlakte achteruit van 1987 eenheden in 1976 naar 1033 eenheden in 1981.

Van deze 1033 eenheden, die er in 1981 over zijn, bestonden er in 1976 904 ook al uit coenon 2.4.

Met andere woorden, coenon 2.4 blijkt zeer sterk aan een bepaalde plaats gebonden te zijn.

Als maat hiervoor wordt een nieuw begrip, het percentage plaatstrouw, ingevoerd.

Voor coenon 2.4 is dit percentage dus $904:1033 = 88\%$.

Wanneer een coenon toeneemt in oppervlak, neemt het percentage plaatstrouw dezelfde waarde aan als het percentage onveranderd.

Een voorbeeld uit het beweide deel (fig. 1): coenon 2.7 is in de periode 1976-1981 voor $336:410 = 82\%$ gelijk gebleven. Het oppervlak is in die periode toegenomen van 410 naar 1081 eenheden. Het verschil, 671 eenheden, is uiteraard uit andere coena ontstaan. Het is dan dus niet juist om te zeggen, dat het percentage plaatstrouw $336:1081$ is, zoals werd gedaan in geval van oppervlakteafname.

In dit geval zijn 336 eenheden van de oorspronkelijke 410 op hun plaats gebleven om samen met die overige 671 het nieuwe oppervlak van coenon 2.7 te vormen. Het percentage plaatstrouw is dus hetzelfde als het percentage onveranderd, nl $336:410 = 82\%$.

Met andere woorden, het percentage plaatstrouw is:

- in geval van oppervlaktetoename dāt percentage van het oppervlak dat een coenon op een bepaald tijdstip innam, dat op een daaropvolgend tijdstip nog steeds uit datzelfde coenon bestaat (= percentage onveranderd) of
- in geval van oppervlakteafname dāt percentage van het oppervlak dat een coenon op een bepaald tijdstip inneemt, dat op een daaraanvoorafgaand tijdstip ook al uit datzelfde coenon bestond.

In dit onderzoek bedroeg de tijdsspanne tussen die twee tijdstippen vijf jaar.

Dit percentage plaatstrouw geeft dus aan in welke mate een vegetatiecoenon aan een bepaalde plaats gebonden is. Het voordeel boven het percentage onveranderd is, dat in geval van oppervlakteafname het een voorspelling mogelijk maakt, wat er met een vegetatietype staat te gebeuren bij voortzetting van het gevoerde beheer.





Resultaten.

2.3.1 algemeen.

Vergelijking van de gedetailleerde vegetatiekaarten door middel van een systematisch puntenraster leverde een matrix op, waarin de absolute grootte van de overgangen tussen verschillende vegetatiecoena is weergegeven (fig. 1). Ieder vegetatiecoenon kan overgaan in of ontstaan zijn uit meerdere coena.

Bijvoorbeeld van het totale oppervlak in 1976 van coenon 2.1, de gemeenschap van Artemisia maritima, van 802 eenheden, blijven er 68 gelijk, en gaan er 128 over in coenon 1.7, 299 in 2.2, 56 in 2.4, 117 in 2.7 en 102 in 2.11.

Het oppervlak dat dit coenon in 1981 innam, 106 eenheden, ontstond voor 68 eenheden uit zichzelf en voor 2, 3 en 33 uit respectievelijk de coena 1.7, 2.10 en 2.11.

Zowel in het beweide als in het onbeweide deel is de mate van verandering nog aanzienlijk (fig. 2+3).

Opvallend is, dat gedurende de eerste vijf jaar van hernieuwde beweiding de veranderingen zich voornamelijk op de hoge kwelder afspeelden. Dit in tegenstelling tot de volgende periode van vijf jaar, wanneer juist de lage kwelder het meest aan verandering onderhevig is. In de op de overgang tussen hoge en lage kwelder gelegen Juncus maritimus vegetaties treden gedurende de gehele periode van tien jaar tamelijk veel veranderingen op.

In het onbeweide deel van de kwelder valt op, dat na stopzetting van de beweiding in 1958 de vegetatie in 1981 zeker niet stabiel mag worden genoemd. De percentages verandering zijn hier zeker niet kleiner dan in het beweide deel. Met andere woorden, de ontwikkeling van de vegetatie in het onbeweide deel kan zeker niet als blanco worden beschouwd voor dié ontwikkeling in het beweide deel.

2.3.2 Veranderingen in het beweide deel.

2.3.2.1 Vergelijking van de gegeneraliseerde vegetatiekaarten.

In de eerste periode van vijf jaar na herintroducering van beweiding door pinken namen de vegetatietypen van Elytrigia, Ammophila en Artemisia in oppervlak af. Hier-tegenoverstond een toename in oppervlak van de typen Juncus gerardii, J. maritimus, Armeria en Festuca (tabel 1).

In de daaropvolgende periode van beweiding zet deze trend zich voort met betrekking tot Elytrigia-, Ammophila-, Juncus gerardii- en J. maritimus type.

De typen van Armeria en Festuca blijven ongeveer gelijk in oppervlak, het Puccinellia type neemt in oppervlak af.

Naast veranderingen of gelijk blijven in oppervlak is ook de mate van plaatstrouw een belangrijk gegeven (hoofdstuk 2.2).

In het algemeen is in de tweede periode van vijf jaar de mate van plaatstrouw met betrekking tot de vegetatie toegenomen.

fig 1. Overgangen tussen de vegetatiecoena in de periode 1976 - 1981. 1 ha = 400.

1981																		1981						
INBEWEID																		1981						
1976	1981	1.2	1.5	1.6	1.7	1.8	2.1	2.2	2.3	2.4	2.5	2.7	2.10	2.11	2.17	2.18	2.19	3.1	4	5	5'	PQ	rest	totaal
1.2	1.2	11	2	3														3.1	4	6				22
1.5	1.5	2	79	4	6	20	10		1										2	2	1			131
1.6	1.6	1	23	3	1				1										2	2				
1.7	1.7	3			21	4	2	1	1											5				
1.8	1.8	14			4	18	5	2	1											8				
2.1	2.1	9	19	4	416	419	48	43	96										2	9	3		2	1070
2.2	2.2																							
2.3	2.3	6	1		2	846	82	232	62	40								1						
2.4	2.4	2	150	310	99	5	1		2	1									11	11	1		9	1299
2.5	2.5																			5	1			
2.7	2.7								2	52														
2.10	2.10								6				1	4										6
2.11	2.11				18				42	2	2		5	194	23								4	54
2.17	2.17														2							11		15
2.18	2.18								2					1	19									2
2.19	2.19								91					2	1								1	23
3.1	3.1															39		11					4	148
4	4																							56
5	5		14																					
5'	5'		1							3	3												67	88
PQ	PQ																							36
rest	rest																							28
totaal	totaal	3	160	9	55	47	456	1568	449	379	52	6	376	86	56	58	4	113	42	28	44			3991

fig 1. Overgangen tussen de vegetatiecoena in de periode 1976 - 1981. 1 ha = 400.

		1981																							
BEWEID																									
1976		1.2	1.5	1.6	1.7	1.8	2.1	2.2	2.3	2.4	2.5	2.7	2.10	2.11	2.17	2.18	2.19	3.1	4	5	5'	PQ	rest	totaal	
1.2																									
1.5			25	6	13				3					3											50
1.6			11	78	6							1		2					4		2				104
1.7			28	13	139		2	16				296		14											508
1.8					1																				1
2.1		4	1	128			68	299	5	56	22	117		102											802
2.2																									
2.3					1				184	42	348	3	3	217	12	20			4						846
2.4		1	1	2			1	168	904	890	1		10	3	1			1	2		2				1987
2.5									14	12	39			1											66
2.7			4	6					4	1	336	44	12	1					2						410
2.10							3		8	4	46	201	158	8					1						429
2.11		3	2	52			33	43	12	1	4	275	42	1133	13	60	3	1							1677
2.17									3		1		1	42	21	44	3								115
2.18									16	1	2	2	8	119	59	1113	37	2							1359
2.19									1		1		2	5	7	125	668	36							845
3.1										1			3	2	3	127		292	3						433
4		3	10	1					1	1		4							5		5				30
5																									
5'																					50				51
PQ																						17			17
rest														1											1
totaal		75	115	350			106	360	414	1033	1313	1081	301	1822	114	1377	839	334	21		59	17			9732

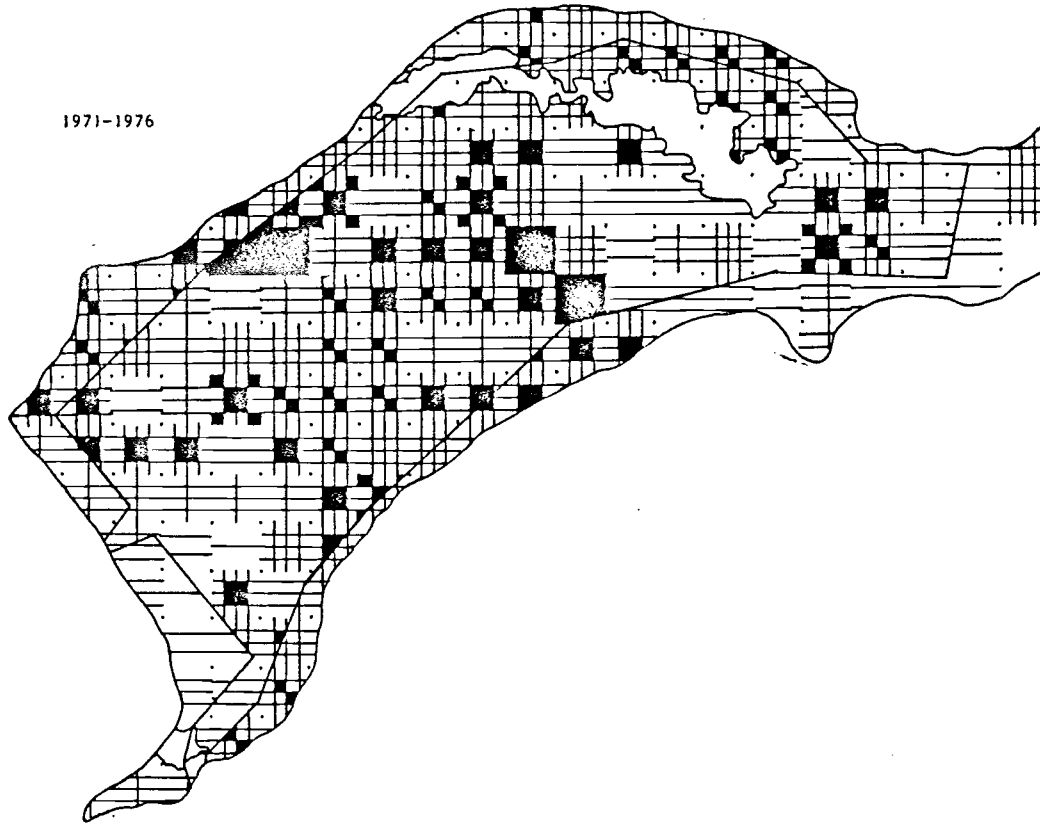
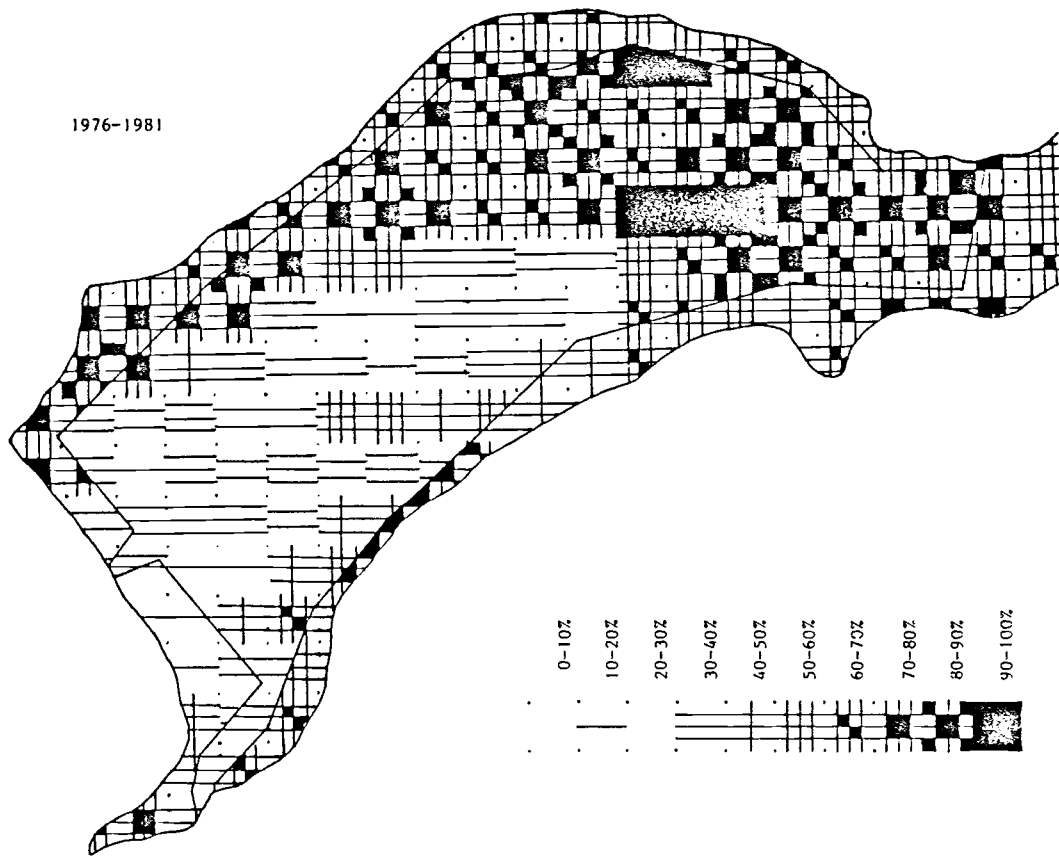


fig. 2. Percentage verandering per vak van 50 bij 50 m.



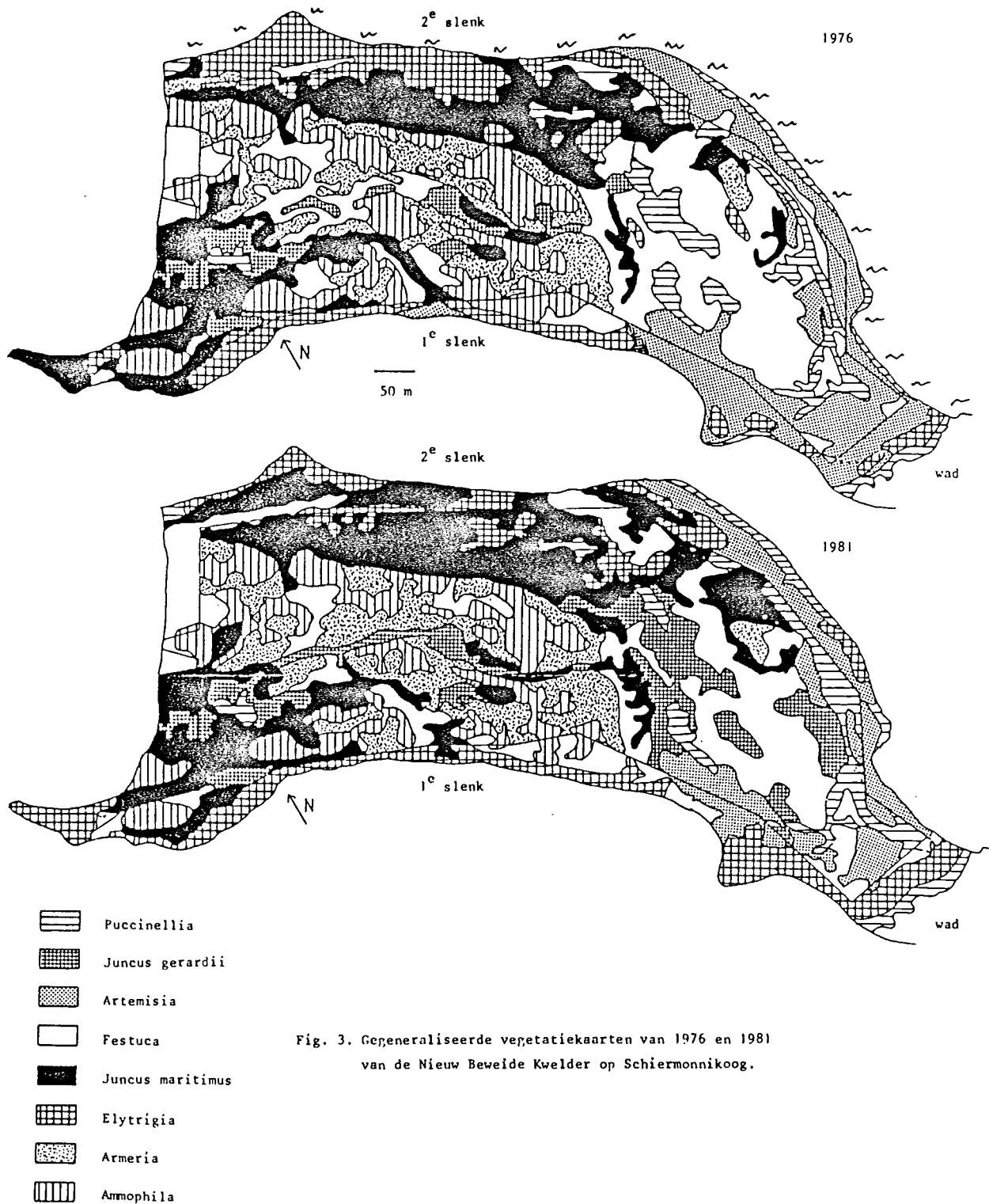


Fig. 3. Geeneraliseerde vegetatiekaarten van 1976 en 1981 van de Nieuw Beweide Kwelder op Schiermonnikoog.

Type	oppervlakte, ha 1971-1976	oppervlakte, ha 1976-1981	oppervlakte, Z 1971-1976	oppervlakte, Z 1976-1981	Z onvergrootd 1971-1976	Z onvergrootd 1976-1981	Z plaatsruim 1971-1976	Z plaatsruim 1976-1981	oppervlakte toename, ha 1971-1976, ten koste van type	1976-1981, ten koste van type	oppervlakte afname, ha 1971-1976, ten bate van type	1976-1981, ten bate van type
Puccinellia	1,60	1,65	1,36	6,5	6,8	5,6	76	59	.51	54Z Art, 27Z Fes	.38	68Z Fes
Juncus perardii	.80	1,01	2,74	1,6	6,2	11,1	76	82	.3	69Z Fes, 8Z Ely	.21	58Z Fes
Juncus maritimus	4,36	5,16	5,86	17,8	21,1	24,1	79	90	1,50	42Z Ely, 20Z pol	.93	42Z Ely, 18Z Art
Elytrigia	3,04	2,12	1,04	12,6	8,7	6,3	53	47	1,48	50Z pol, 21Z J.m, 11Z Fes	2,27	65Z Arm, 30Z J.m, 17Z Fes
Artemisia	3,01	2,01	1,37	10,6	22,8	23,0	57	70	.31	54Z J.m, 20Z Fes, 11Z pol	1,29	67Z Fes, 21Z Puc
Festuca	4,51	5,55	5,59	-	16,0	16,0	67	73	2,61	31Z Art, 16Z pol, 15Z Ely	1,60	31Z Arm, 15Z J.K
Amorpha	-	1,50	1,50	21,5	13,1	12,1	-	87	3,40	50Z Arm, 29Z Ely, 12Z Fes	-	-
rest	1,18	2,25	2,25	6,7	1,0	3,0	91	96	.30	53Z Ely, 27Z Fes	2,36	75Z Arm, 15Z Fes
total	36,59	46,16	46,16	61	71	71	76	80			1,65	42Z Ely, 26Z Fes, 18Z J.m

08WE11

Type	oppervlakte, ha 1971-1976	oppervlakte, ha 1976-1981	oppervlakte, Z 1971-1976	oppervlakte, Z 1976-1981	Z onvergrootd 1971-1976	Z onvergrootd 1976-1981	Z plaatsruim 1971-1976	Z plaatsruim 1976-1981	oppervlakte toename, ha 1971-1976, ten koste van type	1976-1981, ten koste van type	oppervlakte afname, ha 1971-1976, ten bate van type	1976-1981, ten bate van type
Puccinellia	.67	.65	.68	5,1	6,7	7,0	65	82	.16	57Z wad, 26Z slr, 50Z Art	.17	59Z Art, 29Z slr
Juncus perardii	.16	.16	.13	1,7	3,6	1,3	75	100	.04	41Z Art	.06	58Z Fes, 38Z Ely
Juncus maritimus	2,26	1,56	1,07	23,7	15,8	21,6	71	71	.61	56Z Ely, 18Z Fes	1,25	57Z Ely, 31Z Art
Elytrigia	1,90	1,25	1,32	20,3	13,5	10,5	66	65	1,81	17Z J.m, 18Z Art, 15Z Fes	.64	18Z J.m, 26Z Art
Artemisia	2,59	2,68	1,15	36,3	27,6	11,8	81	91	.78	49Z J.m, 29Z Ely	.49	70Z Ely, 15Z Puc
Festuca	.95	.79	1,17	10,3	8,1	13,1	69	71	.25	28Z Arm	.60	41Z Ely, 40Z Art
Artemisa	-	.06	.00	-	.6	.0	-	0	.00	-	.32	67Z Ely, 22Z Fes
Amorpha	.67	.60	.29	7,2	5,1	1,0	78	93	.11	62Z Ely, 26Z Fes	.37	78Z Ely
rest	.00	.22	.10	.0	2,1	1,1	-	-				
total	9,25	9,29	9,29	67	66	66	72	76				

Puc = Puccinellia
J.K = Juncus perardii
J.m = Juncus maritimus
Ely = Elytrigia
Art = Artemisia
Fes = Festuca
Arm = Artemisa
Am = Amorpha
slr = slenk
wad = hrt wad
pol = het pottengebied uit 1971

Tabel 1.

Hoe gecompliceerd het geheel is, blijkt wel uit de overgangen onderling tussen de typen van *Festuca* en *Juncus gerardii* (periode 1971-1976), *Festuca* en *Puccinellia* (1971-1976), *Juncus maritimus* en *Elytrigia* (1971-1976 en 1976-1981) en de wisselwerking tussen de typen van *Festuca* en *Armeria*.

Het samengesteld zijn van een type uit een aantal coena zal hier zeker een rol in spelen. Daarom is het noodzakelijk meer in detail te kijken naar overgangen tussen verschillende vegetatiecoena om tot een beter begrip te komen van de veranderingen in een kweldervegetatie.

2.3.2.2 Vergelijking van de gedetailleerde vegetatiekaarten.

Vergelijking van de gegeneraliseerde en de gedetailleerde vegetatiekaarten geeft voor de vegetatietypen *Juncus gerardii*, *Elytrigia* en *Armeria* geen extra informatie, omdat geen coena samengenomen zijn, zoals het geval is voor de typen *Puccinellia*, *Juncus maritimus*, *Artemisia* en *Ammophila*.

Uit de matrix (fig. 1) werden tabel 2^a en successieschema's (fig. 5) afgeleid. In de matrix is de absolute grootte van de overgangen tussen de verschillende vegetatiecoena weergegeven. In fig. 4 is dit gevisualiseerd.

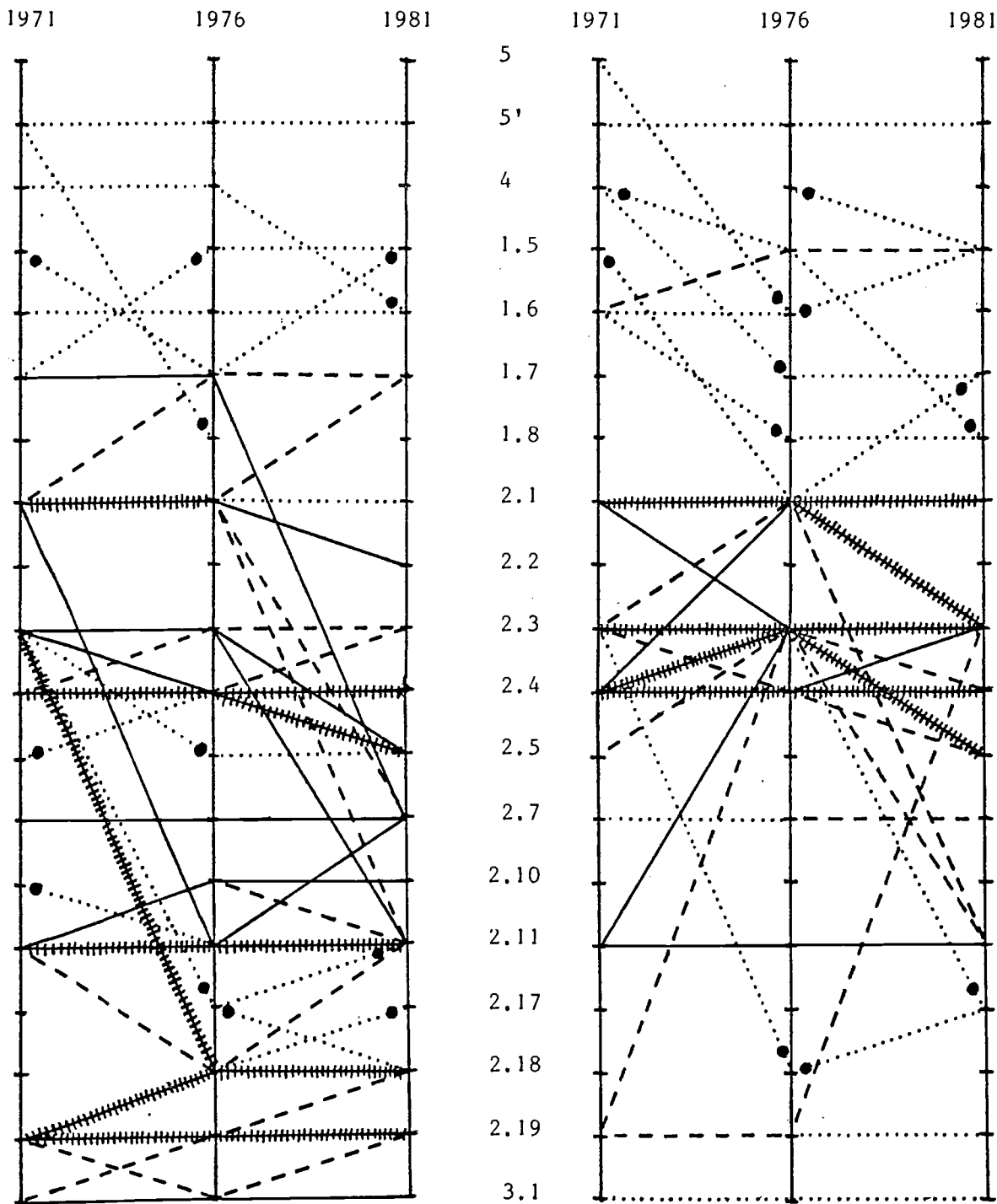
Het *Puccinellia* type is in het beweidde deel opgebouwd uit drie vegetatiecoena. In dit type namen in de eerste vijf jaar dié coena met een lage totale bedekking van voornamelijk *Salicornia europea* en/of *Suaeda maritima* (coena 1.5 en 1.6) in oppervlak af ten gunste van coena met een hoge totale bedekking, waarin óf *Puccinellia maritima* óf *Festuca rubra* dominant is (1.7 resp. 2.11). Coenon 1.7 met een hoge *Puccinellia maritima* bedekking gaat over in een *Festuca* coenon 2.11. Deze trend slaat gedurende de volgende vijf jaar om. In deze periode ontstaat het *Juncus gerardii* type op de lage kwelder uit coenon 1.7.

In de gehele periode van tien jaar is het *Artemisia* type de belangrijkste bron voor de *Puccinellia* coena, waarvan coenon 1.7 het meest profiteert.

Het *Juncus maritimus* type bestaat uit twee coena; één zonder *Elytrigia spp.*, coenon 2.4, één met , coenon 2.5. Nadat gedurende de eerste vijf jaar het coenon met *Elytrigia spp.* vrijwel verdwenen was, heeft dit coenon zich in de laatste vijf jaar spectaculair uitgebreid ten koste van het coenon zonder *Elytrigia spp.* en het *Elytrigia* type. De eerstgenoemde overgang is de voornaamste oorzaak van het hoge verandingspercentage in de *Juncus maritimus* vegetaties (fig. 2).

Kleinere overgangen zijn die van coenon 2.4 naar het *Artemisia* type in de periode 1971-1976 en gedurende de gehele periode van tien jaar het spel van terrein winnen en prijsgeven tussen het coenen 2.4 en het *Elytrigia* type.

Het *Artemisia* type is al besproken in hoofdstuk 2331. Opgemerkt kan nog worden, dat het kale *Artemisiacoenon* mogelijk over zal gaan in het *Puccinellia* coenon 1.7.



Successieschema.

- | | | | | | |
|-------|--------|--|-------------|----------|-----------------------------|
| | beweid | overgangen meer dan 1 ha. | | onbeweid | overgangen meer dan 1/2 ha. |
| — | | overgangen 1/2-1 ha. | | | overgangen 1/4-1/2 ha. |
| - - - | | overgangen 1/4-1/2 ha. | | | overgangen 1/8-1/4 ha. |
| | | overgangen minder dan 1/4 resp 1/8 ha. | | | |
| | | A gaat voor meer dan 1/3 over in B. | A •.....• B | | |
| | | overgangen minder dan 1/4 resp 1/8 ha. | | | |
| | | Bontstaat voor meer dan 1/3 uit A. | A.....• B | | |

Fig. 4.

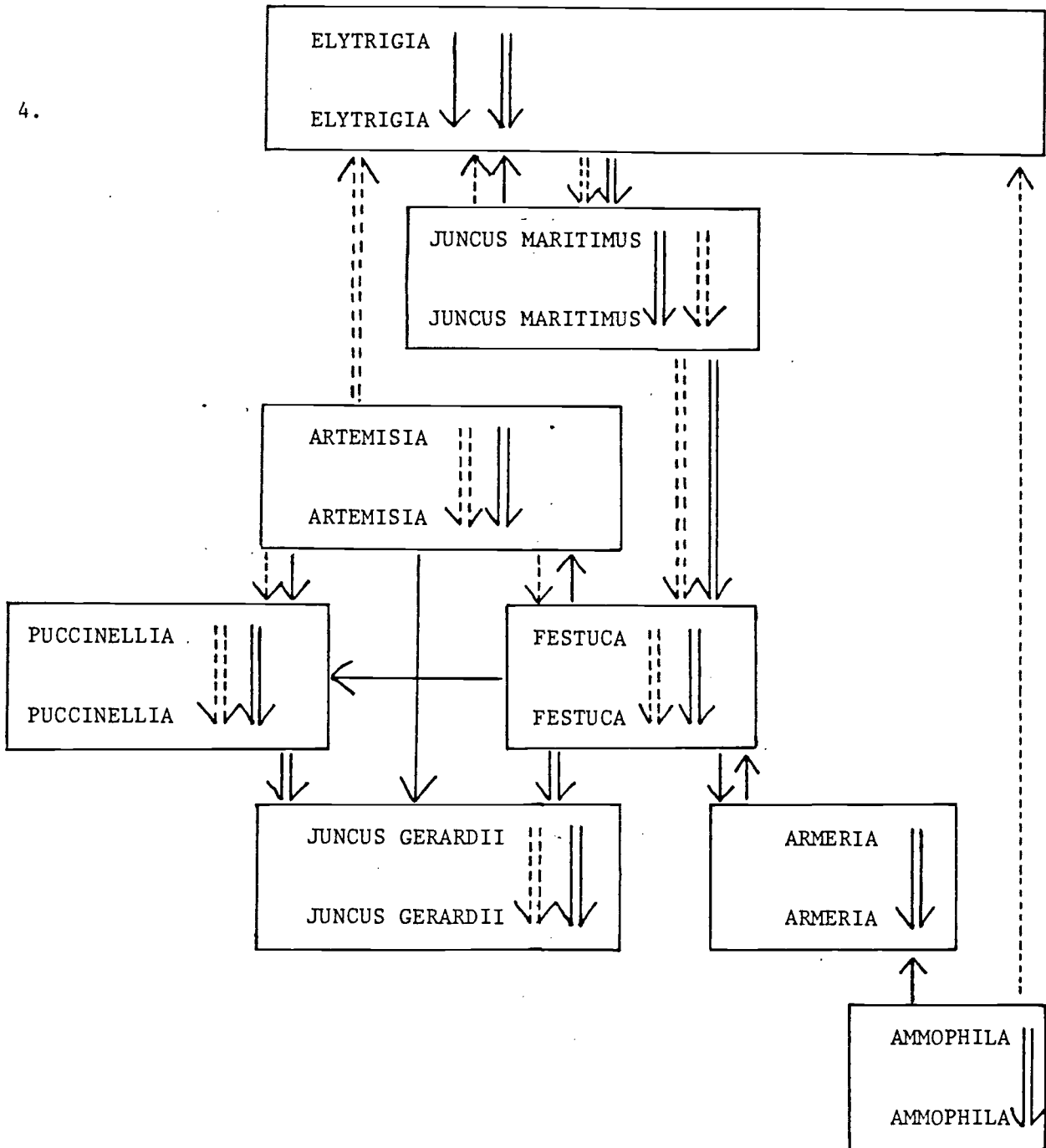


Fig. 4

Belangrijkste oppervlaktetoenames resp. -afnames en waar deze vandaan komen resp. naar toe gaan.

- overgangen meer dan 0,5 ha.
 overgangen minder dan 0,5 ha, maar meer dan 50% van de toe/afname wanneer deze meer dan 20% van het oppervlak van dat vegetatietype omvat.
 beweid
 onbeweid

Tabel 2^a.

Type	oppervlakte, ha			oppervlakte, %			oppervlakte toename, ha, %			oppervlakte afname, ha, %			oppervlakte gelijk, ha, %			% plaastrouw											
	1971	1976	1981	1971	1976	1981	1971-1976	1976-1981	1971-1976	1976-1981	1971-1976	1976-1981	1971-1976	1976-1981	1971-1976	1976-1981											
1.5	.27	.13	.19	1.2	.5	.8	.14,	52	.13,	100	.23,	85	1.06,	46	.04,	13	.06,	50	21	50							
1.6	.28	.26	.29	1.2	1.1	1.2	.10,	36	.09,	35	.11,	39	.07,	27	.17,	62	.20,	75	63	75							
1.7	1.06	1.26	.88	4.6	5.2	3.6	.58,	58	.53,	42	.37,	35	.92,	73	.69,	65	.35,	28	65	40							
1.8	-	.00	.00	-	.0	.0																					
2.1	3.03	2.01	.27	13.8	8.2	1.1	.31,	10	.10	5	1.29,	43	1.84,	92	1.74,	75	.17,	8	86	64							
2.2	-	-	.90	-	-	3.7			.90		2.27,	75	1.63,	77	.77,	25	.49,	23	53	47							
2.3	3.04	2.12	1.04	13.3	8.7	4.3	1.38,	45	.55,	26	.92,	22	2.71,	55	3.25,	78	2.26,	45	78	88							
2.4	4.10	4.97	2.58	18.2	20.4	10.6	1.55,	55	.32,	64	.21,	100	.07,	41	.00,	1	.10,	59	2	59							
2.5	.21	.17	3.28	.9	.7	13.5	.14,	67	3.19,	1876	.21,	100	.19,	18	.68,	76	.84,	82	76	82							
2.7	.89	1.03	2.70	3.9	4.2	11.1	.30,	34	1.86,	181	.21,	24	.57,	53	.16,	25	.50,	47	25	67							
2.10	.65	1.07	.75	2.8	4.4	3.1	.88,	135	.25,	33	.49,	75	.36,	32	2.15,	56	2.83,	68	56	68							
2.11	3.86	4.19	4.56	16.9	17.2	18.7	2.28,	59	1.72,	41	1.71,	44	.24,	86			.05,	18		18							
2.17	-	.28	.29	-	1.2	1.2	.28		.23,	82			.62,	18			2.78,	82		82							
2.18	-	3.40	3.40	-	14.0	14.0	3.40		.66,	19	2.42,	63	.44,	21	1.41,	37	1.67,	79	67	79							
2.19	3.84	2.11	2.10	16.8	8.7	8.6	.72,	18	43,	20																	
3.1	1.44	1.08	.84	6.3	4.4	3.4	.39,	27	.11,	10	.73,	51	.35,	32	.71,	49	.73,	67	65	87							
4	.05	.08	.05	.2	.3	.2	.05,	100	.04,	50	.02,	40	.06,	75	.04,	71	.01,	17	71	24							
5 ^b	.11	.13	.15	.5	.5	.6	.02,	18	.02,	15	.03,	27	.00,	8	.08,	74	.13,	98	80	98							
rest	.02	.05	.05	.1	.2	.2																					
totaal	22.90	24.33	24.33												11.89,	48	13.17,	54	64	73							
pollen	1.65	-	-																								
				, gaat over in de typen																							
				1.5	.01 ha,	1.7	.01 ha	2.1	.03 ha,	2.3	.70 ha	2.4	.30 ha,	2.5	.01 ha	2.10	.01 ha,	2.11	.34 ha	2.17	.08 ha,	2.18	.16 ha	2.19	.01 ha,	4	.01 ha

Alleen in geval van de vegetatietypen *Puccinellia*, *Elytrigia* en *Artemisia* neemt het percentage plaatstrouw een lagere waarde aan. Opvallend is, dat het in 1976 nieuw verschenen type *Armeria* direkt hoog scoort in de mate van plaatstrouw.

Voor alle typen geldt, dat er zowel een toename als afname in oppervlak heeft plaatsgevonden.

Een sprekend voorbeeld is dat van het *Elytrigiatype* in de periode 1971-1976, toen een oppervlaktetoename van 45% kon worden genoteerd, maar waar een afname in oppervlak tegenoverstond van maar liefst 75%. Een ander voorbeeld is dat van het *Festucatype*, waar in de periode 1976-1981 zowel een toename als een afname in oppervlak van 28% werd genoteerd.

In fig. 4 worden de belangrijkste oppervlaktetoenames respectievelijk -afnames en waar deze vandaan komen respectievelijk naar toe gaan weergegeven. Hiebij worden die overgangen weergegeven die betrekking hebben op meer dan 0.5 ha (\Rightarrow) of minder dan 0.5 ha, maar meer dan 50% van de toe/afname, wanneer die meer dan 20% van het totale oppervlak van dat vegetatietype beslaat (\rightarrow). Een voorbeeld uit deze laatste categorie is de toename in oppervlak van het *Juncus gerardii* type van 0.3 ha in de periode 1971-1976. Van deze toename was 69% afkomstig uit het *Festuca* type.

In tabel 1 worden deze overgangen gekwantificeerd.

In de periode 1971-1976 ontstond op de hoge kwelder het *Armeria* vegetatietype uit de types *Ammophila* en *Elytrigia* en in mindere mate *Festuca*. Het *Elytrigia* type nam verder sterk in oppervlak af door voor een aanzienlijk deel over te gaan in het type van *Juncus maritimus*. In de volgende periode van vijf jaar gaat het *Elytrigia* type wederom voor een groot oppervlak over in dit laatste type, naast een vrij aanzienlijke oppervlaktafname ten gunste van het *Festuca* type. Nog slechts een zeer klein oppervlak blijft onveranderd.

Op de lage kwelder was na herintroduceren van beweiding aanvankelijk de enige verandering van enige omvang een overgang van het *Artemisia* type in het *Festuca* type. In de periode 1976-1981 echter is de lage kwelder aanzienlijk van vegetatiesamenstelling veranderd. Het type van *Juncus gerardii* is nieuw verschenen op de lage kwelder en is ontstaan uit de typen van *Festuca* en *Puccinellia* en, zij het in mindere mate *Artemisia*.

Het *Artemisia* type als geheel beschouwd blijft voor iets minder dan de helft onveranderd. Een groot deel van dat onveranderde type gaat echter over in een variant met een vrijwel kale bodem, waardoor het aanzien van de lage kwelder totaal veranderd is. Waarnemingen wijzen erop, dat de oorspronkelijke ondergroei, waarin *Festuca rubra* domineerde, niet meer terugkomt. Waarschijnlijk gaat *Puccinellia maritima* de rol van bodembedekker overnemen.

Kleinere overgangen betreffen die van het *Artemisia* type in de typen van *Festuca* en *Puccinellia*.

Het *Festuca* type bestaat uit drie vegetatiecoena. Van twee daarvan is het verspreidingsgebied beperkt tot de hoge kwelder, het coenon 2.10, een *Juncus gerardii* variant en coenon 2.17 met *Armeria maritima* en *Plantago coronopus*. Coenon 2.11, een vrijwel gesloten *Festuca rubra* mat, komt zowel op de hoge als de lage kwelder voor.

In de eerste vijf jaar neemt de *Juncus gerardii* variant fors toe in oppervlak ten koste van coenon 2.11. In de daarop volgende periode is de situatie omgekeerd. De *Armeria/Plantago* variant van het *Festuca* type is nieuw onderscheiden in 1976, voornamelijk ontstaan uit het *Elytrigia* type. Het is een zeer instabiel type en gaat over in en ontstaat uit coenon 2.11 en het *Armeria* type.

De relaties van het echte *Festuca rubra* coenon 2.11 met andere coena zijn zeer complex. Zowel op de hoge als op de lage kwelder bevindt dit coenon zich in het midden van de gradient hoog-laag, zoet-zout. Zowel oppervlakte toenames als -afnames zijn vrij groot.

De toenames gaan voornamelijk ten koste van het *Artemisia* type (in de periode 1971-1976), het *Elytrigia* type (1971-1981) en het *Puccinellia* coenon 1.7 (1971-1976).

De afnames in oppervlak komen ten goede aan het *Juncus gerardii* type (1971-1981) en het *Armeria* type (1971-1976).

Het *Ammophila* type tenslotte bestaat uit twee coena. Coenon 3.1 van de hoogste duintjes met een hoge *Ammophila arenaria* bedekking neemt sterk in oppervlakte af en gaat over in coenon 2.19, met een lagere *Ammophila* bedekking. Dit 2.19 is in de periode 1971-1976 de belangrijkste bron geweest van het *Armeria* type. Ook in de daaropvolgende periode van vijf jaar verandert dit coenon nog steeds voor een groot deel in het *Armeria* type.

De mate van plaatstrouw neemt in de tijd gezien ook per coenon vrijwel overal toe. De afname van plaatstrouw van het *Puccinellia* type blijkt geheel voor rekening te komen van het echte *Puccinellia* coenon 1.7.

De mate van plaatstrouw van de types is altijd groter dan dié van de coena waaruit ze zijn opgebouwd.

2.3.3 Veranderingen in het onbeweide deel.

2.3.3.1 Vergelijking van de gegeneraliseerde vegetatiekaarten.

In het onbeweid gebleven deel van het onderzoeksterrein nemen de typen van *Elytrigia* en *Puccinellia* in oppervlakte toe en het *Ammophila* type in oppervlakte af in de periode 1971-1981. De typen van *Juncus maritimus* en *Festuca* namen gedurende de eerste vijf jaar in oppervlakte af om in de daaropvolgende periode weer toe te nemen in oppervlak. Het *Artemisia* type vertoonde qua verloop in oppervlak het omgekeerde beeld. Het *Armeria* type is alleen in 1976 onderscheiden, toen het slechts 0,6% van het onbeweide oppervlak besloeg. Alleen het *Juncus Gerardi* type bleef gelijk in oppervlak (tabel 1, fig. 3).

De mate van plaatstrouw neemt met uitzondering van het *Elytrigia* type voor alle

vegetatietypen toe.

De belangrijkste overgangen betreffen die van en naar het Elytrigia type. De typen van Artemisia, Juncus maritimus, Festuca en Ammophila gaan alle voor een deel over in het Elytrigia type gedurende de gehele onderzoeksperiode van tien jaar.

Waarschijnlijk als gevolg van ^{maaien} één deel van de vegetatie langs de tweede slenk is daar het Elytrigia type in de laatste periode voor een groot deel overgegaan in de typen van Juncus maritimus en Festuca.

Kleinere overgangen betreffen die tussen het Artemisia type enerzijds en de typen van Festuca, Puccinellia en Juncus maritimus anderzijds.

Het Armeria type ontstaat uit het Elytrigia type en gaat geheel over in het Festuca type.

2.3.3.2 Vergelijking van de gedetailleerde vegetatiekaarten (tabel 2^b).

In het onbeweide deel zijn de meeste vegetatie typen uit dezelfde coena opgebouwd als in het beweide deel.

Een coenon met een hoge Halimione portucaloides bedekking (1.8) wordt tot het Puccinellia type gerekend; het Artemisia type bestaat uit nog slechts één coenon, een kale variant komt niet voor.

In 1971 werden slechts twee Puccinellia coena onderscheiden. Het coenon van Suaeda en Puccinellia neemt gedurende tien jaar toe in oppervlakte ten koste van met name het coenon van Salicornia en Suaeda (1.6). Het in 1976 nieuw verschenen coenon 1.7 ontstond voornamelijk uit het wad. In de periode 1976-1981 is het Artemisia type de belangrijkste bron. Het coenon gaat over in het Festuca coenon 2.11.

Het eveneens in 1976 nieuw onderscheiden Halimione coenon (1.8) ontstaat uit de open Puccinellia coena 1.5 en 1.6, het Artemisia type en de slenk.

Het Juncus maritimus coenon zonder Elytrigia spp. (2.4) gaat in oppervlakte achteruit ten gunste van het Elytrigia type en het Juncus maritimus coenon met Elytrigia spp (2.5).

Waarschijnlijk als gevolg van het al genoemde maaien langs de tweede slenk, gaat een deel van het Elytrigia type weer terug naar het coenon 2.4. Het coenon van Juncus maritimus met Elytrigia spp. profiteert nog veel sterker van deze maatregel.

Kleinere overgangen betreffen die van coenon 2.4 naar het Artemisia type in de periode 1971-1976 en die van het Artemisia type naar de beide Juncus maritimus coena in de periode 1976-1981.

Het Festuca type bestaat in het onbeweide deel voornamelijk uit het echte Festuca coenon 2.11. Naast het ontstaan uit het Artemisia type, profiteert ook dit coenon van de maaiactiviteiten langs de tweede slenk. Het coenon gaat over in de types van Elytrigia en Artemisia. Het Armeria/Plantago coronopus coenon (2.17) ontstaat in 1981 vrijwel geheel uit de typen van Elytrigia en Armeria en het coenen 2.11.

Naast het in elkaar overgaan van de twee Ammophila coena, gaat het coenon met de

lagere Ammophila arenaria bedekking (2.19) het meest in oppervlak achteruit, vrijwel geheel ten gunste van het Elytrigia type.

De mate van plaatstrouw neemt voor de meeste coena toe. Alleen de coena van Salicornia en Suaeda (1.6) en Festuca rubra (2.11) worden minder plaatsgebonden.

Ook in het onbeweide deel is de mate van plaatstrouw van de typen bijna altijd groter, dan dié van de coena waaruit ze zijn opgebouwd.





2.4 Discussie en conclusies.

Na tien jaar hernieuwde beweiding, respectievelijk 23 jaar "niets doen" als beheer blijkt, dat de vegetatie nog aan een tamelijk grote mate van verandering onderhevig is (tabel 1).

	1971-1976	1976-1981
beweid	48	54
onbeweid	56	54

percentage totaal onveranderd, op basis van vergelijking van de gedetailleerde vegetatiekaarten.

Slechts iets meer dan de helft van het oppervlak blijft in een periode van vijf jaar onveranderd. Opvallend hierbij is, dat de cijfers voor het beweidde en het onbeweidde deel slechts weinig verschillen.

In het onbeweidde deel kunnen extremen in de fysische omgeving grote veranderingen in de vegetatie tot gevolg hebben. Beeftink (1977) vermeldt grote fluctuaties in Halimione portulacoides vegetaties als gevolg van mogelijk strenge winters.

Wat betreft het beweidde deel is er duidelijk onderscheid te maken tussen de veranderingen die zich voordeden gedurende de eerste periode vijf jaar (voornamelijk op de hoge kwelder) en dié, gedurende de tweede periode (voornamelijk op de lage kwelder) (fig 2).

In die eerste vijf jaar veranderde de aanblik van de hoge kwelder van een overwegend hoogopgaande *Festuca/Elytrigia* vlakte, in een kortgeschoren mat. Mogelijk was dit aanbod zó groot, dat de pinken het zich konden permitteren de lage kwelder links te laten liggen. Mede door de uitgestrekte *Artemisia* vegetaties was het grootste deel van de lage kwelder waarschijnlijk weinig aantrekkelijk voor begrazing. Pas toen het aanbod op de kortgeschoren hoge kwelder sterk verminderd was, werd het vee gedwongen de lage kwelder op te zoeken en zodoende de vegetatiesamenstelling te veranderen. Het uitgesproken dynamische karakter van de kwelder moet hietbij echter niet uit het oog worden verloren. Met name de opslibbing speelt hier een belangrijke rol. De in vergelijking met de hoge kwelder hoge opslibbingssnelheid van de lage kwelder (Chapman 1976) legt beperkingen op aan de levensduur van de lage kwelder vegetatie typen. Don et al. (1980) noemen voor het Artemisietum maritimae een ondergrens van de levensduur van zes jaar, helaas noemen zij geen bovengrens. Voor het Puccinellietum maritimae typicum ligt de levensduur tussen de vijf en veertien jaar.

De spectaculaire uitbreiding van het *Juncus gerardii* vegetatietype is mogelijk het gevolg van de langzame opslibbing van de lage kwelder.. Dat dat dan juist een *Juncus gerardii* type is, kan wél het gevolg van beweiding zijn.

Het percentage onveranderd van een vegetatietype/coenon op zich zegt weinig over het aan een bepaalde plaats gebonden zijn van een type/coenon. Dez mate van plaatstrouw

is belangrijk wanneer voorspellingen over de ontwikkeling van de vegetatie gemaakt (moeten) worden.

In combinatie met de verandering in oppervlak is de mate van plaatstrouw in staat deze voorspelling te maken.

	oppervlakte		
	afname	gelijk	toename
plaatstrouw hoog	mogelijkheid I	mogelijkheid V	mogelijkheid III
	Artemisia onbeweid	Puccinellia onbeweid	Juncus gerardii beweid
	Artemisia beweid	Juncus gerardii onbeweid	J. maritimus beweid
	Ammophila onbeweid	Festuca beweid	J. maritimus onbeweid
	Ammophila beweid	Armeria beweid	Festuca onbeweid (Puccinellia beweid)
laag	mogelijkheid II		mogelijkheid IV
	Elytrigia beweid		Elytrigia onbeweid
	Puccinellia beweid		

Een hoog percentage plaatstrouw, gecombineerd met een afname in oppervlak wil zeggen, dat dit type weinig mogelijkheden heeft zich ten koste van andere typen uit te breiden (mogelijkheid I). Daarentegen gaat het wel over in andere typen. Met andere woorden dit type is gedoemd te verdwijnen bij voortzetting van het gevoerde beheer.

Voorbeelden hiervan zijn het Artemisia op de lage en het Ammophila type op de hoge kwelder. Opvallend is, dat dit zowel voor het beweidde als het onbeweidde deel geldt. De toename in de tijd van de mate van plaatstrouw houdt in, dat de mogelijkheid tot uitbreiding afneemt. Met andere woorden, beide typen kunnen zich slechts handhaven op het reeds bezette, maar steeds kleiner wordende oppervlak.

De algemene tendens naar een groter percentage plaatstrouw houdt een toenemende mate van voorspelbaarheid in.

Een laag percentage plaatstrouw, gecombineerd met een afname in oppervlak wil zeggen, dat dit type wél de mogelijkheid heeft uit andere types te ontstaan (mogelijkheid II).

Dergelijke typen zullen kleiner worden, klein blijven, maar hoogstwaarschijnlijk niet verdwijnen, omdat ze weinig kieskeurig qua standplaats zijn.

Een voorbeeld op de kwelder is het Elytrigia type in het beweidde deel. Dit type wordt druk bezocht door de pinken (Allersma 1977) en verdijnt daar dan, om elders, waar de beweidingsdruk tijdelijk minder is, de kop weer op te steken. Ook het Puccinellia type neemt af in oppervlak en heeft een kleine mate van plaatstrouw. Echter, zoals al is opgemerkt, is de overgang van het Puccinellia type in het Juncus gerardii type mogelijk het gevolg van het ophogen van de kwelder en niet van het gevoerde beleid. Voor de berekening van het percentage plaatstrouw van het Puccinellia type moet het oppervlak van het Juncus gerardii type, dat op de lage kwelder is ontstaan uit het Puccinellia type, beschouwd worden als ware het nog steeds het Puccinellia type.

Het percentage plaatstrouw zou dan 93 zijn bij een oppervlaktetoename van 0,43 ha, waarmee het in de volgende categorie valt.

In dat geval is de mate van plaatstrouw gelijk aan het percentage onveranderd.

Een oppervlaktetoename en een hoog percentage plaatstrouw (mogelijkheid III) geeft aan, dat een type zich weet te handhaven en zich eventueel nog verder zal uitbreiden.

In het beweide deel zijn de typen van *Juncus gerardii* en *J. maritimus* hiervan voorbeelden. De uitbreiding van *Juncus gerardii* op de lage kwelder is hoogstwaarschijnlijk geen tijdelijk verschijnsel, maar blijvend van aard.

Een toename in oppervlak en een laag percentage plaatstrouw houdt enerzijds een sterke uitbreiding in, anderzijds het verlies van het oorspronkelijke areaal. Een dergelijke combinatie heeft weinig voorspellende waarde en treedt op bij een plotselinge verandering in beheer. Het *Elytrigia* type is een voorbeeld van deze combinatie en waarschijnlijk een gevolg van het maaien langs de tweede slenk.

Gelijk blijven in oppervlak met een hoge mate van plaatstrouw houdt in, dat het maximum oppervlak wordt bezet en hoogstwaarschijnlijk bezet blijft. De typen van *Festuca* en *Armeria* in het beweide en *Puccinellia* en *Juncus gerardii* in het onbeweide deel zijn hiervan voorbeelden.

Successie is de algemene term voor het patroon in de veranderingen in de specifieke soortsamenstelling van een levensgemeenschap na een plotselinge verstoring of het patroon dat optreedt na de vorming van een open ruimte in de fysische omgeving, die dan gekoloniseerd kan worden door organismen (Horn 1974).

Volgens deze definitie kunnen de veranderingen, die zich hebben voorgedaan sinds 1958 op het onbeweide deel van de kwelder als successie worden beschouwd. In dat jaar trad een plotselinge verstoring op in de vorm van het stopzetten van de beweiding. Sinds die tijd is de vegetatie op weg naar een climax.

Vooraf in de laatste jaren leidde dat tot een sterke uitbreiding van *Elytrigia spp.*, die over grote oppervlakten monocultures vormde.

Ook elders leidde stopzetting van het oorspronkelijke beheer tot de vorming van monocultures: *Phragmites australis* en deze soort plus *Scirpus maritimus* in een voormalige polder respectievelijk de Camarque, Frankrijk (Westhof & Sykora 1979 resp Bassett 1980), *Elytrigia repens* in NO-Duitsland (Schmeisky 1977), *Deschampsia flexuosa* op verlaten marginale akkergronden in Denemarken (Bülow-Olsen 1980) en *Andropogon gerardii* in een prairieweg in de USA (Weaver & Rowland 1952).

Stopzetten van beweiding leidt meestal tot een sterke toename in de hoeveelheid dood materiaal en dit kan voor veel soorten een belemmering zijn zich daar te handhaven of zich te vestigen.

De geringere lichtintensiteit in de vegetatiemat heeft tot gevolg, dat in brakke milieus zoutminnende soorten zich moeilijker kunnen handhaven vanwege hun grotere lichtbehoefte (Westhof & Sykora 1979).

Vergelijkingen tussen begraasde en onbegraasde terreinen leidden tot de conclusie, dat in begraasde terreinen de diversiteit in soorten en gemeenschappen groter is (Kelting 1954, Watt 1957, Ranwell 1972, Zeevalking & Fresco 1977, Bakker 1978). Alleen in zeer extreme milieus kan begrazing leiden tot een verarming van de vegetatie (Gillham 1957, Elkington 1980).

Beweiding kan worden opgevat als een constante bron van verstoring en creëert als zodanig continu open ruimtes in de fysische omgeving en maakt het aldus mogelijk, dat soorten uit een vroeg successie stadium zich kunnen handhaven in een omgeving, waar zonder deze verstoring voor hen geen plaats meer zou zijn. Het resultaat is een mozaik van verschillende successiestadia. De climaxvegetatie behorende bij die abiotische omgeving zal dan nooit bereikt worden.

Vertaald naar de veldsituatie van de kwelder wil dat zeggen, dat pionierssoorten van het wad zich in een gesloten vegetatie kunnen vestigen, dat zoutminnende soorten aangetroffen kunnen worden in een zoetere omgeving, doordat de concurrentie van zoutmijdende soorten tijdelijk en plaatselijk wegvalt (zie bijlage 1).

In de vegetatietypologie, zoals die is ontworpen door Boersma (1982), kunnen twee reeksen worden opgesteld. Eén van de pioniersvegetatie van opengetrapte stukken/het wad naar een oeverwalvegetatie en één van een kwelderkom- naar een duinvegetatie. Beide reeksen zijn onder andere het resultaat van de gradienten zout-zoet, nat-droog, klei-zand, regelmatig overstroomd-zelden overstroomd. Overgangen tussen vegetatietypen binnen zo'n reeks kunnen dan aanwijzingen geven over de richting waarin de vegetatie zich ontwikkelt.

type	beweid				onbeweid				
	lager		hoger		lager				
	1981	1976	1981	1976	1981	1976	1981	1976	
kaal	-	-	47	29	-	-	-	-	kaal
1.6	4	3	16	30	-	-	71	65	1.6
1.5	12	15	26	51	5	-	27	34	1.5
1.7	4	9	8	2	8	+	5	+	1.7
2.1	17	9	-	-	3	1	-	-	2.1
netto	12	9	3	5	3	1	3	10	netto
2.7	-	-	14	14	-	-	0	16	2.7
2.10	11	19	39	33	+	+	+	+	2.10
2.11	19	16	4	10	2	1	7	1	2.11
2.17	37	15	38	-	2	3	7	3	2.17
2.18	14		-						2.18
netto	15	15	8	11	2	3	7	3	netto

+ type in dat jaar niet onderscheiden.

Voorbeeld: van het oppervlak, dat type 2.11 in 1976 innam, gaat in de periode 1976-1981 in het beweide deel 19 % over in het type 2.7 en/of 2.10 (lager) en in het onbeweide deel 2 %. In de periode 1971-1976 was dat 16 % resp. 1 % van het oppervlak in 1971.

Met andere woorden, zoutminnende soorten dringen type 2.11 binnen en wel in dié mate, dat dat plekje in 1981 gekarteerd werd als type 2.7 en/of 2.10. Anders gezegd, zoutminnende soorten komen hoger op de kwelder (t.o.v. NAP) voor.

Omgekeerd gaat van het oppervlak van type 2.11 in 1976 in de periode 1976-1981 in het beweide deel 4-5 over in het type 2.17/2.18. In het onbeweide deel is dat 7 %.

In de periode 1971-1976 was dat 10 % resp. 1 % van het oppervlak in 1971. Dergelijke overgangen houden het terugtrekken van zoutminnende soorten in.

Het "netto" resultaat is, dat van het oppervlak, dat de typen 2.7, 2.10, 2.11, 2.17 en 2.18 in 1976 innamen in de periode 1976-1981 in het beweide deel 15 % overgaat in een type, dat als zouter te boek staat, terwijl in het onbeweide deel in dezelfde periode dat 2 % is. In de periode 1971-1976 zijn deze percentages 8 resp. 7 van het gezamenlijk oppervlak van de genoemde typen in 1971.

In andere woorden, in het beweide deel kruipen de "zoutere" typen langs de gradient zoet-zout omhoog.

Zowel op de hoge als op de lage kwelder zet deze in 1976 al gesignaleerde trend (Norder & Ruyter 1977) zich voort.

In het onbeweide deel kan niet gesproken worden van een duidelijke tendens naar een zoeter of zouter worden van de vegetatie.

Natuurlijk zou PQ-informatie een veel gedetailleerder beeld kunnen geven. Met name het gedrag van de afzonderlijke soorten zou zo veel beter bestudeerd kunnen worden.

Desalniettemin ondersteunen deze cijfers, hoe globaal dan ook, de suggestie, dat als gevolg van beweiding de kwelder zouter wordt.

Als gevolg van verschillen in beweidingsdruk in het terrein zouden cyclische successie patronen kunnen ontstaan. Volgens Horn (1974) zullen cycli van opeenvolgende soorten zich zelden kunnen handhaven over grotere oppervlakten. Lokale verschillen in mortaliteit en snelheid van opeenvolging van soorten zullen deze cycli op verschillende punten asynchroniseren.

Het bestaan van een persistente en stabiele cyclische successie houdt volgens hem het bestaan in van óf een cyclus van externe veranderingen óf een cyclus van de dominante soort, van bijvoorbeeld een predator-prooi relatie een rol speelt.

In het beweide deel van de kwelder is een dergelijke cyclus makkelijk voor te stellen. Een type wordt sterk begraasd, veranderd daardoor zodanig van samenstelling, dat het niet aantrekkelijk meer is. Eventueel via andere types krijgt de vegetatie op die plek dan weer de kans terug te keren naar het oorspronkelijke vegetatietype, dat dan weer begraasd kan worden.

Absolute voorwaarde voor dergelijke cycli is echter, dat het terrein een niet al te hoge veebezetting mag hebben.

Bakker & Ruyter (1981) suggereerden een aantal cyclische successieschema's op grond van een eerste vergelijking van vegetatiekaarten.

Op de kwelder op Schiermonnikoog lijkt alleen de cyclus 2.4-2.5-2.3-2.4 aannemelijk. Het *Elytrigia* vegetatietype heeft een laag plaatstrouw percentage en kan zich dus snel verplaatsen. De *Juncus maritimus* vegetaties zijn weinig aantrekkelijk en daar is de begrazingsdruk relatief laag (Allersma 1977).

Gezien de hoge veedichtheid lijken cycli waarin opengetrapte coena (1.5 en 1.6) afgewisseld worden met aantrekkelijke typen (1.7) als cycli, waarin alleen aantrekkelijke typen met een hoge beweidingsdruk (hoofdstuk 3) (1.7, 2.11 en 2.7) een rol spelen niet erg waarschijnlijk.

In het onbeweide deel zijn, mede het ^{gezien} uitgesproken dynamische karakter van de kwelder, externe cyclische veranderingen veel moeilijker voor te stellen.

Met uitzondering van de *Puccinellia* en de *Juncus geradii* vegetatie typen gaan alle typen in min of meerdere mate over in het *Elytrigia* typen en blijven dat, wanneer het geheel onveranderd blijft.

Ranwell (1972) vermeldt, dat wanneer *Elytrigia spp.* zich eenmaal gevestigd heeft, deze snel de hele kwelder kan overwoekeren.

Dit maakt een circelvormige opeenvolging van vegetaties, waarin *Elytrigia spp.* een rol speelt niet erg waarschijnlijk.

De *Puccinellia* typen zijn sterk onderhevig aan regelmatige overstroming en daardoor opslibbing, zodat hier ook geen cyclische successiepatronen te verwachten zijn. De levensduur van deze typen is vrij beperkt (Don et al. 1980).

Alleen in de vegetatie typen van *Elytrigia*, *Juncus maritimus* en *Festuca* langs de tweede slenk kunnen, als gevolg van regelmatig maaien cyclische successiepatronen verwacht worden.

Vergelijking van de vegetatiekaarten laat zien, dat, evenals in het beweide deel, de cyclus 2.4-2.5-2.3-2.4 een reële reeks is. Wanneer de periode tussen het maaien korter wordt, kan de cyclus beperkt worden tot 2.4-2.5-2.4.

Eveneens als gevolg van het maaien zou de cyclus 2.5-2.11-2.5 (*Elytrigia-Festuca-Elytrigia*) op kunnen treden.

Begrazing als natuurtechnische maatregel is volgens Londo (1976) pas zinvol, als in minstens de helft van het terrein een climaxvegetatie tot ontwikkeling kan komen. Bij een dergelijk beheer kunnen dan gradienten ontstaan van een hoge naar een lage/geen beweidingsdruk, die de diversiteit van soorten en vegetatie typen kunnen verhogen.

Op de kwelder van Schiermonnikoog liepen in 1981 ongeveer 170 pinken rond op ongeveer 110 ha, hetgeen meer is dan Beeftink (1977) aanbeveelt voor een kwelder, namelijk 0,33 stuks vee/ha. Ook aan de voorwaarde die Londo stelt wordt niet voldaan.

Integendeel, de climaxvegetatie van de hoge en de lage kwelder, een *Artemisia* en een *Ammophila* type, dreigen te verdwijnen.

Een continue begrazingsdruk kan er voor zorgen, dat het *Juncus gerardii* type zich kan handhaven en uitbreiden (Schmeisky 1974). Op de hoge kwelder zal dat ten koste gaan van de *Festuca coena* 2.10 en 2.11.

Ook het *Armeria* type vaart wel bij een hoge begrazingsdruk (Gillham 1955). Uitbreidingsmogelijkheden moeten vooral gezocht worden in de *Ammophila coena* en het *Festuca coenon* 2.17.

Op de lage kwelder kan het *Festuca coenon* 2.11 zich uitbreiden als gevolg van het verdwijnen van *Artemisia maritima*.

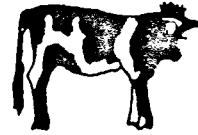
Op die plaatsen waar de ondergroei van het *Artemisia* type is verdwenen, kan waarschijnlijk *Puccinellia maritima* zich sterk uitbreiden.

Samengevat luidt de conclusie, dat enkele zeer karakteristieke vegetatie typen van de kwelder en lage duintjes (*Artemisia* en *Ammophila*) verdwijnen of in ieder geval zeer sterk in oppervlakte achteruitgaan. Geleidelijke overgangen tussen vegetatie typen zullen scherper worden.

Echter, wanneer in het geheel niet begraasd wordt door pinken, krijgen enkele soorten de kans zich zeer sterk uit te breiden.

Ook op Schiermonnikoog lijkt dus een typisch Hollands compromis de beste oplossing, wat betreft het natuurbeheer.





3. Beweidingsdruk.

3.1. Inleiding.

De beweidingsdruk, uitgedrukt in aantal koe-uren per oppervlakte per tijdseenheid, is eenvoudig meetbaar door het aantal mestplakken per oppervlakte per tijdseenheid te tellen (Allersma, 1977).

Van 1977 tot en met 1980 werd in 230 mestvakken van $10 \times 10 \text{ m}^2$ (gegroepeerd in vier- en soms tweetallen) verspreid over de NBK, het aantal mestplakken geteld (Allersma, niet gepubliceerd).

In een vier- tot achttal van deze mestvakken per vegetatietype werd ook in 1981 het aantal mestplakken geteld. Vier nieuwe mestvakken werden aangelegd in het Puccinellia-type en tevens in het Lolium-type van de OBK.

Het aantal mestplakken per vegetatietype in 1981 zal worden vergeleken met het aantal in de jaren 1977 tot en met 1980 om te zien of er van een konstante beweidingsdruk per type sprake is.

In een later hoofdstuk (4) zullen we bezien of en in hoeverre de beweidingsdruk per vegetatietype overeenkomt met de begrazingsdruk per vegetatietype.

3.2. Methode

Gedurende het graasseizoen (juni tot en met september) werd iedere week per mestvak per vegetatietype het aantal mestplakken geteld. Om dubbeltellingen uit te sluiten werd iedere plak na telling met watervaste verf gemerkt.

Het aantal pinken en de lengte van het graasseizoen waren in 1981 hetzelfde als in voorgaande jaren. De 160 tot 170 pinken komen medio mei voor het eerst op de OBK. De eerste telling in het Lolium-type vond plaats op 24 mei.

Twee à drie weken later komen de pinken voor het eerst in groepjes op de NBK. De eerste telling daar werd gedaan op 21 juni.

De laatste tellingen werden gedaan op 27 september, toen de pinken de kwelder verlieten.

De Student-t-toets (betrouwbaarheidsnivo $\alpha = 0,05$) werd toegepast om eventuele verschillen in de aantallen mestplakken tussen 1977-1980 en 1981 te toetsen.

3.3. Resultaten en discussie.

Het gemiddeld aantal mestplakken per vegetatietype in 1977-1980 en het aantal plakken in 1981 staan vermeld in tabel 3.1. Alleen in het *Juncus maritimus*-type lagen in 1981 significant meer plakken dan in 1977-1980. Wat de overige typen betreft kunnen we van een redelijk konstante beweidingsdruk in de loop der jaren spreken.

vegetatietype	aantal vakken	aantal mestplakken	
		1977-1980	1981
<i>Juncus gerardii</i>	8	16,6 (5,0)	20,1 (5,9)
<i>Festuca</i>	6	20,8 (3,5)	19,0 (1,4)
<i>Armeria</i>	4	12,6 (3,3)	12,5 (1,7)
<i>Ammophila</i>	4	12,4 (1,6)	10,0 (2,2)
<i>Juncus maritimus</i>	4	5,4 (1,9)	18,3 (3,3)*
<i>Elytrigia</i>	6	9,2 (3,4)	14,0 (4,4)

Tabel 3.1: het totaal aantal mestplakken ($\times \text{ha}^{-1} \times 10^{-2}$) per jaar (graasseizoen) in 1977-1980 en in 1981; tussen haakjes de standaard deviatie.

* verschilt significant ($p < 0,005$) met 1977-1980.

Het aantal mestplakken per vegetatietype - en dus de beweidingsdruk per type - is niet konstant in de loop van het graasseizoen (zie figuur 3.1). De eerste tellingen in het *Lolium*-type zijn in figuur 3.1 niet verwerkt en het aantal plakken per type werd steeds op dezelfde dag en dus over dezelfde perioden geteld. Toch zou de hoge beweidingsdruk op het *Lolium*-type in juni voor een deel het gevolg kunnen zijn van het feit, dat nog niet alle pinken de NBK "ontdekt" hebben (de pinken beginnen het graasseizoen op de OBK en bezoeken na twee tot drie weken in steeds grotere getale de NBK).

De druk op het *Lolium*-type neemt vervolgens af in de tijd.

Op de NBK worden de *Festuca*-, *Elytrigia*- en *Ammophila*-typen het drukst bezocht in juni, de *Puccinellia*-, *Juncus gerardii*- en *Juncus maritimus*-typen in juli en september en het *Ammophila*-type in augustus.

Het getal tussen haakjes in figuur 3.1 geeft het gemiddeld aantal plakken

per hectare per dag gedurende het graasseizoen (gemiddelde van de maanden juni tot en met september).

De druk op het Lolium-type van de OBK is veel hoger dan die op de NBK-vegetatietypen. Dit is ongetwijfeld het gevolg van de kunstmestgiften die het type bijzonder aantrekkelijk maken voor de pinken. We komen daar bij het bespreken van de graaskracht en de begrazingsdruk (zie 4.3.5) op terug.

Binnen de NBK valt ruwweg een afname van de beweidingsdruk te constateren gaande van de lage kwelder (Puccinellia-type) naar de duintjes van de hoge kwelder (Ammophila-type).

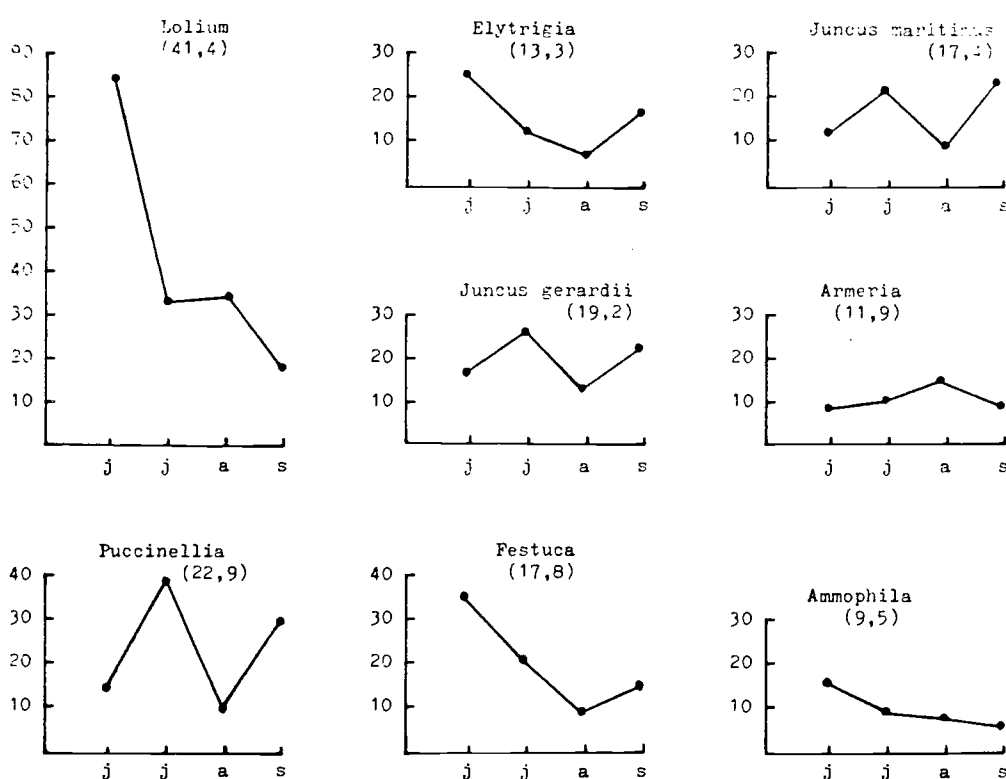


Fig. 3.1: het aantal mestplakken ($x \text{ ha}^{-1} \times \text{dag}^{-1}$) per maand in 1981; tussen haakjes het gemiddelde gedurende het graasseizoen.

Met name de Puccinellia- en Festuca-typen en in iets mindere mate het Juncus gerardii-type worden gekenmerkt door een korte grasmat, waarin de pinken relatief lang moeten verblijven (grazen) om eenzelfde hoeveel-biomassa op te nemen als in langere vegetaties. Dat kan mede de reden zijn dat in deze typen meer mest gedeponneerd wordt dan in de andere typen met een hogere vegetatie. Omdat geen onderscheid is gemaakt in grasplakken en rustplakken (zie daarvoor 1.3), kan de hoge beweidings-

druk echter tevens aangeven dat de pinken veel gerust hebben. Op dit verschil tussen beweidingsdruk en specifieke begrazingsdruk wordt in 4.3.7 verder ingegaan.

Het ziet er dus naar uit dat de pinken voorkeur hebben voor bepaalde typen - hetzij om erin te grazen, hetzij om erin te rusten, waarbij ook bovenstaande invloed van korte grasmatten een rol kan spelen en het 'voorkeursbeeld' kan vertekenen - en dat deze voorkeur verschuift in de loop van het graasseizoen. Dit werd ook door Allersma (1977, en niet gepubliceerde resultaten van 1977-1980) gekonstateerd.

Op de vraag naar het hoe en waarom van deze voorkeur zal in de hoofdstukken 6 en 7 worden ingegaan.





4. Graaskracht en begrazingsdruk.

4.1. Inleiding.

In 1.3 hebben de graaskracht en de begrazingsdruk omschreven en gezegd, dat we voor de schatting daarvan de netto bovengrondse primaire produktie respektievelijk de hoeveelheid gekonsumeerde biomassa (verder konsumptie te noemen) moeten meten.

We zullen in dit hoofdstuk de produktie respektievelijk konsumptie bespreken van en in de Puccinellia-, Juncus gerardii-, Festuca-, Armeria-, Ammophila- en Juncus maritimus-typen van de NBK (zie voor de samenstelling van die typen hoofdstuk 2) en het Lolium-type van de OBK.

Als we daarmee de graaskracht en de begrazingsdruk geschat hebben zullen we allereerst de in hoofdstuk 3 geschatte beweidingsdruk proberen te relateren aan de begrazingsdruk en vervolgens bezien of en in hoeverre de begrazingsdruk overeenkomt met de graaskracht. Het probleem van eventuele overbegrazing zal in hoofdstuk 8 besproken worden. In die bespreking zullen we ook de beweidingsdruk betrekken.

De meeste auteurs over produktie/konsumptie-metingen (zie 4.2) vermelden een maand als periode, waarover de metingen verricht worden. Dit lijkt een vrij willekeurig gekozen tijdsinterval te zijn. Het zou kunnen zijn, dat deze periode evenwel te lang is en dat als gevolg daarvan een onderschatting van de werkelijke produktie en konsumptie optreedt.

De groeikurve van grassen is sigmoïed: een periode van relatief weinig groei wordt gevolgd door een periode van exponentiële groei, waarna weer een afvlakking optreedt (zie bijvoorbeeld: Milthorpe and Ivins, 1966). Indien deze afvlakking optreedt binnen de periode van één maand zal met de gevolgde methode (zie 4.2) zowel de produktie als de konsumptie onderschat worden. In 4.2.5 gaan we hier nader op in.

Om na te gaan of deze fout gemaakt werd, werd in een enclosure in het Juncus gerardii-type (dat als voorbeeld diende) de groei van de vegetatie gevolgd door deze periodiek - om de vier dagen - te bemonsteren.

4.2. Methode.

De netto primaire bovengrondse produktie en de konsumptie kunnen worden gemeten door periodiek de staande biomassa ("standing crop") te bemonsteren, gebruik makend van verplaatsbare gewaskooien ("exclosures"). Deze methode, die bekend staat als de 'Wiegert and Evans methode' (Wiegert and Evans, 1964), zal hieronder besproken worden, alsmede een modifikatie ervan door Job and Taylor (1978).

Voor een overzicht van enige andere methodes wordt verwezen naar het IBP Handbook no.6 (Milner and Hughes, 1968).

Tucker (1980) bespreekt een spectrale methode om snel de levende en dode biomassa van gewasmonsters te scheiden. (Voor de noodzaak daarvan zie 4.2.1 en 4.2.2).

Thalen et al. (1980) bespreken het gebruik van de reflectiemeter. Zie ook Beck (1979).

Deze beide methodes hebben vooralsnog het nadeel, dat de aldus gemeten waardes geijkt moeten worden aan waardes van met de hand gescheiden monsters, hetgeen wellicht iedere maand opnieuw moet gebeuren. Van het gebruik van de reflektiemeter is om die reden in dit onderzoek afgezien.

4.2.1. De Wiegert and Evans methode.

De primaire produktie wordt gedefinieerd als de hoeveelheid energie die door voornamelijk plantaardige organismen via foto- en chemosynthese wordt opgeslagen. Bruto primaire produktie omvat de totale fotosynthese inklusief de respiratie. Netto primaire produktie is de bruto primaire produktie minus de energie benodigd voor respiratie en kan worden omschreven als de toename in levende biomassa in een bepaalde periode (Odum, 1959; 1960).

De werkelijke toename van levende biomassa over een bepaald tijdsinterval is het verschil in groene biomassa tussen tijdstip $t = 0$ en tijdstip $t = 1$ plus de hoeveelheid groene biomassa die afsterft gedurende dat tijdsinterval. Deze sterfte kan gezien worden als de toename in dode biomassa plus de hoeveelheid dode biomassa die gedurende het tijdsinterval verdwijnt ($L =$ litterfall, waarna het materiaal gedecomposeerd wordt).

De moeilijkheid is het L te bepalen. Wiegert and Evans (1964) geven een methode, die zij de "paired-plot" methode noemen, om L te meten. Deze methode is gemodificeerd en gesimplificeerd door Lomnicki en Bandola (1967), Lomnicki, Bandola en Jankowska (1968) en Jankowska (1968). De procedure is als volgt:

op tijdstip $t = 0$ wordt al het dode materiaal verwijderd van een vaste oppervlakte, gedroogd en gewogen (W_0); op $t = 1$ wordt al het dode materiaal verwijderd van een tweede oppervlakte naast de eerste en identiek aan deze (W_1). De verdwijningssnelheid van dood materiaal in deze plots wordt dan gegeven door:

$$r = \frac{\ln (W_0/W_1)}{t_1 - t_0} \quad (1) \text{ waarin}$$

$r =$ de verdwijningssnelheid in $g/g/dag$,

$t_1 - t_0 =$ het tijdsinterval in dagen.

Aan de volgende aannames moet dan voldaan worden:

- 1) de verdwijningssnelheid van de twee plots moet hetzelfde zijn.
- 2) biomassa en soortssamenstelling van beide plots moeten identiek zijn.
- 3) geen dood materiaal mag toegevoegd zijn aan het dode materiaal van de tweede plot gedurende het tijdsinterval.

Om eventuele fouten als gevolg hiervan te minimaliseren volgden Wiegert and Evans de volgende procedure:

op $t = 0$ werd van twee identieke plots zorgvuldig al het groene materiaal verwijderd en meegenomen; van één van deze beide plots werd het dode materiaal verwijderd, gedroogd en gewogen; op $t = 1$ werd de nieuw gevormde groene biomassa in de tweede plot verwijderd en de resterende dode biomassa meegenomen, gedroogd en gewogen.

De verdwijningssnelheid werd via (1) berekend.

Ketner (1972) bespreekt de gemodificeerde methode van Jankowska (1968).

Deze procedure heeft als nadeel, dat ze erg arbeidsintensief is en is daarom in dit onderzoek niet toegepast. Een tweede, simpeler techniek om de verdwijningssnelheid te meten is de zogenaamde "litterbag" techniek (Wiegert and Evans, 1964 en Ketner, 1972).

Deze berust op het in het veld neerleggen van een groot aantal zakjes (nylon met een bepaalde maaswijdte), die gevuld zijn met een bekende hoeveelheid dood materiaal. Deze zakjes worden vervolgens periodiek opgehaald, waarna de (resterende) inhoud gedroogd en gewogen wordt. Uit de afname in gewicht kan over elk tijdsinterval de verdwijningssnelheid berekend worden.

Zowel Wiegert and Evans, als Ketner vermelden echter, dat de aldus verkregen waardes voor de verdwijningssnelheid tot twee maal zo laag zijn als die gemeten met behulp van de "paired-plot" methode.

Eén van de oorzaken daarvan is, dat het materiaal dat opeengepakt zit in de zakjes minder gemakkelijk aangetast wordt door de bodemfauna, bacteriën en het weer, dan vrij liggend materiaal.

Om relatieve verschillen in verdwijningssnelheid tussen vegetatietypen te onderzoeken is de methode niettemin bruikbaar.

In november 1981 is met de litterbag methode een aanvang gemaakt en de resultaten zullen ter zijner tijd gepubliceerd worden.

Wiegert and Evans (1964) bespreken verder hoe zij met behulp van de (dagelijkse) verdwijningssnelheid van dood materiaal de netto primaire produktie berekenen.

Hoewel de methode niet in zijn volledigheid in dit onderzoek werd toegepast, is ze belangrijk voor een goed begrip van de problematiek

en zal daarom toch kort besproken worden. Voor een uitgebreide bespreking wordt verwezen naar de auteurs zelf.

als t_i = het tijdsinterval in dagen
 a_{i-1} = de dode biomassa aan het begin
 a_i = de dode biomassa aan het eind
 b_{i-1} = de levende biomassa aan het begin
 b_i = de levende biomassa aan het eind
 r_i = de dagelijkse verdwijningssnelheid van dode biomassa gedurende het tijdsinterval

stel x_i = de hoeveelheid dode biomassa die is verdwenen gedurende het tijdsinterval

$$x_i = (a_i + a_{i-1}) / 2 r_i t_i \quad (2)$$

veranderingen in levende en dode biomassa zijn respectievelijk:

$$\Delta b_i = b_i - b_{i-1} \quad (3)$$

$$\Delta a_i = a_i - a_{i-1} \quad (4)$$

dan is $(x_i + \Delta a_i)$ de hoeveelheid materiaal toegevoegd aan de dode biomassa gedurende het tijdsinterval, i.e. de sterfte van groen materiaal (d_i):

$$d_i = x_i + \Delta a_i \quad (5)$$

(5) moet ≥ 0 ; negatieve waardes indiceren een meetfout.

De produktie wordt dan gegeven door

$$y_i = \Delta b_i + d_i \quad (6)$$

Opgemerkt moet worden, dat hier steeds wordt gesproken over bovengrondse produktie. De ondergrondse (wortel)produktie valt buiten beschouwing van dit onderzoek.

4.2.2. De methode Job and Taylor.

Zoals gezegd is de methode Wiegert and Evans om ook de verdwijningssnelheid van dood materiaal (en dus de litterfall) in de produktie/konsumptie metingen te betrekken, niet gevolgd. Het probleem dat, als deze faktor niet meegenomen wordt in de berekeningen, de produktie en/of konsumptie onder- of overschat (afhankelijk van de tijd van het jaar) worden, kan gedeeltelijk ondervangen worden. Job and Taylor (1978) beschrijven hoe de gemeten waardes per monsterperiode geïnterpreteerd kunnen worden en hoe produktie en konsumptie op verschillende wijzen berekend kunnen worden, afhankelijk van de uitkomst van de toename - positief of negatief - van levende, dode en totale biomassa. Zij onderscheiden daartoe vier mogelijkheden, die ze afhankelijk stellen van de tijd van het jaar. Zij gaan ervan uit, dat de produktie (P) in begraasde graslanden gelijk is aan de toename in standing crop plus de litterfall plus de hoeveelheid gekonsumeerde biomassa:

$$P = \Delta BG + L + G \quad (1'')$$

hierin is

$$\Delta BG = BG_2 - BG_1, \text{ waarin BG de standing crop buiten de kooi is.}$$

$$L = \text{litterfall}$$

$$G = BC_2 - BG_2, \text{ waarin BC de standing crop binnen de kooi is.}$$

Of de produktie is de toename in standing crop binnen de kooi ($\Delta BC = BC_2 - BG_1$) plus de litterfall (L):

$$P = \Delta BC + L \quad (2'')$$

L is moeilijk te meten, maar Job and Taylor proberen L te schatten door levende en dode biomassa te scheiden en aan te nemen, dat over korte tijdsperiodes (vier weken) verliezen door L alleen in de dode fraktie van de standing crop optreden.

Omdat in begraasde graslanden de dode biomassa zowel door de grazers als door L kan verdwijnen, kunnen we voor de berekening van verliezen door L beter (2'') gebruiken, dan (1'').

Als we de levende en dode biomassa scheiden krijgen we uiteindelijk:

$$\begin{aligned} \Delta BC_{gr} &= BC_{gr2} - BG_{gr1} && \text{(toename groene biomassa)} \\ \Delta BC_d &= BC_{d2} - BG_{d1} && \text{(toename dode biomassa)} \\ \Delta BC_T &= BC_{T2} - BG_{T1} && \text{(toename totale biomassa)} \end{aligned} \quad \left. \vphantom{\begin{aligned} \Delta BC_{gr} \\ \Delta BC_d \\ \Delta BC_T \end{aligned}} \right\} \begin{array}{l} \text{zie} \\ \text{fig 4.1} \end{array}$$

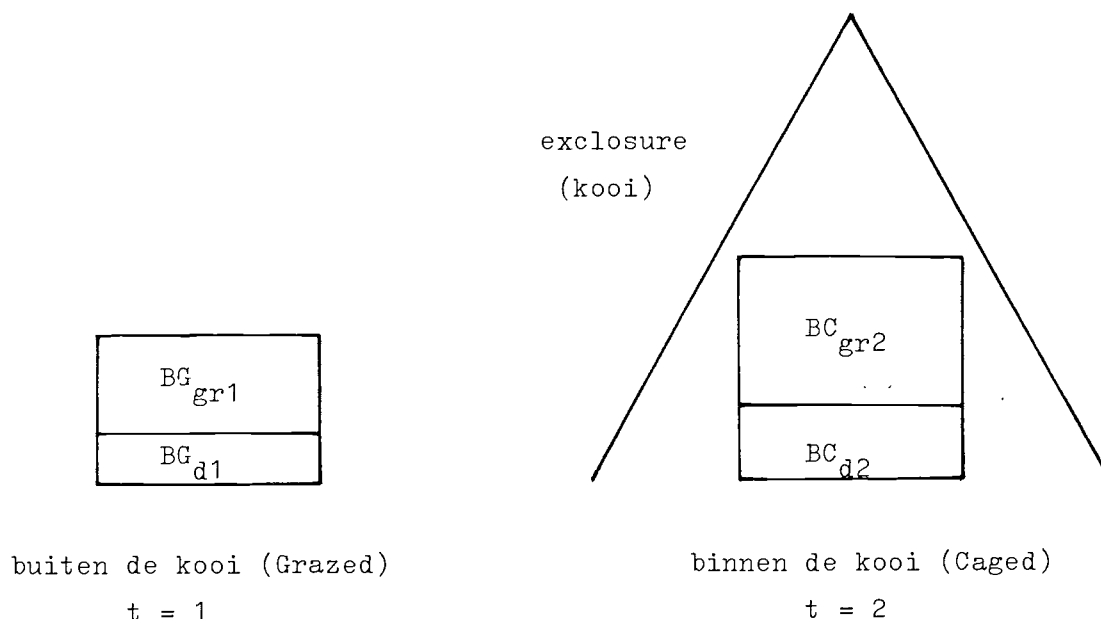


Fig. 4.1: schematische weergave van de groene (gr) en dode (d) standing crop binnen (BC) en buiten (BG) de kooi met een verschil in tijd $t_2 - t_1$ (zie tekst). (In dit schematische voorbeeld zijn ΔBC_{gr} , ΔBC_d en dus ΔBC_T positief.)

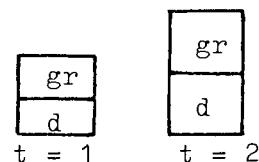
In het begin van het groeiseizoen wijzen negatieve waarden van ΔBC_d op verliezen van materiaal uit de dode fraktie van de standing crop. (Er gaat ook wel levend materiaal dood, maar in tijden van snelle groei is dit niet aannemelijk of verwaarloosbaar klein.)

Later in het seizoen, als de groei afneemt en de veroudering snel gaat, wordt het verdwijnen van dood materiaal overschaduw door de toename van dood materiaal ten gevolge van senescentie. ΔBC_T zal dan negatief zijn, indien ΔBC_d (positief) kleiner dan ΔBC_{gr} (negatief)

In feite kunnen ΔBC_{gr} , ΔBC_d en ΔBC_T positief of negatief zijn en kunnen zich zes combinaties voordoen. Job and Taylor achten er vier waarschijnlijk:

1) ΔBC_{gr} , ΔBC_d en ΔBC_T zijn positief;

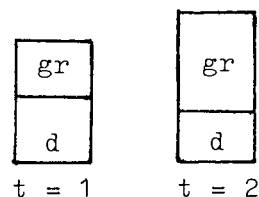
$P = \Delta BC_T$ en L is verwaarloosbaar klein.



2) ΔBC_{gr} en ΔBC_T zijn positief; ΔBC_d is negatief;

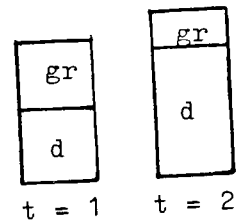
$\Delta BC_{gr} < \Delta BC_T$;

$P = \Delta BC_{gr}$ en $L = \Delta BC_d$



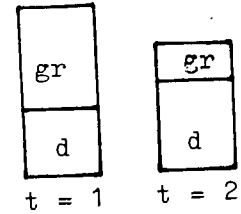
3) ΔBC_d en ΔBC_T zijn positief en ΔBC_{gr} is negatief;
 senescentie > produktie en
 senescentie >>> litterfall;

$$P = \Delta BC_T.$$



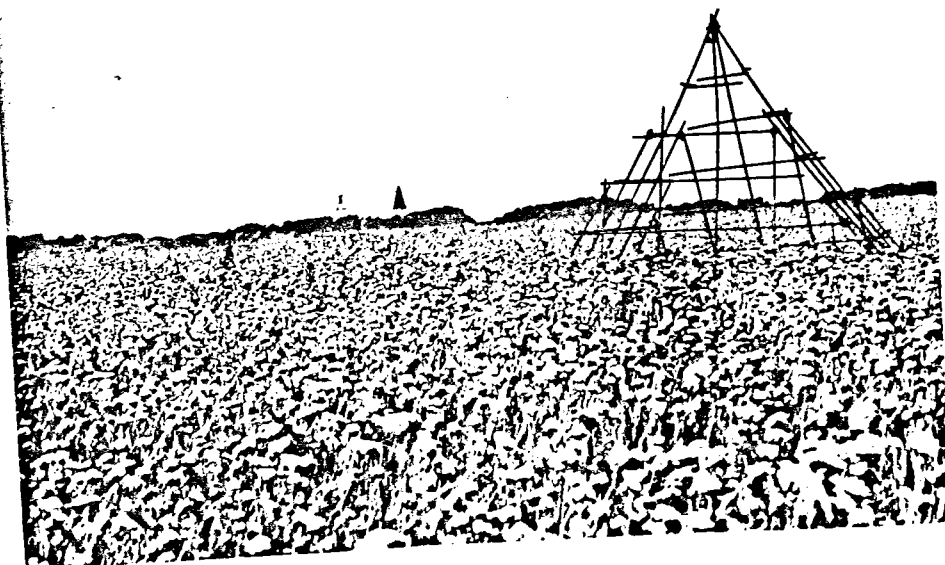
4) ΔBC_d is positief en ΔBC_{gr} en ΔBC_T zijn negatief;
 litterfall >>> produktie;

$$P = 0 \text{ en } L = \Delta BC_T.$$



In dit onderzoek zijn alle zes mogelijkheden onderscheiden en P is afhankelijk van de uitkomst berekend:

ΔBC_{gr}	ΔBC_d	ΔBC_T	P
+	+	+	ΔBC_T
+	-	+	ΔBC_{gr}
-	+	+	ΔBC_T
-	+	-	0
+	-	-	ΔBC_{gr}
-	-	-	0



Een enclosure in het Armeria-vegetatietype. Op de achtergrond het baken op de Kobbeduinen.

4.2.3. Konsumptie.

Job and Taylor (1978) beperken hun verhaal tot produktie metingen. Ook voor de berekening van de konsumptie (C_0) kunnen we evenwel zes mogelijkheden onderscheiden. Maar omdat, zoals gezegd in 4.2.2, in begraasde graslanden verliezen van dood materiaal hetzij aan L , hetzij aan de grazers te wijten is, moeten we de uitkomst van de metingen bij de berekening van C_0 anders interpreteren dan bij de berekening van P .

De konsumptie wordt berekend uit het verschil in standing crop binnen de kooi op $t = 2$ en de standing crop buiten de kooi op $t = 2$. In feite is dit G uit (1") (zie 4.2.2):

$$G = BC_2 - BG_2$$

De moeilijkheid zit hem in de standing crop buiten de kooi (BG_2): deze wordt zowel door de mate van senescentie (S), als door de litterfall (L), als door G bepaald.

Levende biomassa zal buiten de kooi door vertrapping sneller dood gaan dan binnen de kooi ($S_{\text{buiten}} > S_{\text{binnen}}$) en dode biomassa zal buiten de kooi sneller afvallen en verdwijnen dan binnen de kooi ($L_{\text{buiten}} > L_{\text{binnen}}$ (en ook $\text{decompositie}_{\text{buiten}} > \text{decompositie}_{\text{binnen}}$)).

De mate waarin deze verschijnselen de standing crop beïnvloeden zal mede afhangen van de aanwezige hoeveelheid levende en dode biomassa. Omdat ook G daarvan afhangt, kunnen we niet onderscheiden naar de verschillende invloeden.

Als we levende en dode biomassa van BC_2 en BG_2 scheiden en het verschil in groene, dode en totale biomassa berekenen, doen zich nu in principe weer zes mogelijke combinaties voor. We zullen deze hieronder bespreken en beredeneren hoe C_0 per mogelijkheid geschat kan worden. Daartoe gebruiken we:

$$\Delta BCG_{gr} = BC_{gr2} - BG_{gr2} \quad (\text{verschil groene biomassa})$$

$$\Delta BCG_d = BC_{d2} - BG_{d2} \quad (\text{verschil dode biomassa})$$

$$\Delta BCG_T = BC_{T2} - BG_{T2} \quad (\text{verschil totale biomassa})$$

1) ΔBCG_{gr} is positief en ΔBCG_T is positief.
 Maar ook ΔBCG_d is positief.

Omdat S_{bui} groter is dan S_{bi} , is ΔBCG_d eigenlijk groter dan gemeten (*).

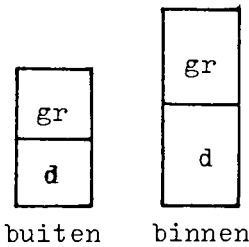
Omdat L_{bui} veel groter is dan L_{bi} , is ΔBCG_d eigenlijk kleiner dan gemeten (**).

Het effect van (**) is groter dan dat van (*), dus ΔBCG_d is eigenlijk kleiner dan gemeten. Als we ΔBCG_d dus zonder meer bij ΔBCG_{gr} op zouden tellen, zou C_o overschat worden.

Omdat we echter niet weten welk deel van ΔBCG_d door L en welk deel door G veroorzaakt is, kunnen we daarvoor niet corrigeren.

L_{bui} is op zijn minst even groot als L_{bi} , dus we kunnen in elk geval de waarde van L_{bi} uit (2") - gevonden bij de berekening van P in dezelfde periode - aftrekken van ΔBCG_d en dus van ΔBCG_T .

C_o wordt aldus $\Delta BCG_T - L$ (uit (2")).



2) ΔBCG_{gr} en ΔBCG_T zijn positief.

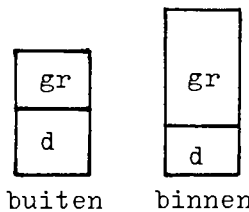
ΔBCG_d is negatief. Dit indiceert, dat buiten de kooi S groter is dan L + G.

Bovendien is S_{bui} groter dan S_{bi} .

Dus de gemeten waarde van ΔBCG_d is eigenlijk te groot als gevolg van de grote mate van S_{bui} en de waarde van ΔBCG_{gr} is eigenlijk kleiner dan gemeten. Met andere woorden, de waarde van ΔBCG_d moet verdisconteerd worden in C_o :

$$C_o = \Delta BCG_{gr} + \Delta BCG_d = \Delta BCG_T.$$

L is onbekend, maar waarschijnlijk verwaarloosbaar klein.



3) ΔBCG_{gr} is negatief; theoretisch gezien is dit niet mogelijk en indiceert dit een meetfout of de variatie in het terrein.

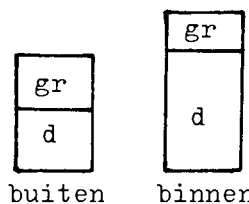
ΔBCG_d is positief en groter dan $-\Delta BCG_{gr}$.

Het is niet aannemelijk dat $S_{bi} > S_{bui}$

L_{bui} is groter dan L_{bi}

$L + G$ is groter dan S (buiten)

$\Rightarrow \Delta BCG_d$ is eigenlijk kleiner dan gemeten,



maar wederom is het aandeel van G en L daarin onbekend.

Voor L kunnen we weer L uit (2") nemen en C_o wordt dan:

$$C_o = \Delta BCG_d - L \text{ (uit (2))}.$$

Omdat L waarschijnlijk groter is dan L (uit (2")), wordt C_o waarschijnlijk enigszins overschat.

4) ΔBCG_{gr} is positief.

ΔBCG_d is negatief, indicierend, dat
buiten de kooi $S > L + G$.

Bovendien is $S_{bui} > S_{bi}$.

Dus de gemeten ΔBCG_{gr} is groter dan

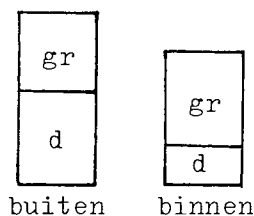
de werkelijk gegeten hoeveelheid groene biomassa. De negatieve waarde
van ΔBCG_d moet bij ΔBCG_{gr} opgeteld worden en

$$Co = \Delta BCG_{gr} + \Delta BCG_d = \Delta BCG_T.$$

ΔBCG_T is negatief (omdat $-\Delta BCG_d > \Delta BCG_{gr}$) en dus is Co negatief.

Omdat dit niet mogelijk is, wordt Co op nul gesteld.

L is waarschijnlijk verwaarloosbaar klein en kan eventueel gechecked
worden met L uit (2").



5) ΔBCG_{gr} is negatief, een meetfout of
de variatie in het terrein indicierend.

ΔBCG_d is positief, maar kleiner dan $-\Delta BCG_{gr}$.

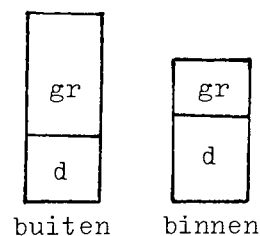
Buiten de kooi is S kleiner dan $L + G$.

Omdat ΔBCG_d negatief is, is S_{bui} waarschijn-
lijk klein.

ΔBCG_d wordt dus voornamelijk door L en G beïnvloed. L kan wederom
met L uit (2") geschat worden en

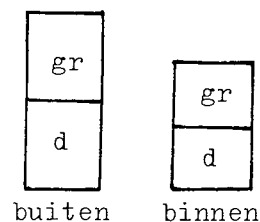
$$Co = \Delta BCG_d - L \text{ (uit (2"))}.$$

Co kan wederom niet negatief zijn en wordt op nul gesteld.



6) ΔBCG_{gr} en ΔBCG_d zijn negatief, hetgeen
een meetfout of de variatie in het terrein
indiceert.

Co moet wederom op nul gesteld worden.



De verschillende mogelijkheden en de waarde die Co per mogelijkheid aanneemt zijn aldus:

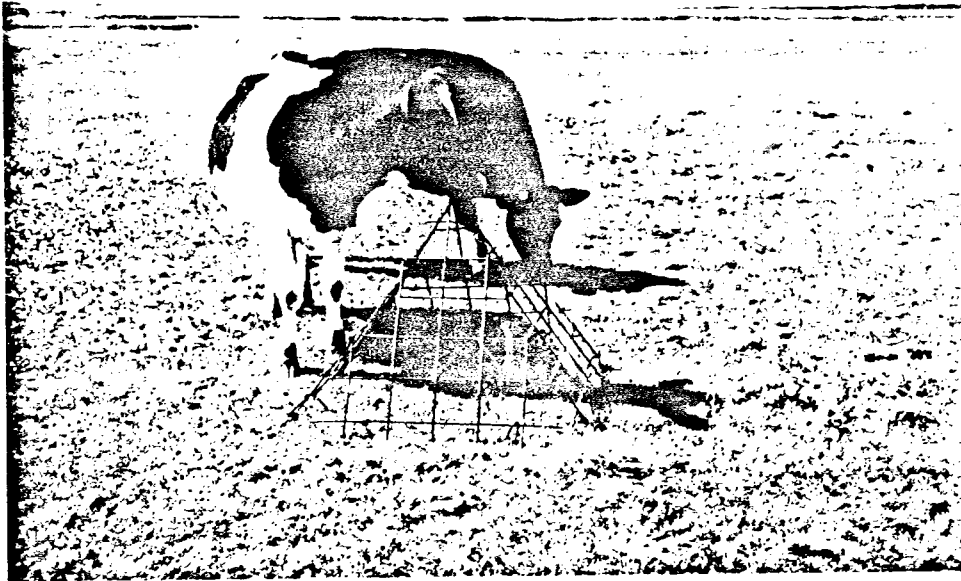
BCG_{gr}	BCG_d	BCG_T	Co
+	+	+	$BCG_T - L$ (uit (2"))
+	-	+	BCG_T
-	+	+	$BCG_d - L$ (uit (2"))
+	-	-	0
-	+	-	0
-	-	-	0



4.2.4. Materiaal en gevolgde procedure.

Exclosures werden geknipt en samengesteld uit matten betonijzer met een maaswijdte van 15 x 15 cm en een diameter van 6 mm.

De exclosures werden vierzijdig pyramidaal gemaakt met een grondvlak van 1 m² en een hoogte van 80 cm. (zie afbeelding onder)



Het aantal kooien per vegetatietype hangt af van

- a) de structuur (met name de hoogte) en soortssamenstelling van de vegetatie en de variatie daarin,
- b) de betrouwbaarheid, waarmee men een uitspraak over het gemiddelde van de metingen wil doen,
- c) de beschikbare tijd en mankracht.

Het statistisch benodigde aantal kooien kan berekend worden volgens:

$$N = \left(\frac{t \times s.d.}{D \times X} \right)^2 \quad (\text{Milner and Hughes, 1968})$$

waarin:

N = het benodigde aantal kooien of aantal monsters.

X = de gemiddelde waarde van de monsters.

s.d. = de standaard deviatie van de monsters.

t = de Student-t-tabel waarde voor N-1 vrijheidsgraden en gewenst betrouwbaarheidsniveau (bijvoorbeeld $\alpha = 0,05$)

D = de toelaatbare onzekerheid omtrent de juistheid van de uitspraak (binnen het International Biological Program wordt

hiervoor een waarde van 10% aangenomen, maar 20% wordt als redelijk beschouwd (Thalen, mond. med.)).

Om dit benodigde aantal per vegetatietype te weten te komen werden in elk type een aantal proefmonsters genomen. Deze hadden een oppervlakte van 176 cm^2 , het oppervlak van de steekbus waarmee de monsters gestoken werden (zie onder).

Tabel 4.1 laat de resultaten van deze proefmonstering zien. De daarin vermelde typen zijn de in dit onderzoek op productie en konsumptie onderzochte typen.

vegetatie- type	oppervlak (ha)	aantal monsters	X	s.d.	N* nodig	N gebruikt
Lolium	5,94	/	/	/	/	5
Puccinellia	0,67	5	1,97	0,75	28	5
Juncus gerardii	2,71	5	2,94	0,42	4	5
Festuca	5,54	8	4,51	1,28	11	8
Armeria	3,60	8	7,06	2,05	13	8
Ammophila	2,94	5	5,11	2,40	43	5
Juncus maritimus	5,86	10	14,61	3,99	10	10

* bij $D = 0,20$ en $t_{n-1;0,05}$.

Tabel 4.1: Het statistisch benodigde en het later gebruikte aantal kooien per vegetatietype. X = gemiddelde van de (proef-) monsters; s.d. = standaard deviatie van de monsters.

In het Lolium-type van de OBK werden geen proefmonsters genomen. Later werden in dit type vijf kooien gebruikt, voornamelijk op grond van beschikbare tijd en mankracht, maar ook omdat de variatie in dit type relatief gering ten opzichte van de variatie in de overige (NBK-) typen werd geacht.

Met name in de Ammophila- en Puccinelliatypen waren aanzienlijk meer kooien nodig dan gebruikt. Wat het Puccinellia-type betreft waren meer kooien echter niet gewenst, vanwege de geringe totale oppervlakte die het type in beslag nam en die samengesteld was uit verschillende kleine oppervlaktes.

Hoewel na deze proefmonstering bekend was dat de verlangde zekerheid (minimaal $100 - D = 80\%$ bij een betrouwbaarheidsinterval van 95%) in elk geval wat een aantal typen betreft niet bereikt zou worden, liet de beschikbare tijd en mankracht niet toe meer monsters te nemen.

De formule voor het benodigde aantal monsters (kooien) kan ook anders geschreven worden als:

$$D = \frac{s.d. \times t}{\sqrt{N} \times X}$$

D kan verkleind worden door hetzij N te vergroten, hetzij X (dat wil zeggen grotere monsters te nemen, zodat de variatie in het terrein beter ondervangen wordt, zie ook 4.3.1). In beide gevallen wordt de standaardfout (s.d./ N) kleiner.

Verschillende auteurs hebben onderzocht wat het effect van aantal en grootte van de monsters op de betrouwbaarheid van standing crop schattingen is. Wiegert (1962) geeft voor grassen een optimale kwadraatgrootte van $0,047 \text{ m}^2$, voor dood materiaal van $0,063 \text{ m}^2$ en voor kruiden en totale groene biomassa van $0,187 \text{ m}^2$.

Ketner (1972) gebruikte ringvormige plots van $0,5 \text{ m}^2$ en $0,125 \text{ m}^2$. Ook van Dyne (1963) vermeldt een lagere spreiding bij gebruik van cirkelvormige plots.

De in dit onderzoek gebruikte steekbus voor de monsternamen heeft het voordeel van de ringvormige plots en het voordeel, dat een "vast" oppervlakte wordt bemonsterd - vast in die zin, dat een geringere fout tijdens het knippen aan de randen gemaakt wordt dan wanneer de monsters niet gestoken worden.

Het oppervlakte van de steekbus ($0,0176 \text{ m}^2$) is echter klein (Milner and Hughes, 1968 ; van Dyne et al., 1963 ; Wiegert, 1962 ; Waddington and Cooke, 1971 ; Ketner, 1972 ; en Job and Taylor, 1978 vermelden alle grotere oppervlaktes).

Dit bezwaar werd enigszins ondervangen door per monsterplaats (zowel binnen als buiten de kooi) drie monsters te nemen, waarvan er later één (telkens het eerst gestoken monster) gescheiden werd in levende en dode fraktie.

De monsters werden afgeknipt tot op de minerale minerale bodem en meegenomen in polytheenzakken. Het versgewicht werd bepaald en vervolgens werd het ene monster gescheiden. Zand en mos werden van dit monster verwijderd. De levende en dode fraktie werd gedroogd bij 80° C gedurende 12 uur, waarna het drooggewicht werd bepaald.

Het wegen gebeurde op een Mettler balans op 0,01 gram nauwkeurig. Vervolgens werden de gewichten van levende en dode fraktie van het ene monster omgerekend naar het totaal gewicht van de drie monsters.

Tijdens de eerste twee meetperiodes werd binnen iedere kooi een extra plot met kippengaas afgezet. Dit diende om eventuele begrazing door hazen of konijnen uit te sluiten. De konsumptie door hazen of konijnen kan namelijk op de kwelder aanzienlijk zijn (Alberda, 1974).

Toen bleek dat er geen verschillen optraden tussen deze en de overige (drie) plots, is verder afgezien van het nemen van dit extra monster. De met gaas afgezette plots werden niettemin gehandhaafd, omdat sporen van eventuele begrazing door hazen of konijnen met het oog goed waarneembaar zijn. Ook in latere meetperiodes werd dit evenwel niet gekonstateerd.

De methode om de produktie en de konsumptie te meten is als volgt: op tijdstip $t = 0$ worden de kooien op van tevoren at random gekozen plaatsen neergezet. Op een standaard afstand van 5 meter van deze plaatsen wordt vervolgens gemonsterd. Aldus wordt de standing crop buiten de kooi op $t = 0$ verkregen: BG_0 .

Na vier weken, op tijdstip $t = 1$, wordt de standing crop binnen de kooien gemonsterd: BC_1 .

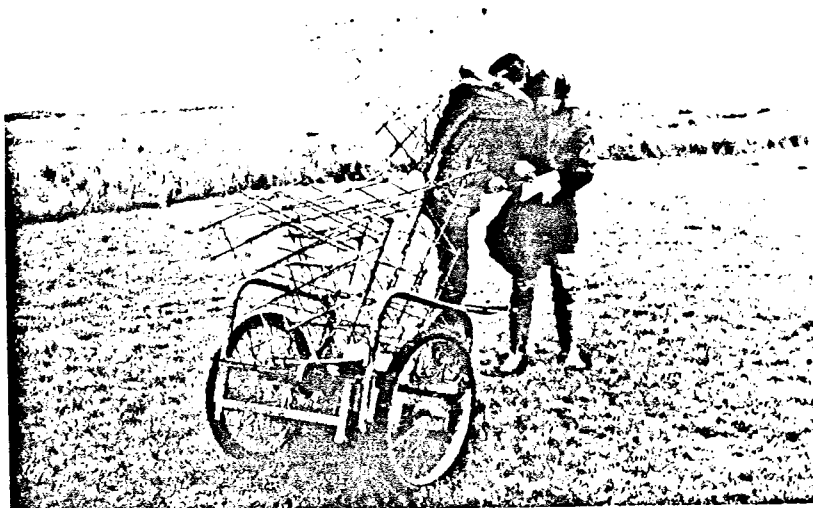
De kooien worden vervolgens weer at random verplaatst en opnieuw op 5 meter afstand van deze nieuwe plaatsen wordt de standing crop buiten de kooien op $t = 1$ bemonsterd: BG_1 .

Deze procedure wordt iedere meetperiode herhaald.

Per periode is nu de produktie $P = BC_1 - BG_0$

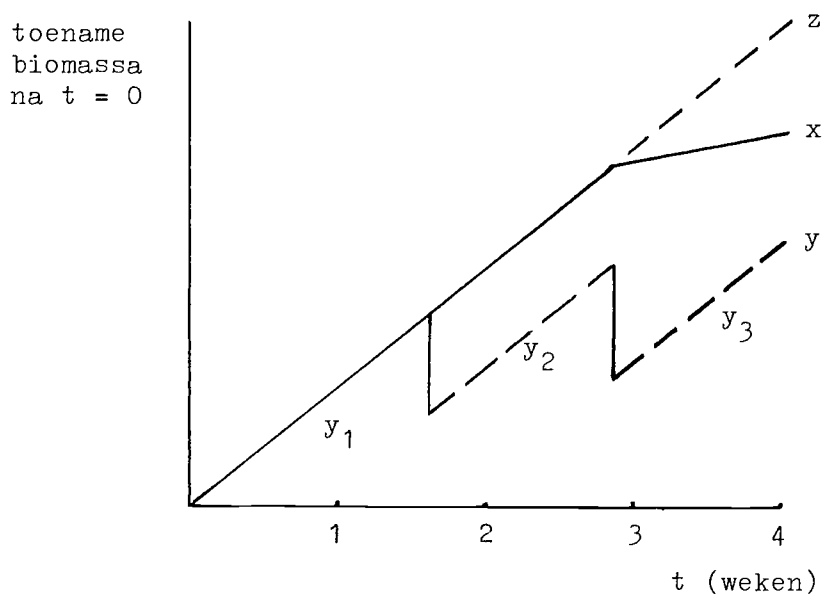
en de konsumptie $Co = BC_1 - BG_1$

In 4.2.2 en 4.2.3 hebben we besproken hoe P en Co hieruit verder berekend worden.



4.2.5. Groei gedurende één maand.

In 4.1 werd er op gewezen dat de produktie en de konsumptie onderschat zouden worden, indien de vegetatie binnen de kooien vóór het einde van de meetperiode langzamer zou gaan groeien dan de vegetatie buiten de kooien. De onderstaande figuur moge dit verduidelijken.



In deze figuur geeft z de biomassatoename indien de vegetatie lineair door zou groeien (tot in elk geval $t = 4$). Binnen de kooi vllakt de groei echter af en is de biomassatoename op $t = 4$ x . Buiten de kooi wordt de vegetatie tweemaal begraasd, waarna de vegetatie ("verjongd") verder groeit, lineair volgens de helling van de lijn z .

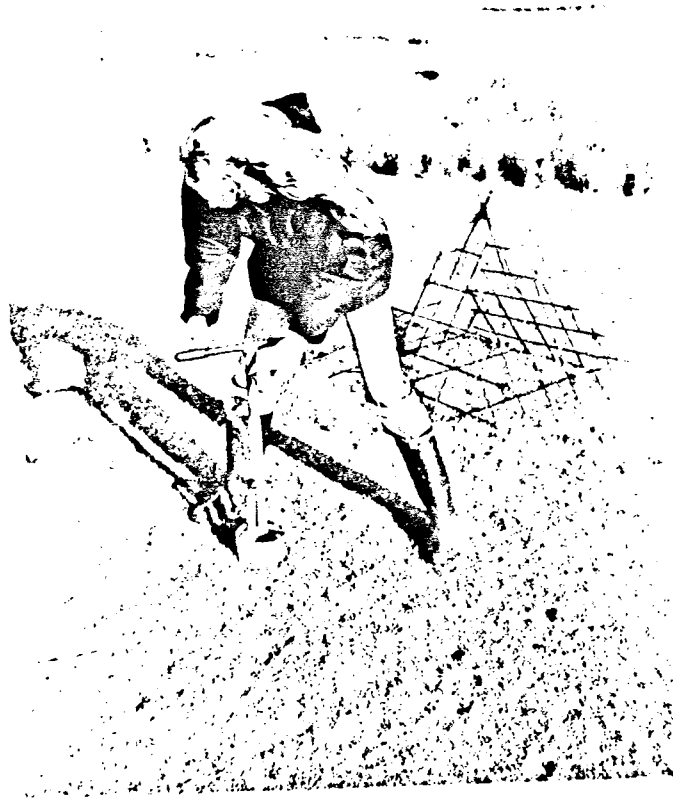
Er wordt nu gemonsterd op $t = 4$ en vervolgens berekend:

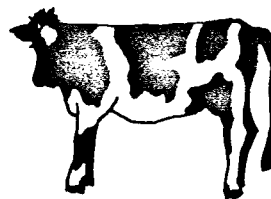
$$P = x_4 - x_0 \quad \text{en} \quad C_0 = x_4 - y_4.$$

Echter, de vegetatie in het terrein is gegroeid volgens z , dus zowel P als C_0 worden onderschat, en wel met de waarde $z_4 - x_4$. Immers, de sommatie van alle beetjes groei y_1, y_2, y_3 , levert dezelfde waarde op als z_4 .

Om na te gaan of de afvlakking van de groei voor het einde van de meetperiode optrad werd in het *Juncus gerardii*-type - dat als voorbeeld moest dienen - een enclosure gebouwd van $7 \times 5 \text{ m}^2$. Binnen deze enclosure werd de vegetatie gelijkmatig op 2 cm hoogte gebracht, allereerst op 16 juni met een hand-motormaaiër

en later op 1 juli met een handschaar.
Vervolgens werden om de vier dagen vijf plotjes van $20 \times 20 \text{ cm}^2$ tot op 2 cm afgeknipt (dit is ongeveer de hoogte waarop de pinken deze vegetatie begrazen). Dit materiaal werd verzameld en meegenomen in plastic zakjes, gedroogd bij 80°C gedurende 12 uur en gewogen op 0,01 gram nauwkeurig.
Uit de toename van de biomassa per dag kon een groeikurve getrokken worden.





4.3. Resultaten en discussie.

4.3.1. De standing crop schattingen

De gemeten waarden voor de levende en dode standing crop per vegetatietype per periode (in $g \times m^{-2}$) staan in bijlage 4.1.

In bijlage 4.2 is de onzekerheid D (zie 4.2.4) voor $\alpha = 0,05$ (95% betrouwbaarheidsinterval; tweezijdige toetsing) van deze waarden berekend.

We zien dat D meestal (veel) groter is dan de verlangde 20% (zie 4.2.4). Op grond van de uit de proefmonsters berekende aantallen kooien (monsters) per vegetatietype lag dit in de lijn der verwachting.

Dit betekent dat we, als we met een betrouwbaarheid van 95% een uitspraak doen over de gemiddelde grootte van de standing crop, we dat doen met een geringe zekerheid omtrent de juistheid van die uitspraak (vanwege de grootte van het betrouwbaarheidsinterval ten opzichte van het gemiddelde).

We zouden D kunnen verlagen door de betrouwbaarheid te verlagen maar in feite schieten we daar natuurlijk niets mee op.

Een gevolg van deze hoge D-waardes, of beter gezegd van de grote spreiding op de standing crop getallen, is dat we vaak geen significante verschillen (indien $\alpha = 0,05$) tussen types en per type tussen periodes aan kunnen tonen.

De grote spreiding kan het gevolg zijn van a) de variatie in het terrein binnen de vegetatietypes, en b) methodische fouten. Methodische fouten kunnen gemaakt zijn tijdens het knippen van de monsters, tijdens het scheiden in levend en dood materiaal en tijdens het wegen. Knipfouten zijn zo gering mogelijk gehouden door steeds dezelfde personen dezelfde types te laten bemonsteren. (van Dyne et al., 1963, en Klingman et al., 1943, vermelden dat een aanzienlijke variatie op kan treden als verschillende personen hetzelfde type knippen.)

Fouten tijdens het scheiden zijn mogelijk opgetreden, omdat het onderscheid tussen levende en dode biomassa niet altijd even duidelijk is. Ook de totale standing crop varieert echter aanzienlijk en de bijdrage van fouten tijdens het scheiden op de totale spreiding is gering.

Weegfouten liggen in de orde van grootte van 0,005 gram en kunnen dus als onaanzienlijk worden beschouwd.

Waarschijnlijk is de hoge spreiding dus het gevolg van variatie binnen de vegetatietypen.

Deze variatie zou beter ondervangen kunnen worden door hetzij het oppervlak van de monsters te vergroten, hetzij het aantal monsters te vergroten (zie 4.2.4). Beide vergen veel tijd en mankracht.

Als we er echter vanuit gaan, dat ons steekproefgemiddelde het populatiegemiddelde benadert, kunnen we ondanks de onbetrouwbaarheid (of onzekerheid) daarvan met de steekproefgemiddelden de trends in de standing crop beschrijven.

De algemene trend, zowel binnen als buiten de exclosures, is een afname van de levende standing crop in de loop van het graasseizoen en een toename van de dode standing crop (fig. 4.2 en fig. 4.3).

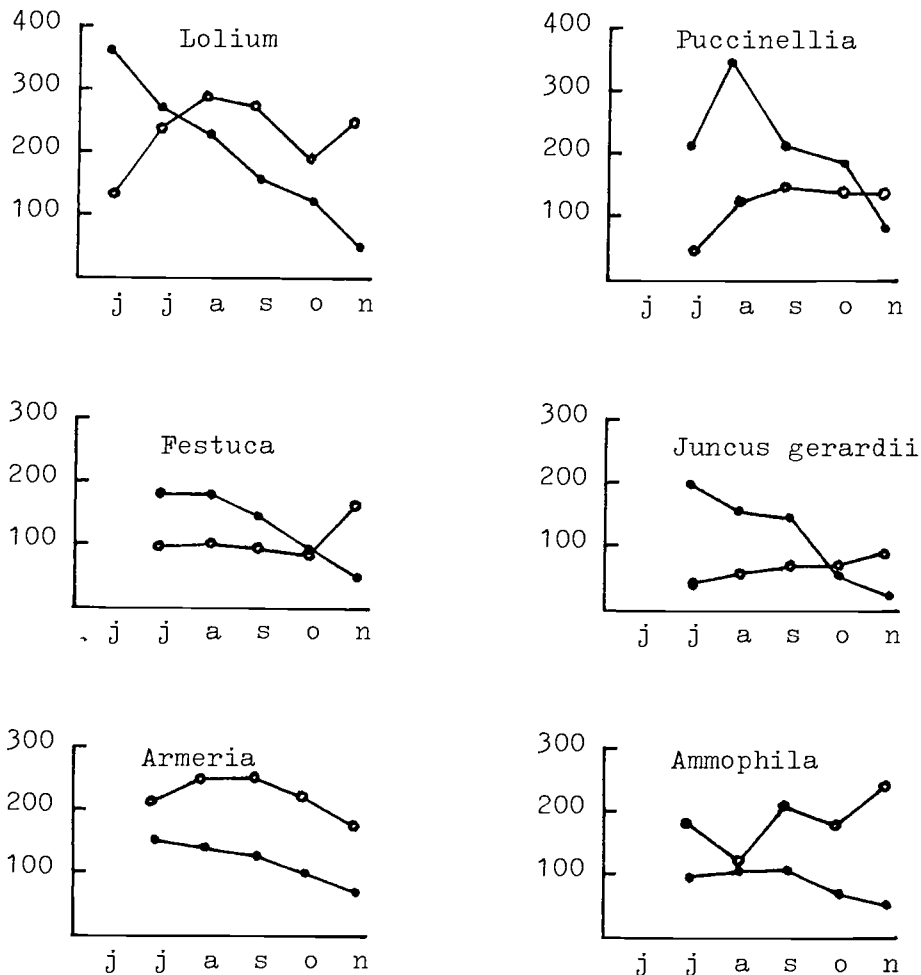


Fig. 4.2: levende (—●—) en dode (---○---) standing crop ($g \times m^{-2}$) binnen de exclosures.

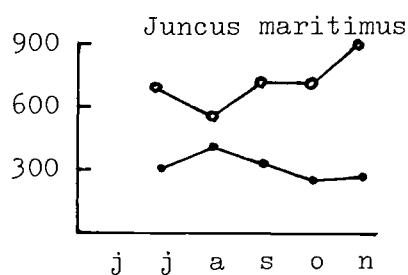


Fig. 4.2 (vervolg): levende (●—●) en dode (○—○) standing crop (g x m⁻²) binnen de exclosures.

Alleen in het *Armeria*-type neemt ook de dode standing crop af in de loop van het graasseizoen. Dit zou veroorzaakt kunnen worden door de grote bloemproductie uit de maand mei, die in de loop van de tijd afsterft, door de pinken vertrapt wordt en zodoende langzamerhand "uit de metingen verdwijnt".

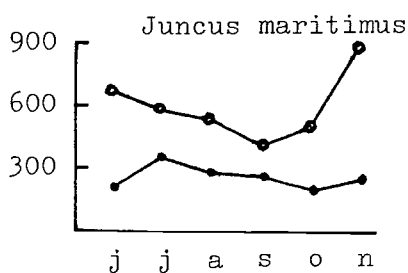
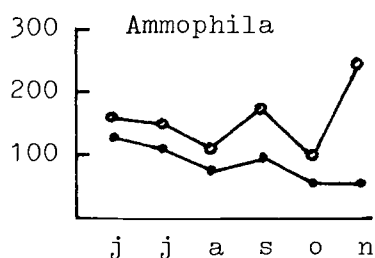
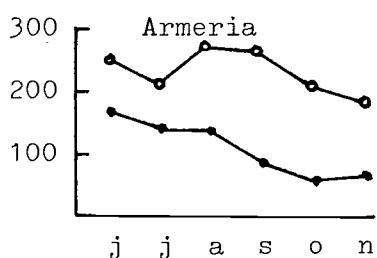
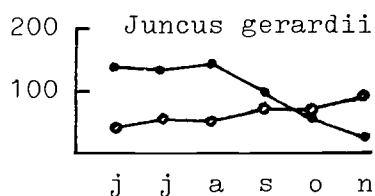
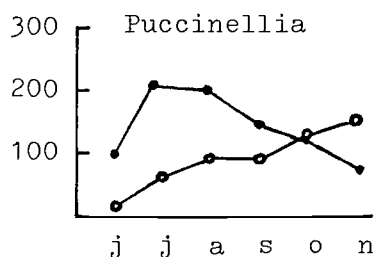
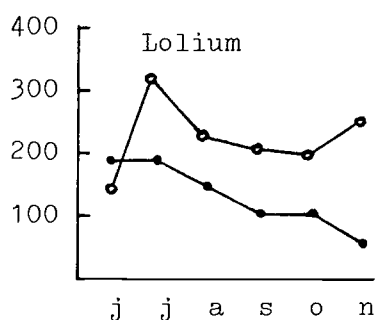


Fig. 4.3: levende (●—●) en dode (○—○) standing crop (g x m⁻²) buiten de exclosures. (let op schaal *J. maritimus*-type!)

Het Puccinellia- en Juncus maritimus-type beginnen later (in juni/juli) te produceren dan de andere typen (eind april/mei). De standing crop van deze twee typen is het hoogst in juli (buiten de exclosures). Wat het Ammophila-type betreft moet gezegd worden, dat de monsters gestoken werden tussen de pollen van Ammophila arenaria in; deze soort werd zelf niet bemonsterd.

In het Juncus maritimus-type is de strooisel-laag bijzonder dik. We zien dit terug in de figuren 4.2 en 4.3 in de bijzonder hoge getallen voor de dode standing crop. De spreiding op deze getallen is niet extreem hoog in vergelijking met andere typen. Maar omdat het niet mogelijk was in de dode biomassa oud materiaal van het voorgaande jaar te onderscheiden van nieuw gevormd dood materiaal van dit jaar werd besloten - ondanks de bezwaren daartegen (zie 4.2.1 en 4.2.2) - produktie en konsumptie in dit type alleen aan de hand van de toename van levende biomassa te berekenen.



4.3.2. Produktie en konsumptie.

Bij het berekenen van de produktie (P) en de konsumptie (Co) worden standing crop getallen van elkaar afgetrokken. Het gevolg daarvan is, dat de gemiddelde P en Co getallen, die we aldus berekenen, met een nog grotere onzekerheid behept zijn, dan de standing crop gemiddelden. We zullen dit in het gehele verdere verhaal in het achterhoofd moeten houden.

In bijlage 4.3 staan de gemiddelde P en Co waarden en de spreiding rond die waarden. In figuur 4.4 zijn de gemiddelden per type per periode uitgezet.

De produktie is het hoogst in het Lolium-type van de OBK. Het type wordt meestal tweemaal per jaar met kunstmest bemest. Voordat daarmee werd begonnen bestond dit kweldergedeelte uit een Festuca-vegetatietype, zoals ook op de NBK wordt aangetroffen. De produktie van het Festuca-type aldaar is maximaal in de maanden juni en juli en dan ruim $2 \text{ g} \times \text{m}^{-2}$ per dag. Het Lolium-type produceert het meeste in juni: $7,5 \text{ g} \times \text{m}^{-2}$ per dag. Als we de verschillen, die tussen de beide typen bestaan wat betreft bodem, hoogte, soortssamenstelling en andere, abiotische factoren, even vergeten, dan zouden we kunnen konkluderen, dat de produktie als gevolg van de kunstmestgiftten met bijna een faktor 3,5 verveelvoudigd wordt. Het Puccinellia-type begint later te produceren dan de overige typen. Begin mei werd nauwelijks enige groei van de dominerende soort van dit type, Puccinellia maritima, gekonstateerd. In juli is de produktie maximaal, ruim $6 \text{ g} \times \text{m}^{-2}$ per dag, waarna ze geleidelijk afneemt tot iets meer dan $1 \text{ g} \times \text{m}^{-2}$ per dag in oktober. Het Juncus gerardii-type heeft een maximale produktie aan het begin van het graasseizoen, in juni, van bijna $3 \text{ g} \times \text{m}^{-2}$ per dag. Daarna daalt P gestaag tot nul in oktober.

In het Armeria-type neemt de produktie, na een piek in juli gehad te hebben, af in augustus, maar daarna weer toe tot in oktober. P in dit type is maximaal $2 \text{ g} \times \text{m}^{-2}$ per dag.

Het Ammophila-type heeft een piek in de produktie van bijna $6 \text{ g} \times \text{m}^{-2}$ per dag in augustus. Een lage produktie in september wordt gevolgd door een toename in oktober. Dit laatste wordt wellicht veroorzaakt door de opkomst van de eerste winterannuelen, terwijl in augustus het aandeel van de zomerannuelen groot is. De belangrijkste grassen in dit type, Festuca rubra, Poa pratensis en Agrostis stolonifera, hebben hun hoogste produktie eerder, in mei en juni, gehad.

Het *Juncus maritimus*-type ten slotte, waarin P en Co alleen over de toename in levende biomassa berekend werden, produceert in juni en juli ruim 3 g x m^{-2} per dag. P daalt tot praktisch nul in september, waarna weer een toename volgt in oktober van $1,5 \text{ g x m}^{-2}$ per dag.

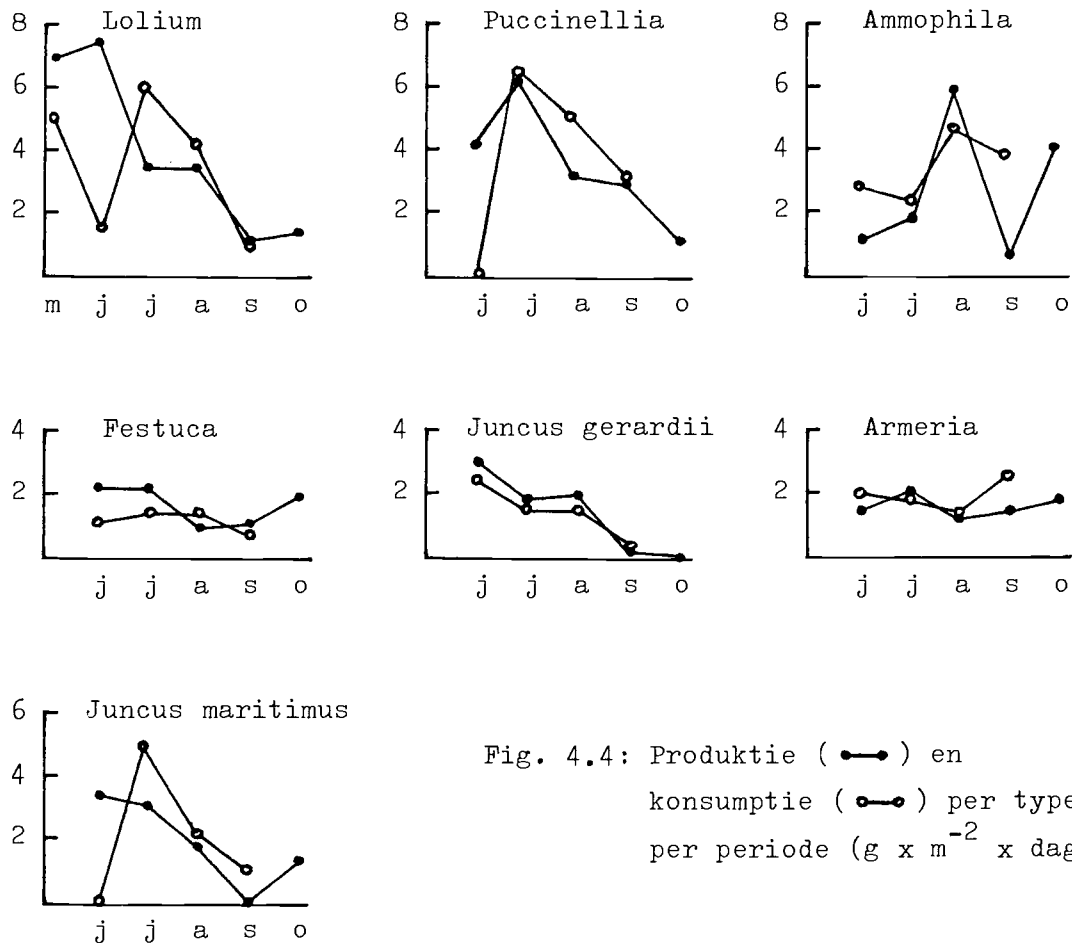


Fig. 4.4: Produktie (●—●) en konsumptie (○—○) per type per periode ($\text{g x m}^{-2} \text{ x dag}^{-1}$).

De konsumptie in het *Lolium*-type is het hoogst in mei en juli, ruim 5 respektievelijk $6 \text{ g x m}^{-2} \text{ x dag}^{-1}$.

In het *Festuca*-type wordt per m^2 per dag relatief weinig gekonsumeerd. De hoogste Co-waarden vinden we juli en augustus, bijna $1,5 \text{ g x m}^{-2}$ per dag. Het verschil ten opzichte van het *Lolium*-type zouden we weer kunnen verklaren uit de verhoogde produktie ten gevolge van de kunstmestgiften.

Het *Puccinellia*-type wordt in juni nog nauwelijks begraasd als gevolg van het laat op gang komen van de produktie. Co schiet in juli omhoog tot ruim $6,5 \text{ g x m}^{-2}$ per dag en neemt daarna (als gevolg van verminderde produktie) weer af.

In het *Ammophila*-type wordt met name in augustus en september veel gekonsumeerd, ruim 4,5 respektievelijk bijna 4 g x m^{-2} per dag.

In het *Armeria*-type is Co het hoogst in september, $2,5 \text{ g x m}^{-2}$ per dag, na een dal in augustus.

Co in het *Juncus gerardii*-type daalt na een hoogste waarde in juni van ruim 2 g x m^{-2} per dag geleidelijk tot praktisch nul in september. De Co-lijn loopt praktisch gelijk aan de P-lijn.

In het *Juncus maritimus*-type wordt in juni nog bijna niets gegeten. Co vertoont een piek in juli van ruim $4,5 \text{ g x m}^{-2}$ per dag, waarna parallel aan de P-lijn een afname volgt.

Het beeld dat we uit deze gegevens krijgen is, dat Co in groffe lijnen P volgt, waarbij we moeten bedenken, dat het materiaal dat in periode 1 wordt geproduceerd pas gedeeltelijk in periode 2 gekonsumeerd kan worden.

Het tweede dat opvalt is, dat de pinken per periode andere typen begrazen. Om dit echter werkelijk te kunnen zeggen moeten we de P- en Co-cijfers omrekenen naar het aantal hektare, dat ieder type in beslag neemt. Dit aantal staat in tabel 4.1, pag. . .

In bijlage 4.4 staan deze omgerekende getallen (in kg x (n ha)). Om de typen onderling te kunnen vergelijken zijn P en Co tevens omgerekend naar dezelfde tijdsperiode, waarvoor de gehele maand werd genomen. In bijlage 4.4 staan tevens de (omgerekende) standing crop waarden op de eerste dag van de maand (BG-1) en op de helft van de maand (BG-2). Op deze laatste waarden komen we later, in hoofdstuk 7, terug. Uiteraard wordt hier met standing crop steeds de standing crop buiten de exclosures bedoeld.

In figuur 4.5-a is de produktie, gesommeerd over alle typen, per maand en gemiddeld over het hele graasseizoen ($\frac{\sum}{n \text{ dag}}$) uitgezet. Het aandeel van de typen is hierin met behulp van arceringen aangegeven.

We zien, dat de totale produktie van deze kweldertypen tesamen het hoogst is in juni, afneemt tot oktober en dan weer licht toeneemt. Gemiddeld wordt bijna 600 kg per dag gedurende de periode juni tot en met oktober geproduceerd. Het aandeel van het *Lolium*-type in deze totale produktie is het grootst, gevolgd door respektievelijk *Juncus maritimus*, *Festuca*, *Ammophila*, *Armeria*, *Juncus gerardii* en *Puccinellia*. Deze verdeling is iedere maand ongeveer dezelfde, behalve dat het aandeel van het *Ammophila*-type in juni, juli en september erg klein en in augustus en oktober erg groot is.

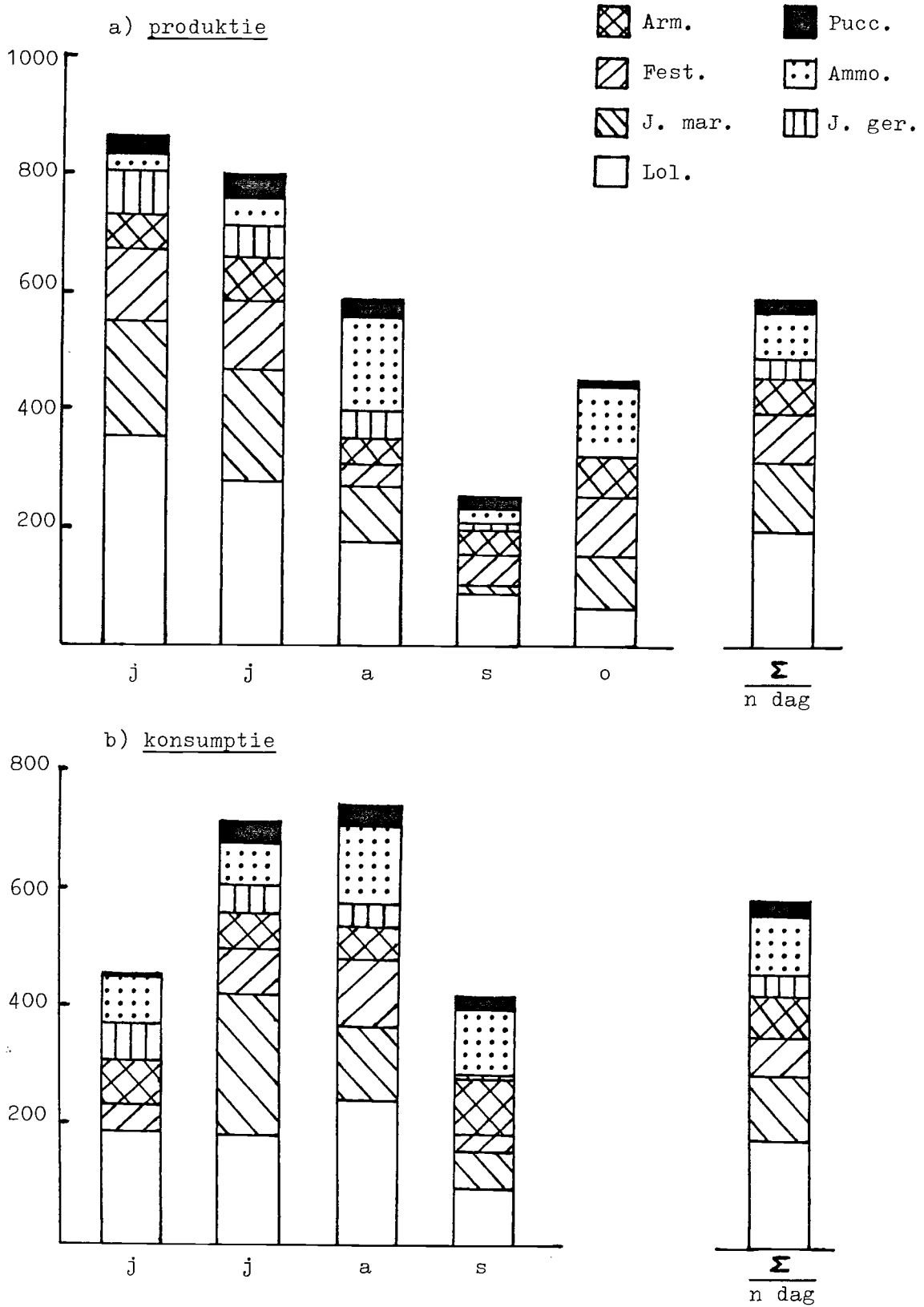


Fig. 4.5 : Produktie en konsumptie ($\text{kg} \times (\text{n ha}) \times \text{dag}^{-1}$) per maand, gesommeerd over de vegetatietypen, en gemiddeld over het graasseizoen ($\frac{\Sigma}{\text{n dag}}$).

In figuur 4.5-b is de konsumtie (in kg x (n ha) x dag⁻¹), gesommeerd over de typen, per maand en gemiddeld over het graasseizoen ($\frac{\sum}{n \text{ dag}}$) uitgezet. Het aandeel van de typen is weer gearceerd.

In deze figuur vallen twee dingen op. Ten eerste is de totale konsumptie in alle bemonsterde typen tesamen niet konstant. In juli en augustus wordt veel meer gekonsumeerd dan in juni en september. Toch moeten de pinken om in hun basaal en actief metabolisme te voorzien per tijdseenheid ongeveer dezelfde hoeveelheid biomassa consumeren. Bovendien nemen de pinken gedurende het graasseizoen 90 tot 100 kg toe in lichaamsgewicht (Oosterveld, 1972). Voor deze groei is extra energie nodig (zie ook bijlage 4.5). We zouden in september dus een hogere Co-waarde verwachten dan in voorgaande maanden. De konklusie hieruit moet zijn, dat de pinken in september (en ook in juni) veel gegraasd hebben op de andere (niet bemonsterde) kweldergedeelten en op het stuk Binnendijks (zie figuur 2, pag.3).

Het tweede dat opvalt is, dat ook binnen de bemonsterde vegetatietypen de hoogte van Co varieert van maand tot maand. In juni wordt het meeste gekonsumeerd in het Lolium-type, waar in (mei en) juni ook het meeste materiaal geproduceerd werd. In juli is Co het hoogst in het Juncus maritimus-type. In augustus is het aandeel van het Lolium-type wel het grootst, maar wordt ook in de Festuca-, Ammophila- en Puccinellia-typen veel gekonsumeerd. In september is Co het hoogst in het Armeria- en het Ammophila-type.

Gemiddeld over het graasseizoen wordt op de bemonsterde typen van de NBK en het Lolium-type van de OBK (tezamen 27,26 ha) bijna 600 kg droge stof per dag gekonsumeerd. Bijna alle produktie in dezelfde periode (ruim 620 kg per dag; zonder P in oktober!) wordt dus weggegeten. Op grond van de verschillen in Co per type per maand mogen we echter verschillen in begrazingsdruk per type per maand verwachten. Voor we daarop nader ingaan zullen we eerst de relatie P - Co bekijken.

4.3.3. De relatie produktie - konsumptie.

In figuur 4.6 kunnen we zien dat de totale produktie per vegetatietype gedurende het graasseizoen significant (overschrijdingskans p kleiner dan 0,001) gekorreleerd is met de totale konsumptie per type gedurende het graasseizoen.

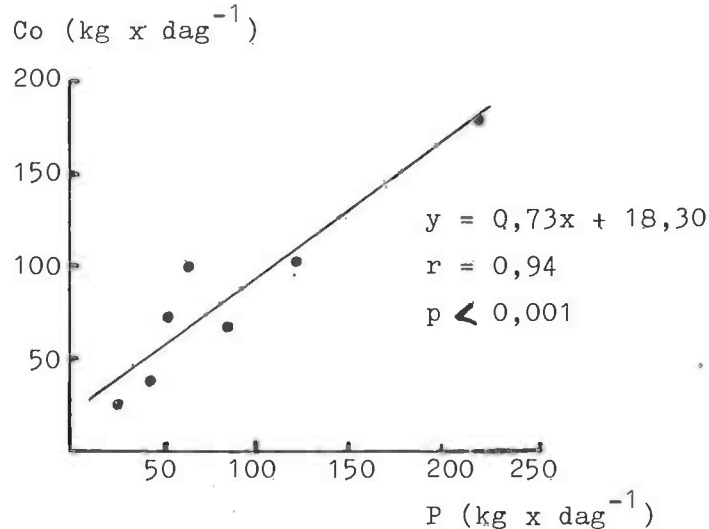


Fig. 4.6: het verband tussen de totale produktie en de totale konsumptie per vegetatietype gedurende het graasseizoen (juni tot en met september).

Het verband tussen P en Co per maand is echter veel slechter. In tabel 4.2 staat de Co/P - ratio ($\times 100\%$) per type per maand en gesommeerd over alle typen. In het laatste geval neemt de ratio toe in de loop van het graasseizoen van 53 tot 167%.

Per type is het verloop van de ratio echter zeer grillig en neemt deze extreem hoge waarden aan.

Voor een groot deel zal dit veroorzaakt zijn door het al eerder genoemde feit, dat het materiaal dat in periode 1 geproduceerd wordt pas in periode 2 gekonsumeerd kan worden.

Maar het feit, dat de Co/P - ratio zowel als we sommeren over de typen als wanneer we sommeren over het graasseizoen (soms) boven de 100% komt, wijst er tevens op dat de pinken niet alleen de produktie wegeten, maar ook interen op de standing crop. Vandaar dat we, als we de graaskracht willen berekenen, daarin de standing crop moeten betrekken. In feite is dat (een deel van) de produktie voordat het graasseizoen begon.

vegetatie type	juni	juli	augus tus	septem ber	totaal _g
Lolium	54	65	139	107	80
Puccinellia	3	87	150	109	83
Juncus gerardii	85	85	84	14	84
Festuca	35	65	303	63	81
Armeria	135	88	124	187	129
Ammophila	269	157	80	447	149
Juncus maritimus	0	127	134	527	88
totaal _t	53	90	127	167	94

Tabel 4.2: Co/P-ratio (x 100%) per vegetatietype per maand; per totaal van de typen (totaal_t) per maand en per graasseizoen; en per totaal over het graasseizoen (totaal_g) per type en per totaal van de typen.

4.3.4. De "actual use factor" (werkelijke gebruiksfactor).

Het vegetatie-aanbod wordt niet alleen gegeven door de produktie, maar tevens door (een gedeelte van) de standing crop. Als maat voor het aanbod nemen we daarom de produktie (P) per maand plus de standing crop buiten de kooi aan het begin van de maand (BG-1, zie bijlage 4.4), dus: $P + BG-1$.

Van dit aanbod eten de pinken een bepaald gedeelte weg: Co.

De hoeveelheid weggegeten biomassa ten opzichte van het aanbod wordt gegeven door:

$$\frac{Co}{P + BG-1} \quad (1)$$

We zullen deze ratio de "actual use factor" (werkelijke gebruiksfactor) per maand (a_m) noemen.

Deze a_m -waarden zijn in figuur 4.7 uitgezet. a_m verschilt van type tot type en varieert binnen de typen in de loop van het graasseizoen.

In het Lolium-, Puccinellia- en Festuca-type is a_m het hoogst in augustus; in het Armeria- en Juncus maritimus-type in juli; in het Juncus gerardii-type in juni en in het Ammophila-type in september (en augustus). In het Juncus gerardii-type neemt a_m af in de loop

van de tijd. In het *Ammophila*-type neemt deze toe en in de overige typen volgt een afname na een aanvankelijke toename. Het al eerder verkregen beeld van verschillen in begrazingsdruk tussen typen en binnen elk type in de loop van het seizoen wordt hiermee nogmaals duidelijk.

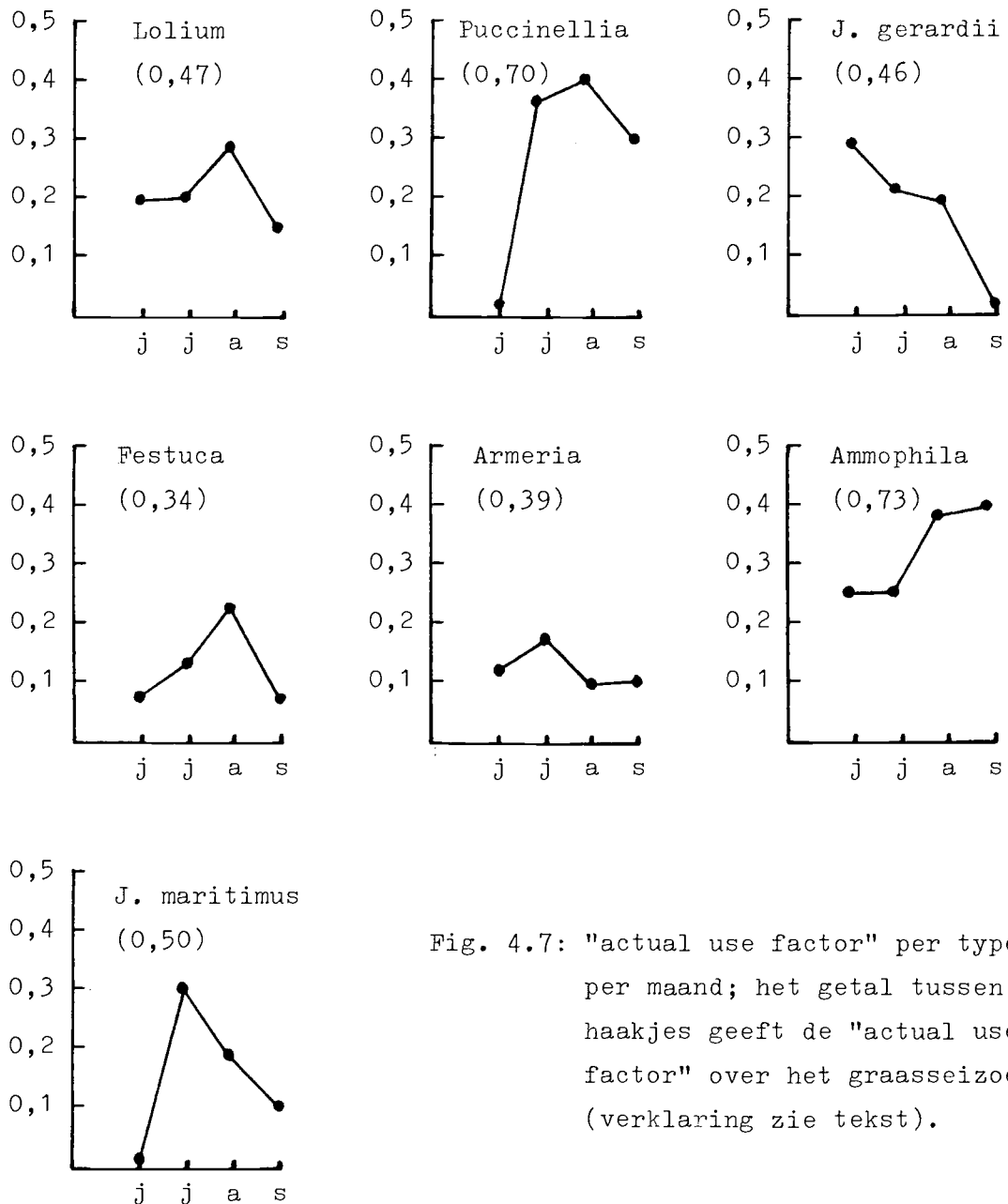


Fig. 4.7: "actual use factor" per type per maand; het getal tussen haakjes geeft de "actual use factor" over het graasseizoen (verklaring zie tekst).

De a_m -waarden moeten gezien worden als relatieve gebruiksfactoren. Hiervoor geldt eigenlijk hetzelfde als wat voor de Co/P-ratio gold: het materiaal dat in maand 1 wordt geproduceerd kan gedeeltelijk pas in maand 2 gekonsumeerd worden. In de a_m -waarden leidt dit niet tot extreme uitschieters zoals dat bij de Co/P-ratio het geval was,

omdat de (hoge) standing crop-waarden het aanbod (de noemer in (1)) als het ware stabiliseren. In feite wordt het aanbod in (1) overschat, omdat een deel van de standing crop - namelijk het deel beneden 2 cm boven het maaiveld en een deel van de "litter" - niet door de pinken gegeten kan worden. Het is niet bekend hoeveel het aanbod daarmee overschat wordt.

Van een dergelijke overschatting hebben we minder last wanneer we de "actual use factor" voor het hele graasseizoen berekenen. We nemen daarvoor niet het gemiddelde van de a_m -waarden, maar rekenen deze als volgt uit: het aanbod over het hele graasseizoen wordt bepaald door de standing crop aan het begin van het seizoen - deze kan gezien worden als de (onderschatte) produktie tot het begin van het graasseizoen - plus de totale produktie gedurende het graasseizoen (P_t). De standing crop aan het begin van het seizoen noemen we de initiële standing crop (BG_i); deze komt overeen met de BG-1 van de maand juni. Het aanbod is dus: $P_t + BG_i$. De totale konsumptie in het graasseizoen is Co_t en de "actual use factor" voor het hele graasseizoen (a) is dan:

$$a = \frac{Co_t}{P_t + BG_i} \quad (2)$$

Ook in dit geval geldt dat het aanbod enigszins overschat wordt, omdat een deel van BG_i niet voor de pinken bereikbaar is. De fout die we daardoor maken is echter minder groot dan die bij de berekening van de a_m -waarden, omdat we in (2) alleen de initiële standing crop gebruiken en deze als het ware 'uitsmeren' over het hele graasseizoen. Bovendien wordt deze overschatting van het aanbod enigszins (maar voor een onbekend deel) opgeheven doordat de produktie tot het begin van het graasseizoen met BG_i onderschat wordt. Een gedeelte van het geproduceerde materiaal zal inmiddels weer afgestorven zijn en tot de "litterfall" zijn gaan behoren (zie 4.2.1 en 4.2.2).

De waarde van de "actual use factor" voor het graasseizoen (a) staat in figuur 4.7 (het getal tussen haakjes). We zien dat er vrij grote verschillen in deze werkelijke gebruiksfactor bestaan tussen de typen: a is in het Festuca- en Armeria-type vrij laag, in het Puccinellia- en Ammophila-type hoog, en in het Lolium-, Juncus gerardii- en Juncus maritimus-type intermediair.

We kunnen deze "actual use factors" a, de werkelijke gebruiksfactoren, vergelijken met de "proper use factor" p, de geschikte gebruiksfactor. Deze hebben we in 1.3 omschreven als 'de maximale hoeveelheid gewasproductie die elk jaar begraasd kan worden zonder een neerwaardse trend in de totale (jaarlijkse) gewasproductie tot gevolg te hebben'. Voor grassen wordt vaak een "proper use factor" van 0,5 aangenomen (Pratt & Gwynne, 1977; Houerou & Hoste, 1977; van Gils & Zonneveld, 1981).

We zien dat, als we a vergelijken met een p-waarde van 0,5, er in de Puccinellia- en Ammophila-typen sprake is van overbegrazing en dat de Lolium-, Juncus gerardii- en Juncus maritimus-typen op de grens van overbegrazing zitten of net daaronder. De Festuca- en Armeria-typen zitten ver onder die grens.

Deze benadering van het probleem van eventuele overbegrazing is evenwel een zeer groffe. Een "proper use factor" van 0,5 is een zeer algemene waarde.

"In the United States, for example, 'proper use factors' have been developed for certain 'key species' (usually the most palatable and nutritious of the grasses) to indicate the extent to which defoliation can proceed without impairing long term productivity (Stoddart and Smith, 1955; Brown, 1954; Humphrey, 1949)" (citaat uit Pratt & Gwynne, 1977; zie ook Houerou & Hoste, 1977).

Omdat tolerantie tegen defoliatie bepaald wordt door de fysiologie en morfologie van de plant mag verwacht worden dat er verschillen in "proper use factor" tussen soorten, vegetatietypen en milieus bestaan. Het is de vraag welke mate van tolerantie tegen defoliatie (begrazing) de verschillende soorten en vegetatietypen op de kwelder hebben. En dus is het de vraag welke de "proper use factor" voor de kwelder in het algemeen en voor de typen in het bijzonder is.

Aan het beantwoorden van die vraag zou een meerjarig onderzoek gewijd moeten worden.

Enig inzicht in de effecten van de huidige veebezetting - en het daarbij optredende werkelijke gebruik ("actual use") van de vegetatie - op de verschillende soorten en typen hebben we echter uit de herhalingskarteringen en de PQ-opnamen. Hoewel de veranderingen in de vegetatie het gevolg kunnen zijn van betreding en begrazing (en ook van een mogelijk nog aanwezig na-effect van het stoppen van de beweiding in 1958) kunnen deze veranderingen ons toch enige indruk geven met betrekking tot de relatie "actual use" - "proper use" van de vegetatie(typen) en de vraag naar overbegrazing of niet. We komen daar in hoofdstuk 8 op terug.

4.3.5. De graaskracht en de begrazingsdruk.

De "actual use factor" is eigenlijk een relatieve maat voor de (begrazings)druk op de vegetatie. Hoeveel pinken verantwoordelijk zijn geweest voor het "actual use" van de vegetatie kunnen we nu berekenen door de totale konsumptie (Co_t) gedurende het graasseizoen te delen door de lengte van het graasseizoen (122 dagen) en de aldus verkregen konsumptie per dag (Co_d) te delen door de (droge stof) behoefte per pink per dag (U).

U wordt berekend uit het gemiddeld gewicht van de pinken vóór en na het graasseizoen (zie bijlage 4.5). Deze behoefte is $U = 6,5$ kg droge stof per dag.

De begrazingsdruk berekenen we vervolgens door de Co_d -waarden om te rekenen naar de konsumptie per ha per dag en deze te delen door U. De begrazingsdruk (B) is

$$B = Co_d \text{ (kg x ha}^{-1} \text{ x dag}^{-1}) \text{ x U}^{-1} = \text{aantal pinken per ha.}$$

De graaskracht werd in 1.3 omschreven als 'het maximaal aantal dieren dat elk jaar gedurende een gegeven aantal dagen een gegeven oppervlakte kan begrazen zonder een neerwaardse trend in de (jaarlijkse) gewasproductie tot gevolg te hebben' (Stoddart et al., 1955). In één seizoen kan de graaskracht (G) geschat worden met:

$$G = F \text{ x U}^{-1} \text{ x p, waarin (van Gils \& Zonneveld, 1981)}$$

G = het aantal dieren per oppervlakte per tijdseenheid,

F = de "forage growth", de netto primaire bovengrondse productie in gewicht per oppervlakte per tijdseenheid,

U = de behoefte van het dier in gewicht per tijdseenheid,

* p = de "proper use factor" in decimalen 0 - 1 (zie 4.3.4).

De "forage growth" gedurende het graasseizoen is gelijk aan P_t . We hebben echter gezien in 4.3.3 dat de pinken ook de productie vóór het graasseizoen begraasd hebben. Daarom nemen we voor de hoeveelheid gewasproductie die gedurende het graasseizoen voor de pinken beschikbaar was het aanbod uit (2) in 4.3.4: $P_t + BG_i$. F drukken we vervolgens uit in kg per ha per dag.

Voor p nemen we de waarde 0,5 ondanks de bezaren omtrent de juistheid daarvan, genoemd in 4.3.4.

U is als boven 6,5 kg droge stof per dag (bijlage 4.5).

Onderstaande tabel 4.3 geeft de aldus berekende graaskracht (G), het aantal pinken per dag (p/d) en de begrazingsdruk (B).

vegetatie type	opper- vlakte	Co _d	p/d	kg x ha ⁻¹ x dag ⁻¹		pink x ha ⁻¹	
				F	Co	G	B
Lolium	5,94	179,5	28	64,0	30,2	4,9	4,6
Puccinellia	0,67	23,4	4	49,7	35,0	3,8	5,4
J. gerardii	2,71	36,3	6	29,1	13,4	2,2	2,1
Festuca	5,54	67,1	10	35,5	12,1	2,7	1,9
Armeria	3,60	70,6	11	50,3	19,6	3,7	3,0
Ammophila	2,94	99,4	15	46,1	33,8	3,5	5,2
J. maritimus	5,86	108,3	17	37,1	18,5	2,9	2,8
totaal	27,26	584,5	90	44,9	21,4	3,5	3,3

Tabel 4.3: de graaskracht (G) en de begrazingsdruk (B) in aantal pinken per hectare. (oppervlakte in ha; Co_d in kg x dag⁻¹; p/d is aantal pinken per dag; F in kg x ha⁻¹ x dag⁻¹; Co in kg x ha⁻¹ x dag⁻¹; voor een verklaring van de termen zie tekst.)

In 1981 liepen er zo'n 160 - 170 pinken op het gehele beweide terrein (circa 100 ha) oftewel 1,6 - 1,7 pink per ha.

We zien nu ten eerste dat alle bemonsterde typen een begrazingsdruk ondervinden van meer dan 1,7 pink per ha. De typen tezamen worden per dag bezocht door 90 'hele' pinken (hele in de zin dat deze pinken volledig in hun energiebehoefte voorzien; natuurlijk kunnen het ook meer dan 90 pinken zijn die in minder dan hun behoefte voorzien). Dit komt overeen met een begrazingsdruk van 3,3 pinken per hectare. Ten tweede zien we dat de graaskracht van de typen tezamen 3,5 pinken per ha is, waaruit we de konklusie kunnen trekken dat de NBK en het Lolium-type gezamenlijk niet overbegrasd worden. Hetzelfde geldt voor de NBK als geheel (zonder het Lolium-type: G = 3,0 en B = 2,9 pink per ha.).

Ten derde echter zien we dat binnen de NBK vrij grote verschillen tussen de typen bestaan wat betreft de verhouding begrazingsdruk - graaskracht. In het Festuca- en Armeria-type is deze verhouding

relatief klein, in het Puccinellia- en Ammophila-type relatief groot en in de overige typen ongeveer één op één. (In feite zien we hier natuurlijk niets nieuws; immers, de verhouding B / G is gelijk aan de "actual use factor" gedeeld door een konstante; de konstante is de "proper use factor": $B / G = a / p$.)

Met de twijfels omtrent het toepassen van één "proper use factor" van 0,5 voor alle typen (zie 3.4.4) in het achterhoofd zouden we de voorzichtige konklusie kunnen trekken dat binnen de NBK de Puccinellia- en Ammophila-typen behoorlijk overbegraasd worden, dat een aantal typen tegen de grens van overbegrazing zitten (Juncus maritimus-, Juncus gerardii- en in mindere mate het Lolium-type), en dat de Festuca- en Armeria-typen ver onder die grens zitten.

Een begrazingsdruk op de NBK en het Lolium-type van gemiddeld 3,3 pinken per ha betekent, gegeven de veebezetting van 1,6 - 1,7 pinken per ha op het gehele beweide terrein, dat de overige kweldergedeelten - het Pietersmastuk, de OBK zonder het Lolium-type - en het stuk Binnendijks een begrazingsdruk van minder dan 1,7 pinken per ha gehad moeten hebben en wel gemiddeld $170 - 90 = 80$ pinken per 75 ha, dus ongeveer 1,1 pink per ha.

Omdat het stuk Binnendijks vergelijkbaar is met het Lolium-type wat graaskracht betreft is het niet aannemelijk dat de begrazingsdruk op dit stuk (veel) minder is dan 4,6 pinken per ha. Alle pinken komen meestal tweemaal per dag naar dit stuk om te rusten en te drinken (ze overnachten er meestal), maar ook om te grazen. Met dat grazen houden ze grasmat gedurende het gehele graasseizoen kort en ook waarnemingen wijzen erop dat de begrazingsdruk behoorlijk hoog moet zijn.

Wat het Pietersmastuk betreft lijkt een lage begrazingsdruk uit waarnemingen tijdens het veldwerk bevestigd te worden: slechts een relatief klein deel van de pinken bezoekt dit stuk elke dag.

Onder verwijzing naar de vegetatiekaart die van dit stuk gemaakt werd (Pietersma, 1975) kunnen we aannemen dat de graaskracht van dit stuk geringer is dan die van de NBK plus het Lolium-type.

De OBK (zonder het Lolium-type) lijkt voor een groot deel vergelijkbaar te zijn met de NBK (zie vegetatiekaart, Boersma & Kastelijn, in prep.), maar een deel, met name de kale duintjes bij de ingang van het stuk, heeft waarschijnlijk een lagere graaskracht en dus ook een lagere begrazingsdruk. Waarnemingen betreffende de begrazingsdruk op de verschillende delen van de OBK hebben we niet.

Al met al lijkt het aannemelijk dat de begrazingsdruk op het overige deel van het beweide terrein gemiddeld iets lager is geweest dan die

op de NBK en het Lolium-type. Of die druk werkelijk zo laag is geweest als de boven afgeleide 1,1 pink per ha is echter de vraag. Dat zet tevens een vraagteken bij de berekende begrazingsdruk op de NBK en het Lolium-type. Deze zijn aan de hoge kant.

Een mogelijke verklaring daarvan kan schuilen in de berekende energiebehoefte U. Hoewel daarin is gecorrigeerd voor de extra energie besteed aan grazen en lopen (zie bijlage 4.5) kan deze niettemin onderschat zijn. De correctie voor lopen is namelijk een correctie, berekend voor weidende melkkoeien die zich rustig en horizontaal verplaatsen van en naar de melkplaats. De pinken op de kwelder echter zijn veel drukker dan melkkoeien, draven en galopperen veel en klimmen tegen duintjes op. Het actief metabolisme kan daarom enigszins onderschat zijn en daarmee de totale energiebehoefte.

Een andere verklaring kan natuurlijk zijn dat Co_t overschat is. Gezien de onzekerheid (onbetrouwbaarheid) van de standing crop schattingen en dus van de schattingen van P en Co (zie 4.3.1) kunnen we dat niet uitsluiten.

Wat de graaskracht betreft hebben we al een kanttekening geplaatst bij het toepassen van een "proper use factor" van 0,5 voor alle typen. Een tweede kanttekening betreft de initiële standing crop (BG_i). Slechts een deel hiervan is bereikbaar voor de pinken (ongeveer het deel boven 2 cm boven het maaiveld), dus F wordt enigszins overschat met $P_t + BG_i$ en daarmee ook G.

Met bovengenoemde kanttekeningen in het achterhoofd zullen we nu het verband tussen G en B bezien.

Begrazingsdruk (pink x ha⁻¹)

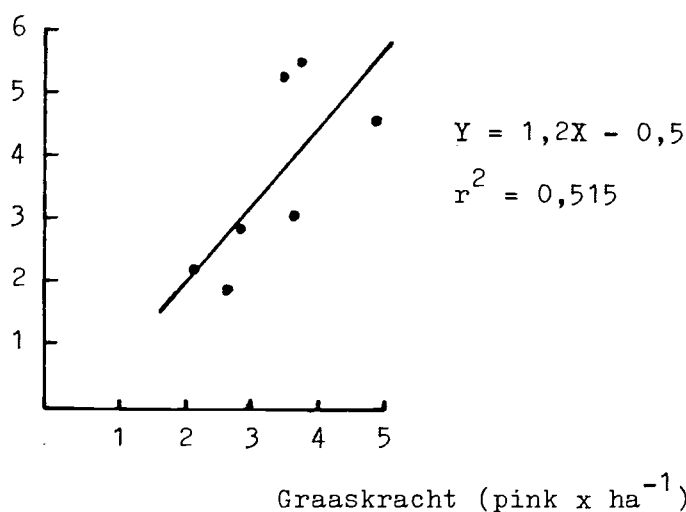


Fig. 4.8: het verband tussen de graaskracht en de begrazingsdruk ($r = 0,718$; $p < 0,05$).

In figuur 4.8 zien we dat er een vrij redelijk verband bestaat tussen de graaskracht (G) en de begrazingsdruk (B).

De helling van de regressielijn is groter dan 1. Daaruit zouden we kunnen konkluderen dat er kennelijk een tol staat op het hebben van een hoge graaskracht: typen met een hoge graaskracht worden relatief zwaarder begraasd dan typen met een lage graaskracht. Dit effect wordt echter volledig veroorzaakt door het Puccinellia- en Ammophila-type (de twee hoogste punten in de figuur). Deze beide typen nemen een aanzienlijk deel van de verklaarde variantie ($r^2 = 0,515$) voor hun rekening (zonder deze typen is de vergelijking van de lijn $Y = 0,96X - 0,27$ en $r^2 = 0,905$). De graaskracht van de beide typen is niet extreem hoog, vergelijkbaar met die van het Armeria-type en kleiner dan die van het Lolium-type. Bovenstaande konklusie moeten we dus enigszins afzwakken tot de konklusie dat de begrazingsdruk vrij goed gekorreleerd is met de graaskracht, waarbij een graaskracht van 1 pink per ha betekent een begrazingsdruk van ongeveer 1 pink per ha, maar dat de Puccinellia- en Ammophila-typen 'getroffen' worden door een hogere begrazingsdruk dan hun graaskracht 'toelaat'.*

Of het werkelijk niet 'toelaatbaar' is dat de begrazingsdruk hoger is dan de graaskracht zullen we in hoofdstuk 8 bezien, waarin we de veranderingen in de vegetatie zullen proberen te verklaren uit de gemeten beweidingsdruk en begrazingsdruk.



* Het is aardig op te merken in dit verband dat bij een verhouding $B : G = 1 : 1$ de actual use factor (a) gelijk is aan 0,5 en dus overeenkomt met de toegepaste proper use factor van 0,5. a uit (2) in 4.3.4 is gemiddeld voor alle typen 0,49.

4.3.6. Groei gedurende één maand.

De resultaten van de knipproeven in de exclosure in het *Juncus gerardii*-type staan in bijlage 4.6.

De monsters werden geknipt over een periode van ruim vijf weken in de maanden juli en augustus. Gedurende deze periode is de groei konstant (figuur 4.9).

De korrelatie tussen de punten - gemiddelden van de monsters per knipdatum - is goed. Slechts de waarden van de monsters die geknipt werden op 25 juli en 2 augustus wijken veel af van de regressielijn. Dit kan het gevolg zijn van knipfouten. De spreiding om het gemiddelde van de waarden was groot voor beide dagen.

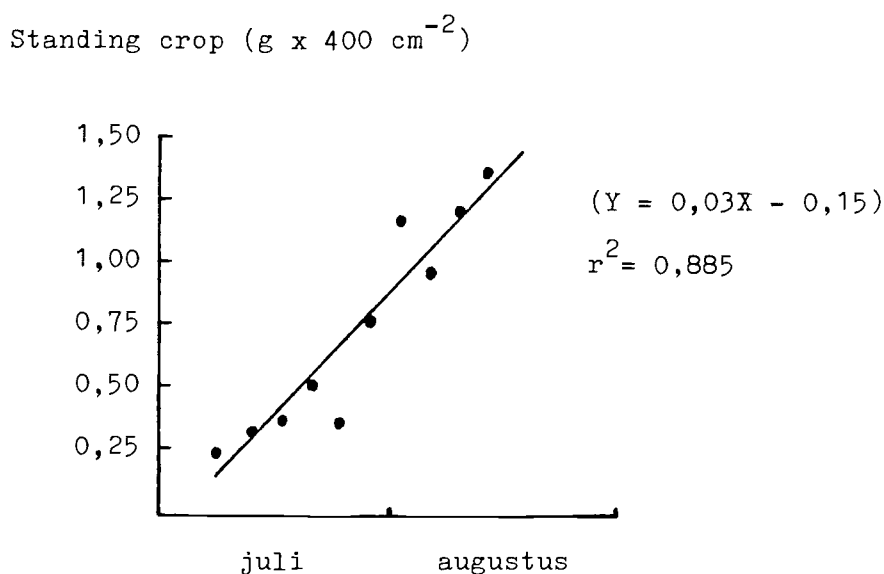


Fig 4.9: de toename van de standing crop in het *Juncus gerardii*-type in de maanden juli en augustus.

Uit de lineaire toename van de standing crop gedurende vijf weken kunnen we de konklusie trekken dat bij het berekenen van de produktie en de konsumptie over perioden van één maand deze niet onderschat worden als gevolg van verschillen in groei van de vegetatie binnen en buiten de exclosures. Dit geldt in elk geval voor het *Juncus gerardii*-type in juli en augustus.

Het is mogelijk dat tegen het einde van het groeiseizoen er wel verschillen in groei binnen en buiten de exclosures op gaan treden, maar waarschijnlijk is daarvan nog geen sprake als de

pinken eind september de kwelder verlaten.

Hoewel er geen zekerheid bestaat dat het resultaat van de knipproeven in het *Juncus gerardii*-type ook geldt voor de andere typen geeft het hoop dat we ook wat die typen betreft geen (grote) onderschatting maken bij de produktie- en konsumptiemetingen.

Juncus gerardii, de dominante soort in het *Juncus gerardii*-type, is een snelle groeier. De andere typen groeien langzamer en daar hebben we wellicht te maken met een "uitgesmeerde" groeikurve, dat wil zeggen met lineaire groei over langere tijd.



4.3.7. Beweidingsdruk en begrazingsdruk.

De beweidingsdruk werd in hoofdstuk 3 uitgedrukt in aantal mestplakken per ha per dag. In 4.3.4 is de "actual use factor" (a) besproken en in 4.3.5 de begrazingsdruk (B, aantal pinken per ha.).

In tabel 4.4 zijn de gemiddelden over het graasseizoen van het aantal plakken, de a- en de B-waarden per type nog eens samengevat. Het aantal mestplakken per type blijkt noch met de "actual use factor", noch met de begrazingsdruk gerelateerd te zijn.

vegetatie type	aantal plakken in 1981 (per ha per dag)	a (dec.)	B (pinken per ha)
Lolium	41,4	0,47	4,6
J. gerardii	19,2	0,46	2,1
Festuca	17,8	0,34	1,9
Armeria	11,9	0,39	3,0
Ammophila	9,5	0,73	5,2
J. maritimus	17,4	0,50	2,8
Puccinellia	22,9	0,70	5,4

Tabel 4.4: het aantal mestplakken in 1981 ($x \text{ ha}^{-1} \times \text{dag}^{-1}$), de "actual use factor" (a, in decimalen 0 - 1) en de begrazingsdruk (B, in aantal pinken $\times \text{ha}^{-1}$).

We beperken ons tot het geven van de korrelatiecoëfficiënten.

Voor de relatie aantal plakken - a is deze: 0,017.

Voor de relatie aantal plakken - B is deze: 0,056.

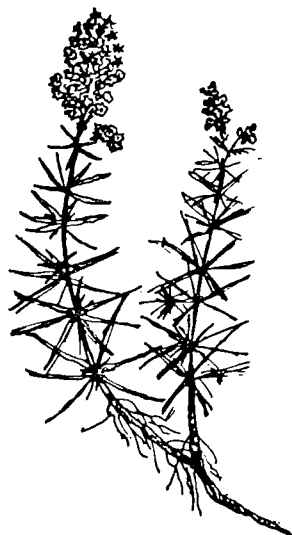
Het aantal mestplakken is dus een goede maat voor de presentie van de pinken in een bepaalde vegetatie (de beweidingsdruk in aantal koe-uren per ha), maar niet voor het aantal pinken dat die vegetatie begraaft (de begrazingsdruk) of voor de hoeveelheid gekonsumeerde biomassa ten opzichte van het biomassa-aanbod (de "actual use factor").

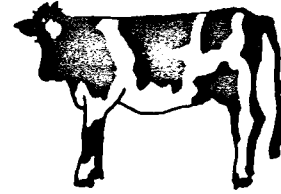
Een goed voorbeeld daarvan is het Artemisia-type. Daarin werden

weliswaar geen produktie- en konsumptiemetingen gedaan, maar het is uit waarnemingen bekend dat de pinken in dit type niet of nauwelijks grazen. *Artemisia maritima* wordt door de pinken niet gegeten omdat de plant giftige olieën bevat, die schadelijk zijn voor de bacterieflora in de pens (Nagy & Tengerdy, 1968). Toch brengen de pinken veel tijd door in het type en liggen er veel mestplakken (Allersma, 1976). De pinken zoeken het type vooral op om erin te rusten (liggen en herkauwen).

Op het verschil tussen graas- en rustplakken werd in 1.3 al ingegaan en we volstaan hier met een verwijzing daarnaar.

Van invloed op de relatie beweidingsdruk - begrazingsdruk is verder waarschijnlijk, dat de pinken in korte vegetaties zoals het *Festuca*-type langer moeten verblijven om eenzelfde droge-stofopname te halen als in langere vegetaties, omdat de opname per hap kleiner is. (In het *Puccinellia*-type is daar geen sprake van omdat de *Puccinellia*-plantjes los in de grond zitten en gemakkelijk bij bosjes eruit getrokken worden door de pinken.) Zowel de begrazingsdruk als de "actual use factor" is dan (per tijdseenheid) relatief laag, terwijl er veel mestplakken liggen.





5. De begrazingsfrequentie (Bf):

5.1. Inleiding en vraagstelling:

In hoofdstuk 1 en hoofdstuk 3 kwam naar voren, dat het mogelijk is met behulp van mestvaktellingen voorkeursverschillen vast te stellen voor bepaalde vegetatietypen.

In hoofdstuk 4 is vervolgens berekend welk deel de koeien van elk vegetatietype wegeten per maand.

Het feit dat er van bepaalde vegetaties méer wordt gegeten dan van andere, geeft op zich ook een idee of er sprake is van voorkeur.

Echter, deze resultaten geven niet aan hoe vaak een koe een type bezoekt, of er een voorkeur bestaat voor bepaalde soorten, hoe vaak een plantje wordt begraaasd, enz. Het kan zijn dat een type bij voorkeur wordt bezocht, terwijl het maar om één of een paar soorten gaat.

Begrazingsonderzoek op St.Kilda wees uit, dat schapen een grote variatie in selectie voor plantensoorten vertonen in de loop van het seizoen (Milner & Gwyne, 1974). Wel is het zo dat schapen selektiever grazen dan koeien. (Gowlishaw & Abler, 1959; Moen, 1973).

In hoofdstuk 6 zal dieper worden ingegaan op het begrip selectie, en wat hierbij een rol kan spelen.

In dit hoofdstuk zal geprobeerd worden te onderzoeken of er een voorkeur bestaat voor bepaalde plantensoorten.

Er bestaan een aantal methoden om "voorkeur" te meten.

1. de faecale-analyse techniek (Milner & Gwyne, 1974; Moen, 1973): de epidermale wand van bijna alle grassen en van sommige kruiden is verdikt met cutine, resistent tegen verteringsenzymen. Identifikatie van deze cellen op soort maakt het mogelijk een kwalitatieve schatting te maken van het dieet van herbivoren. Deze methode is echter nogal tijdrovend en bovendien niet erg nauwkeurig, omdat niet alle plantendelen in de faeces zijn terug te vinden.
2. Identifikatie van plantenfragmenten in pens of maagdelen van herkauwers (Moen, 1973 en Veen, 1979): een nadeel van deze aanpak is de noodzaak het dier te moeten doden.
3. Het gebruik van een gefistuleerd dier (Moen, 1973 en Veen, 1979): dit is een zeer betrouwbare methode, maar erg kostbaar.
4. Registratie in het veld, welke planten door het dier op bepaalde tijdsintervallen gegeten worden. Met name in (half)natuurlijke vegetaties kan dit praktische moeilijkheden opleveren. Een voordeel hiervan is de mogelijkheid, er zowel een plaats- als tijdsfactor in te brengen, naast een zowel kwalitatieve als kwantitatieve benadering (Milner & Gwyne, 1974).



5.2. Materiaal en methode:

Dit experiment is uitgevoerd in 6 vegetatietypen (zie tabel 5.1).

Het *Ammophila*-type is er niet bij betrokken, omdat we aanvankelijk dachten dat ze hier praktisch niet in graasden.

Het benodigde materiaal bestaat uit een meetlint van minimaal 10 m., verf en een merkstokje (een lucifer voldoet prima) en een notitieboekje.

Per vegetatietype is een lijntransekt gelegd van 6 meter. De transekten waren terug te vinden door aan weerszijde - met 1 meter speling - een markeerstokje in de grond te steken; de totale lengte tussen de stokjes bedraagt dus 8 meter.

Op één plaats op de NBK hebben we een "lang" transekt gelegd door achtereenvolgens een *Juncus ger.* -, een *Festuca*- en een *Armeria*-type; dit levert voor de betreffende typen 1 extra transekt op.

Per vegetatietype zijn steeds 3 transekten onderzocht, behalve voor *Puccinellia mar.* en *Elytrigia spp.*; zie ook tabel 5.1. :

vegetatietypen	<i>Pucc. mar.</i>	<i>Fest. r.</i>	<i>Elytr. sp.</i>	<i>Arm. mar.</i>	<i>Junc. ger.</i>	<i>Lol. per.</i>
n transekten	2	2 + 1	2	2 + 1	2 + 1	3

tabel 5.1: overzicht van de onderzochte typen en het aantal transekten/type.
+: 1 extra transekt als onderdeel van het lange transekt (zie tekst)

In elk transekt is om de 25 cm - in totaal 25 x - een plantje gemerkt, zowel aan de basis, om de plant terug te kunnen vinden, als aan de top van de stengel en/of de blaadjes.

De soort en het aantal stippen werden - per transekt - genoteerd en bij elke controle constateerden ^{we} "begrazing" als er 1 of meer stippen verdwenen waren; dit werd aangegeven met een +-teken. De plant werd vervolgens opnieuw gemerkt en het nieuwe aantal stippen genoteerd, enz.

Als een gemerkte plant niet teruggevonden kon worden, werd een nieuwe plant gemerkt daarbij zoveel mogelijk een plantje nemend, dat dezelfde eigenschappen vertoonde als de verdwenen soort.

Een voorbeeld van zo'n 'veldlijst' is toegevoegd in bijlage 5.1.

De hele veldsituatie is nog eens uitgebeeld in figuur 5.1.

In totaal is er over de hele periode van 25/6 - 26/9 14x gekontrolleerd (zie ook bijlage 5.1).

Een variant hierop is:

Het Cafeteria-systeem: de dieren kunnen vrij kiezen uit een aantal grassoorten of voedermiddelen (Papageorgiou, 1978): deze methode wordt wel toegepast op het CABO (Deinum, 1969).

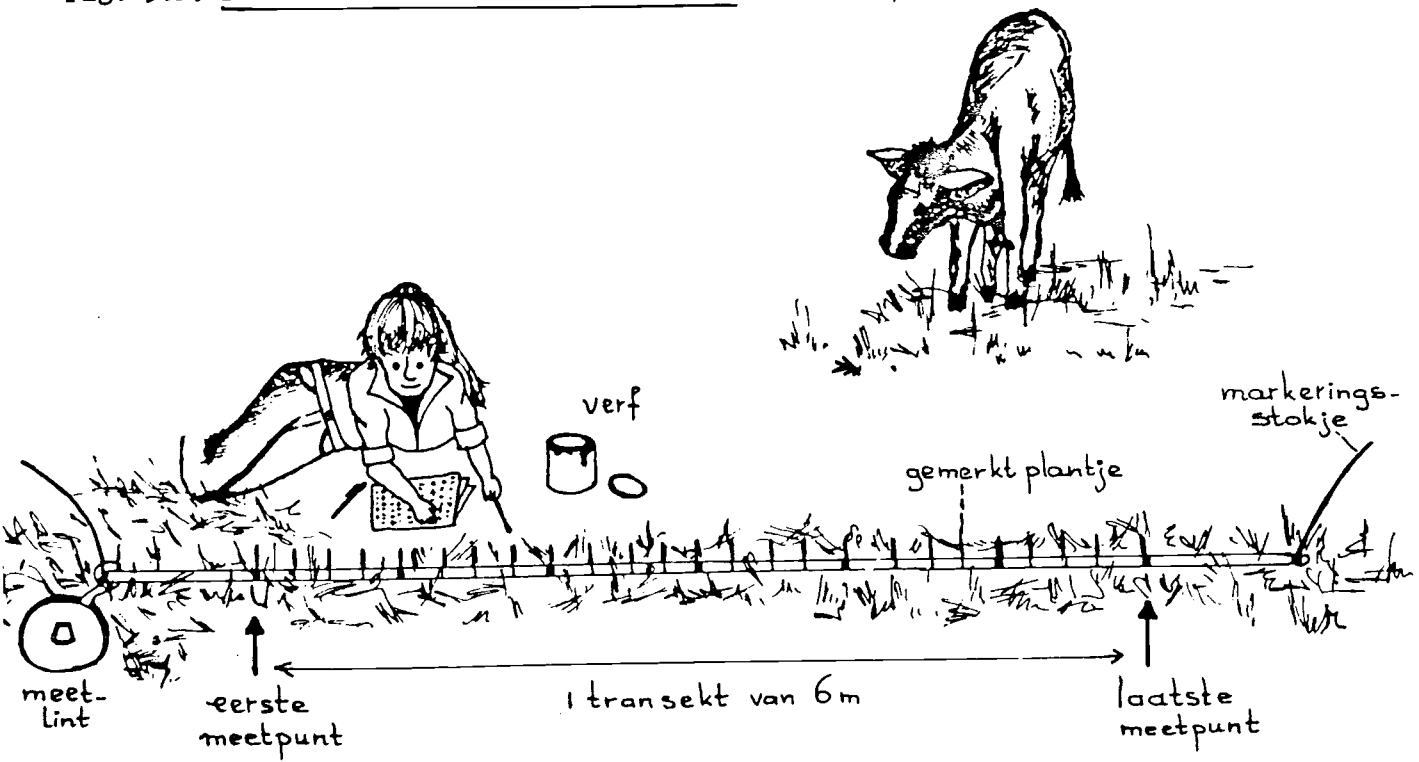
Het continue-systeem: de dieren krijgen steeds hetzelfde voedsel, zonder keuzemogelijkheden. Zowel de hoeveelheid opgenomen voedsel als de smakelijkheid kunnen worden bepaald.

Eigen onderzoek + vraagstelling:

Voor het onderzoek op de kwelder is gekozen voor weer een andere variant op methode 4: door in een aantal vegetatietypen lijntransekten te leggen, individuele planten te merken met verf en deze gedurende het seizoen te volgen, hebben we geprobeerd vast te stellen of bepaalde typen en soorten relatief meer/minder begraasd werden, en of hierin verschillen optraden in de loop van het seizoen.



Fig. 5.1: De controle van een "merktransekt".





5.3. Resultaten algemeen.

Uit de vraagstelling blijkt dat we in 3 dingen geïnteresseerd zijn:

1. Wat is de begrazingsfrequentie (Bf) van de verschillende vegetatietypen ?
2. Hoe vaak worden de soorten in deze typen begraasd ? Hierbij kunnen we onderscheid maken in de Bf. van elke soort over alle typen tezamen, en de Bf van elke soort per type.
3. De Bf van typen en soorten in de loop van het graasseizoen en eventuele verschillen hierin.

Daartoe is de totale gemeten begrazingsperiode van 3 maanden opgedeeld in 4 sub-perioden volgens onderstaand schema:

periode	25/6 - 16/7	16/7 - 13/8	13/8 - 12/9	12/9 - 26/9	Totaal
n controles	3	4	4	3	14

tabel 5.2: overzicht van de perioden en het aantal controles per periode.

Achtereenvolgens zullen de resultaten van de typen (5.3.1) en de soorten (5.3.2 en 5.3.3 respectievelijk) besproken worden, zowel per periode als over het hele graasseizoen.

Opmerking: in de rest van het verhaal worden steeds de afkortingen A en U gebruikt, welke respectievelijk staan voor de engelse termen "availability" en "usage"

Vertaald naar onze onderzoekssituatie komt dit neer op:

A = het aanbod van een type/soort.

U = dat deel van A, dat van elk type/soort begraasd is.

B_t = het (absolute) aantal begraasde plantjes.

In bijlage 5.10 wordt een overzicht gegeven van alle gebruikte formules en afkortingen.

5.3.1. De begrazingsfrequentie van de typen:

In bijlage 5.2 staan vertikaal in de tabel de typen en het aantal transekten per type, met daarachter per periode de gevonden B_t -waarden, en tenslotte de gemiddelde B_t -waarden per type (\bar{B}_t).

Horizontaal bovenin de tabel staan de verschillende perioden en de bijbehorende A-waarden. A is afhankelijk van het aantal gemerkte planten (per type gemiddeld 25) en hoe vaak er gecontroleerd is (per periode 3 of 4 keer). Aangezien dit per periode voor elk type gelijk is, is in dit geval $U = B_t$.

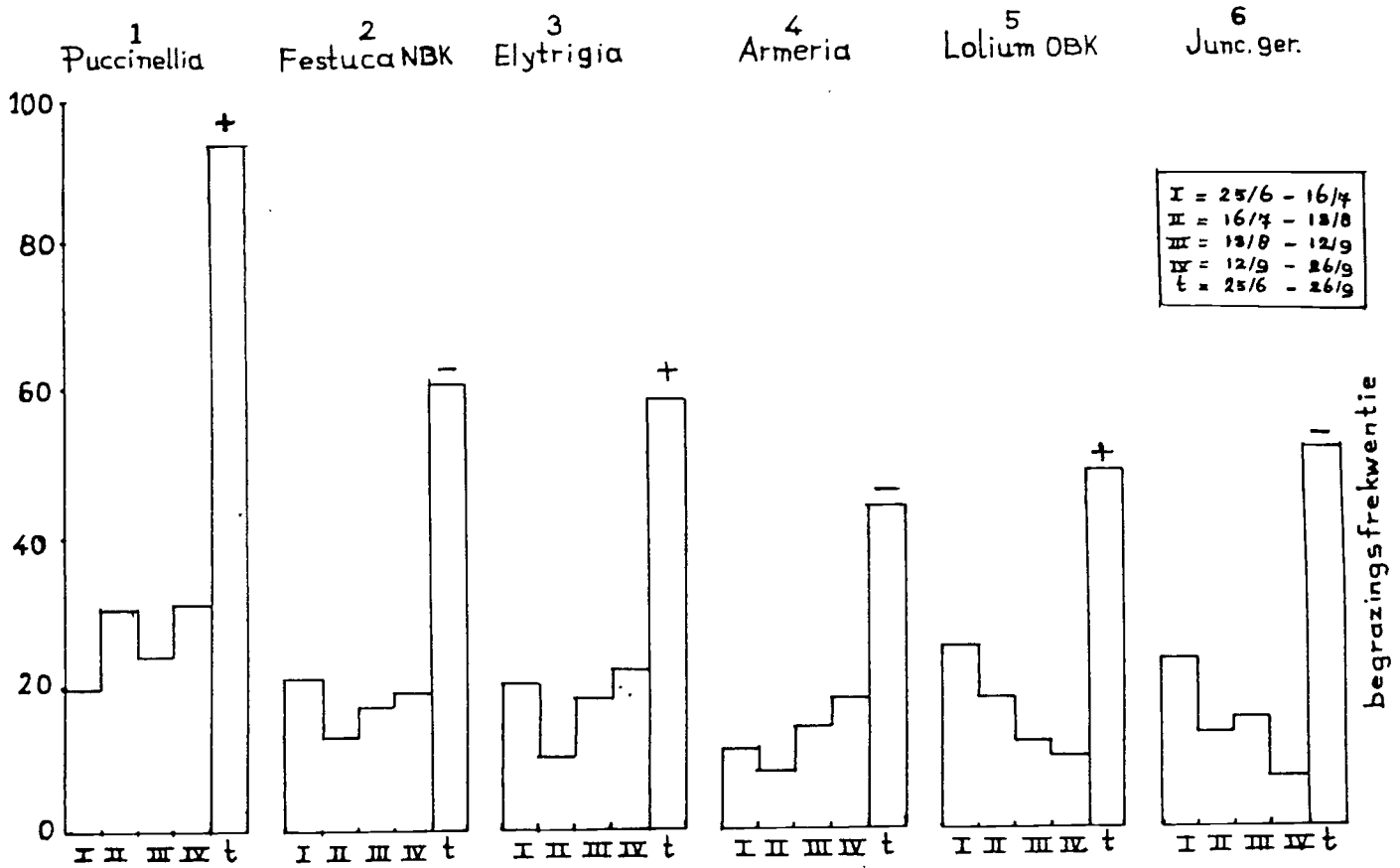
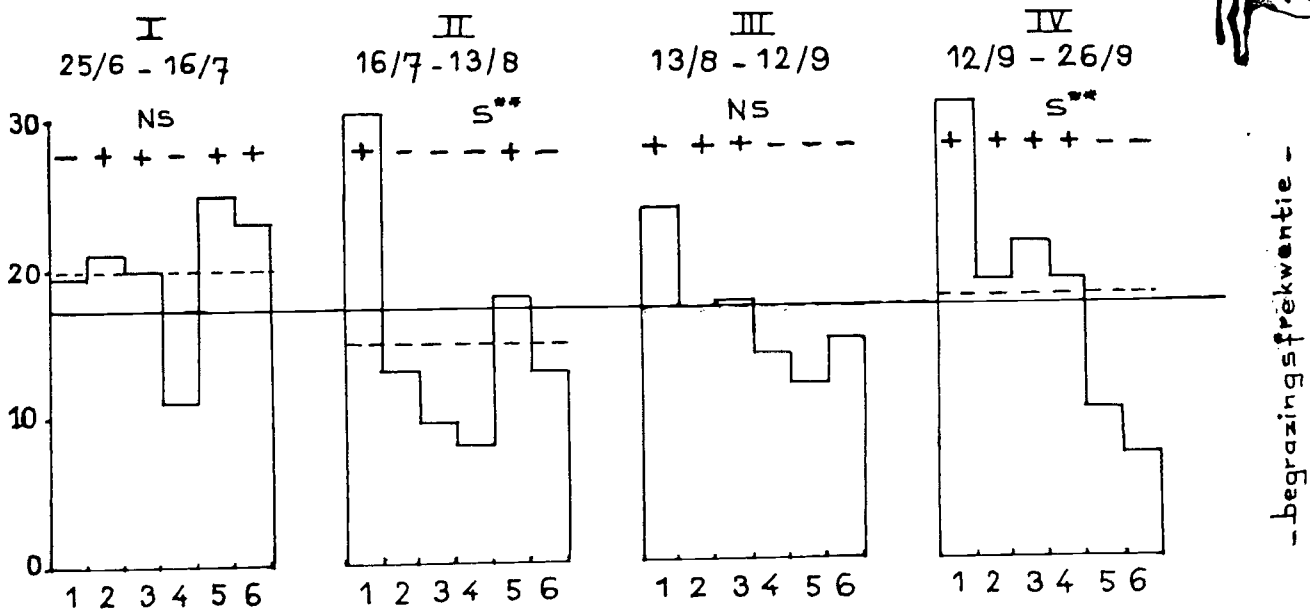


Fig. 5.3 : De begrazingsfrequentie van de typen per periode.



Legenda:

- - - = \bar{U} per periode (zie bijlage 5.3)
- = \bar{U} over de hele periode (17.1 %)
- + = positieve selectie voor dit type } zie tekst
- = negatieve selectie voor dit type }
- S = er bestaat een significant verschil in Bf van de 6 typen ($\chi, n = 6$)
- ** = S, op niveau $\alpha = .01 = 15.09$ $\alpha : .05 = 11.7$

Vervolgens zijn de gemiddelde B_t -waarden per type zo omgerekend, dat de beschikbaarheid A voor alle perioden gelijk is ($n = 100$); het percentage U dat hieruit volgt is terug te vinden in bijlage 5.3.

Deze laatste waarden zijn grafisch uitgezet in fig. 5.2. De betekenis van de + en - symbolen boven de totaal-balken, zal in 5.3.1.1. B uitgelegd worden.

We zien dat het Puccinellia-type gedurende het hele seizoen het meest begraasd wordt en Armeria het minst.

Verder valt in deze figuur op dat de Bf van het Puccinellia- en Armeria-type iets toeneemt in de loop van het seizoen, terwijl die van Lolium en Juncus.ger. afneemt. Het lijkt er dus op dat er een verandering optreedt in de Bf van de verschillende typen in de loop van het seizoen.

In fig. 5.3 is de Bf van de 6 typen uitgezet per periode, waarbij de gestippelde lijn de gemiddelde U-waarde aangeeft per periode en de doorgetrokken lijn over het hele seizoen (17%).

Vergelijking van deze \bar{U} -waarden laat zien dat de gemiddelde Bf-periode konstant is: er bestaat geen duidelijke afwijking van het gemiddelde van alle typen per periode ten opzichte van het totale gemiddelde. We kunnen dus de totale gemiddelde U-waarde aanhouden. Wel lijkt er per periode een variatie in de Bf van elk type afzonderlijk ten opzichte van het gemiddelde te bestaan, en dit zal nu eerst nader onderzocht worden.

5.3.1.1. Het toetsen van de gevonden verschillen:

Aanvankelijk werd gezocht naar een toetsingsmethode, waarmee niet alleen vastgesteld kon worden of de gevonden verschillen ook significant zijn, maar waarmee ook een uitspraak valt te doen over de relatieve waarde van de ene voedselcomponent ten opzichte van de andere. Kortom, een methode, waarmee een rangorde is op te stellen van relatief meest naar relatief minst geprefereerd.

Het meest geschikt lijkt hiertoe het model volgens Johnson (1980); (zie ook Waller & Duncan 1969); deze gaat ook uit van de parameters A en U en de verschillen hier-tussen. Op basis van een rangorde in deze verschillen wordt een maat verkregen voor de relatieve voorkeur.

Helaas is in ons onderzoek het aantal steekproeven (c.q. transekten) te klein in verhouding tot de te onderzoeken data (c.q. soorten). Voor geïnteresseerden wordt verwezen naar de betreffende literatuur met de opmerking, dat deze methode nogal arbeidsintensief is, en tenslotte ook enige computerkennis vereist.

Uiteindelijk is besloten de gevonden verschillen te toetsen met behulp van de X^2 -aanpassingstoets (A) en de selectie-methode volgens Ivlev (B).

(A) De X^2 -toets is toegepast: (Reddingius, 1976).

- per periode, voor alle typen ten opzichte van elkaar (bijlage 5.4 en fig. 5.3).
- door steeds 2 typen onderling te toetsen (bijlage 5.4).

In het eerste geval wordt gekonstateerd of er per periode significante verschillen bestaan tussen de typen; in het tweede geval wordt duidelijk waardoor deze verschillen bepaald worden. Gaat het maar om 2 typen, dan zal dit over alle typen tezamen geen significant verschil opleveren.

We zien dat:

van 25/6 - 16/7 : er geen significant verschil in de Bf bestaat tussen de typen.

- alleen Lolium significant vaker wordt begraasd dan Armeria.

van 16/7 - 13/8 : er tussen de typen een significant verschil in Bf is ($\alpha = 0.01$!)

- dit verschilyoornamelijk bepaald wordt door Puccinellia, dat altijd vaker wordt begraasd dan de overige typen; dat eveneens Lolium vaker wordt begraasd dan Armeria.

van 13/8 - 12/9 : de gevonden verschillen in Bf tussen de typen niet significant zijn. Puccinellia alleen significant vaker wordt begraasd dan Lolium.

van 12/9 - 26/9 : er tussen de typen een significant verschil in Bf is ($\alpha = 0.01$!)

- dat Puccinellia vaker wordt begraasd dan Lolium en Juncus ger. en
- Elytrigia vaker dan Juncus ger.

van 25/6 - 26/9 : er over de hele periode een significant verschil in Bf is.

- alleen Puccinellia vaker wordt begraasd dan alle overige typen, maar dat er tussen de overige typen geen significante verschillen in Bf bestaan.

Dit geheel is nog eens visueel gemaakt in fig. 5.4. Het valt op dat er nooit een significant verschil in Bf optreedt tussen de typen Festuca NBK, Elytrigia en Armeria en tussen Lolium en Juncus ger.

Fig. 5.4 : De mate, waarin een type significant vaker/minder vaak begraasd wordt dan een ander type gedurende 4 perioden (I t/m IV).

	1	2	3	4	5	6
	Pucc.	Fest.	Elytr.	Arm.	Lolium	Junc. ger.
1	X					
2		X				
3			X			
4				X		
5					X	
6						X

☒ Van links naar rechts gaande in de figuur wordt een type significant vaker begraasd, dan een ander type. B.v.: in de tweede periode wordt Puccinellia vaker begraasd dan Festuca.

I	II
III	IV

I = 25/6 - 16/7

II = 16/7 - 13/8

III = 13/8 - 12/9

IV = 12/9 - 26/9

5.3.2. De begrazingsfrequentie per soort van alle typen tezamen.

We beschouwen hiertoe alle merktransekten bij elkaar als één groot proefveld, met daarin de verschillende "gemerkte" soorten (13 in totaal). Uit de veldtabellen zijn de volgende gegevens gehaald:

- het totaal aantal soorten
- het aanbod (A) van deze soorten.
- de Bt van elke soort.

Deze gegevens zijn weergegeven in bijlage 5.5.

De soorten *Spergularia* sp., *Glaux* mar. en *Linonium* vulg. zijn - wegens het geringe aantal - voor de verwerkingsmethode bij elkaar genomen.

Van *Junc.*mar. is maar 1 plant gemerkt en deze is buiten beschouwing gelaten, met de opmerking echter, dat bij deze soort nooit "begrazing" is geconstateerd.

De berekende %A en %U van bijlage 5.6 zijn grafisch uitgezet in fig. 5.5.

De figuur is zó opgezet dat, van links naar rechts gaande, in de onderste helft het %A is uitgezet in een afnemende reeks; in de bovenste helft staat het %U. voor elke soort (1 t/m 12). De doorgetrokken lijn staat voor de gemiddelde U-waarde over het hele seizoen. (18%).

We zien dat het niet zo is dat soorten, die veel voorkomen ook relatief vaak begraasd worden.

5.3.2.1. Het toetsen van de gevonden verschillen in voorkeur:

De X^2 -toets is vanwege de vaak kleine steekproefgrootte te onbetrouwbaar om in dit geval te kunnen gebruiken. Er zal alleen gewerkt worden met de methode van Ivlev. Omdat er nu wel sprake is van een verschillend aanbod van de soorten, is het nodig een correctie toe te passen.

Jacobs (1974) geeft hiervoor de volgende formule (bijlage 5.10).

$$D = \frac{r - p}{r + p - 2rp} \quad , \quad \text{waarbij } p = A/100 \text{ (zie bijlage 5.5 voor de A-waarden).}$$

$$r = B_t / B_t \text{ totaal (zie bijlage 5.7).}$$

De resultaten staan in bijlage 5.8 en zijn ook ingetekend in figuur 5.5, op dezelfde wijze als ook voor de typen is beschreven in 5.3.1.1.B.

Bekijken we dit geheel dan valt opnieuw op dat er altijd een positieve selectie plaats vindt op soorten, die vaker dan het gemiddelde van 18% begraasd worden.

Van de soorten, waarvan de Bf rond het gemiddelde ligt, worden sommige wel, andere niet geprefereerd.

Door te toetsen hoeveel de gevonden waarden afwijken van de verwachte kans op begrazing, is geprobeerd hierin meer duidelijkheid te verschaffen.

(B). Het kwantitatief meten van selectie volgens de methode van Ivlev:

In tegenstelling tot de bewerkelijke procedure van de X^2 -toets verschaft Ivlev's Electivity Index de mogelijkheid om snel vast te stellen of er sprake is van selectie (Jacobs, 1974).

Aangezien het gemiddelde aanbod (A) voor elk type gelijk is hoeft hierop niet gekorrigeerd te worden.

De gebruikte formule luidt dan als volgt:

$$E = \frac{r-p}{r+p}, \text{ waarbij } r = \frac{Bt}{100} \text{ en } p = \frac{A}{100} \text{ (zie bijlage 5.10).}$$

De resultaten hiervan staan in bijlage 5.3 en zijn in fig. 5.3 ingetekend in de vorm van (+) en (-), respectievelijk voor positieve en negatieve selectie.

Het valt direkt op dat typen, die geprefereerd worden, ook precies die typen zijn die boven de gemiddelde Bf-waarden liggen.

De verschuiving in voorkeur in de loop van het seizoen is chematisch weergegeven in onderstaande tabel:

type →	1	2	3	4	5	6
	Puccinellia	Fest.NBK	Elytrigia	Armeria	Lolium OBK	Juncus ger.
periode I	-	+	+	-	+	+
II	+	-	-	-	+	-
III	+	+	+	-	-	-
IV	+	+	+	+	-	-
Totaal	+	-	+	-	+	-

tabel 5.3. "Voorkeur in begrazing" van de vegetatietypen.
(+ = positieve selectie ; - = negatieve selectie).

Vergelijken we de resultaten van (A) en (B) met elkaar, dan zien we dat het onderscheidingsvermogen van de X^2 -aanpassingstoets groter is dan de preferentie-uitslag volgens Ivlev.

In beide gevallen echter is gekonstateerd dat het Puccinellia-type steeds positief geselecteerd wordt gedurende de periode 16/7 - 26/9.

In het begin van het seizoen worden alle typen, behalve Armeria en Puccinellia (nauwelijks) ongeveer even vaak begraasd.

Daarna onderscheiden zich, buiten Puccinellia, 2 groepen:

- Lolium en Juncus ger, welke aanvankelijk meer worden begraasd dan de overige typen en daarna relatief minder.
- Festuca NBK, Elytrigia en Armeria, die pas op het eind van het seizoen relatief vaak begraasd worden.

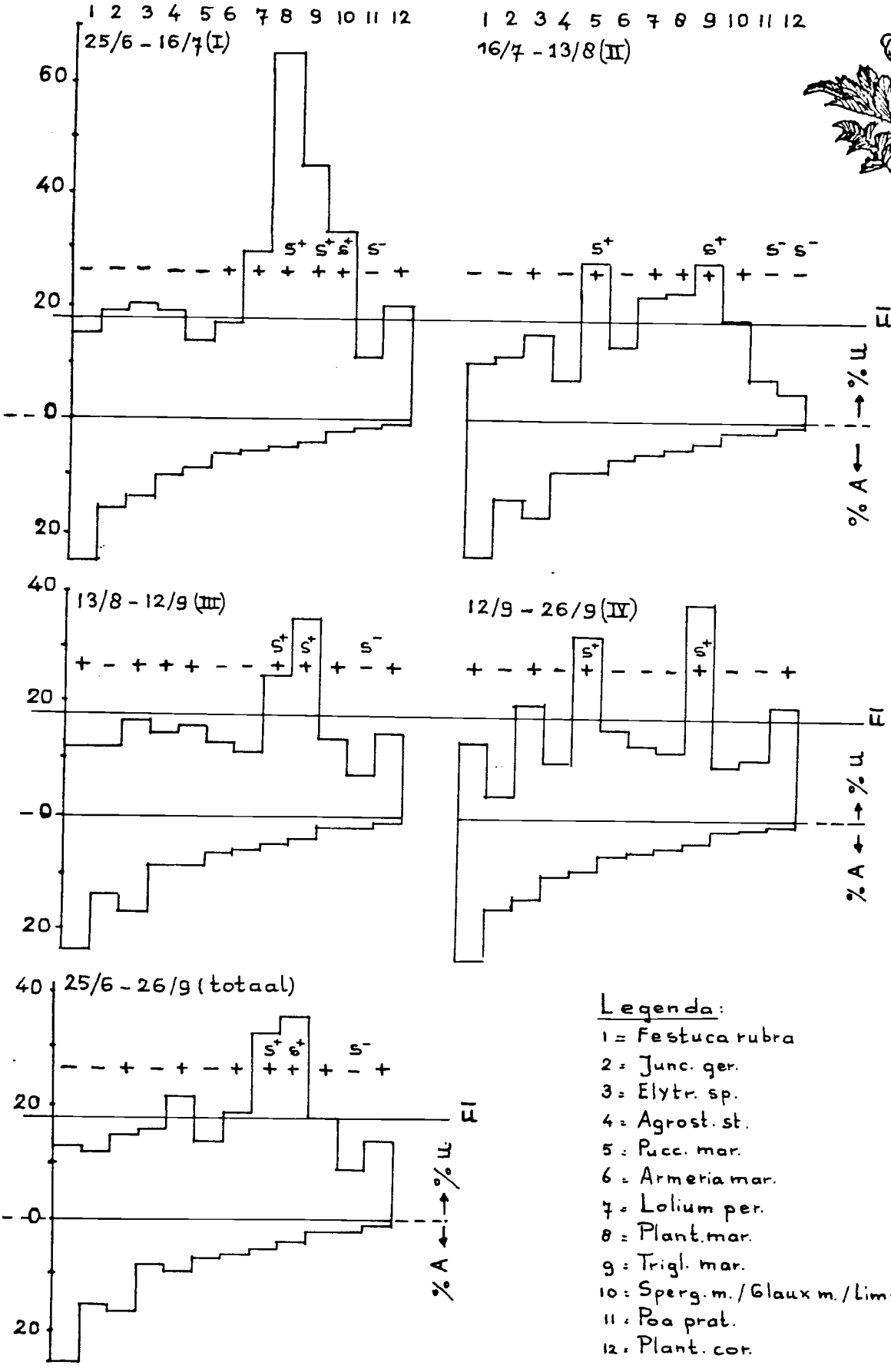


fig. 5.5 : De begrazingsfrequentie per soort.

+ = positieve selectie
 - = negatieve selectie
 S⁺ = er vindt significant vaker begrazing plaats dan verwacht. (zie tekst)
 ū = 18%
 A = het aan deel van elke soort op het totaal.
 u = het deel dat van elke soort begraasd is.

Opvallend is de negatieve selectie voor *Juncus ger.* door het hele seizoen heen, en met name in de laatste periode.

Maken we een onderverdeling op grond van het aanbod van de soorten, dan zijn er ruwweg 3 groepen te onderscheiden:

1. soorten met een hoog aanbod: $A > 10\%$; van de 3 soorten wordt alleen *Elytrigia* spp. geprefereerd, al zou je nauwelijks van voorkeur mogen spreken (D tussen 0-0,1) *Juncus ger.* wordt steeds negatief gewaardeerd.
2. Soorten met A-waarden tussen 2-10%; dit is de grootste groep, waarin ook de meest geprefereerde soorten. Alleen *Agrostis st.* en *Armeria mar.* worden nauwelijks geselecteerd.
3. Soorten met $A \leq 2\%$; *Plant.cor.* en de combinatie *Glaux*, *Limonium* en *Spergularia* worden ongeveer gelijkelijk geprefereerd. Voor *Poa prat.* bestaat nooit voorkeur. In deze tabel valt tevens op dat het onderscheidingsvermogen van de χ^2 -toets groter is dan de kwalitatieve methode van Ivlev.

5.3.3. De begrazingsfrequentie van de soorten per type. (bijlage 5.9 en fig. 5.6).

Er is op dezelfde wijze gewerkt als onder 5.3.2. is beschreven, echter nu per type. De absolute cijfers staan in bijlage 5.9 (A_b en B_t). De A- en U-waarden zijn alleen voor de totale periode berekend en uitgezet in fig. 5.6. De gestippelde lijnen staan voor de gemiddelde U-waarde per type.

Ook nu valt op dat soorten, die het meest voorkomen binnen een type niet het meest begraasd worden.

5.3.3.1. Het vaststellen van voorkeur:

Er is alleen gekeken naar voorkeur voor soorten over de totale periode. Zie hiervoor de D-waarden in bijlage 5.9. Met behulp van de χ^2 -toets is getest of een soort meer/minder vaak begraasd werd dan verwacht.

De konklusies staan ingetekend in figuur 5.6 in de vorm van resp. plussen en minnen, S^+ en S^- ; deze zullen achtereenvolgens per type besproken worden.

Puccinellia : Alleen *Triglochin mar.* (signifikant) en *Spergularia* spp. worden geprefereerd, *Glaux mar.* significant negatief.

Juncus ger. : Alle soorten, behalve *Juncus ger.* worden geprefereerd, alleen *Triglochin mar.* en *Puccinellia mar.* significant. De D-waarden van *Festuca v.* en *Limonium v.* zijn zo laag, dat nauwelijks sprake is van selectie.

Festuca NBK : *Elytrigia* spp. en *Plantago mar.* worden significant vaker begraasd, en *Armeria* in zeer geringe mate.

De kans dat een plantje begraasd wordt $p(Bt) = \frac{Bt\text{-totaal}}{A_b\text{-totaal}} \times 100\%$.

Er is getoetst met behulp van χ^2 $n = 2$
 $\alpha = 0.05 : 3.841$.

De resultaten staan in bijlage 5.8, naast de D-waarden.

" S⁺" betekent dat een soort significant vaker wordt begraasd dan verwacht is,

" S⁻" : significant minder vaak (zie ook fig. 5.5.).

Alleen Triglochin mar., Plant.mar., en Puccinellia mar. worden significant vaker begraasd dan verwacht. Bovendien blijkt hierin dat Poa prat. in drie van de vier perioden - en over het hele seizoen - significant minder begraasd wordt dan verwacht.

Teneinde een beter beeld te verkrijgen over het verloop in voorkeur in de loop van het seizoen zijn de resultaten samengevat in de onderstaande tabel:

Soort periode	Fest. NBK	Junc. ger.	Elytr. sp.	Agr. st.	Pucc. mar.	Arm. mar.	Lol. per.	Plant. mar.	Trigl. mar.	S/G/L	Poa prat.	Plant. cor.
I	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+	-	+
II	-	-	+	-	+	-	+	+	+	+	-	-
III	+	-	+	+	+	-	-	+	+	+	-	+
IV	+	-	+	-	+	-	-	-	+	-	-	+
tot.	-	-	+	-	+	-	+	+	+	+	-	+
rangnr.	8	11	5	8	3	8	4	2	1	5	12	5

Tabel 5.4: Samenvatting van de resultaten van Bf en voorkeur voor de soorten.
 + betekent dat een soort significant vaker/minder vaak wordt begraasd dan verwacht.

Er zijn soorten, die gedurende het hele seizoen bij voorkeur begraasd worden:

Elytrigia spp., Puccinellia mar., Plantago mar., Triglochin mar., de combinatie Spergularia, Glaux en Limonium en Plantago cor.

Daarnaast zijn er soorten die praktisch nooit geprefereerd worden, zoals Junc.ger., Agrost.st., Armeria mar. en Poa prat.

Lolium per wordt met name in het begin van het seizoen geprefereerd, hetgeen goed overeenkomt met het type (fig.5.4.). Hetzelfde geldt voor Festuca NBK, alleen dan voor het eind van het seizoen.

Van de 12 onderzochte soorten wordt Triglochin mar. het meest geprefereerd, vervolgens Plantago mar. en Puccinellia mar.

Poa prat. wordt het minst begraasd en heeft ook de minste voorkeur.

Zouden we een rangorde opstellen van meest naar minst geprefereerde soorten, (met behulp van bijlage 5.8 !), dan zien we dat bovenstaande konklusie wordt bevestigd (zie tabel 5.4.). Bovendien lijkt er geen verschil in voorkeur te bestaan tussen Elytrigia spp., de combinatie Glaux, Limonium en Spergularia, en Plantago cor., die immers allemaal hetzelfde rangnummer hebben; evenzo niet tussen Festuca NBK, Armeria mar. en Agrostis st.

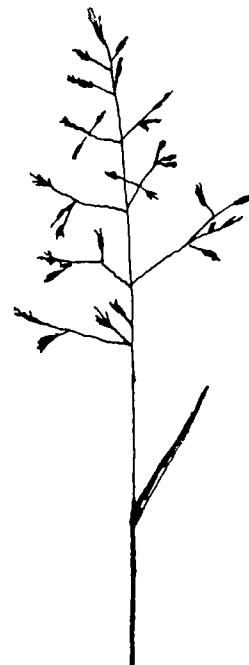
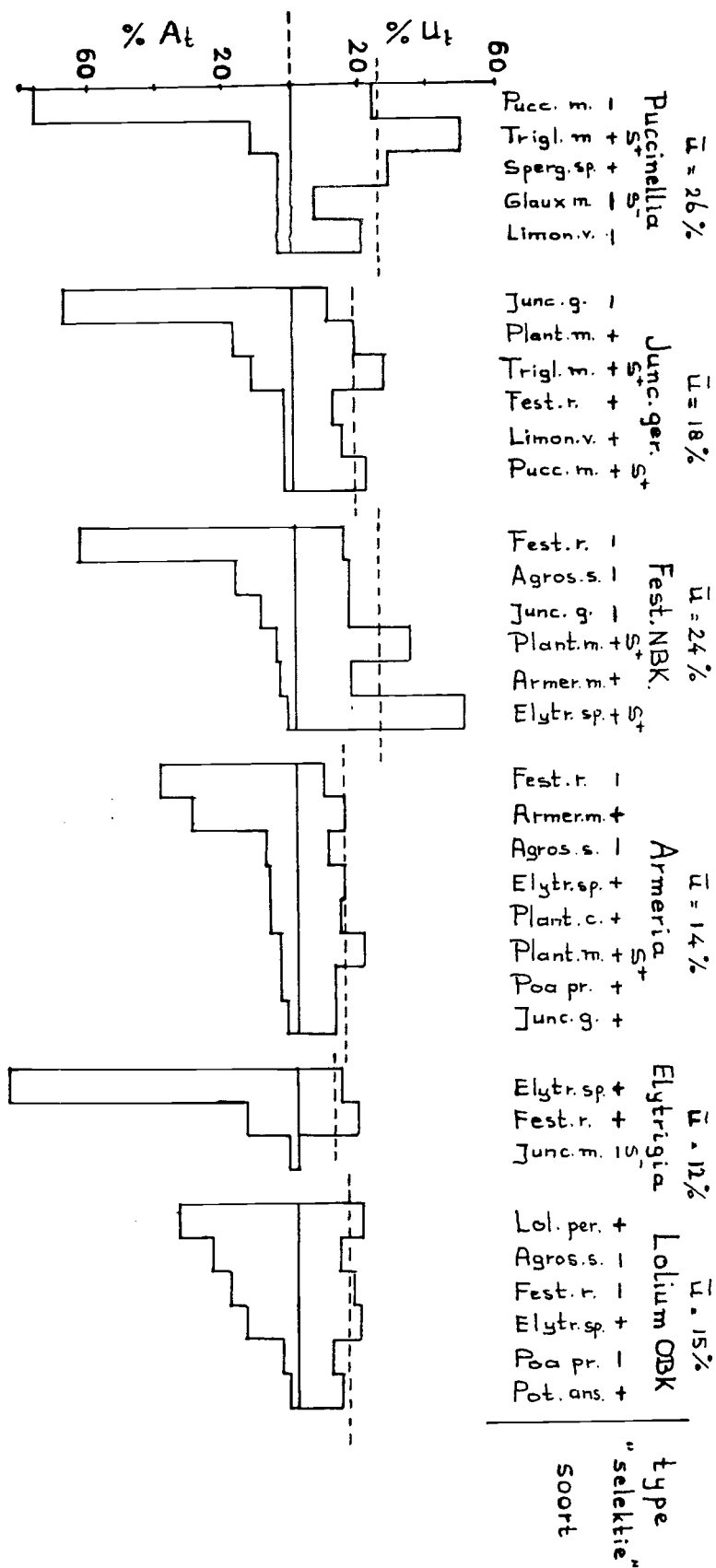
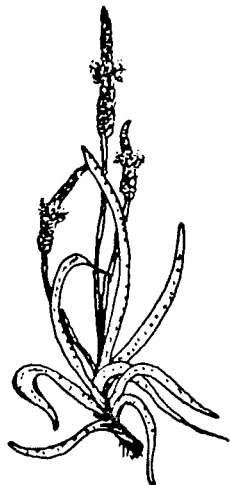
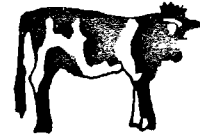


fig. 5.6: De begrazingsfrequentie van de soorten per type.
(Zie fig. 5.5. voor de verklaring van de tekens)

- Armeria* : Alle soorten, behalve *Festuca r.* en *Agrostis st.* worden geprefereerd, *Plantago mar.* en *Armeria mar.* significant. De D-waarden van de overige typen zijn zo laag (0.0 - 0.01) dat er onderling geen verschil in voorkeur aanwezig lijkt te zijn.
- Elytrigia* : *Elytrigia spp.* en *Festuca r.* worden positief geprefereerd, de D-waarden zijn echter zeer laag (0.0 - 0.01). *Juncus mar.* wordt significant negatief geselecteerd.
- Lolium OBK* : De D-waarden zijn zo laag (- 0.3 - 0.1), dat voor dit type nauwelijks van verschil in voorkeur gesproken kan worden. Positief geprefereerd worden: *Lolium per.*, *Elytrigia spp.* en *Potentilla ans.*

Het lijkt er op dat *Triglochin mar.*, *Plantago mar.*, *Puccinellia mar.* en ook wel *Elytrigia spp.* de meest geprefereerde soorten zijn.





5.4. Diskussie:

Het doel van dit experiment was te onderzoeken of bepaalde typen/soorten meer/minder vaak begraasd werden en zo ja, of hierin verschillen optraden in de loop van het seizoen.

Deze vraag kan positief beantwoord worden: er zijn typen, die relatief vaak en typen, die minder frekwent bezocht worden en dit verschilt per maand. Hetzelfde geldt voor de soorten, waarbij het opvalt dat het type, dat ook steeds het meest bezocht wordt, namelijk *Puccinellia*, ook de meeste soorten bevat met een altijd hoge preferentie (*Triglochin mar.*, *Puccinellia mar.* en *Plantago mar.*).

Er zijn ook soorten, die 'gemeden' worden, zoals *Juncus mar.*, *Poa prat.* en *Glaux mar.* Bekijken we de resultaten van juni, als de pinken voor het eerst op de kwelder komen, dan blijken eigenlijk alle typen, behalve *Armeria* en *Puccinellia* vaak bezocht te worden. Van de soorten worden dan met name *Plantago mar.*, *Triglochin mar.*, *Lolium per.* en de combinatie *Spergularia spp.*, *Glaux mar.* en *Limonium vulg.* begraasd van deze combinatie wordt *Spergularia spp.* het meest geprefereerd, want *Glaux mar.* wordt gemeden (zie ook fig. 5.7).

Rond deze periode blijken aanvankelijk het *Lolium*-en *Junc.ger.* type meer begraasd te worden dan de overige typen, en daarna praktisch niet meer. *Festuca NBK*, *Elytrigia* en *Armeria* worden daarentegen pas op het eind van het seizoen relatief vaak begraasd.

Van de soorten blijkt alleen voor *Lolium per.* (begin van het seizoen) en *Festuca NBK* (eind van het seizoen) de preferentie overeen te komen met die van de typen. *Elytrigia* wordt eigenlijk, op juni na steeds geprefereerd, en *Armeria mar.* daarentegen alleen in juni.

De hoge preferentie van het *Junc.ger.* type in het begin van het seizoen wordt dan waarschijnlijk voornamelijk bepaald door de soorten *Triglochin mar.* en *Plantago mar.* Hoewel er in de literatuur genoeg voorbeelden zijn van een verschil in voorkeur van grazers voor bepaalde plantensoorten, betreft dit zelden een kweldermilieu, en helemaal niet de door ons gevolgde methode, individuele planten binnen een vegetatietype te merken, en te vervolgen in de loop van het seizoen.

Milner & Gwyne (1974) hebben onderzoek gedaan aan begrazing door schapen op o.a. een kwelderachtige vegetatie op St.Kilda. Zij baseren de door hun gevonden verschillen op een identifikatie van plantenfragmenten in de faeces. De schapen van St. Kilda blijken in de loop van het seizoen een verschil in voorkeur te vertonen voor bepaalde plantensoorten. Selectie blijkt dan alleen op te treden in het late voorjaar en de vroege zomer, als er voldoende keuze is.

De rest van het jaar wordt selectie beperkt door de beschikbaarheid van voedsel.

Ranwell (1972) vermeldt dat met name succulente soorten zeer in trek zijn bij ganzen en herbivoren-grazers, die hierop vervolgens reageren door gedurende het hele jaar in een semi-hemicryptofyt stadium te blijven. Andere begrazingstolerante soorten zijn *Puccinellia mar.* en *Armeria mar.*

Agrostis stol. verdraagt wel een lichte begrazing, maar niet samen met sterke wind. (Ranwell, 1972, en Chapman, 1976).

In hoofdstuk 7 zal nagegaan worden of er een verband bestaat met de kwaliteit van de typen en soorten, en alleen voor de typen met de produktie en konsumptie. Eerst zullen nu ten aanzien van de gevolgde methode drie stappen besproken worden, die van invloed kunnen zijn geweest op de gevonden resultaten:

1. de grootte van de steekproef.
2. het ongelijke aanbod van de gemerkte soorten.
3. het "opnieuw" merken van een plantje, als er één verdwenen is.

ad 1. Per vegetatietype zijn slechts 2 á 3 "merktransekten" onderzocht, ofwel om de 25 cm. werd over een lengte van 6 m. een plantje gemerkt en vervolgens om de 4, later 7 dagen gecontroleerd. (totaal 25 plantjes).

Hoe vaak een soort "getroffen" wordt is afhankelijk van de grootte van het vegetatietype en de verspreiding van de soorten over de typen.

ad 2. We zagen, dat soorten, die veel voorkomen, niet óók relatief vaak begraasd werden. Uit tabel 5.4 (pagina 90) werden op grond van het aanbod drie groepen onderscheiden. Deze indeling zou ten onrechte suggereren dat aanbod een rol speelt bij selectie. Indien dit namelijk zo zou zijn, dan zouden we verwachten dat soorten met een hoog aanbod juist geselecteerd worden. Echter, soorten met een aanbod van meer dan 10% worden relatief weinig geprefereerd. Daarentegen valt het op dat soorten met een laag aanbod vaak positief geprefereerd worden volgens de methode van Ivlev.

De gebruikte indeling wil dan ook niet méer zeggen dan dat *Festuca* en *Juncus ger.*, ondanks het grote aanbod, relatief weinig begraasd worden; soorten als *Spergularia spp.* en *Plantago cor.*, die niet zoveel voorkomen, worden er blijkbaar speciaal uitgepikt.

In hoofdstuk 7 zal bekeken worden of kwaliteit hierbij een rol speelt, of dat andere factoren van invloed zijn.

Genoemd werd al het verschil tussen de X^2 -toets en de methode van Ivlev. Ondanks het feit, dat er, bij een ongelijk aanbod, hierop gecorrigeerd kan worden (zie formule bijlage 5.10) lijkt de methode bij zeer extreme waarden niet toereikend. Om dit soort problemen te omzeilen is het misschien beter er naar te streven het aanbod van de te onderzoeken soorten konstant te houden, of in elk geval niet te veel van elkaar af te laten wijken.

ad 3. Als tijdens een controle gekonstateerd werd dat een "gemerkt" plantje verdwenen was, werd een naburig plantje gemerkt, waarbij er naar is gestreefd zoveel mogelijk dezelfde soort met dezelfde kenmerken te nemen. Echter, zo'n verdwenen plant werd wél als zijnde "begraasd" aangetekend (+). Het kan natuurlijk ook dat door betreding - met name bij nogal los wortelende soorten - een plant werd vertrapt, zonder begraasd te zijn. Daarom is in onderstaande tabel in een afnemende reeks aangegeven hoe vaak voor elke soort een nieuw plantje gemerkt moest worden; hieronder staat het % nieuw gemerkte planten op het totale aanbod van elke soort.

Soorten	Agrost. stol.	Pucc. mar.	Lol. per.	Elytr. spp.	Junc. ger.	Glaux limon. spERG.	Fest. rubra.	Arm. mar.	Trigl. mar.	Plant. mar.	Poa prat.	Plant. cor.	Junc. mar.
n ng.	30	30	10	21	18	2	19	4	1	0	0	0	0
% ng.	79	77	39	36	31	29	19	15	7	0	0	0	0

Tabel 5.6: het aantal en % nieuw gemerkte planten per soort. (n ng.)

De kans dat een plantje opnieuw gemerkt moet worden is 34% (135/400).

Toetsing wijst uit dat *Agrostis st.*, *Puccinellia mar.* en *Lolium per.* significant vaker opnieuw gemerkt moeten worden dan verwacht ($\chi^2_{n=Z, \alpha=0.05} : 3.841$). Dit houdt in dat de door ons gevonden Bf-waarden voor *Agrostis st.*, *Puccinellia mar.* en *Lolium per.* misschien te hoog zijn, en dat de koeien deze soorten minder vaak begrazen dan wij gekonstateerd hebben.



5.5. Samenvatting begrazingsfrequentie:

Door individuele planten te merken en deze gedurende het seizoen te vervolgen, is vastgesteld dat er typen zijn, die relatief vaak en typen, die minder frequent begraasd worden en dat hierin een verschuiving optreedt in de loop van het seizoen. Zo worden aanvankelijk Juncus ger. en Lolium per. het meest bezocht en later in het seizoen praktisch niet meer.

Festuca NBK, Elytrigia en Armeria worden pas op het eind van het seizoen relatief vaak begraasd.

Puccinellia wordt, op juni na, altijd het meest begraasd.

Hetzelfde geldt ook voor de soorten, de seizoensvariatie is echter minder duidelijk en komt niet altijd goed overeen met die van de typen, waarin ze voorkomen (alleen voor Lolium per. en Festuca NBK).

Wel is het zo, dat het Puccinellia-type het meest bezocht wordt en ook bijna alleen bestaat uit soorten, die altijd geprefereerd worden (Triglochin mar., Puccinellia mar. en Plantago mar.); deze soorten worden ook in andere typen relatief vaak begraasd.

De soorten Juncus mar., Poa prat. en Glaux mar. worden nooit geprefereerd en ook Agrostis stol. wordt weinig begraasd.





6.1. Inleiding en vraagstelling Kwaliteit.

Onderzoek aan beweiding door pinken op de Oosterkwelder van Schiermonnikoog wees uit dat bepaalde vegetaties bij voorkeur werden bezocht en dat deze voorkeur veranderde in de loop van het seizoen (Allersma, 1977).

Uit de resultaten van de begrazings-, graas- en beweidingsdruk én de begrazingsfrequentie kwam naar voren dat ook in 1981 weer sprake is van voorkeur (zie hoofdstuk 3, 4 en 5).

Lokale verschillen in begrazingsdruk en een verschuiving hierin in de loop van het seizoen is geen nieuw verschijnsel bij begrazing door herbivoren en werd zelfs al door Linnaeus in 1748.! gekonstateerd (Cowlshaw et al, 1959; Moen, 1973; Duffey, 1974; Hoefs, 1974; Milner & Gwyne, 1974; Oosterveld, 1975; Price, 1977; v.d. Veen, 1979; Hulsman, 1981).

Hiermee komen we tevens op het terrein van de voedselselectie.

Selektie is een complex begrip, in zijn meest algemene vorm gedefinieerd als "de mogelijkheid voor een grazend dier om te kiezen tussen de planten, die het eet" (Hulsman, 1981).

Het feit, dat de ene plant "smakelijker" is dan de andere, hangt zowel af van de eigenschappen van het dier als die van de plant (zie ook figuur 1.1).

In dit deel van het onderzoek zal worden ingegaan op mogelijke factoren, waardoor voorkeur wordt bepaald.

Daartoe is het nodig eerst iets te zeggen over voedselopname.

Voedselopname is het produkt van de droge stofopname en de voederwaarde (= het gehalte aan voedingsbestanddelen). (Deinum, 1976).

Deinum (1976) maakt bij de voedselopname onderscheid in:

- de potentiële opname; dit is de hoeveelheid voedsel, die maximaal gegeten kan worden. De ruimte, aanwezig in het maagdarmkanaal van de herkauwer en de snelheid, waarmee deze ruimte geleegd en gevuld kan worden, zijn hierbij bepalend.
- de aktuele opname; de hoeveelheid voedsel, die werkelijk gegeten wordt.

De beschikbaarheid van het voedsel en smakelijkheid spelen in dit geval een rol en verhinderen, dat de aktuele opname de potentiële kan benaderen.



Het is nog niet duidelijk hoe dicht de actuele opname de potentiële benadert.

Tot nu toe bestaan er nog geen betrouwbare methoden om de "vrijwillige" droge stofopname te schatten vanuit de chemische samenstelling van het voedsel (v. Soest 1965).

Wel kan een laag celwandgehalte, dan wel een hoog gehalte aan celinhoud en een hoge verteringssnelheid een hoge opname mogelijk maken. Het verband tussen verteerbaarheid van de celwanden en opname is daarentegen maar matig. (v. Soest, 1965; Deinum, 1969)

Snelheid en mate van vertering hangen samen met het ligninegehalte in de celwanden en de histologische opbouw van de plantdelen.

Het volume en de samendrukbaarheid van de celwanden bepalen hoeveel ruimte het voedsel in beslag neemt in het magenstelsel.

Bij de herkauwer spelen het percentage celinhoud en de verteringsnelheid van de celwanden een grote rol, zolang het percentage celwanden boven de 50% blijft. Beneden deze grens gaan andere factoren steeds sterker meespelen, omdat dan waarschijnlijk de productie aan vetzuren en warmte belangrijker worden (krachtvoer !).

De droge stofopname van het dier bleek afhankelijk te zijn van de beschikbaarheid van het gewas en de smakelijkheid.

Beschikbaarheid wordt bepaald door de beweidingsdichtheid en de beschikbare hoeveelheid gras per hectare (Duffey, 1974).

Uitgaande van een bepaalde hoeveelheid gewas zal bij een grotere beweidingsdruk per dier minder voedsel beschikbaar zijn. Is het voedselaanbod gering, dan moet het dier meer moeite doen om voedsel op te nemen en zal geneigd zijn ook soorten te gaan eten, die eerst werden "afgewezen", bij voorbeeld op grond van een slechtere kwaliteit. Een nivellering in graasdruk kan het gevolg zijn.

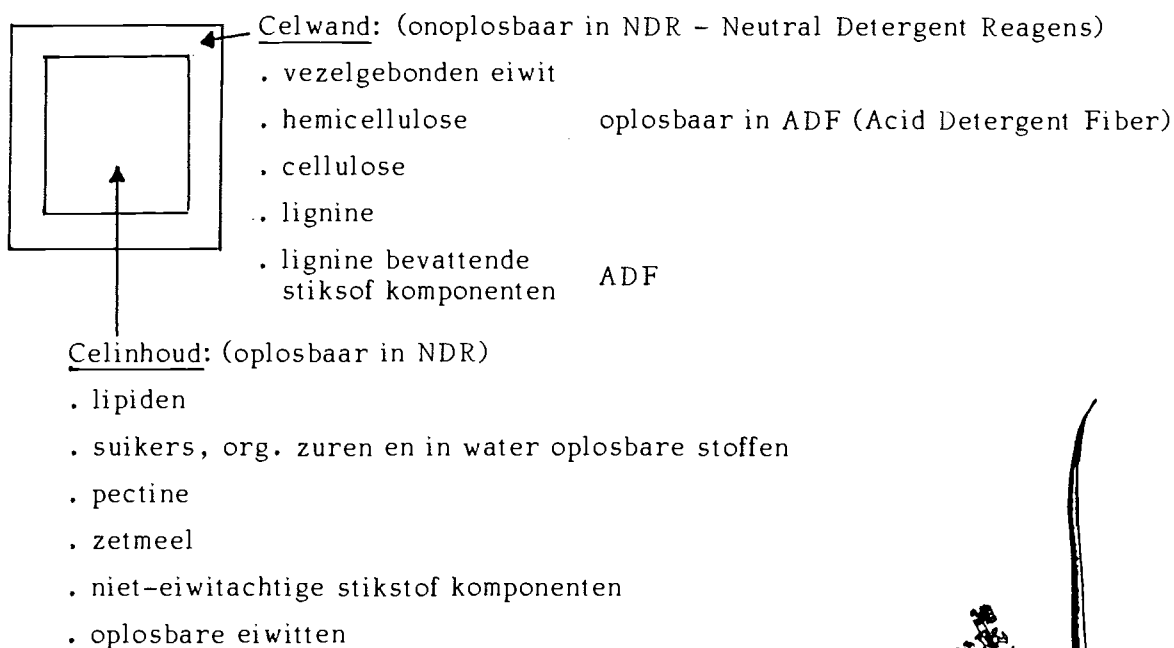
De beschikbaarheid van het gewas speelt dan ook een belangrijke rol bij beheerskwesties, waarbij meestal gestreefd wordt naar een zo hoog mogelijke diversiteit (Moen, 1973; Duffey, 1974; Milner & Gwyne, 1974).

Het mag uit het bovenstaande duidelijk geworden zijn, dat zowel de voederwaarde als de droge stofopname van belang zijn bij de voedselopname.

De droge stofopname is reeds ter sprake gekomen in hoofdstuk 4 en dit hoofdstuk zal dan ook alleen de voederwaarde behandelen.

Tabel 6.1.: De chemische samenstelling van het voedsel (naar Moen, 1973).

- I. Water
- II. Droge stof:
 - A. Organische bestanddelen:
 1. Stikstof (ruw eiwit)
 - a. echt eiwit
 - b. niet eiwitachtige stikstof materialen
 2. Bestanddelen zonder stikstof
 - a. koolhydraten
 - oplosbare koolhydraten (stikstofvrij extract)
 - onoplosbare koolhydraten (ruwe vezel)
 - b. vetten (ether extract)
 - B. Anorganische bestanddelen (as):
 1. Zouten
 2. Mineralen

Figuur 6.1.: De samenstelling van een plantencel (naar van Soest, 1965).

Deinum (1976) merkt op dat het begrip "kwaliteit" zowel het gehalte aan voedingsbestanddelen als ook de droge stofopname dient te omvatten. Wanneer in het navolgende gesproken wordt over "kwaliteit", dan moet hierbij in de gaten gehouden worden dat alleen de voederwaarde bedoeld wordt en niet ook de droge stofopname, zoals eigenlijk korrekt zou zijn.

De chemische samenstelling van het voedsel:

Moen (1973) geeft een overzicht van de verschillende bestanddelen in gewas. Deze is overgenomen in tabel 6.1. Dit komt neer op een scheiding in water, ether extract, ruwe vezel, stikstofvrij extract, ruw eiwit en as.

Het voedsel van een herkauwer is plantaardig en ruwweg te onderscheiden in een celinhoud en celwand, elk weer opgebouwd uit de volgen componenten als weergegeven in fig. 6.1.

Met behulp van chemische alalysis van het plantenmateriaal is het mogelijk het gehalte van de verschillende voedselcomponenten te bepalen. De meest gebruikelijke bepalingen zijn die van ruw eiwit (re), ruwe celstof, nitraatgehalte, fosfaatgehalte, suikergehalte en asgehalte.

v.d. Meer (1979) geeft een mooi overzicht van de verschillende chemische analyse's van koolhydraten en de voor- en nadelen hiervan, afhankelijk van het doel van het onderzoek.

Ok Moen (1973) somt een aantal methoden op en in bijlage 6.1. is een samenvatting gegeven van al deze bepalingen.

Op deze wijze is het mogelijk de voederwaarde van het plantenmateriaal te bepalen. Daarnaast is het een onderzoek naar "verschillen in voorkeur en waardoor worden deze bepaald?" nodig ook te weten wat het dier met het voedsel kan doen.

De voedselverwerking en verteerbaarheid:

Koepen behoren tot de zogenaamde "grazers" (v.d.Veen, 1979; v.d. Veen & v.Wieren, 1980).

Dankzij de aanwezigheid van micro-organismen in de pens zijn zij in staat een hoog gehalte aan celwanden (langzaam) te verteren; hierop wordt later teruggekomen.

De verteerbaarheid van gewas wordt volledig verklaard door het gehalte en de verteerbaarheid van de celwanden (Deinum, 1968).

Suikers zijn namelijk voor 100% verteerbaar en eiwit - mits van vers materiaal - voor \pm 96%; de totale celinhoud voor 98% (Deinum, 1976).

Cellulose en hemicellulose, beide componenten van de celwand, zijn op zich zelf goed verteerbaar (+ 96%). Lignine daarentegen is onverteerbaar en remt bovendien de verteerbaarheid en verteringssnelheid van cellulose en hemicellulose, dus de celwanden (Deinum, 1976).

Er blijkt een negatief verband te bestaan tussen het ligninegehalte en de verteerbaarheid van celwanden (Dcw).

(v. Soest, 1965; Deinum, 1969)

Wel is de temperatuur hierbij van grote invloed (Deinum, 1968 en 1981). Een andere gedachte met betrekking tot verteerbaarheid gaat meer uit van de verschillende weefsels, aanwezigheid in de stengel of het blad van de plant: zo zijn er verteerbare en onverteerbare lignine houdende celwanden (Deinum, 1976).

Het belang van de rol van plantenvezels voor de voeding van herkauwers is tweeledig (v. Vuuren, 1979) - als voedings- en energiebron.

- als faktor voor een gunstig fermentatiemilieu
in de voormagen.

Minstens 1/3 van de droge stofopname zou uit langvezelig ruwvoer moeten bestaan, willen bovengenoemde punten optimaal zijn (v. Vuuren, 1979).

Behalve een goede vertering van celwanden levert de fermentatie met behulp van micro-organismen de gastheer ook een hoogwaardig eiwit en vitamines van de B-groep op (v. Es, 1979). Beperkende factoren voor een goed verlopend fermentatieproces kunnen zijn:

een tijdsfaktor: hoe moeilijker verteerbaar het gewas - b.v. ruwvoer -
hoe langer dit in de voormagen blijft en de opname
van nieuw materiaal blokkeert (zie ook pag. 98)

het eiwitgehalte: bacterien in de voormagen hebben minstens 8 - 10%
ruw eiwit nodig voor een optimale groei.

Met name in de tropen spelen beide factoren tegelijkertijd vaak een beperkende rol bij de voederwaarde van grassen.

Eigen onderzoek en vraagstelling:

Geprobeerd is in het bovenstaande aan te geven dat een kwalitatieve analyse van plantenmateriaal van de kwelder aanwijzingen kan geven over een mogelijk verband tussen voorkeur en kwaliteit.

In verband met de hoeveelheid beschikbare tijd is besloten alleen het eiwitgehalte en de verteerbaarheid te bepalen. Daarnaast spelen ook fosfor en energie een belangrijke rol bij begrazingsonderzoek (Milner et al, 1974; Voortman, 1978) - met name fosfor is vaak een beperkende faktor - en hier zal in de discussie nog nader op ingegaan worden.

Ons onderzoek bestaat uit een eiwitbepaling en een analyse van het celwandgehalte, én de verteerbaarheid van de 7 vegetatietypen, waarin ook de produktie en begrazingsdruk is bepaald.

Hetzelfde is gedaan voor de belangrijkste soorten hierin.

Samengevat luidt de vraagstelling:

- . Wat is de kwaliteit van 7 onderzochte vegetatietypen en een aantal belangrijke soorten hierin ? Wat is het eiwitgehalte, wat het celwandgehalte en wat de verteerbaarheid ?
- . Hoe verloopt dit in het seizoen, en bestaan hierin verschillen tussen de typen en de soorten ?





6.2 Materiaal en methoden.

6.2.0 Kwaliteit algemeen.

6.2.1 Het plantenmateriaal.

In onderstaande tabel staan de 7 vegetatietypen en 12 soorten weergegeven, waarvan materiaal is verzameld voor de bepalingen.

Vegetatietypen	Soorten	Verzamel- periode.
Juncus maritimus	Juncus maritimus Triglochin maritima	19-06 17-07 23-08 27-09
Festuca	Festuca rubra Plantago maritima	
Armeria	Armeria maritima Agrostis stolonifera	
Ammophila	Ammophila arenaria Artemisia maritima	
Juncus gerardii	Juncus gerardii Elytrigia spp	
Puccinellia	Puccinellia mar.	
Lolium	Festuca rubra.	

tabel 6.2: Overzicht van de onderzochte typen en soorten.

De 6 vegetatietypen van de NBK staan naar afnemend oppervlakte gerangschikt.

6.2.2 Het veldwerk:

Gedurende het veldseizoen (mei-oktober) is er 4 keer gemcsterd in juni, juli, augustus en september (zie ook tabel 6.2).

Ten einde zo goed mogelijk het graasgedrag van de pinken na te bootsen is besloten het gewas tot + 2 cm. boven de grond af te knippen.

Van de vegetatietypen zijn mengmonsters genomen, zoals de veldsituatie zich voordeed. Een uitzondering vormen Juncus maritimus en Ammophila arenaria.

Van deze typen is het gewas tussen de Juncus- en Ammophila pollen verzameld, omdat de koeien deze niet eten. Wel is plantenmateriaal van de beide soorten verzameld. Het verzamelde materiaal werd gedroogd bij 70° C. en, verpakt in luchtdicht afgesloten zakken, zo lang bewaard in een droge ruimte.

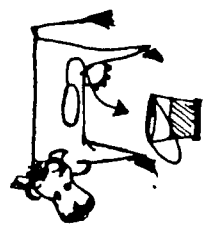
Na het veldseizoen, in de herfst, is al het materiaal gemalen en opnieuw in plastic zakken bewaard.

6.2.3 De bepalingen algemeen:

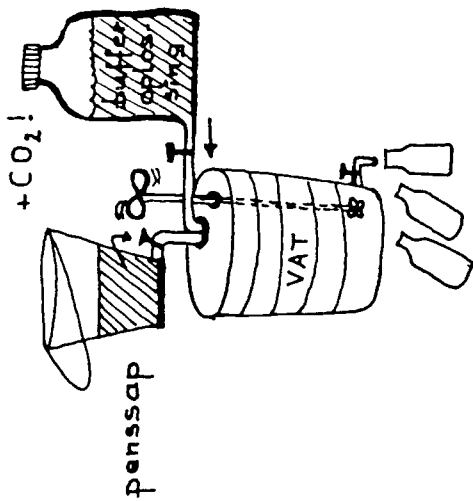
Alle bepalingen zijn in duplo uitgevoerd.

Een overzicht van alle gebruikte afkortingen en formules wordt in bijlage 6.2 gegeven.

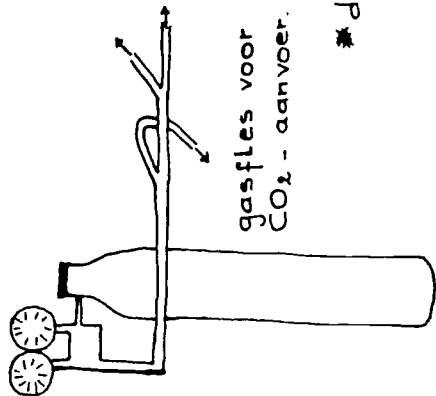
Fig. 6.2: De IN VITRO-VERTERING volgens Van Soest.



① gezeefd penssap van Bertha III

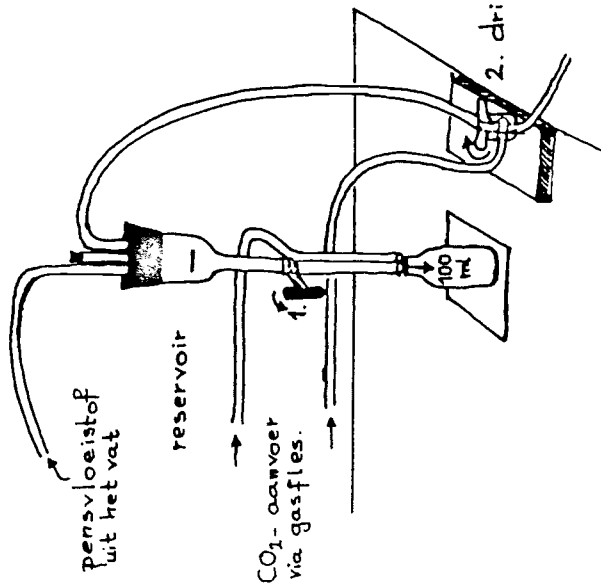


② 250 flesjes vullen, waarin 0,5 gr. gemalen plantenmateriaal per flesje en waarvan het % celwanden bekend is.



gasfles voor CO₂ - aanvoer.

* detailbespreking van vullen van de flesjes:



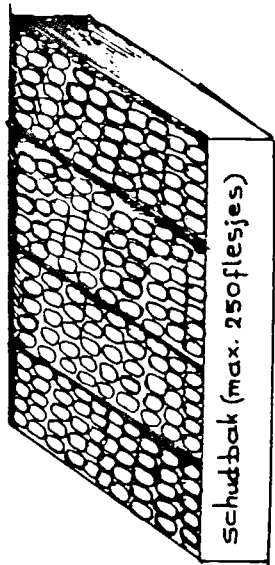
pensvloeistof uit het vat

reservoir

CO₂-aanvoer via gasfles.

2. driewegkraan

③ hierin schudden de flesjes met pensvloeistof + materialen gedurende 48 uur in een waterbad van 40°C (de temp. in een pens!) Aanvankelijk om het uur even de dopjes losdraaien om gaste laten ontsnappen.



④ Bij deze in vitro-vertering worden de celwanden van de plantenmonsters zo goed mogelijk afgebroken.

Vóór de in vitro-bepaling is een NDR-analyse op de plantenmonsters losgelaten. Na 48 uur worden de monsters opnieuw geanalyseerd.

Aldus wordt een maat verkregen voor de potentiële verteerbaarheid van het onderzochte plantenmateriaal.

Werkwijze:

A. Openen van kraan 2 + neerzetten van een 100 ml monsterflesje onder tapkraan 1: tegelijk met het instromen van CO₂ wordt penssap aan-gezogen tot het reservoir vol is. Dan kraan 2 dichtdraaien, waarna het reservoir automatisch leegloopt tot de maatstreep (= 50 ml pensvloeistof + bufferoplossing)

B. Vervolgens kraan 1 openen: het 100 ml flesje wordt gevuld met de oplossing, de dop eropgedraaid en na omschudden in de met water gevulde schutbak geplaatst.

6.2.3.1. De eiwit-bepaling (volgens Deijs).

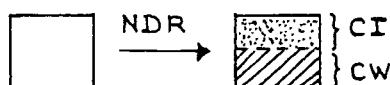
Proteïne bevat 16% stikstof, eiwitten zijn goed verteerbaar en vormen een belangrijk nutriëntenaandeel bij de opname. In veldsituaties kan stikstof een beperkende faktor zijn.

In bijlage 6.7 is het proces en de uiteindelijke omrekening tot een ruw eiwitgehalte beschreven.

6.2.3.2. De bepaling van het celwandgehalte en -van daaruit- de celinhoud.

Voor een uitvoerige beschrijving wordt verwezen naar bijlage 6.3.

Het resultaat van deze bepaling is een scheiding in celinhoud (CI) en celwandbestanddelen (CW), volgens:



6.2.3.3. De verteerbaarheid van de celwanden, volgens de In Vitro-modificatie van van Soest.

Aangezien we maar met 1 soort herkauwer - de pink - te maken hebben, mogen we aannemen dat het verteringsproces voor alle pinken op dezelfde wijze verloopt. Op grond hiervan is gekozen voor de In Vitro-vertering volgens van Soest (1970); deze methode geeft een goede schatting van de werkelijke verteerbaarheid van de celwanden (Dcw).

Het verschil met de In Vitro-methode volgens Tilley en Terry (1963) - een goede schatting van de schijnbare verteerbaarheid - zit in het feit, dat bij het eerstgenoemde proces geen bacterie celwanden in het residu achterblijven.

De uitvoering van dit gedeelte van het kwaliteits-onderzoek vond plaats in Wageningen, in het laboratorium van het Mali-project o.l.v. Steven de Bie en Albert Heringa; het laboratorium is onderdeel van het Voedselanalyse laboratorium van de Vakgroep Natuurbeheer.

Van tevoren is door ons 0.5 gram droge stof per monster afgewogen en in glazen stopflesjes van 100 ml. vervoerd. (in totaal 150 stuks).

Bijlage 6.4 geeft een overzicht van de benodigde materialen , de voorbereidingen en de uitvoering.

De oplossingen, nodig bij het verteringsproces en de NDR-oplossing, welke ook gebruikt is bij de ruwe celstofbepaling, staan respectievelijk in bijlage 6.5 en 6.6.

De verschillende stappen en handelingen zijn nog eens visueel gemaakt in fig. 6.2.

Op deze wijze wordt een maat verkregen voor de potentiële verteerbaarheid van het gewas.



6.2.3.4. De organische stofbepaling:

Het is mogelijk dat bij het verzamelen van het plantenmateriaal in het veld de ene keer meer zand achterblijft dan anders, de ene plant meer anorganische bestanddelen heeft dan de andere. Door een omrekening van droge stof naar organische stof kan hierop worden gecorrigeerd.

Van + 2,5 gram droge stof, verhit bij 600° C., is voor elk monster het asgehalte bepaald.

Het percentage organische stof = $100 - \% \text{ as}$. (zie bijlage 6.2).

6.2.3.5. De verteerbaarheid van de organische stof (Dom).

Een plant kan een lage Dcw hebben, maar een hoog CI-gehalte, welke immers voor 98% verteerbaar is. (pg.100).

Hierbij moet in het onderzoek naar voorkeur rekening gehouden worden, en is het soms beter de verteerbaarheid van de totale organische stof te bepalen.

Als het gehalte aan CI en het % Dcw bekend is, is het mogelijk met behulp van onderstaande formule de Dom te berekenen.

$Dom = \%CI \times D_{CI} + \%CW \times D_{CW}$ (in os) (zie bijlage 6.2).



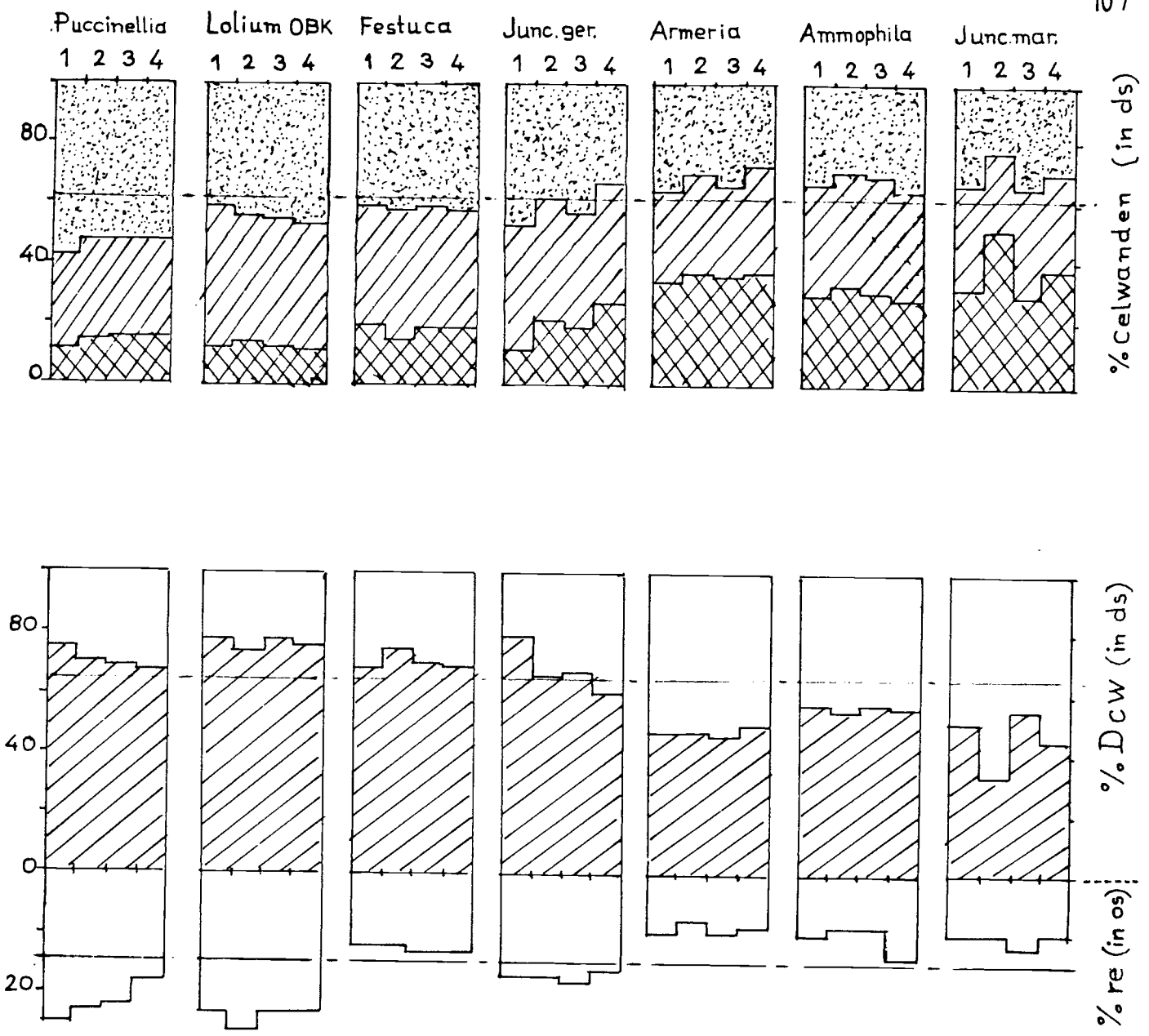





Fig. 6.3.: Het celwandgehalte (a), de verteerbaarheid (b) en het eiwitgehalte (c) van de typen

LEGENDA:

-  = % CI
-  = % Dcw
-  = % Ocw

perioden:

- 1: 19-06
- 2: 17-07
- 3: 27-08
- 4: 29-09

Dcw: de gem. Dcw van alle typen over het hele seizoen (61%).

re: : het gem. re-gehalte (15%).



6.3.0. Resultaten kwaliteit algemeen:

De resultaten zijn als volgt gegroepeerd:

- * per monsterperiode : - per vegetatie type (6.3.1)
- (in totaal 4) - per soort (6.3.2)

Achtereenvolgens is voor elk gewasmonster berekend:

- * het % celwanden (CW) (in ds en os)
- * het % celinhoud (CI) (in os)
- * het % onverteerde celwanden (OCW) na in vitro-vertering (in os)
- * de verteerbaarheid van de celwanden (Dcw) (in ds en os)
- * de verteerbaarheid van de organische stof (Dom) (in os)
- * het asgehalte
- * het % ruw eiwit (re)

In bijlage 6.8 staan de verschillende componenten op droge stofbasis en in bijlage 6.9 die op organische stofbasis.

De gemiddelde waarden van het % Cw, Dcw, Dom en re over de hele periode staan in bijlage 6.10.

De gegevens zullen in bovenstaande volgorde - eerst voor de typen en dan de soorten - besproken worden, waarna wordt ingegaan op het mogelijke verband tussen eiwitgehalte en verteerbaarheid.

6.3.1.0. De kwaliteit van de 7 vegetatietypen:

6.3.1.1. Het celwandgehalte (Cw) fig. 6.3 a; het gemiddelde is 61%. Het Puccinellia-type heeft het laagste % CW, gevolgd door Lolium (OBK), Festuca (NBK) en Juncus ger., met waarden schommelend rond de 50%.

Armeria-mar, Ammophil ar. en Juncus mar. hebben een relatief hoger celwandgehalte dan CI en zitten duidelijk onder het gemiddelde van 61%.

Alleen het Juncus ger.type vertoont een geleidelijke toename in %CW in de loop van het seizoen.

6.3.1.2. Het % onverteerde celwand (Ocw) (fig. 6.3 a) en de verteerbaarheid van de celwanden (Dcw). (6.3 b).

Het % Ocw volgt voor de 7 typen hetzelfde patroon als het % CW.

De celwanden van Lolium worden het beste verteerd, vervolgens die van Puccinellia, Festuca en Junc. ger. Relatief minder goed verteerbaar zijn die van Armeria, ammobhila en Junc.mar. Dit beeld komt duidelijker naar voren in fig. 6.3 (b), waarin alleen de verteerbaarheid van de celwanden is uitgezet, waarbij de doorgetrokken lijn de gemiddelde verteerbaarheid van alle typen voorstelt (= 62% - grens).

Het is opvallend dat, ondanks het feit dat Armeria, Ammophila en Junc.mar duidelijk onder het gemiddelde liggen, deze typen toch altijd nog voor 50% verteerbaar zijn.

De verteerbaarheid van het Junc. ger.type neemt iets af in de loop van het seizoen, en is voor de overige typen konstant. Het Juncus mar.type vertoont een "dal " in juli.

Fig. 6.6: Het verband tussen Dom en re voor de vegetatietypen.

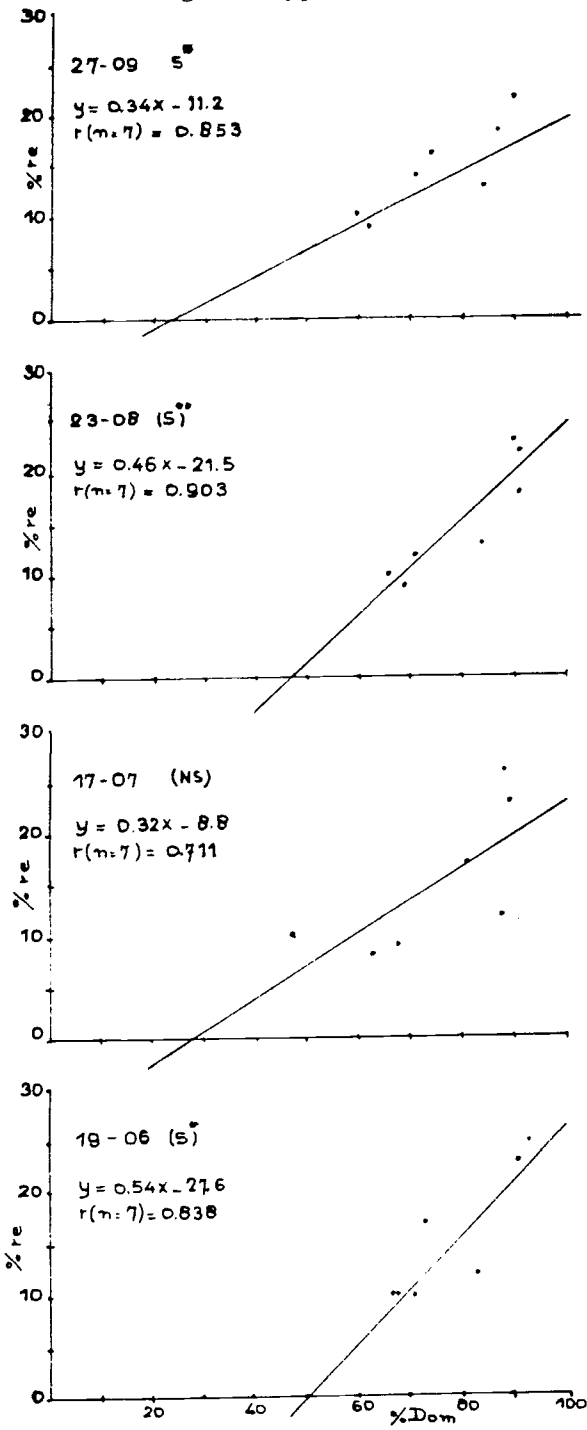
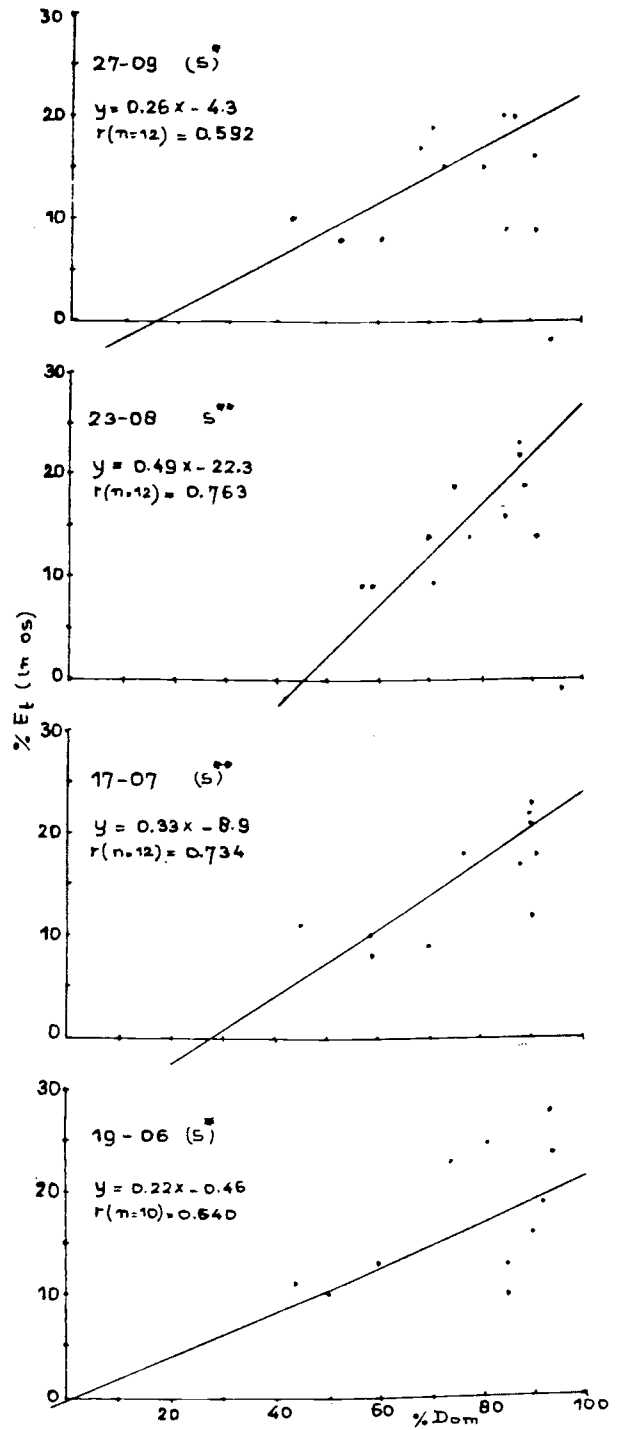


Fig. 6.10: Het verband tussen Dom en re voor de soorten.



6.3.1.3. De verteerbaarheid van de organische stof van elk type (Dom) (fig.6.4).

Het beeld lijkt op dat van de Dcw in fig. 6.3 (b).

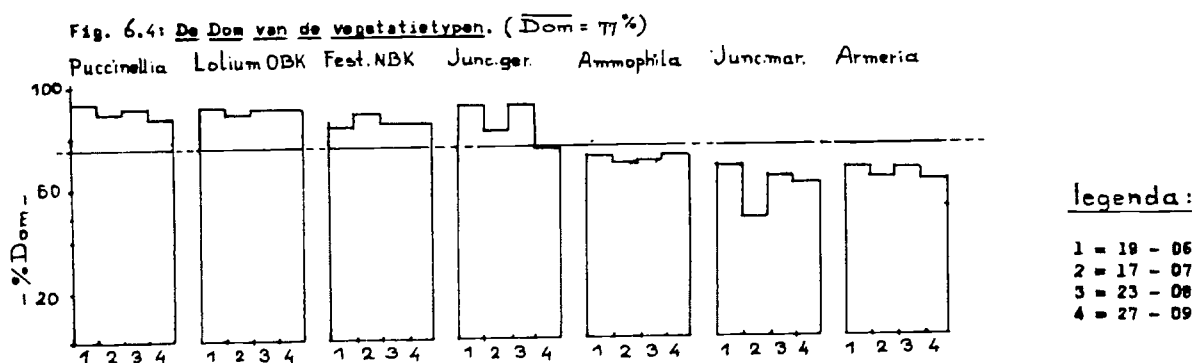
Puccinellia, Lolium en **Festuca** zijn voor meer dan 80% verteerbaar. Junc.ger. zit alleen in de laatste periode onder het gemiddelde van 77%.

Voor de overige perioden en voor de overige typen liggen de waarden steeds onder het gemiddelde, echter nog rond de 60%.

Opvallend is de lage verteerbaarheid van Junc.mar in juli.

Een duidelijke trend in de loop van het seizoen lijkt niet aanwezig: Junc.ger.

vertoont een "piekje" in Dom in augustus, Junc.mar. een "dal" in juli, en de overige typen zijn zeer konstant hierin.



6.3.1.4. Het as-gehalte. (bijlage 6.9).

Het organische stof gehalte is 100%-as. Dit gehalte is voor de meeste typen meer dan 90%. Alleen voor Junc.ger. en Puccinellia liggen deze gehalten tussen de 75 - 90%. Het zijn beide typen die op de lagere gedeelten van de kwelder voorkomen, met meer kans op slib en zand bij het verzamelen van het gewas.

6.3.1.5. Het eiwit-gehalte.

Het gemiddelde eiwitgehalte is 15% (fig. 6.3.c).

In de onderste helft van fig. 6.3 is het % ruw eiwit uitgezet. Opgemerkt dient te worden, dat in dit geval het % re op organische stof basis is genomen, terwijl de Dcw op droge stof basis is uitgezet. Hiervoor is geen andere reden te noemen dan dat de figuur al getekend was.

We zien dat de typen met een hoge Dcw en Dom ook een hoog eiwitgehalte hebben. Jong, vers materiaal bevat een hoger eiwitgehalte dan oud, en in de loop van het seizoen is een teruggang in het eiwitgehalte te verwachten.

Onze waarden laten alleen voor Puccinellia een afname zien; de overige typen zijn vrij konstant. Wel lijkt Ammophila ar. in september een "piek" in het eiwitgehalte te vertonen.

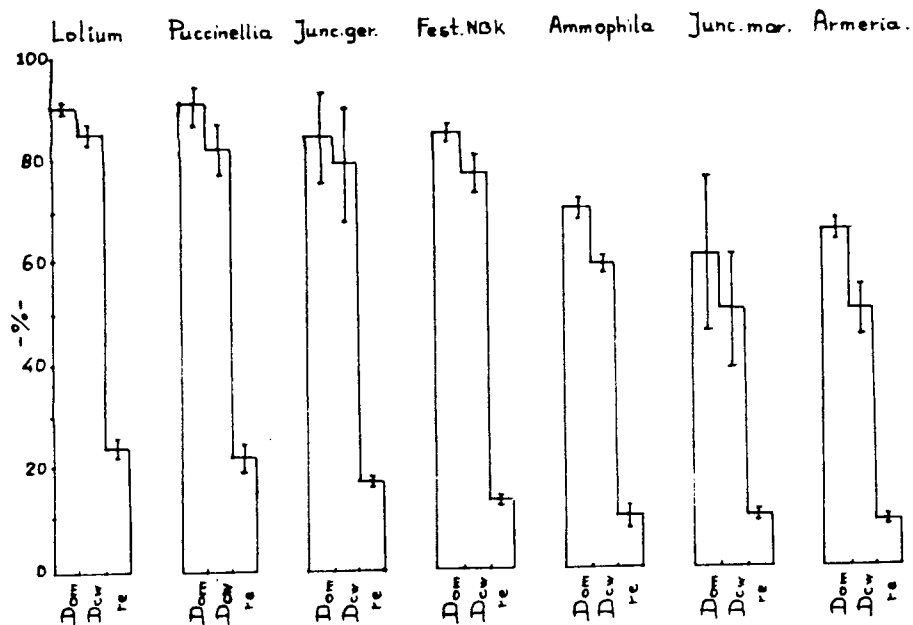


fig. 6.5: De gemiddelde waarden voor Dom, Dcw en re voor de typen.
(Dom = 47% , Dcw = 69% en re = 15%)

* typen	rangnr				Kw
	Dom	Dcw	re	Kt	
Lolium(OBK)	2	1	1	1	"goede" kwal.
Puccinellia	1	2	2	2	
Junc. ger.	4	3	3	3	
Festuca	3	4	4	4	
Ammophila	5	5	5	5	"slechte" kwal.
Junc. mar.	6	7	6	6	
Armeria	7	6	7	7	



Tabel 6.2: Rangorde in de kwaliteit van de typen en een uiteindelijke "kwaliteitswaarde"(Kw).

6.3.1.6. Het verband tussen de verteerbaarheid en het eiwitgehalte.

Als we het over "goede" kwaliteit hebben, dan is in ons onderzoek te verwachten, dat er sprake is van een hoog eiwitgehalte, een laag celwandgehalte en/of een goede verteerbaarheid.

Uit 6.3.1.2, 6.3.1.3 en 6.3.1.5 kwam naar voren, dat typen met relatief hoge Dcw en Dom ook een hoog eiwitgehalte vertonen en omgekeerd. Dit zal vervolgens nader onderzocht worden.

In fig. 6.5 zijn tenslotte de gemiddelde Dom - Dcw - en re-waarden uitgezet (in os) voor de 7 typen (zie ook bijlage 6.10.b). Typen met een relatief lager eiwitgehalte lijken inderdaad een lagere Dom en Dcw te vertonen. De spreiding rond het gemiddelde - aangegeven met verticale lijnen - is een maat voor een kleine of grote variatie in de loop van het seizoen binnen elk type.

Door middel van lineaire regressie-berekening voor de 4 verschillende perioden is aangetoond, dat er steeds een significant verband tussen Dom en re. bestaat, behalve voor de periode 17-07. (zie fig. 6.6). Dit laatstewordt waarschijnlijk veroorzaakt door de lage Dom-waarde van *Juncus-mar.* (zie ook fig. 6.9.).

Hetzelfde is ook gedaan voor % Dcw (in os) en re, en dit leverde dezelfde verbanden op; dit is niet weergegeven verder.

6.3.1.7. Samengevat kunnen we met betrekking tot de kwaliteit van de 7 typen de volgende konklusie trekken:

De 7 typen laten zich op grond van hun verteerbaarheid en eiwitgehalte indelen in 2 "kwaliteits"-groepen:

1. typen met een relatief hoge verteerbaarheid en een hoog eiwitgehalte:

Puccinellia, *Lolium* OBK, *Festuca* NBK en *Juncus ger.* kunnen we waarderen als zijnde van "goede" kwaliteit.

2. typen met een relatief lage verteerbaarheid en een laag eiwitgehalte zijn:

Armeria, *Ammophila* en *Juncus mar.*; deze typen hebben een "slechte" kwaliteit.

Dit geheel is tenslotte samengevat in tabel 6.2.



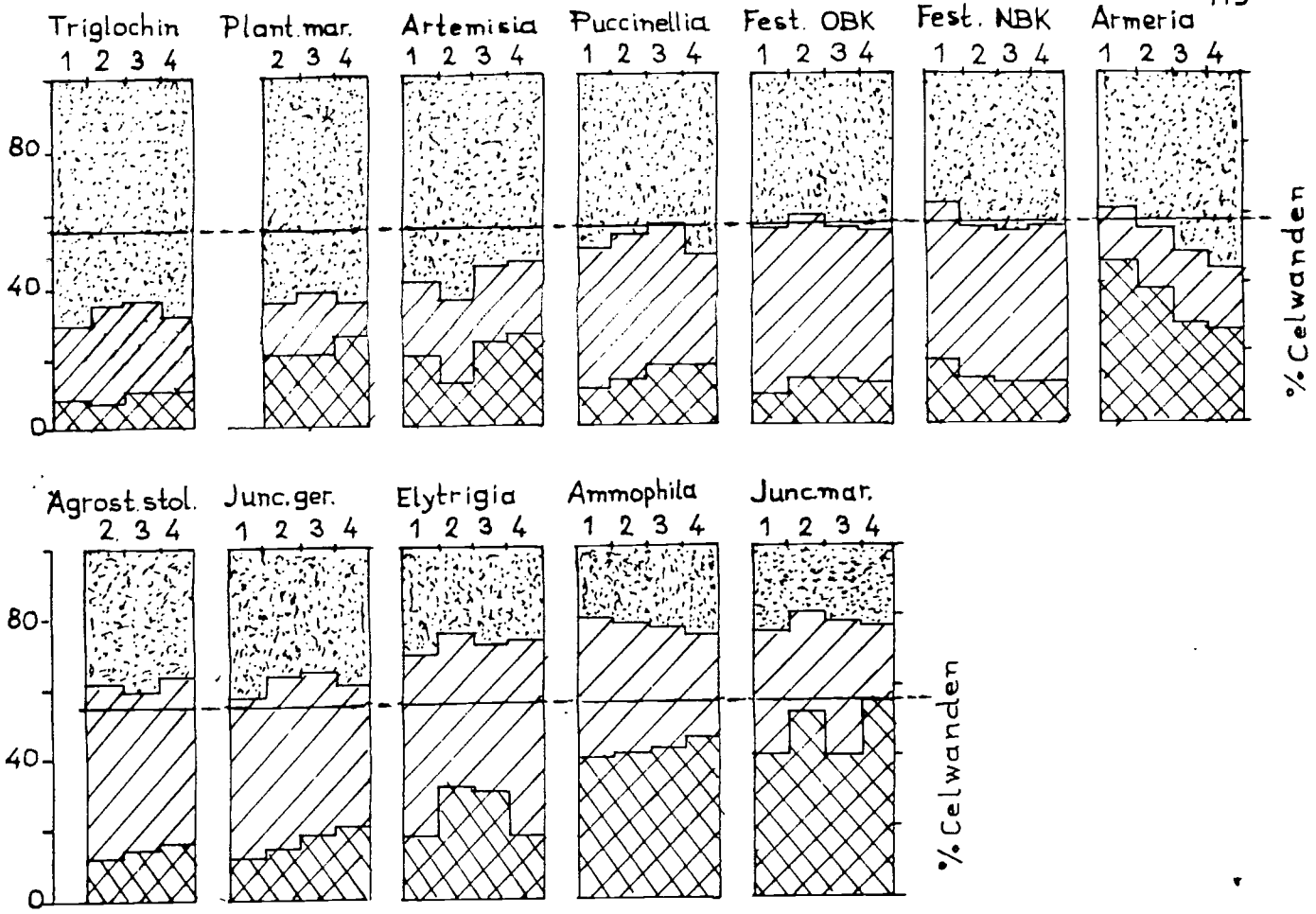


Fig. 6.7 : Het celwandgehalte, de celinhoud en het % Dcw van de soorten. (zie fig. 6.3 voor de legenda)

\overline{CW} = het gemiddelde celwandgehalte van alle soorten over het hele seizoen (57 %).

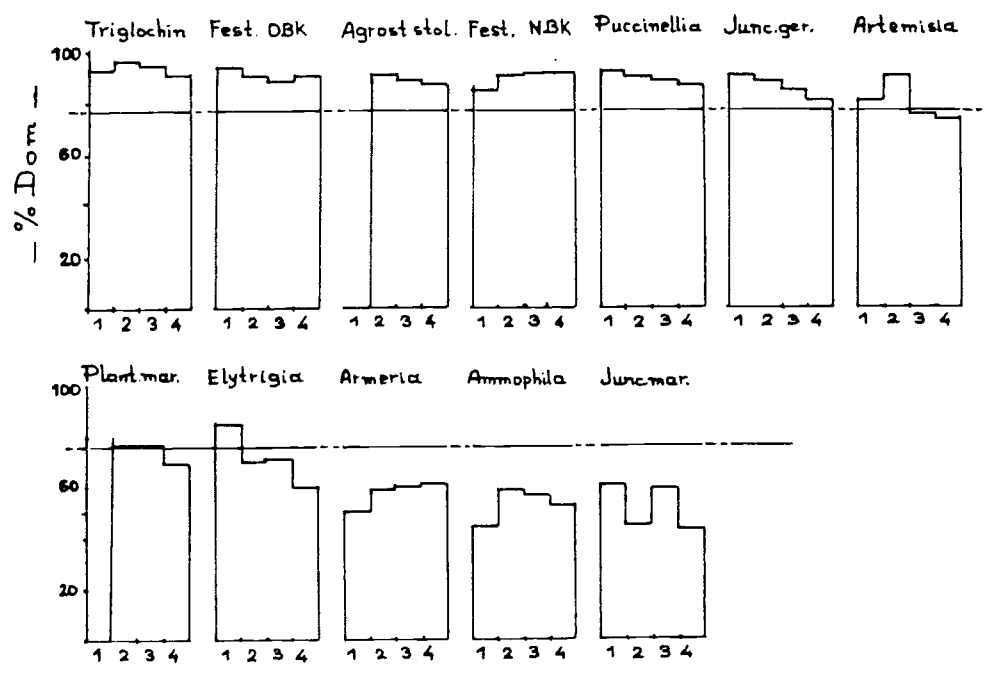


Fig. 6.9 : De Dom van de soorten. \overline{Dom} = 78 % ; dit is de gemiddelde Dom van alle soorten over het hele seizoen.

6.3.2. De kwaliteit van de soorten. (zie bijlage 6.8.b, 6.9 b en 6.10 b) voor de gemiddelde waarden).

6.3.2.1. Het celwandgehalte. (fig. 6.7); het gemiddelde % CW is 57%

Het % CW van *Triglochin mar.*, *Plantago mar.*, *Artemisia mar.*, en *Puccinellia mar.* ligt beneden het gemiddelde van 57%; dit betekent dat deze soorten een relatief hoge CI hebben.

Festuca OBK, *Festuca NBK* en *Armeria mar.* schommelen rond het gemiddelde.

Bij *Agrostis st.*, *Juncus ger.*, *Elytrigia spp.*, *Ammophila ar.* en *Junc.mar.* neemt het aandeel van de celwanden ten opzichte van de CI toe. (60% - 78%). Er lijkt geen verandering op te treden in de loop van het seizoen, met uitzondering van *Armeria mar.* met een afname in het % CW .

6.3.2.2. Het % onverteerde celwanden (Ocw) en de verteerbaarheid van de celwanden (Dcw). (fig. 6.7 en 6.8.a.).

De gemiddelde Dcw is 61%. Typen met een relatief hoger celwandgehalte waren ook relatief slechter verteerbaar. (fig. 3.a en 3 b).

Voor de soorten lijkt dit niet altijd op te gaan:

- Er zijn soorten met een laag % CW, maar met een hoog % Ocw, b.v. *Plantago mar.* en *Artemisia mar.*
- Er zijn soorten met een hoog % CW, welke echter goed verteerbaar zijn (een laag % Ocw), b.v. *Puccinellia mar.*, *Festuca OBK* en *NBK*, *Agrostis st.*, *Juncus ger.* en *Elytrigia spp.* (vergelijk hiervoor fig. 6.7 met fig. 6.8a.).

Relatief goed verteerbaar zijn de celwanden van *Festuca OBK* en *NBK*, *Agrostis st.*, *Puccinellia mar.*, *Juncus ger.* en *Triglochin mar.* (66-84%). *Elytrigia spp.* schommelt rond het gemiddelde met een "piek" in juni.

Een relatief slechte verteerbaarheid hebben: *Artemisia mar.*, - behalve een "piek" in juli -, *Ammophila ar.*, *Junc.mar.*, *Armeria mar.* en *Plant.mar.*

Bekijken we het verloop in het seizoen, dan konstateren we dat de Dcw van de meeste soorten iets afneemt. Alleen bij *Armeria mar.* lijkt er sprake te zijn van een duidelijke toename.

Triglochin mar. vertoont een piek in juli/augustus, en *Artemisia mar.* in juli.

Opvallend is het "dal" in juli bij *Juncus mar.*: dit komt zeer goed overeen met die van het *Juncus mar. type*.

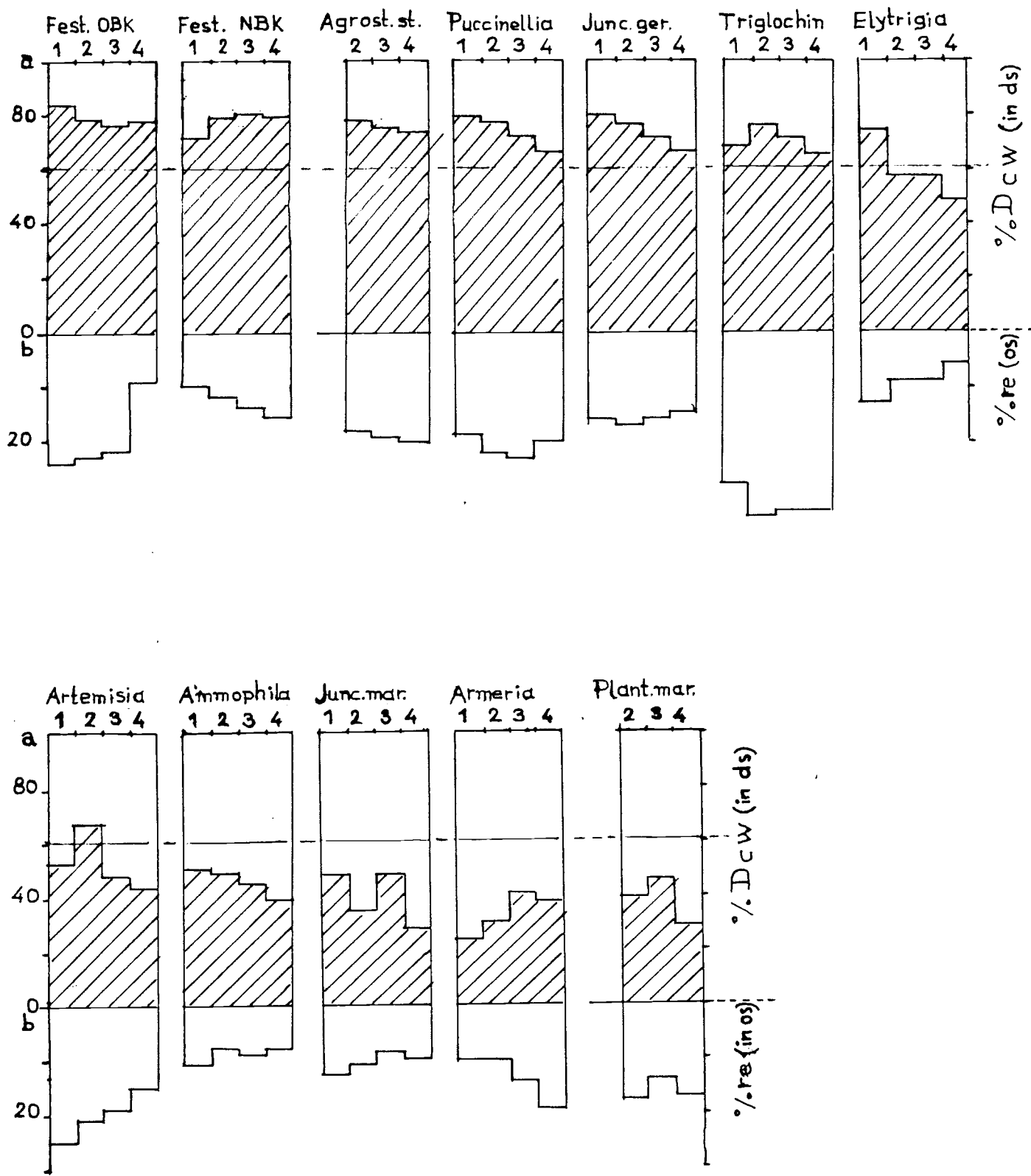


Fig. 6.8.a.: De verteerbaarheid van de cel wanden van de soorten

\overline{Dcw} = de gemiddelde Dcw (61%).

b.: Het eiwitgehalte van de soorten

\overline{re} = het gemiddelde re-gehalte (17%).

6.3.2.3. De verteerbaarheid van de organische stof (Dom). (fig. 6.9.); de gemiddelde Dom = 78%.

Hoe belangrijk een hoog CI-gehalte is voor de totale verteerbaarheid van het gewas, naast goed verteerbare celwanden, blijkt uit een vergelijking van fig. 6.8a. met fig. 6.9. In beide figuren staan de soorten gerangschikt naar afnemende verteerbaarheid, resp. Dcw en Dom.

De 6 soorten met een relatief hoge Dcw hebben ook een hoge Dom-waarde.

Met name voor *Artemisia mar.* en *Plantago mar.* speelt het % CI een grote rol bij de verteerbaarheid, de Dom schommelt nu rond het gemiddelde van 78%.

De Dom van *Elytrigia* komt overeen met de Dcw.

Ammophila ar., *Juncus mar.* en *Armeria mar.* blijven relatief slecht verteerbaar; wel wordt de totale verteerbaarheid van *Armeria mar.* iets beter door een relatief grotere CI, vergeleken met beide andere soorten.

Ten aanzien van het seizoenseffekt kan opgemerkt worden, dat de Dom-waarden hetzelfde patroon volgen als de Dcw-waarden. Wel lijkt de Dom van *Ammophila ar.* - na een toename - konstant te blijven rond 50%, terwijl de Dcw afnam in de loop van het seizoen.

6.3.2.4. Het eiwitgehalte (fig. 6.8. b); het gemiddelde % re = 17%.

Uit fig. 6.8. b blijkt al wel dat niet voor alle soorten geldt dat een afname in Dcw ook gepaard gaat met een lager eiwitgehalte. Wel is het zo, dat soorten met een relatief hoge Dcw ook een hoog % re vertonen. In volgorde van afnemend re-gehalte zijn dit: *Triglochin mar.*, *Puccinellia mar.*, *Festuca OBK*, *Agrostis st.* en *Juncus ger.* Het eiwitgehalte van *Festuca NBK* is vrij laag (9-14%).

Hogere gehalten hebben verder *Artemisia mar.*, *Plantago mar.* en *Armeria mar.*, op het eind van het seizoen. De verteerbaarheid van deze soorten is laag.

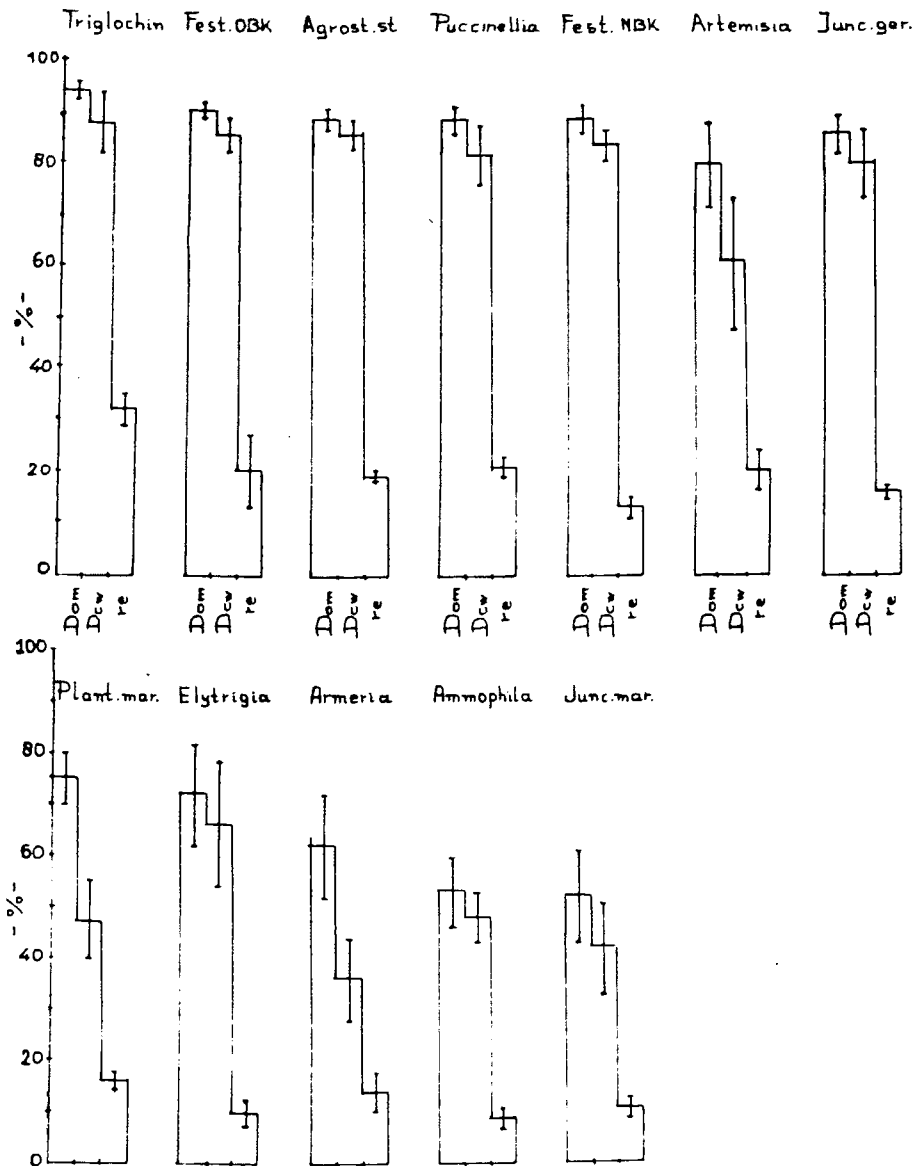
Elytrigia spp., *Ammophila ar.* en *Juncus mar.*, met lage Dcw-waarden, hebben ook lage eiwitgehaltenes.

Bekijken we het verloop van de re-gehaltenes dan zien we dat er soorten zijn waarvan het eiwitgehalte afneemt, met name *Artemisia mar.*, *Festuca OBK* en verder van *Elytrigia spp.* Een toename in %re vertonen *Festuca NBK* en *Armeria mar.* voor de overige soorten blijft dit gehalte vrij konstant.

6.3.2.5. Het verband tussen verteerbaarheid en eiwitgehalte (fig. 6.10).

In fig. 6.10 is de Dom uitgezet tegen het % re voor de verschillende perioden. Er blijkt steeds een significant verband te bestaan tussen verteerbaarheid en eiwitgehalte.

fig. 6.11 : De gemiddelde waarden van Dom, Dcw en re voor de soorten.
 ($\overline{Dom} = 78\%$, $\overline{Dcw} = 67\%$ en $\overline{re} = 17\%$)



6.3.2.6. Samengevat luidt de konklusie met betrekking tot de kwaliteit van de soorten: (fig. 6.11. en tabel 6.3).

In fig. 6.11. staan de soorten gerangschikt naar afnemende kwaliteit, dat wil zeggen Dom, Dcw en re.; de gemiddelde waarden zijn resp. 78%, 67% en 17%.

Vergelijking van de gevonden waarden ten opzichte van deze gemiddelde waarden maken een onderscheid mogelijk in 3 groepen:

1. soorten met een relatief hoge verteerbaarheid en een hoog eiwitgehalte:
Triglochin mar., Festuca OBK, Agrostis st., Puccinellia mar., Festuca NBK, en Juncus ger.
2. Soorten met een relatief laag eiwitgehalte en een lage verteerbaarheid :
Armeria mar., Ammophila ar. en Juncus mar.
3. een "tussen-groep", welke hiervan afwijkt op grond van de volgende punten:
 - Artemisia mar. heeft een lage Dcw, maar wel een hoge Dom en een relatief hoog eiwitgehalte.
 - Plantago mar. is slecht verteerbaar - met name de Dcw is laag - maar heeft een hoog eiwitgehalte.
 - Bij Elytrigia is dit precies andersom: relatief goed verteerbare cellwanden, maar een laag eiwit gehalte.

Deze konklusies zijn nog eens samengevat in tabel 6.3: kwalitatief laten de soorten zich onderverdelen in een groep met een relatief "goede" en een relatief "slechte" kwaliteit, en één die hier tussenin zit.

soorten	rangnr.				Kwal.
	Dom	Dcw	re	Ktot	
Trigl. mar.	1	1	1	1	"goede" kwal.
Fest. OBK	2	2	4	2	
Agrost. st.	3	3	5	3	
Pucc. mar.	5	5	2	4	
Fest. NBK	4	4	7	6	
Junc. ger.	6	6	7	6	
Artem. mar.	7	8	3	7	tussen groep
Plant. mar.	8	10	6	8	
Elytr. sp.	9	7	11	9	
Armeria mar.	10	12	8	10	"slechte" kwal.
Ammoph. ar.	11	9	12	10	
Junc. mar.	12	11	10	12	



Tabel 6.3. Rangorde in de kwaliteit van de soorten en een uiteindelijke "kwaliteitswaarde" (Kw).



6.4.0. Diskussie Kwaliteit algemeen:

Dit onderdeel van het begrazingsonderzoek op de kwelder van Schiermonnikoog betrof een kwalitatieve analyse van het kweldergewas als mogelijke verklaring voor de voorkeursverschillen van de pinken voor bepaalde vegetatietypen.

Eiwit-, celwandgehalte en verteerbaarheid van zeven vegetatietypen en een aantal belangrijke soorten hierin werden bepaald. Eerst zullen de gevonden resultaten vergeleken worden met die van anderen, waarna een bespreking volgt van de gebruikte methoden en tenslotte zullen een aantal uitwendige factoren genoemd worden, die van invloed zijn op de kwaliteit van het gewas.

In hoofdstuk 7 zal verder worden ingegaan op het verband tussen "voorkeur" en kwaliteit en welke factoren hierbij een rol kunnen spelen.

6.4.1. Het eiwitgehalte en de verteerbaarheid:

In tabel 6.4. staan nog eens de resultaten samengevat voor de onderzochte typen en soorten met een relatief "goede" en "slechte" kwaliteit.

kwaliteit	%	re	Dcw	Dom
typen	rel.goed	12 - 26	77 - 85	80 - 90
	rel.slecht	10	50 - 59	61 - 70
	gemiddeld	15	69	77
soorten	rel.goed	13 - 33	80 - 86	86 - 94
	intermediair	10 - 26	47 - 66	72 - 80
	rel.slecht	9 - 14	36 - 48	52 - 62
	gemiddeld	17	67	78

Tabel 6.4.:
Overzicht van de kwaliteitsresultaten van de typen en soorten, een samenvatting van tabel 6.2.en 6.3. en bijlage 6.10. a en b.

Een verteringsonderzoek aan ganzen (v.Marken lichten belt, 1981) toonde een afname in het eiwitgehalte (in os) van Festuca van 25% in april tot 18% in juni. Prins et al (1978) vonden eiwitgehalte van Festuca van 29% in februari tot 16% in mei (inds), hetgeen goed overeenkomt.

Dit betekent dat bij ons het gemiddelde (over juni, juli, augustus en september) % re van Festuca NBK (13%) iets lager en van Festuca OBK (20%) iets hoger uitvalt dan de door hen gevonden waarden in mei.

Onderzoek naar de kwaliteit van grassen op St. Kilda geeft voor een kwelderachtige vegetatie (Ruaival) en over een gelijke beweidingsperiode de volgende eiwit- en verteerbaarheidscijfers (Milner et al, 1974):

	juli	juli	avg	sept	gemidd.
Me	13.8	13.7	15.6	15.1	14.6
Dom	74.1	70.1	71.0	68.2	70.9

Wij zien dat het eiwitgehalte vrijwel konstant is gedurende deze periode en het gemiddelde 14.6 is, hetgeen overeenkomt met het door ons gevonden gemiddelde van 15% voor alle typen tezamen (fig. 6.3.c). De Dom - waarden nemen af inde loop van het seizoen op St. Kilda; het gemiddelde van 71% ligt iets lager dan ons gemiddelde van 77% (fig.6.4). Opgemerkt dient wel te worden dat wij op St. Kilda waarschijnlijk met heel andere milieu omstandigheden te maken hebben dan de kwelder op Schiermonnikoog.

Helaas is er van de afzonderlijke soorten op St. Kilda geen kwaliteit bepaald en ook in de literatuur is hier over kweldersoorten weinig te vinden.

Opvallend bij onze gegevens is het vrij konstante patroon in eiwitgehalte en verteerbaarheid van de typen in de loop van het seizoen. Dijkstra (1957) konstateert aan de hand van zijn resultaten met verteeringsproeven dat met het voortschrijden van het groeistadium niet alleen de chemische samenstelling verandert, doch ook de verteerbaarheid terugloopt. Het betreft hier wel gras van kunstweiden.

Wat is de invloed van het seizoen op de kwaliteit van het gewas?

Sevenster (1969) heeft de samenstelling en voederwaarde van een aantal gangbare grassoorten en weide-typen vergeleken en tevens de invloed van het seizoen en de variatie in maaitijd.

Zijn konklusie luidde dat er tussen de soorten en typen geen grote principiële verschillen in gehalte aan voedende bestanddelen werden gevonden (re en suikergehalte), terwijl ook de ruwe celstofgehalten niet ver uiteenliepen.

De reacties op veroudering of verandering van omstandigheden door het groeiseizoen heen vertoonden voor alle grassen veel overeenkomst.

Verschillen traden vooral op binnen de soorten, door bij voorbeeld verschillen in groeisnelheid en de mate van aanwezigheid van bloei-stengels.

Deze eigenschappen kunnen zich per soort en type ongelijktijdig ontwikkelen, waardoor op een bepaald tijdstip aanmerkelijke verschillen in samenstelling tussen de soorten en typen kunnen optreden, welke zich op een later tijdstip weer nivelleren.

Zo onderscheidt Deinum voor *Lolium perenne* in een onbeweide situatie drie seizoenen(1968):

- vroeg voorjaarsgras met een laag vezelgehalte en rijk aan suikers;
- zomergras met een hoog vezel- en een laag suikergehalte;
- herfstgras met een hoog eiwit-, een laag suiker- en een laag vezelgehalte.

In hetzelfde artikelvermeldt hij dat het verloop in de verteerbaarheid van de organische stof (Dom) voor alle onderzochte grassen hetzelfde was, maar op een verschillen niveau en in verschillende perioden.

Late grassen blijken pas veel later terug te lopen in verteerbaarheid dan vroege grassen. Hierdoor bestaat er een grote variatie in kwaliteit in het voorjaar, terwijl later in het seizoen, als de grassen weer volledig vegetatief zijn, de verschillen steeds kleiner zijn.

Moen (1973) onderscheidt alleen voorjaarsgras met een hoog proteïne-, fosfor- en asgehalte en najaarsgras met een hoog vet-, ruwe celstof-, N₂-vrij extract- en calciumgehalte.

Overhet algemeen vindt er een verschuiving plaats van hogere proteïne gehalten in het voorjaar naar een hoger vet- en koolhydraatgehalte in het najaar, als de plant ouder wordt.

De belangrijkste uitwendige factoren, die de kwaliteit van het gewas beïnvloeden zijn licht- en stralingsintensiteit, temperatuur, bemesting en ouderdom van het gewas.

Een uitvoerige beschrijving hiervan is te vinden in een drietal publikaties van Deinum (1968, 1969 en 1979). Zijn belangrijkste konklusies zijn samengevat in bijlage 6.11.

Het blijkt dat van al deze factoren eigenlijk alleen het klimaat een grote rol speelt. Temperatuurverhoging leidt tot een versnelde groei en ontwikkeling ten koste van suikers, een versnelde ligninevorming en dus een slechtere verteerbaarheid van de hele plant. Seizoensfluctuaties in voederwaarde en verschillen tussen klimaatsgebieden zijn waarschijnlijk voor een groot deel toe te schrijven aan de temperatuur-effecten !

Het ouder worden zelf speelt dan ook geen rol bij het gehalte aan ruwe celstof, wel het klimaat. Onder invloed van een temperatuurstijging treedt een versnelde stengelvorming op, waardoor de verteerbaarheid snel daalt.

Deinum (1979) vond dat in juli en augustus, onze warmste maanden, gras van bij voorbeeld vier weken oud de minste verteerbaarheid heeft, ondanks het feit dat dit gewas bijna volledig uit bladeren bestaat.

Vermeld dient te worden, dat tijdens de berekening van de resultaten van de in vitro-bepaling geen standaard is meegenomen. Echter, de onderlinge verhouding van de verschillende waarden verandert hierdoor niets, alleen de absolute waarde.

2. De berekeningen:

Van de verschillende monsters is, zowel van de typen als van de soorten, het celwandgehalte, de verteerbaarheid (Dcw en Dom) en het eiwitgehalte berekend en de gemiddelde waarden hiervan. Op grond van de uitkomst: "meer, resp minder dan gemiddeld" is er een onderscheid gemaakt in gewas van resp. "goede" en "slechte" kwaliteit. Het kan natuurlijk zijn dat dit criterium helemaal niet opgaat voor de pinken. Daartoe is het nodig iets te weten over de minimumbehoefte van de verschillende voedselcomponenten voor een pink.

Zowel uit het werk van Milner en Gwynne (1974) als dat van Voortman (1978) kwam naar voren, dat eiwit, energie en fosfor vaak de beperkende factoren zijn in het veld. Achtereenvolgens zullen de aanbevolen minimum gehalten van de 3 componenten besproken worden en, voor zover mogelijk, gerelateerd worden aan de door ons gevonden waarden (de eiwitcijfers).

- Het proteïnegehalte :

De verteerbaarheid van proteïne wordt geschat met behulp van de formule :

$$Dre = 0.96 re - 4.21 \text{ (Osbourne et al, 1971, zie Voortman, 1978, en Deinum, 1979) .}$$

Als het aanbevolen Dre-gehalte bekend is kan op deze wijze berekend worden wat het aanbevolen re-gehalte is. (Voortman (1978) geeft hiervoor 2 gehalten: 4.44 % en 5,4 %, voor resp. drachtige en zogende dieren, zodat de minimum eiwitgehaltenes resp. geschat worden op 9% en 10%. Dit gold zowel voor de onderzochte (spaanse) runderen als geiten.

Al eerder is vermeld, dat voor een goed functioneren van de micro-organismen in de pens een eiwitgehalte van 8-10% nodig is (zie pag.101). Bij een goede werking van deze organismen schijnt het proteïnegehalte van de pens vaak hoger te zijn dan van het opgenomen voedsel.

Dit zou betekenen dat een vergelijking van dit minimumgehalte van 9 á 10 % met onze re-gehaltenes laat zien dat typen met een relatief "goede" kwaliteit nooit een eiwitdeficiëntie vertonen, en typen met een relatief slechte kwaliteit precies op de grens zitten en in bepaalde perioden een gebrek aan eiwit kunnen geven - (zie fig. 6.3 c en tabel 6.2).

Voor de soorten geldt hetzelfde op Festuca NBK (met een goede kwaliteit) in juni na, en Elytrigia (intermediair) in juli, augustus en september als het re-gehalte $\leq 10\%$, (fig. 6.8. b).

Over het algemeen kunnen we stellen dat er geen reden is te veronderstellen dat er een tekort aan eiwit optreedt ten aanzien van de hele kwelder en, zoals reeds vermeldt, het verband met voorkeur zal in hoofdstuk 7 aan de orde komen.

- Het fosfor-gehalte.

Hoewel dit door ons niet is bepaald, maar door Milner en Gwynne (1974) als enige beperkende faktor werd bevondenvoor de schapenpopulatie op St.Kilda, is in de literatuur gezocht wat het minimumgehalte van fosfor is.

Milner en Gwynne berekenden voor hun schapen een minimumgehalte van 0.16 - 0.20 %. Voorman (1978) geeft waarden van 0.17 % en 0.22 % voor resp. zwangerschap en zogen, hetgeen goed overeenkomt met elkaar.

In een artikel van Gessel (1966) wordt een uitgebreid overzicht gegeven van de verschillende mineralenbehoeftes voor vee, waarbij hij een P-behoefte vermeldt van 0.32 %; dit is een stuk hoger dan eerder genoemde minima, en waarschijnlijk bedoeld voor melkvee met een hoge melkproduktie.

- Energie:

Dit zal in hoofdstuk 4 uitvoerig aan de orde komen.

Naast het seizoens-effekt kunnen ook andere uitwendige factoren een rol spelen bij de kwaliteit van gewas:

- De rol van bemesting:

Deinum (1968) vond dat stikstofbemesting weliswaar het eiwitgehalte van gewas verhoogt, (het verschil tussen Festuca OBK en Festuca NBK), maar dat dit ten koste gaat van de suikers en dus de energieleverantie en vorming van reserve-stoffen. Tevens kan de mineralenopname er door worden bevorderd, en daardoor het asgehalte toenemen.

Deze werking is dus tegengesteld aan die van de lichtsterkte (zie bijlage 6.11). Stikstof, toegediend als nitraat, verhoogt het nitraatgehalte in het plantenmateriaal. Een hoge stikstof-bemesting in deze vorm, gekombineerd met een lage lichtintensiteit, kan tot vergiftigingsverschijnselen leiden.

Zonder stikstofbemesting vindt op een kwelder stikstofaanvoer naar de plant plaats via vloedtij, bacteriën en blauw-groene algen, dood plantenmateriaal, mest, urine en lucht (N_2/NH_3). o.a. (Chapman, 1976; Hulsman, 1981).

Uit fig. 6.3.c en fig. 6.8.b blijkt dat er typen (*Puccinellia*) en soorten (*Puccinellia*, *Triglochis mar.* en *Artemisia* in het begin van het seizoen) zijn, die zeer hoge eiwitgehaltes vertonen, vergelijkbaar met een bemeste situatie. Uitbreiding van het *Puccinellia*-type zou kwalitatief evenveel waard zijn als het bemesten van een *Festuca*-vlakte.

- De rol van secundaire plantenstoffen en onverteerbare plantendelen.

Het voert te ver hier uitvoerig op in te gaan, maar er kan sprake zijn van een grote invloed hiervan op andere voedselcomponenten. Voedsel met een hoog tanninegehalte remt bijvoorbeeld de verteerbaarheid van eiwit (v.d.Veen, 1979).

Het seizoenseffekt - en het klimaat - spelen dus een belangrijke rol bij de kwaliteit van het gewas. Er is door ons geen nauwkeurige weersgesteldheid bijgehouden tijdens de onderzoeksperiode; wel is er over het algemeen weinig neerslag gevallen, met name in het voorjaar en in augustus was het zeer vaak zonnig en warm. Dit lijkt geen effect gehad te hebben op het seizoensverloop van de kwaliteit.

Dan volgt nu een bespreking van de gebruikte methoden, welke van invloed kunnen zijn geweest op de resultaten:

a. Het verzamelen van het gewas.

Bij het knippen van het plantenmateriaal is geprobeerd zoveel mogelijk het gedrag van de pinken na te bootsen en besloten werd alles af te knippen tot twee cm boven het maaivlak. Deze "graashoogte" bleek voor de pinken per type echter nogal te variëren, soms bleef er nauwelijks één cm staan (veel soorten van de lage kwelder), soms veel meer (b.v. Elytrigia). Er is bij het verzamelen ook geen onderscheid gemaakt in bloeiende en niet-bloeiende delen, stengels en/of bladeren; over het algemeen geldt dat van bloeiende delen de verteerbaarheid lager is (Deinum, 1969), zie ook pag. 101.

Dit kan zowel effect hebben op kwaliteitsverschillen tussen typen en soorten alsook binnen een type en soort.

Een reden dat er weinig verschillen optreden in de loop van het seizoen, kan de selectieve keuze van bij voorbeeld relatief groen materiaal zijn bij het verzamelen, of wel, de verzamelaar/ster selekteert en deze is geen stier, resp. koe !

Wij vinden voor de typen weinig seizoensvariatie, voor de soorten daarentegen wel. Milner & Gwyne (1974) vonden pas grote verschillen in kwaliteit in het vroege voorjaar en late najaar. Dit is voor Schiermonnikoog de periode dat er geen pinken op de kwelder zijn en er geen onderzoek naar de kwaliteit van typen/soorten is gedaan. Met andere woorden, de door ons onderzochte periode kan overeen komen met die, waarin zij ook geen selectie konstateren, omdat er dan niet voldoende keuze is voor de schapen.

b. De bepalingen.

De duplo's wezen uit dat per monster de waarden goed overeenkomen. Wel kunnen er over het hele proces afwijkingen optreden ten gevolge van materialenverlies bij het overbrengen van het gewas tijdens de diverse stappen, met name bij de in vitro-vertering.

Genoemd werden al in de inleiding de negatieve korrelatie tussen hoge lignine- en ook cutinegehalten en de verteerbaarheid van zowel eiwit als de droge stof. pag. 4 ; van Soest, 1965).

- De rol van oplosbare koolhydraten.

Van de voornaamste bestanddelen in gras blijkt het gehalte aan oplosbare koolhydraten het sterkst te wisselen (Sevenster, 1969). Dit is sterk afhankelijk van allerlei fysiologische en fysische processen bij aanmaak en verbruik, resp. weer afhankelijk van straling en temperatuur.

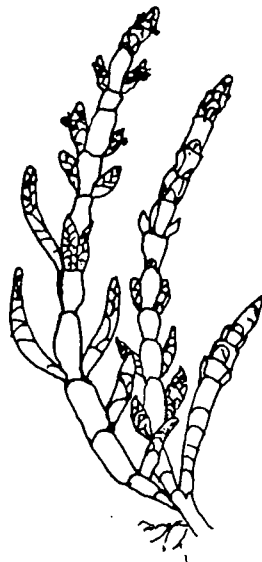
Deze sterke wisseling werkt door in de gehalten van andere componenten. Zo werden verschillen in ruwe celstofgehalten niet alleen verklaard door de relatieve vormingssnelheid van celstof, maar ook door het verschil in aandeel van oplosbare koolhydraten. Sommige grassen hopen deze op en "verdunnen" dan als het ware het ruwe celstofgehalte .

- De rol van (intensieve) begrazing.

Bij regelmatige begrazing vindt steeds "verjonging" plaats van de vegetatie en een minder sterke afname in het eiwitgehalte (v. Marken lichtenbelt, 1981). Dit kan weer effect hebben op de verteerbaarheid.

Van Marken lichtenbelt (1981) konkludeerde naar aanleiding van zijn verteringsonderzoek bij brandganzen dat bij een hoog re-gehalte er minder consumptie plaats vond, met als gevolg een lagere doorvoersnelheid van het voedsel en als voordeel: een betere verteerbaarheid van het voedsel. Bij een laag re - gehalte is een hoge droge stofopname nodig met een hoge doorstroomsnelheid ten koste van energieleveranties.

Dit zou alleen opgaan bij lage veedichtheden, als er een ruime keuze is en als er voldoende nutriënten voor de planten beschikbaar blijven. Hierop zal verder worden ingegaan in hoofdstuk 7.5.





6.5. Samenvatting kwaliteit.

Van zeven vegetatietypen en een twaalfstal belangrijke soorten hierin zijn het eiwit-, het celwandgehalte en de verteerbaarheid (van de celwanden en de organische stof) bepaald,

Eiwitgehalte en verteerbaarheid zijn - op drie van de typen in juli na - goed gekorreleerd.

Er blijken typen voor te komen met een relatief goede kwaliteit met een re-gehalte van 12 - 26% en een Dom van 80 - 90%; dit geldt voor Lolium per. (OBK), Puccinellia, Juncus ger. en Festuca.

Kwalitatief slechte typen zijn Ammophila, Juncus mar. en Armeria met re-waarden rond 10% en Dom van 61 - 70%. Deze gehalten zijn vrij konstant gedurende het hele seizoen; alleen Juncus ger. vertoont een afname in Dcw en Juncus mar. een "dal" in juli.

Soorten met een relatief goede kwaliteit zijn Triglochin mar., Festuca OBK, Agrostis st., Puccinellia mar., Festuca NBK en Juncus ger.; het re-gehalte ligt tussen 13 - 33 % en Dom tussen 86 - 94%.

Armeria mar., Ammophila an. en Juncus mar. hebben een relatief slechte kwaliteit met re-% van 9 - 14 en Dom van 52 - 62%.

Daarnaast zijn er soorten onderscheiden die hier tussenin zitten en vaak of wel een hoog eiwitgehalte, of een hoge verteerbaarheid bezitten: Armeria mar., Plantago mar., en Elytrigia spp. met een % re van 10 - 26 en Dom van 72 - 80%. Het verloop in het seizoen vertoont voor de soorten meer variatie.

De verteerbaarheid van de meeste soorten neemt iets af en alleen voor Armeria mar. neemt deze toe. Triglochin mar. lijkt een piek in juli/augustus te hebben, Artemisia in juli en Juncus mar. vertoont een dal in juli.

Ten aanzien van het eiwitgehalte vinden wij een afname gedurende het seizoen bij Artemisia mar., Festuca OBK en Elytrigia spp. Een toename vertonen Festuca NBK en Armeria mar. Gekonstateerd werd dat de indeling in relatief "goede" en "slechte" kwaliteit niet hoeft overeen te komen met de behoefte van de pinken. Uitgaande van een aanbevolen eiwitgehalte van 9 - 10% betekent dit dat de typen en soorten met een relatief "Slechte" kwaliteit - volgens onze criteria - net op de grens zitten en soms een eiwittekort kunnen opleveren. De verteerbaarheid voor de celwanden blijkt voor de typen nooit onder de 50% te komen; dit treedt alleen op bij de drie soorten met een relatief slechte kwaliteit.

Hoewel wij niets afweten van het fosforgehalte, dat naast eiwit en energie ook een beperkende faktor kan zijn, lijkt de kwelder als geheel een redelijk goede kwaliteit te bezitten.

Kunstmest strooien laat inderdaad een verhoging in eiwitgehalte zien; dit heeft geen effect op de verteerbaarheid (verschil tussen Festuca OBK en NBK, zie bijlage 6.10.)

Afhankelijk van de veedichtheid en de minimumbehoefte van de pinken kan deze extra eiwitbron wel degelijk een rol spelen. Als wij echter uitgaan van een minimumbehoefte van 9 - 10% dan kan een "Festuca NBK"-eiwitgehalte ook voldoende zijn.



7. Het vegetatie-aanbod en de voorkeur van de pinken.



7.1. Inleiding.

In voorgaande hoofdstukken hebben we aan de ene kant het aanbod - in kwantitatieve zin (standing crop + produktie per vegetatietype) en in kwalitatieve zin (percentage eiwit en de verteerbaarheid) - voor de pinken besproken en aan de andere kant de voorkeur van de pinken voor bepaalde delen (vegetatietypen) van dat aanbod.

De voorkeur werd gekonstateerd uit verschillen in het aantal mestplakken per type; uit verschillen in "actual use factor" (de werkelijke gebruiksfactor, zijnde de hoeveelheid gekonsumeerde biomassa ten opzichte van het biomassa-aanbod) per type; uit verschillen in begrazingsdruk (het aantal pinken dat verantwoordelijk is geweest voor genoemd "actual use", uitgedrukt in aantal pinken per hektare) per type; en uit verschillen in begrazingsfrequentie (het aantal begraasde planten ten opzichte van het aantal "aangeboden" planten) per type.

Er bestaat geen verband tussen het aantal mestplakken per type (de beweidingsdruk) en de begrazingsdruk c.q. de "actual use factor" per type (4.3.7).

We zullen nu allereerst bezien of er een verband bestaat tussen de andere 'voorkeursmaat', de begrazingsfrequentie, en de begrazingsdruk c.q. de "actual use factor" (7.2).

In hoofdstuk 1 werd de verwachting geuit dat de pinken hetzij op de kwantiteit hetzij op de kwaliteit van het aanbod zullen selecteren, hetzij op beide.

In 7.3 zullen we de relatie voorkeur - kwaliteit van het aanbod bespreken. In 7.4 bespreken we de relatie voorkeur - kwantiteit van het aanbod. In 7.5 volgt een verdere discussie van de relatie voorkeur - aanbod, waarbij we een nieuwe 'parameter' ter velde voeren: de verjonging van de vegetatie.

7.2. De relatie 'begrazingsdruk - begrazingsfrequentie' en de relatie '"actual use factor" - begrazingsfrequentie'.

Tabel 7.1 geeft de "actual use factor" (a_m) en de begrazingsfrequentie (B_f) per maand, en de gemiddelde begrazingsfrequentie over het graasseizoen ($\overline{B_f}$), de "actual use factor" over het graasseizoen (a) en de begrazingsdruk (B) gedurende het graasseizoen.

De begrazingsfrequentie werd gemeten over periodes die niet overeen-

komen met de gehele maanden waarover de "actual use factor" werd gemeten. De B_f -waarden werden daarom omgerekend naar de gehele maand; de maand juni valt dan af.

vegetatie type	juli		augustus		september		graasseizoen		
	a_m (dec.)	B_f (%)	a_m (dec.)	B_f (%)	a_m (dec.)	B_f (%)	a (dec.)	$\overline{B_f}$ (%)	B (pink _x ha ⁻¹)
Lolium	0,20	18,4	0,28	15,3	0,15	11,7	0,47	14,0	4,6
J. gerardii	0,22	19,4	0,19	15,0	0,00	8,3	0,46	14,4	2,1
Festuca	0,13	17,4	0,22	17,3	0,08	17,7	0,34	17,0	1,9
Armeria	0,13	9,0	0,12	10,0	0,17	19,0	0,39	12,3	3,0
J. maritimus	0,30	13,6	0,17	11,5	0,11	22,5	0,50	16,9	2,8
Puccinellia	0,37	29,6	0,41	21,0	0,30	29,0	0,70	26,7	5,4
r	0,685		0,903		0,795		0,827	0,584	
p	> 0,05		< 0,005		< 0,05		< 0,025	> 0,05	

Tabel 7.1: het verband tussen de "actual use factor" per maand (a_m in decimalen 0 - 1) en de begrazingsfrequentie per maand (B_f in procenten) en het verband tussen de "actual use factor" over het graasseizoen (a, in decimalen 0 - 1) respectievelijk de begrazingdruk (aantal pinken per ha per dag) en de begrazingsfrequentie over het graasseizoen ($\overline{B_f}$, in procenten); r = de korrelatiecoëfficiënt; p = de overschrijdingskans.

De begrazingsfrequentie werd niet gemeten in het Ammophila-type en in het Juncus maritimus-type. Voor het Juncus maritimus-type werd de begrazingsfrequentie uit de Elytrigia-transekten gebruikt; de soort Juncus maritimus wordt niet (of nauwelijks) gegeten door de pinken en Elytrigia ssp. is een belangrijke, vaak dominante soort in het Juncus maritimus-type.

Er bestaat een positief verband tussen de "actual use factor" en de begrazingsfrequentie. Alleen in de maand juli is dit verband niet significant ($p > 0,05$). Het verband tussen de "actual use factor" voor het graasseizoen (a), respectievelijk de begrazingsdruk (B), en de begrazingsfrequentie over het seizoen ($\overline{B_f}$) kunnen we zien in figuur

7.1 respectievelijk 7.2. Het verband tussen a en \overline{B}_f is significant ($p < 0,025$) en positief (hoewel voornamelijk bepaald door het Puccinellia-type, het hoogste punt in de figuur). Het verband tussen B en \overline{B}_f is niet significant ($p > 0,05$); de relatie is zwak positief, maar de verklaarde variantie is erg laag.

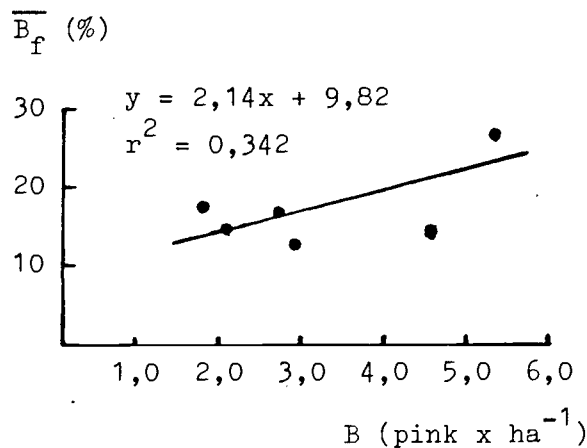
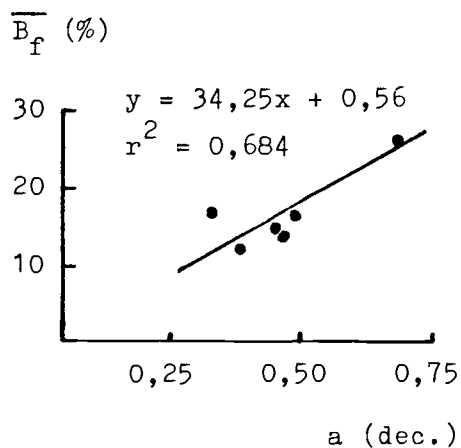


Fig. 7.1: de relatie "actual use factor" (a) -
begrazingsfrequentie (\overline{B}_f).

Fig. 7.2: de relatie begrazingsdruk
(B) - begrazingsfrequentie (\overline{B}_f).

Het verschil tussen beide relaties hangt samen met het feit dat B een absolute maat is en a een relatieve maat. We zien hier in feite weer terug wat in figuur 4.3.5 gekonstateerd werd: typen met een hoog aanbod worden relatief zwaarder begraasd dan typen met een laag aanbod. Omdat in de "actual use factor" de consumptie gerelateerd wordt aan het aanbod is deze bij hoog aanbod relatief groter dan bij laag aanbod. Andersom geldt echter dat als het aanbod kleiner wordt (van rechts naar links gaand op de x-as in figuur 7.1) de consumptie relatief kleiner wordt, met andere woorden de a -waarden dichter bij elkaar komen te liggen. Bovendien zien we in het Festuca-type (het meest linkse punt in de figuur) waarschijnlijk het effect van een erg korte grasmat optreden: de pinken moeten daarop langer verblijven of frequenter grazen (hogere \overline{B}_f) om eenzelfde opname te bereiken als in hoge vegetaties. Vandaar dat de "actual use factor" een sterker positief verband vertoont met de begrazingsfrequentie dan de begrazingsdruk.

Omdat de "actual use factor" beter een voorkeur van de pinken aangeeft (omdat de maat gerelateerd is aan het aanbod, net zoals de begrazingsfrequentie) dan de begrazingsdruk (die gezien moet worden in relatie tot

de graaskracht) zullen we bij de bespreking van de relatie voorkeur - kwaliteit alleen de a_m -, a -, B_f - en \overline{B}_f -waarden gebruiken.

7.3. De relatie voorkeur - kwaliteit.

7.3.1. De relatie voorkeur - kwaliteit voor de typen.

In bijlage 7.1 zijn de korrelatiecoëfficiënten gegeven voor de relatie "actual use factor" - kwaliteit van de typen (%ruw eiwit en % verteerbaarheid) per maand en over het graasseizoen.

In bijlage 7.2 staan korrelatiecoëfficiënten voor de relatie begrazingsfrequentie - kwaliteit. In deze bijlage is ook de relatie voor de soorten bekeken.

Voor de verteerbaarheid werd het percentage verteerbaarheid van de organische stof genomen (%Dom) en werd het percentage verteerbaarheid van de celwanden (%Dcw) buiten beschouwing gelaten omdat deze voor de typen goed overeenkomt met het %Dom.

De kritieke waarde voor r ($n = 6$; $\alpha = 0,05$) is 0,811. We zien dat er in geen van de gevallen een significante relatie bestaat tussen de voorkeursmaten en de kwaliteitscriteria.

Een kwalitatieve benadering van de relatie is mogelijk met behulp van de Spearman-rangkorrelatie-toets. Daartoe wordt een rangorde van de gemeten parameters opgesteld. Het percentage ruw eiwit en het percentage verteerbaarheid werden daarvoor samengenomen en uitgedrukt in één kwaliteitswaarde (kw).

In bijlage 7.3 en 7.4 wordt deze rangorde gegeven voor respectievelijk de relatie "actual use factor" - kwaliteit en de relatie begrazingsfrequentie - kwaliteit. De Spearman-rangkorrelatiecoëfficiënten zijn in beide bijlagen vermeld (r_s).

De kritieke waarde voor r_s ($n = 7$; $\alpha = 0,05$) is 0,786.

De kritieke waarde voor r_s ($n = 6$; $\alpha = 0,05$) is 0,886.

Alleen de relatie B_f - kw in de tweede periode is significant positief. Voor de overige relaties moet gekonkludeerd worden dat er (ook met behulp van deze groffe toets) geen verband valt aan te tonen tussen de voorkeur van de pinken en de kwaliteit van het aanbod.

7.3.2. De relatie 'voorkeur - kwaliteit' voor de soorten.

In het geval van de soorten werd een voorkeur alleen gemeten via de begrazingsfrequentie.

Bijlage 7.2 geeft de korrelatiecoëfficiënten voor de relaties B_f - % r.e. (ruw eiwit) en B_f - %Dom. De kritieke waarde voor r ($n = 8$; $\alpha = 0,05$) is 0,707, en voor r ($n = 10$; $\alpha = 0,05$) 0,632. Tussen B_f en %Dom van de soorten bestaat geen significant (positief) verband. Tussen B_f en het %r.e. van de soorten bestaat wel een significant positief verband: soorten met een hoog gehalte aan ruw eiwit worden frequenter begraasd dan soorten met een laag gehalte aan ruw eiwit.

Spearman's rangkorrelatie-toets, waarvoor het %r.e., %Dcw en %Dom weer werden samengenomen genomen, laat zien dat er geen verband is tussen B_f en kwaliteit (kw) (zie bijlage 7.5). In de derde periode is de relatie zelfs negatief (niet significant).

De kritieke waarden voor r_s zijn ($n = 8$; $\alpha = 0,05$) 0,738 en ($n = 10$; $\alpha = 0,05$) 0,648.

De resultaten zijn tenslotte samengevat in een kwalitatief plaatje. In dit plaatje (figuur 7.3) is per periode en gemiddeld over het graasseizoen met pijlen aangegeven of een soort een hogere Dom-, Dcw- en/of r.e.-waarde heeft dan gemiddeld en of die soort vaker begraasd wordt dan gemiddeld. De soorten zijn ingedeeld in een groep met een relatief goede kwaliteit, een groep met een relatief slechte kwaliteit en een groep die daar tussenin zit.

Triglochin maritima wordt het meest frequent begraasd en heeft altijd een goede kwaliteit, door het hele seizoen heen. Voor de overige soorten geldt dat ze in verschillende perioden frequent begraasd worden, maar een relatie met de kwaliteit bestaat niet. Alleen de soorten met een slechte kwaliteit Armeria maritima en Juncus maritimus worden nooit frequent begraasd.

soort	GOEDE KWALITEIT						INTERMEDIAIR		SLECHTE KW.	
	Trigl. mar.	Fest. [⌘] OBK	Agr. stol.	Pucc. mar.	Fest. NBK	Junc. ger.	Plant. mar.	Elyt. spec.	Arm. mar.	Junc. mar.
I	↑↑↑↑↑ : : : : : x x x x x	↑↑↑↑↑ : : : : : x x x x x	↑↑↑↑↑ : : : : : x x x x x	↑↑↑↑↑ : : : : : x x x x x	↑↑↑↑↑ : : : : : x x x x x	↑↑↑↑↑ : : : : : x x x x x	↑↑↑↑↑ : : : : : x x x x x	↑↑↑↑↑ : : : : : x x x x x		
II	↑↑↑↑↑ : : : : : x x x x x	↑↑↑↑↑ : : : : : x x x x x	↑↑↑↑↑ : : : : : x x x x x	↑↑↑↑↑ : : : : : x x x x x	↑↑↑↑↑ : : : : : x x x x x	↑↑↑↑↑ : : : : : x x x x x	↑↑↑↑↑ : : : : : x x x x x	↑↑↑↑↑ : : : : : x x x x x		
III	↑↑↑↑↑ : : : : : x x x x x	↑↑↑↑↑ : : : : : x x x x x	↑↑↑↑↑ : : : : : x x x x x	↑↑↑↑↑ : : : : : x x x x x	↑↑↑↑↑ : : : : : x x x x x	↑↑↑↑↑ : : : : : x x x x x	↑↑↑↑↑ : : : : : x x x x x	↑↑↑↑↑ : : : : : x x x x x		
IV	↑↑↑↑↑ : : : : : x x x x x	↑↑↑↑↑ : : : : : x x x x x	↑↑↑↑↑ : : : : : x x x x x	↑↑↑↑↑ : : : : : x x x x x	↑↑↑↑↑ : : : : : x x x x x	↑↑↑↑↑ : : : : : x x x x x	↑↑↑↑↑ : : : : : x x x x x	↑↑↑↑↑ : : : : : x x x x x	↑↑↑↑↑ : : : : : x x x x x	↑↑↑↑↑ : : : : : x x x x x

Fig. 7.3: het verband tussen de 'kwaliteit' van de soorten en de 'voorkeur' van de pinken.

⌘ voor de kwaliteit: Festuca r. OBK; voor de begrazingsfrequentie: Lolium p.

I	25/06 - 16/07	—	Dom (verteerbare organische stof)	> 78%
II	16/07 - 13/08	----	Dcw (verteerbare celwanden)	> 61%
III	13/08 - 12/09	r.e. (ruw eiwit)	> 15%
IV	12/09 - 26/09	xxxx	B _f (begrazingsfrequentie)	> 17%

type	GOEDE KWALITEIT				SLECHTE KWALITEIT	
	Lolium	Puccin.	J. ger.	Festuca	J. mar. [⌘]	Armeria
juni	↑↑↑↑↑ / ○○○○	↑↑↑↑↑ / ○○○○	↑↑↑↑↑ / ○○○○	↑↑↑↑↑ / ○○○○	↑↑↑↑↑ / ○○○○	↑↑↑↑↑ / ○○○○
juli	↑↑↑↑↑ : : : : : x x x x x	↑↑↑↑↑ : : : : : x x x x x	↑↑↑↑↑ : : : : : x x x x x	↑↑↑↑↑ : : : : : x x x x x	↑↑↑↑↑ : : : : : x x x x x	↑↑↑↑↑ : : : : : x x x x x
augustus	↑↑↑↑↑ : : : : : x x x x x	↑↑↑↑↑ : : : : : x x x x x	↑↑↑↑↑ : : : : : x x x x x	↑↑↑↑↑ : : : : : x x x x x	↑↑↑↑↑ : : : : : x x x x x	↑↑↑↑↑ : : : : : x x x x x
september	↑↑↑↑↑ : : : : : x x x x x	↑↑↑↑↑ : : : : : x x x x x	↑↑↑↑↑ : : : : : x x x x x	↑↑↑↑↑ : : : : : x x x x x	↑↑↑↑↑ : : : : : x x x x x	↑↑↑↑↑ : : : : : x x x x x
seizoen	↑↑↑↑↑ : : : : : x x x x x	↑↑↑↑↑ : : : : : x x x x x	↑↑↑↑↑ : : : : : x x x x x	↑↑↑↑↑ : : : : : x x x x x	↑↑↑↑↑ : : : : : x x x x x	↑↑↑↑↑ : : : : : x x x x x

Fig. 7.4: het verband tussen de 'kwaliteit' van de typen en de 'voorkeur' van de pinken.

⌘ voor de begrazingsfrequentie: Elytrigia. ; / B_f (juni) valt weg.

betekenis 'pijlen' als boven, maar Dcw > 69% en oooo = "actual use factor", waarbij a_m > 0,12; 0,23; 0,23; 0,13 (resp. juni t/m september) en a > 0,48.

7.3.3. Voorkeur en kwaliteit

We hebben vastgesteld dat er voor de typen geen verband bestaat tussen de "actual use factor" en de begrazingsfrequentie enerzijds en de kwaliteit anderszijds. Er bleek wel een positief verband te bestaan tussen het eiwitgehalte van de soorten en de frequentie waarmee deze begraasd worden. Blijkbaar worden in de verschillende typen de eiwitrijke soorten door de pinken er wel uitgepikt.

Van elk type werd steeds een mengmonster genomen zoals de situatie zich in het veld voordeed. Dat betekent dat de monsters zowel soorten van goede als van slechte kwaliteit bevatten. Dit vermengen van soorten van goede en van slechte kwaliteit werkt echter nivellerend op de overall kwaliteit van de typen en dat zou kunnen verklaren waarom voor de typen geen verband tussen voorkeur en kwaliteit gevonden wordt en voor de soorten wel.

Ook voor de typen hebben een samenvattend plaatje gemaakt van de voorkeurs- en kwaliteitswaarden (figuur 7.4). Hierin zien we dat de groep met een relatief goede kwaliteit (het linker deel van de figuur) de hoogste 'pijlendichtheid' heeft, dat wil zeggen hogere waarden voor a_m , a en B_f heeft dan gemiddeld. Met een dergelijke groffe benadering zien we dat er dus toch een trend bestaat in de richting van zwaardere begrazing van kwalitatief goede typen. Dit zijn die typen die veel soorten bevatten met een goede kwaliteit, die vaak begraasd worden. Dat gaat met name op voor het Puccinellia-type dat bijna alleen uit soorten bestaat die een hoog eiwitgehalte en een goede verteerbaarheid hebben en dan ook vaak begraasd worden (Puccinellia maritima, Triglochin maritima en Plantago maritima). Daarnaast speelt bij dit alles waarschijnlijk een rol dat de kwaliteit van de typen in de loop van het seizoen vrij konstant blijft, terwijl de a_m - en B_f -waarden sterk variëren. Met name omdat elk type in absolute zin voldoende eiwit bevat (zie kritiese eiwit-grens in 6.4.1.c en ook bijlage 4.5 bij 3[✕]) zal de noodzaak voor de pinken om op eiwit te selekteren niet erg groot zijn. Het feit dat praktisch alle produktie wordt weggegeten (zie figuur 4.5) en dat de "actual use factor" voor bijna alle typen vrij hoog tot hoog is wijst er bovendien op dat selectie eenvoudigweg moeilijk plaats kan vinden. Om voldoende biomassa binnen te krijgen moeten de pinken kennelijk

tevens de kwalitatief slechte typen flink begrazen.

Dat brengt ons op de droge-stofopname die, naast de voederwaarde en met name als de veedichtheid hoog of het aanbod laag is, een rol kan spelen bij de voedselopname (zie 6.1).

7.4. De relatie 'voorkeur - biomassa-aanbod'.

In 4.3.5 werd de relatie graaskracht - begrazingsdruk besproken waarbij werd vastgesteld dat de relatie significant positief was. In eerste instantie kunnen we dus spreken van een positieve relatie tussen voorkeur en (droge-stof)aanbod. Immers, de graaskracht wordt berekend op basis van het droge-stofaanbod ($P_t + BG_i$).

$P_t + BG_i$ wordt echter uitgedrukt in kg per ha per dag, terwijl bij de voorkeur van de pinken tevens een rol kan spelen wat het totaal aanbod van elk type is, dat wil zeggen per oppervlakte van elk type. Een type kan een hoog aanbod per ha hebben, maar als het totaal oppervlak van dat type klein is kan het minder betekenen voor de pinken dan een type met een wat lager aanbod per ha, maar een groter oppervlak.

Als voorkeursmaat gebruiken we nu alleen de "actual use factor" over het graasseizoen (a) en de begrazingsdruk (B). De a_m -waarden hebben steeds het nadeel dat wat in maand 1 is geproduceerd pas in maand 2 gekonsumeerd kan worden hetgeen tot extreme waarden leidt.

Als aanbod nemen we nu dus $P_t + BG_i$ uitgedrukt in kg per totaal oppervlakte per graasseizoen (122 dagen).

Figuur 7.3 laat het verband zien tussen de "actual use factor" (a) en het aanbod en figuur 7.4 dat tussen de begrazingsdruk en het aanbod.

In beide gevallen kunnen we niet van enig verband spreken en moeten we konkluderen dat de pinken niet selekteren op het totaal aanbod.

Bovenstaande redenering moeten we dus omdraaien en zeggen dat het voor de pinken kennelijk belangrijker is wat er per hektare (of zelfs per m^2 ?) staat dan wat een type totaal oplevert.

Het gebruik van de som van de produktie en de standing crop in het aanbod heeft het nadeel dat jong materiaal op één hoop gegooid wordt met oud materiaal, terwijl jong materiaal aantrekkelijker is dan oud materiaal. We hebben daarom uitgerekend wat er per maand

"actual use factor" (dec.)

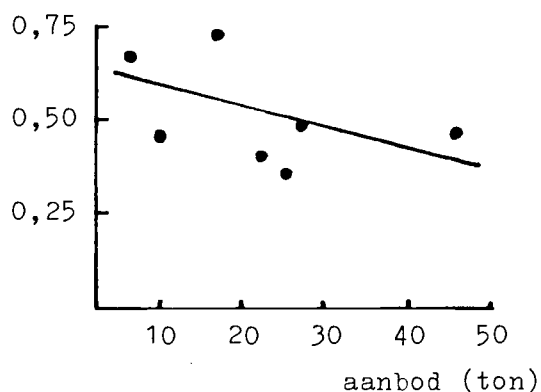


Fig. 7.3: het verband tussen het totaal aanbod (in tonnen) van de typen en de "actual use factor". ($r = 0,440$; $p > 0,20$)

begrazingsdruk (pinken x ha⁻¹)

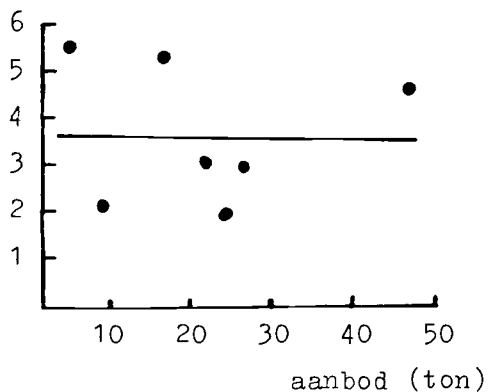


Fig. 7.4: het verband tussen het totaal aanbod (in tonnen) van de typen en de begrazingsdruk. ($r = 0,044$; $p > 0,20$)

relatief aan jong materiaal wordt geproduceerd ten opzichte van de standing crop. Daarvoor werd de standing crop halverwege de maand (BG-2, zie bijlage 4.4) genomen. Deze werden berekend volgens:

$BG-2 = BG_1 + (BG_2 - BG_1)/2$, waarin BG_1 en BG_2 de standing crop (buiten de kooi) op de eerste dag van maand 1 respectievelijk op de eerste dag van maand 2 is. We gaan er daarbij vanuit dat de toe- of afname van de standing crop in de loop van een maand gelijkmatig gaat.

Wat er per maand relatief aan jong materiaal bijkomt wordt nu gegeven

"actual use factor" (dec.)

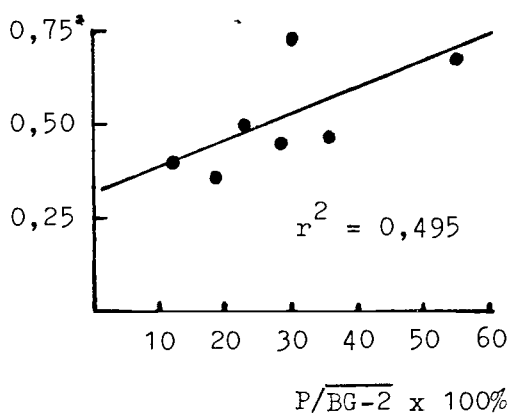


Fig. 7.5: het verband tussen de verjonging van de typen en de "actual use factor". ($r = 0,704$; $p < 0,10$)

begrazingsdruk (pinken x ha⁻¹)

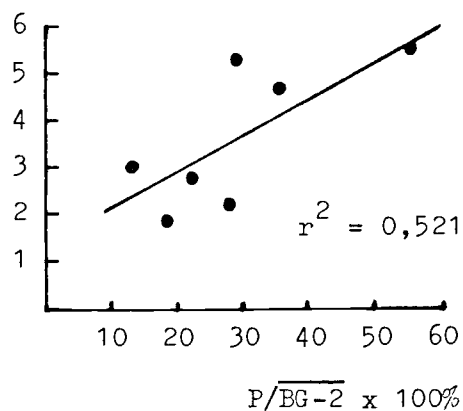


Fig. 7.6: het verband tussen de verjonging van de typen en de begrazingsdruk. ($r = 0,722$; $p < 0,10$)

door P/BG-2, de produktie in een bepaalde maand ten opzichte van de standing crop (gemiddeld) in die maand. Deze maat zullen we de 'verjonging' van de vegetatie noemen. In bijlage 4.4 staan de BG-2 -waarden per maand en de gemiddelde waarden daarvan, $\overline{BG-2}$.

In figuur 7.5 en 7.6 zijn de verbanden tussen deze verjonging van de vegetatie en de "actual use factor" respectievelijk de begrazingsdruk aangegeven. Het verband is in beide gevallen significant positief.

Om te verduidelijken hoe de verjonging per maand verloopt en hoe de pinken daarop reageren is in figuur 7.7 de verjonging (BG-2) uitgezet in de tijd en is daar de konsumptie per maand ingetekend (Co-waarden uit bijlage 4.3 en figuur 4.4).

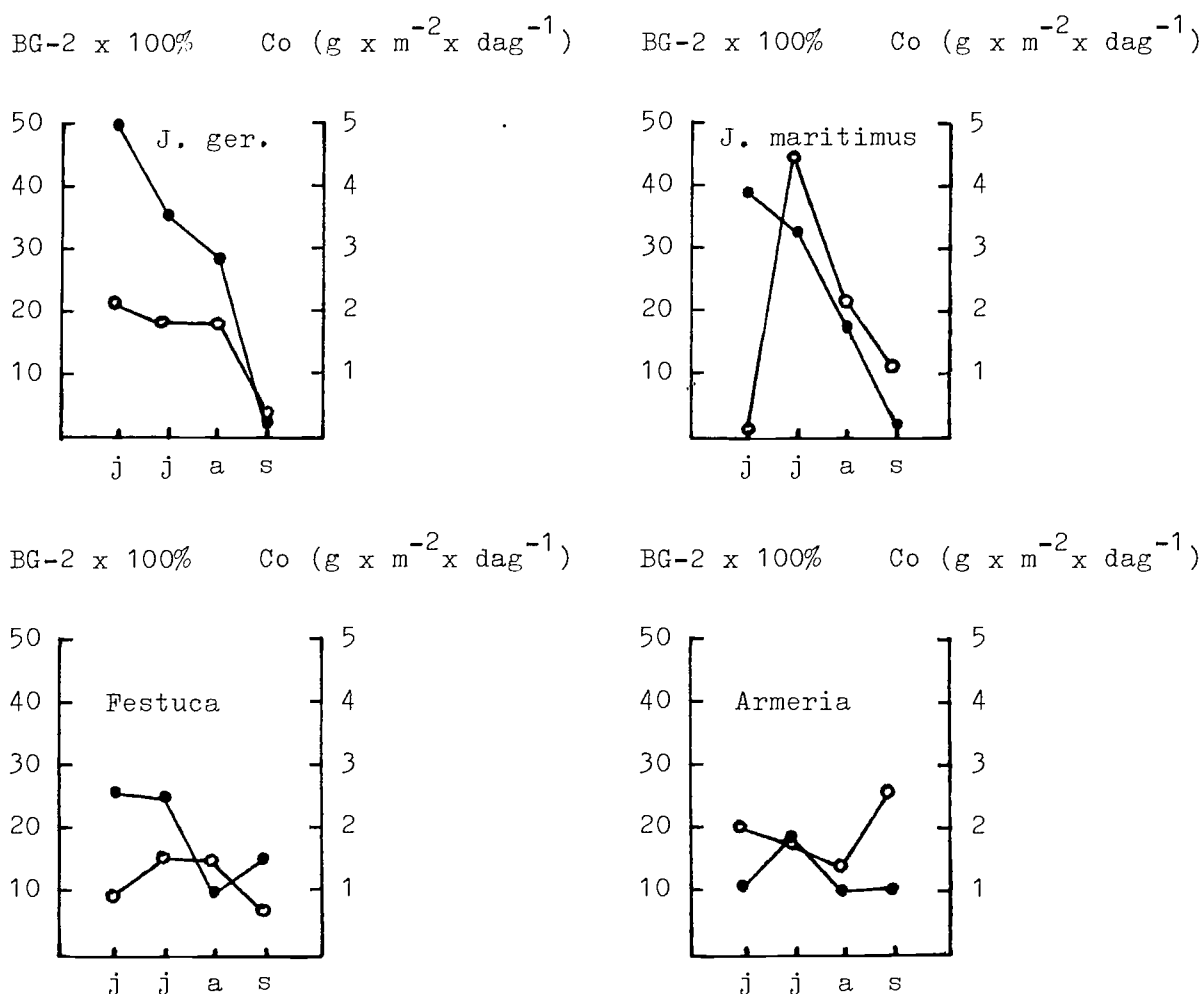


Fig. 7.7: de verjonging per maand (BG-2 x 100%) en de konsumptie per maand (Co in g x m⁻² x dag⁻¹).

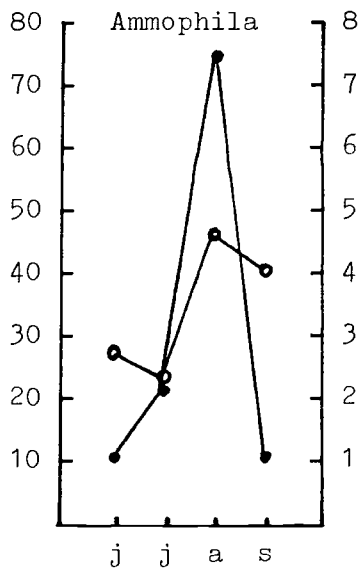
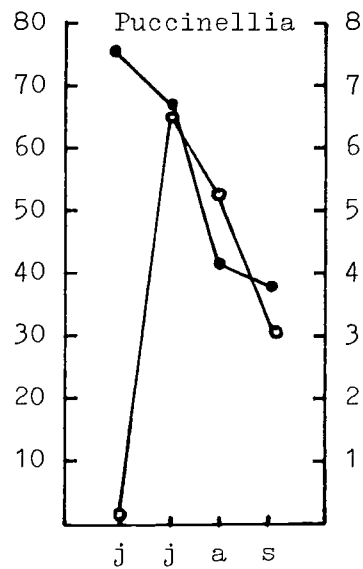
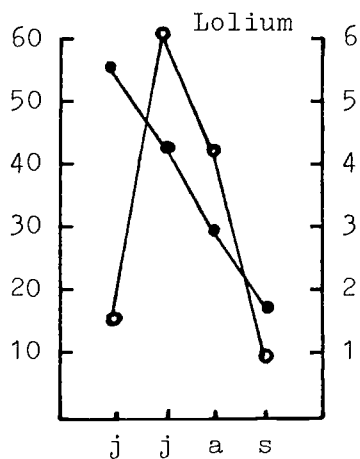
BG-2 x 100% Co ($\text{g} \times \text{m}^{-2} \times \text{dag}^{-1}$)BG-2 x 100% Co ($\text{g} \times \text{m}^{-2} \times \text{dag}^{-1}$)BG-2 x 100% Co ($\text{g} \times \text{m}^{-2} \times \text{dag}^{-1}$)

Fig. 7.7 (vervolg): de verjoning per maand (BG-2 x 100%) en de konsumptie per maand (Co in $\text{g} \times \text{m}^{-2} \times \text{dag}^{-1}$).

We zien dat in het algemeen de konsumptie de verjoning volgt of iets achter loopt. Verder zien we dat in alle typen de verjoning afneemt in de loop van het graasseizoen, behalve in het Ammophila-type. Het is dan ook het Ammophila-type dat later in het graasseizoen het zwaarst begraasd wordt. De andere typen worden dan wat jong aanbod betreft minder interessant.

Uit dit alles kunnen we konkluderen dat de pinken niet lijken te selecteren op het totaal aanbod van een type, maar wel op het aanbod per ha van elk type en op de mate waarin dat aanbod zich verjont in de loop van het graasseizoen.

7.5. Nogmaals voorkeur en aanbod: verjonging contra eiwit?

Het is voor de pinken kennelijk (zie 7.4 en 4.3.5) belangrijk wat een vegetatietype aan droge-stof per oppervlakte eenheid (ha) bevat en hoeveel jong materiaal dat type produceert.

Daar tegenover staat dat eiwitrijkere en beter verteerbare typen niet positief geselecteerd worden, hoewel in elk type de kwalitatief goede soorten er wel uitgepikt worden (7.3.1 en 7.3.2).

Beide resultaten lijken met elkaar in tegenspraak, omdat jong en groen materiaal eiwitrijker en beter verteerbaar is dan oud materiaal.

Het eerder vermelde feit dat mengmonsters genomen werden voor de kwaliteitsmetingen kan hier mede debet aan zijn. Verder is een met een schaar bewapende onderzoeker anders selektief dan een grazend dier. In een experiment met twaalf stieren in Oost Afrika werd gekonstateerd dat het door de stieren opgenomen voedsel veel meer eiwit bevatte dan het geknipte gras (7,04% respektievelijk 4,25%) en veel minder vezel (7,7% minder) (Torrell in: Pratt & Gwynne, 1977). Men moet dus oppassen met het interpreteren van de resultaten van knipproeven.

Daarnaast geldt het ook al eerder genoemde feit dat bij de huidige veebezetting, kennelijk resulterend in een redelijk hoge tot hoge "actual use factor" voor alle typen (zie 4.3.4), de pinken nauwelijks selektief kunnen zijn. Ze moeten praktisch eten wat ze voor de bek komt.

Een rol kan bovendien spelen dat, hoewel eiwitrijk en goed verteerbaar materiaal van belang is voor de pinken, ook een zekere hoeveelheid ruwe vezel opgenomen moet worden in verband met de doorstroomsnelheid van het voedsel in de pens en de daarmee samenhangende zuurgraad van de pens (v.d. Veen, 1979 en ook Prins, kaput-college, Haren/Wageningen, 1982).

Ten slotte moet erop gewezen worden dat het eiwitgehalte en de verteerbaarheid niet de enige kwaliteitsparameters zijn waarop de pinken kunnen selekteren. In hoofdstuk 6 is uitvoerig ingegaan op mogelijk van belang zijnde parameters. We willen hier nog wijzen op de mogelijke rol van twee niet eerder genoemde parameters, het zoutgehalte en de codominantie van twee of meer soorten.

Het zoutgehalte kan in zoverre een rol spelen bij de voorkeur van de pinken dat een plant afhankelijk van het zoutgehalte in de bodem en het zoutresistentiemechanisme waarover hij beschikt

aantrekkelijk is voor begrazing of niet. Soorten die veel zout ophopen of uitscheiden (bijvoorbeeld de zoutkristallen van *Salicornia europea*) zullen voor het vee niet aantrekkelijk zijn, ondanks een eventueel overigens goede kwaliteit. Daarnaast kunnen soorten die bijvoorbeeld suikers opbouwen als osmotische buffer tegen zout juist aantrekkelijk zijn. Daaruit blijkt tevens het belang van een suikerbepaling aan met name de soorten (typen) van de lage kwelder.

Een hoog zoutgehalte heeft met name invloed op de groeisnelheid. Rozema (1978) vermeldt dat tot een concentratie van 150 mM NaCl zoutresistente en "zoete" soorten langzamer groeien dan zoutgevoelige soorten. Boven een concentratie van 150 mM NaCl is dit precies andersom. Rozema geeft voor de Strandvlakte op Schiermonnikoog de volgende rangschikking naar afnemende zoutresistentie: *Juncus maritimus*; *Glaux maritima*; *Juncus gerardii*; *Agrostis stolonifera*; *Festuca rubra* (kwelder-oecotype); *Juncus alpino-articulatus* ssp. *atricapillus*; *Juncus articulatus*; *Festuca rubra* (duin-oecotype).

Ranwell (1972, fig. 19, pag. 74) geeft een overzicht van de verspreiding van verschillende kweldersoorten in relatie tot hun zoutgehalte.

De rol van codominantie kan in die zin van belang zijn bij de voorkeur van de pinken, dat soorten die voorkomen naast een soort die praktisch niet of niet gegeten wordt ook vaak niet gegeten worden. Milner & Gwynne (1968) vonden dat *Holcus lanatus* praktisch niet gegeten werd door schapen, als deze naast *Agrostis tenuis* groeide, een soort die "aktief" gemeden wordt. Een dergelijke situatie zou zich voor kunnen doen bij soorten op de Oosterkwelder die groeien naast *Artemisia maritima* of *Agrostis stolonifera* (beide soorten die niet bepaald geliefd zijn bij de pinken, zie 5.3 en 5.4).

Tot besluit willen we nog wijzen op het verband dat bestaat tussen de vrijwillige opname (VI), de verteerbaarheid en de chemische samenstelling van het voedsel. Van Soest (1965) onderscheidt met betrekking daartoe drie mogelijkheden: 1) er bestaat geen verband tussen VI en verteerbaarheid; in dat geval spelen andere factoren zoals de fysiologie van het dier, de aanwezigheid van sekundaire plantestoffen of smaakremmers, een rol. 2) er bestaat een positieve relatie tussen VI en de verteerbaarheid; ouderdom van het planten-

materiaal in samenhang met het vezelgehalte spelen een rol: hoe meer vezels hoe meer ruimte het voedsel inneemt in het magenstelsel en hoe langzamer de vertering en de opname van nieuw materiaal verlopen.

3) er bestaat een negatieve relatie tussen VI en de verteerbaarheid; dit treedt op bij voedsel van hoge kwaliteit met een laag vezelgehalte; de opname van verteerbare energie wordt beperkt door de behoefte van het dier; in zoverre is er dan toch sprake van een positieve relatie tussen VI en verteerbaarheid, dat bij een toenemend vezelgehalte de verteerbaarheid afneemt en het die méér moet opnemen om in zijn energiebehoefte te voldoen.



8. De veranderingen in de vegetatie en de druk op de vegetatie.

8.1. Een samenvatting van de belangrijkste gegevens.

We hebben gezien dat we wat de druk op de vegetatietypen betreft een onderscheid moeten maken in de beweidingsdruk (de presentie van de pinken, uitgedrukt in aantal mestplakken per ha.) en de begrazingsdruk (aantal pinken per ha. dat verantwoordelijk is voor een zekere consumptie C_0 (in kg per ha. per dag)). De noodzaak om dit onderscheid te maken werd nog eens duidelijk in 4.3.7 toen vastgesteld werd dat er geen verband bestond tussen beide variabelen. De veranderingen in de vegetatie kunnen van de kant van de pinken dus door beide veroorzaakt of beïnvloed zijn. De begrazingsdruk moet gezien worden in relatie tot de graaskracht (het potentiële aantal pinken dat een type kan begrazen, berekend uit de hoeveelheid geproduceerde biomassa, zie 4.3.5).

In tabel 8.1 hebben we de gegevens nog eens op een rijtje gezet.

vegetatie type	toename opp. (ha)		pink x ha ⁻¹		plakken x ha ⁻¹ x 10 ⁻²	
	1971-76	1976-81	G	B	1977-80	1981
Puccinellia [‡]		-0,38	3,8	5,4	-	24,5
J. gerardii		0,67	2,2	2,1	16,6	20,1
Artemisia		-0,84	-	-	16,7	-
Elytrigia		-1,08	-	-	9,2	14,0
J. maritimus		0,72	2,9	2,8	5,4	18,3
Festuca		0,04	2,7	1,9	20,8	19,0
Armeria		-0,04	3,7	3,0	12,6	12,5
Ammophila		-0,24	3,5	5,2	12,4	10,0
Lolium (OBK)			4,9	4,6	-	38,5

Tabel 8.1: de veranderingen per type (toename opp. in ha) in 1971-76 en 1976-81; de graaskracht (G) en de begrazingsdruk (B); en de beweidingsdruk (aantal plakken per 0,01 ha) in 1977-80 en in 1981.

[‡] in dit geval alleen het coenon 1.7.

We zullen deze gegevens nu per vegetatietype bespreken.

8.2. Het *Puccinellia*-type.

Na een toename van 0,13 ha in de periode 1971-76 verminderde het oppervlak in de periode 1976-81 met 0,38 ha.

De beweidingsdruk is hoog en de begrazingsdruk is hoog; op grond van de graaskracht té hoog. Het type wordt bovendien 's winters ook door ganzen begraasd. Toch wordt van de aspekt-bepalende soort *Puccinellia maritima* vermeld dat deze goed gedijt onder begrazing (Chapman, 1976; Westhoff & den Held, 1969; Ranwell, 1972).

Het type gaat voornamelijk over in het *Juncus gerardii*-type.

Mogelijkerwijs speelt daarom het ophogen van de kwelder een belangrijkere rol in de afname dan de begrazingsdruk. Een andere belangrijke soort van het type, *Limonium vulgare*, zal volgens Westhoff & den Held (1969), Beeftink (1977), Chapman (1976) en Ranwell (1972) als gevolg van een hoge begrazingsdruk verdwijnen. Hoewel PQ-gegevens hierover betere informatie kunnen geven, blijkt uit veldwaarnemingen dat deze soort zich goed weet te handhaven. Dit werd ook door Norder & Ruyter (1977) gekonstateerd.

De overgang binnen het type naar opengetrapte, nauwelijks produktieve coena zal in de gaten gehouden moeten worden, door zowel de boeren als de natuurbeheerder.

8.3. Het *Juncus gerardii*-type.

Dit type breidt zich sterk uit, met name op de lage kwelder. Het staat aan een behoorlijk hoge beweidingsdruk bloot. De begrazingsdruk is niet te hoog.

Volgens Schmeisky (1974) ontstaat de karakteristieke soortssamenstelling van het type onder een konstante begrazingsdruk. Het type zal zich waarschijnlijk wel handhaven.

Het ontstaat onder andere uit het *Festuca*-type en het *Artemisia*-type, die beide door de pinken minder geprefereerd worden.

Voor de boeren dus geen slechte zaak. Vanuit natuurbeheersoogpunt echter moet gesproken worden van een zekere mate van nivellering, een geringere mate van diversiteit.

8.4. Het *Artemisia*-type.

Gedurende de gehele periode van tien jaar (her)beweidings is dit type in oppervlakte afgenomen. Ten gevolge van het verdwijnen van de soort *Artemisia maritima* is het type voor een belangrijk deel

overgegaan in *Festuca*-, *Juncus gerardii*- en *Puccinellia*-typen. Redelijk grote oppervlakten komen daarmee vrij voor begrazing. De soort *Artemisia maritima* verdwijnt hoogst waarschijnlijk door een (te) hoge beweidingsdruk. Hoewel de begrazingsdruk op dit type niet werd gemeten, is bekend dat de soort zelf niet gegeten wordt (Nagy & Tengerdy, 1968 vermelden de aanwezigheid van voor de bacterieën in de pens giftige olieën in de plant).

Het vrijkomen van begraasbare oppervlakten is gunstig voor de totale graaskracht van het beweidde terrein en de boeren kunnen daarvan profiteren. Aan de andere gaat er een typisch aspect van de kwelder mee verloren.

Stopzetting van de beweiding leidt op den duur tot overwoekering door *Elytrigia spec.*, dus enige mate van beweiding is wel gewenst.

Het ontstaan van de kale variant van het *Artemisia*-coenon is waarschijnlijk het gevolg van extreem lange overvloedingsperiodes in de winter 1980/81, gepaard gaande met veel slibafzetting.

Als *Puccinellia maritima* de rol van bodembedekker van *Festuca rubra* gaat overnemen is het mogelijk dat *Artemisia maritima* nog sneller verdwijnt. Behalve dat de pinken in het type rusten zullen ze het ook sterk gaan begrazen, waardoor de totale druk op het type zal toenemen.

8.5. Het *Elytrigia*-type.

De beweidingsdruk op dit type is niet hoog. De begrazingsdruk is niet gemeten, maar veldwaarnemingen duiden op een sterke mate van begrazing in het begin van het graasseizoen. Ook uit de merktransekten blijkt dat het type sterk begraasd wordt.

Het type neemt veel in oppervlakte af. Omdat bekend is dat dit ook gebeurt als het type gemaaid wordt (Bakker, 1978), moet de achteruitgang meer gezien worden als het gevolg van begrazing dan van beweiding (betreding).

Overigens is het terugdringen van *Elytrigia spec.* - het tegengaan van de verruiging van de kwelder - een van de belangrijkste redenen om beweiding toe te passen. Het gevolg daarvan is een toename van een aantal andere vegetatietypen.

Wat dit voor het vee betekent is onduidelijk. De 'vervanging' van *Elytrigia spec.* door soorten als *Agrostis stolonifera* en *Festuca rubra* in het *Juncus maritimus*-type (dat uit het *Elytrigia*-type ontstaat) lijkt de graaskracht te verlagen. (zie onder 8.6.)

8.6. Het *Juncus maritimus*-type.

Dit type is in de tien jaar van beweiding in oppervlakte toegenomen. In de periode 1977-80 was de beweidingsdruk laag; in 1981 was de beweidingsdruk een stuk hoger en was ook de begrazingsdruk tamelijk hoog (praktisch gelijk aan de graaskracht).

Het type ontstaat voornamelijk als gevolg van het verdwijnen van *Elytrigia spec.* en *Artemisia maritima*, die vervangen worden door *Festuca rubra* en *Agrostis stolonifera*. Onder 8.5 is al vermeld dat het verdwijnen van *Elytrigia spec.* een gewenste ontwikkeling is. Het verlies van *Artemisia maritima* werd in 8.4 als een niet zo gunstige ontwikkeling genoemd.

Agrostis stolonifera wordt door de pinken praktisch niet gegeten en ook *Festuca rubra* is niet een gras dat geweldig veel oplevert.

In hoeverre de toename van het *Juncus maritima*-type dus als gunstig voor de boeren gezien moet worden is de vraag. Wellicht zorgen de pinken met het opruimen van *Elytrigia spec.* voor een achteruitgang van het aanbod (de graaskracht) in komende jaren. Dit is dan echter een onvermijdelijke ontwikkeling (mits men uiteraard de beweiding wil handhaven), want het *Elytrigia*-aanbod is zeg maar eenmalig.

8.7. Het *Festuca*-type.

Na een aanvankelijke toename in oppervlakte, voornamelijk ten koste van het *Artemisia*-type, is dit type de laatste jaren konstant in oppervlakte gebleven. De beweidingsdruk op dit type is hoog, maar de begrazingsdruk laag (hoogst waarschijnlijk vanwege de korte grasmat waarin de pinken lang moeten verblijven om eenzelfde opname te halen als in langere vegetaties; dit geeft goed aan waarom een hoge beweidingsdruk niet samen hoeft te gaan met een hoge begrazingsdruk). Op de lage kwelder is het een belangrijk type geworden dat, evenals het *Puccinellia*-type, in de winter ook door ganzen begraasd wordt. Op de hoge kwelder dreigt het type in de verdrukking te komen tussen het *Armeria*-type en het *Juncus gerardii*-type. De huidige karakteristieke gradiënt tussen duintjes en kwelder(kommen) kan daardoor uiteindelijk verdwijnen.

Voor het vee is dit niet ongunstig omdat de beide andere typen een hoger aanbod leveren.

8.8. Het Armeria-type.

Dit type is in de eerste vijf jaar van beweiding ontstaan en sindsdien konstant in oppervlakte gebleven. Het is een nieuw aspect van de kwelder dat ten koste gaat van de *Ammophila*-duintjes en *Festuca*/*Elytrigia*-vegetaties op de hoge kwelder.

De begrazingsdruk op het type is in relatie tot de graaskracht vrij laag. In vergelijking met de begrazingsdruk op het *Festuca*-type is de druk op dit type hoog; in vergelijking met die op het *Ammophila*-type echter laag. Als gevolg van de hoge druk op het *Ammophila*-type ontstaat dus een type waarin de pinken minder (kunnen) grazen. Het ontstaan uit *Festuca*/*Elytrigia*-vegetaties is daarentegen gunstiger voor de pinken.

Wat de betekenis van deze ontwikkelingen voor het natuurbeheer betreft zijn deze enerzijds positief - het ontstaan van een visueel aantrekkelijk type - anderszijds negatief - het verdwijnen van *Ammophila arenaria* en enige andere soorten uit het *Ammophila*-type. In het onbeweide deel van de kwelder komt het *Armeria*-type niet voor.

8.9. Het *Ammophila*-type.

Bij de huidige zeer hoge begrazingsdruk is dit type gedoemd te verdwijnen, hetgeen zowel voor het natuurbeheer als de pinken zelf een ongunstige ontwikkeling is (zie boven onder 8.8). Hoewel het *Armeria*-type waarin het *Ammophila*-type overgaat een hogere graaskracht heeft, is de begrazingsdruk daarop een stuk lager, met andere woorden de pinken consumeren relatief meer in het *Ammophila*-type. Ook hier geldt echter dat enige mate van begrazing gewenst is omdat het type anders overwoekerd wordt door *Elytrigia spec.*

8.10. Het *Lolium*-type van de OBK.

Dit type wordt sinds 1962 met kunstmest bewerkt. Het breidt zich nog steeds uit (Boersma, in prep.), niet in de laatste plaats door het zaaien van *Lolium perenne* (in 1982).

Deze activiteiten hebben geleid tot een verbetering van de kwaliteit door dominantie van *Lolium perenne* in plaats van de oorspronkelijke dominerende soort, *Festuca rubra*. De graaskracht van het type is hoger en de begrazingsdruk veel hoger dan die van respectievelijk op het *Festuca*-type (van de NBK).

In een natuurreservaat zijn bovengenoemde activiteiten echter een vreemde zaak en is de uitbreiding van dit produktiegrasland geen gunstige ontwikkeling.

8.11. Diskussie en een laatste woord over de veebezetting.

Wat de NBK betreft zien we samengevat dat er geen eenduidige relatie bestaat tussen de (beweidings- of begrazings-)druk op de typen en de veranderingen daarvan in oppervlakte. Dat de beweidingsdruk en de begrazingsdruk niet met elkaar gekorreleerd zijn maakt het bovendien moeilijk om de veranderingen in de vegetatie te interpreteren.

Buiten dat oefent een kompleks van factoren die niets met beweiding op zich te maken hebben zijn invloed op de vegetatie uit, zoals blijkt uit de aanzienlijke veranderingen die zich op het onbeweide deel hebben voorgedaan (zie hoofdstuk 2).

Daarnaast kan ook nog steeds een nawerking optreden van het uit beweiding nemen van wat nu NBK heet in 1958.

Niettemin kunnen we zien dat een aantal typen duidelijk te lijden hebben van een te hoge begrazingsdruk (het *Ammophila*-type en het *Puccinellia*-type en, hoewel niet gemeten maar in het veld overduidelijk te zien, *Elytrigia spec.* als soort), of van een te hoge beweidingsdruk (het *Artemisia*-type).

Typen met een lage begrazingsdruk (het *Festuca*- en het *Armeria*-type) blijven konstant in oppervlakte. Typen met een 'intermediaire' begrazingsdruk (het *Juncus maritimus*- en *Juncus gerardii*-type) gaan vooruit. *Juncus gerardii* is een typische tredplant en kan een hoge beweidingsdruk dus goed weerstaan.

Mede gezien de geringe mate van selektie door de pinken en het feit dat alle typen behoorlijk aangepakt worden - hetgeen tot uiting komt in de gemiddelde begrazingsdruk (2,9 pinken per ha) die praktisch gelijk is aan de gemiddelde graaskracht (3,0 pink per ha) - kunnen we konkluderen dat de veebezetting op de NBK aan de hoge kant is. Omdat met name typen met een hoge graaskracht ("konsumptief vermogen") zwaar begraasd worden (zie figuur 4.7) kan dit in de toekomst leiden tot een achteruitgang van de totale produktie (en dus graaskracht) van alle typen. In dit verband worden met name genoemd de overgangen van het *Ammophila*- in het *Armeria*-type, van het *Puccinellia*- in het *Juncus gerardii*-type, van het *Puccinellia*-type in opengetrapte aspecten en van *Elytrigia spec.* in het *Juncus maritimus*-type.

Daar tegenover staat slechts de overgang van het Artemisia-type in meer bruikbare Festuca-, Juncus gerardii- en Puccinellia-vegetaties, waarbij de vraag nog is of deze zich handhaven of de weg van de bovenstaande alinea volgen.

Van natuurbeheersoogpunt gezien valt een afname van een aantal belangrijke aspecten van de kwelder te betreuren. En een afname van het aantal vegetatietypen, zowel in het beweidde als in het onbeweidde deel.

Aan de toe- of afname van soorten is in dit onderzoek geen aandacht besteed. PQ-informatie mag zeker niet ontbreken in de discussie over het beheer en eventuele veranderingen daarvan.

Desondanks kan uit veldervaring gesproken worden van een monotonere vegetatie in het onbeweidde deel. (Enige mate van) beweiding is noodzakelijk om dat tegen te gaan.

Zonder dat zou ook de begrazing door ganzen in de wintermaanden niet mogelijk zijn: de kortgehouden Puccinellia- en Festuca-typen met een jong, eiwitrijk en goed verteerbaar aanbod worden bij voorkeur door de ganzen bezocht.

Daarnaast is in het beweidde deel van de kwelder de dichtheid van broedvogels hoger dan in het onbeweidde deel (van Dijk, 1974), hoewel niet bekend is of ook het broedsukses hoger is.

De beweiding moet evenwel niet te intensief zijn. Enige mate van nivellering valt al waar te nemen in het beweidde deel.

Bovendien is het strooien van kunstmest op de OBK nodig om het huidige aantal pinken op het gehele beweidde terrein te kunnen dragen. Het daarmee kreëren van een stuk produktiegrasland zorgt voor een vreemd element in het kwelderlandschap en verlaagt ons insziens de esthetische waarde daarvan aanzienlijk.

Om tot een vergelijk tussen de beheersinstantie, boeren en landschap-beschermers te komen zou overwogen kunnen worden het thans sterk verruigde gebied tussen de tweede en de derde slenk in beweiding te nemen. Een andere mogelijkheid daartoe is wellicht het beweidde terrein uit te breiden met een stuk binnenkwelder in de richting van de Reddingsweg.



9. Samenvatting.

In de zomer van 1981 werd een tweede herhalingskartering uitgevoerd van de Nieuw Beweide Kwelder (NBK) op Schiermonnikoog. Deze kartering betrof tevens een strook onbeweide kwelder om het beweide deel heen.

Door een systematisch puntenrooster over de opeenvolgende vegetatiekaarten (van 1971, 1976 en 1981) te leggen werden de oppervlakten van en de overgangen tussen de verschillende vegetatie-coena gekwantificeerd.

Verschillende coena werden samengevoegd tot vegetatietypen. In deze gegeneraliseerde eenheden werden gedurende het graasseizoen - juni tot en met september - de netto primaire bovengrondse produktie gemeten, de hoeveelheid gekonsumeerde biomassa door de pinken (in opeenvolgende jaren circa 150 - 170 stuks) en de kwaliteit van het gewas (eiwitgehalte en verteerbaarheid). Uit de produktiecijfers werd de graaskracht (grazing capacity, het potentieel aantal pinken) berekend. Uit de konsumptiecijfers de begrazingsdruk (grazing pressure, het werkelijk aantal pinken). Uit de verhouding konsumptie - produktie werd een 'werkelijke gebruiksfactor' (actual use factor, in feite aangevend wat de begrazingsdruk ten opzichte van de graaskracht is) berekend.

Gegevens over de beweidingsdruk (de presentie van de pinken waarbij vooral het betredingsaspect een rol speelt; te onderscheiden van het specifieke begrazingsaspect van de begrazingsdruk; in de Engelse literatuur één term: grazing pressure) per type werden verkregen door het aantal mestplakken in daartoe aangelegde mestvakken te tellen. Tevens werd met behulp van 'merktransekten', waarin planten met verf gemerkt werden, de frekwentie van begrazing van de typen en van soorten binnen de typen gemeten.

Behalve op de NBK werden alle bovengenoemde parameters ook gemeten op en in het Lolium-type van de Oud Beweide Kwelder (OBK). Voorheen bestond dit uit een Festuca-vegetatie, maar sinds 1962 wordt op dit stuk kwelder door de boeren kunsmest gestrooid en is Lolium perenne de dominerende soort geworden. In 1982 werd deze tevens ingezaaid.

Uit de verschillen in beweidingsdruk, begrazingsdruk en begrazingsfrekwentie tussen de vegetatietypen werd een voorkeur van de pinken voor bepaalde typen (met name het Puccinellia-, Ammophila- en Lolium-type) afgeleid. De interpretatie daarvan wordt evenwel bemoeilijkt

doordat uit de verschillende 'druk'-parameters niet exakt dezelfde voorkeur blijkt. Met name de beweidingsdruk en de begrazingsdruk zijn niet aan elkaar gerelateerd.

Dit speelt een rol bij het beschouwen van de relatie 'voorkeur' - 'kwaliteit' en de relatie 'voorkeur' - 'kwantiteit' van het aanbod. Een significant positief verband tussen de voorkeur van de pinken en de kwaliteit van de typen werd niet gevonden. Bij een minder kwantitatieve benadering komt dit verband toch naar voren, hetgeen voornamelijk verklaard wordt uit de positieve selectie van de pinken op eiwitrijke en goed verteerbare soorten in de typen. Een positieve relatie tussen de voorkeur van de pinken en het totaal aanbod van elk type werd niet gevonden. Wel blijken de pinken te selekteren op het aanbod per oppervlakte-eenheid (ha) van elk type. Tevens werd een significant positieve relatie gevonden tussen de mate waarin een type zich verjongt (dat wil zeggen: jong materiaal produceert ten opzichte van de (oude) staande biomassa) en de voorkeur van de pinken.

De konklusie is dat de pinken die typen zwaar of frekvent begrazen die veel biomassa per ha produceren, veel jong materiaal gedurende het graasseizoen blijven produceren en/of een hoog eiwitgehalte en goede verteerbaarheid (voornamelijk door de aanwezigheid van 'goede' soorten) hebben.

Belangrijk uitgangspunt van het onderzoek was te proberen de veranderingen die zich in de vegetatie hebben voorgedaan na tien respectievelijk vijf jaar (her)beweiding te relateren aan de begrazingsdruk en/of de beweidingsdruk op de vegetatietypen.

Een eenduidig verband daartussen blijkt niet te bestaan. De belangrijkste oorzaak daarvan ligt waarschijnlijk in het feit dat het ene type (of liever gezegd de dominerende soort(en) van dat type) een hoge begrazingsdruk goed kan weerstaan of zelfs nodig heeft, terwijl het andere type bij een lage begrazingsdruk al geschaad wordt.

Bovendien speelt een rol dat de begrazingsdruk en de beweidingsdruk verschillend in (relatieve) hoogte per type zijn en een type (of een soort) op de één of de ander goed óf slecht kan reageren.

Een probleem van geheel andere aard wordt gevormd door het feit dat zich ook in het onbeweide deel van de kwelder aanzienlijke veranderingen hebben voorgedaan en dit deel dus niet als 'blanco' kan worden beschouwd.

In het algemeen wordt vastgesteld dat zowel het beweide als het onbeweide deel van de kwelder aan een hoge mate van verandering onderhevig is. In de periode 1976 - 1981 veranderde iets minder dan de helft van het oppervlak van de NBK.

Om het gelijk blijven in oppervlakte en de mate van onveranderlijkheid van een type (of een aspekt) nader te omschrijven werd een nieuw begrip ingevoerd: de plaatstrouw.

In combinatie met een toe- of afname in oppervlakte kan deze waarde in zekere mate voorspellen wat het lot van een type zal zijn bij voortzetting van de huidige vorm van beheer.

In het beweide deel neemt het Puccinellia-type in oppervlakte af. Het gaat voor het grootste deel over in het Juncus gerardii-type, waarbij de mogelijkheid wordt geopperd dat dit het gevolg is van het ophogen van de (lage) kwelder door slibafzetting.

Het Puccinellia-type ontstaat aan de andere kant uit het Artemisia-type en in mindere mate uit het Festuca-type. Binnen het type neemt het aandeel van kale, opengetrapte aspekten toe ten koste van de gesloten grasmat. Dit kan het gevolg zijn van de erg hoge begrazingsdruk (5,4 pinken per hektare). Het eiwitgehalte en de verteerbaarheid van zowel het type als de meeste soorten erin zijn hoog (22 respektievelijk 86%) en het wordt positief geselecteerd. De "actual use factor" (werkelijke gebruiksfactor) bedraagt voor het type 0,70. Dit is erg hoog in vergelijking met een "proper use factor" van 0,50 (dit is een geschikte gebruiksfactor; over het algemeen wordt aangenomen dat niet meer dan 50% van de produktie weggegeten mag worden; zie 4.3.4 en 4.3.5).

Dit type zou dus overbegraasd kunnen worden.

Het Juncus gerardii-type heeft zich uitgebreid, ten koste van de Festuca- en Artemisia-typen. Het gaat vrijwel niet over in andere typen. De dominerende soort van het type, Juncus gerardii, is een typische tredplant en verdraagt de redelijk hoge beweidingsdruk dan ook goed. De begrazingsdruk op het type is tamelijk laag (2,1 pink per ha) en de "actual use factor" (0,46) blijft onder de 'kritische grens' van 0,50.

De kwaliteit van het type is tamelijk goed; het percentage ruw eiwit is gemiddeld over het graasseizoen 17; het percentage verteerbare organische stof neemt af van 88 tot 70.

Het Juncus maritimus-type neemt in oppervlakte toe, voornamelijk als gevolg van het verdwijnen van het Elytrigia-type en, in min-

dere mate, het Artemisia-type.

Het type geeft slechts in geringe mate terrein prijs aan het Elytrigia-type. Binnen het type valt een verschuiving waar te nemen ten gunste van het coenon met Elytrigia spec. De andere coena, met name dat met Artemisia maritima, gaan in oppervlakte achteruit. Artemisia maritima wordt niet gegeten door de pinken, maar verdraagt betreding erg slecht.

De graaskracht van het Juncus maritimus-type (2,9 pink per ha) ligt iets boven de begrazingsdruk (2,8 pink per ha). Ondanks het feit dat de kwaliteit van het type vrij slecht is (percentage ruw eiwit en verteerbare organische stof respectievelijk 10 en 59), is de "actual use factor" 0,50.

Het Artemisia-type is bij voortzetting van het huidige beheer gedoemd te verdwijnen. Het type ontstaat nauwelijks uit andere typen en gaat over in de Puccinellia-, Festuca- en Juncus gerardii-typen. Het type kan de vrij hoge beweidingsdruk - de pinken liggen er veel in te rusten en te herkauwen - niet verdragen.

Voor een belangrijk deel is het type overgegaan in een kale variant waarvan de toekomst onzeker is, maar waarin waarschijnlijk de rol van bodembedekker van Festuca rubra wordt overgenomen door Puccinellia maritima.

Het Festuca-type is na een aanvankelijke toename in oppervlakte in de periode 1971-76 konstant gebleven in de periode 1976-81.

Binnen het type valt een afname van het aspect van de hoge kwelder te konstateren en een toename van het aspect van de lage kwelder. Het type kan de hoge beweidingsdruk goed weerstaan. De korte dichte grasmat wordt, met name aan het einde van het graasseizoen, frekvent begraaasd, maar de begrazingsdruk (1,9 pink per ha) en de "actual use factor" (0,34) zijn laag. Het percentage ruw eiwit en de verteerbaarheid zijn niet erg hoog (13 respectievelijk 81%).

Ook het Armeria-type is konstant in oppervlakte gebleven, nadat het in de periode 1971-76 is ontstaan. Het ontstaat uit het Ammophila-type en uit Festuca/Elytrigia-vegetaties op de hoge kwelder.

Noch de beweidingsdruk, noch de begrazingsdruk (in relatie tot de graaskracht van 3,7 pink per ha) zijn hoog. De "actual use factor" bedraagt 0,39.

Het eiwitgehalte van het type is laag (9%) en het is slecht verteerbaar (voor 59%).

Het Ammophila-type gaat in oppervlakte achteruit en is waarschijnlijk eenzelfde lot beschoren als het Artemisia-type. Het type wordt zwaar

begraasd; de begrazingsdruk is 5,2 pink per ha en de "actual use factor" 0,73. Wat kwaliteit betreft wordt het type tot de 'slechte' typen gerekend (eiwitgehalte en verteerbaarheid 10 respectievelijk 68%). Het geniet waarschijnlijk toch de voorkeur van de pinken, omdat het zich, in tegenstelling tot alle andere typen, sterk blijft verjongen in de loop van het graasseizoen. Daarbij speelt de opkomst van winterannuellen waarschijnlijk een grote rol.

Het type gaat voornamelijk over in het *Armeria*-type. Binnen het type neemt het coenon met een lage bedekking van *Ammophila arenaria* toe ten koste van het coenon met een hoge bedekking van deze soort. Het Lolium-type van de OBK ten slotte breidt zich sterk uit als gevolg van de kunstmestgiften. De produktie van het type is ruim drie keer zo hoog als die van het *Festuca*-type van de NBK. De graas-kracht is daardoor aanzienlijk hoger (4,9 tegenover 2,7 pink per ha). Zowel de beweidingsdruk als de begrazingsdruk (4,6 pink per ha) zijn dan ook hoog. Het eiwitgehalte is uiteraard hoog (24%) en ook de verteerbaarheid is goed (86%). De frekwentie van begrazing is in vergelijking met die van de andere typen echter niet erg hoog. De "actual use factor" bedraagt 0,47. Het type wordt vooral in het begin van het graasseizoen zwaar begraasd.

In het onbeweide deel van de kwelder blijven de *Puccinellia*- en *Juncus gerardii*-typen vrijwel konstant in oppervlakte. Het *Juncus maritimus*-type ontstaat hier evenals in het beweide deel uit het *Elytrigia*-type en in mindere mate uit het *Artemisia*-type. Dit is voornamelijk het effect van maaiactiviteiten langs de tweede slenk. Het *Elytrigia*-type overwoekert elders praktisch de gehele onbeweide kwelder. Daar waar niet gemaaid wordt gaan aanzienlijke oppervlaktes van de *Artemisia*-, *Juncus maritimus*-, *Ammophila*- en *Festuca*-typen over in het *Elytrigia*-type. Het opruimen van *Elytrigia spec.* is een van de belangrijkste doelstellingen van de beweiding.

Het *Artemisia*-type zal zonder beweiding gedoemd zijn te verdwijnen, evenals het *Ammophila*-type. Het *Festuca*-type profiteert, evenals het *Juncus maritimus*-type, van de maaiactiviteiten langs de tweede slenk. Het *Armeria*-type komt in het onbeweide deel niet voor.

In het beweide deel van de NBK komt zowel op de lage als op de hoge kwelder de trend naar voren dat de vegetatie 'zouter' wordt. Dit houdt in dat zoutminnende soorten ten opzichte van N.A.P. hoger gaan voorkomen. Deze trend doet zich in het onbeweide deel niet voor. Het 'zouter worden' wordt daarom in verband gebracht met verdichting van de bodem als gevolg de betreding door de pinken.

De gemiddelde graaskracht van de NBK is 3,0 pink per ha.

De begrazingsdruk is gemiddeld 2,9 pink per ha.

De NBK als geheel wordt - gegeven de juistheid van de gevolgde methode - dus niet overbegraasd. Dit geldt echter niet voor alle afzonderlijke vegetatietypen. Het Puccinellia- en het Ammophila-type worden overbegraasd. De overige typen zitten tegen de grens van overbegrazing aan (het Juncus gerardii-, Juncus maritimus-type) of daar flink onder (het Festuca- en het Armeria-type).

Hoewel het niet duidelijk is of en welke relatie er bestaat tussen de begrazingsdruk (en dus eventuele overbegrazing volgens de methode van benaderen) en de veranderingen van de typen, kan gesteld worden dat de 'overbegraasde' typen, het Puccinellia- en het Ammophila-type, in oppervlakte achteruitgaan.

Het Ammophila-type in elk geval is onder de huidige veebezetting gedoemd te verdwijnen en hetzelfde geldt voor het onder een te hoge beweidingsdruk lijdende Artemisia-type. Enige aspekt-bepalende typen van de (beweide!) kwelder gaan daarmee verloren.

Tevens valt een geringe mate van nivellering in het landschap waar te nemen. Het uiteindelijk wellicht verdwijnen van de karakteristieke gradiënt van de duintjes naar de kwelder(kommen) - als gevolg van het wegvagen van het (hoge kwelder-aspekt van het) Festuca-type tussen het Armeria-type en het Juncus gerardii-type - is daar een goed voorbeeld van.

Mede op grond van het feit dat er weinig selectie door de pinken optreedt en deze praktisch alle typen behoorlijk hard aanpakken, wordt gekonkludeerd dat de huidige veebezetting in elk geval op de NBK een te hoge druk uitoefent.

Bemesting van een deel van de OBK heeft het gewenste resultaat van verhoging van de graaskracht van het gehele beweide terrein, maar is overigens in een natuurreservaat een vreemde zaak. Zonder deze bemesting zal de veebezetting zonder meer omlaag moeten.

Gesuggereerd wordt bij handhaving van de huidige veedichtheid de beweide kwelder uit te breiden.

LITERATUUR.

- Alberda, Th., 1974. Productivity measurements of some natural graslands under different grazing pressures by rabbits. Neth. Contr. Intern. Biol. Progr. Final Report 1966-1971: p. 24-25.
- Allersma, G.J.R., 1976. Beweiding op de Oosterkwelder van Schiermonnikoog. Doct. verslag R.U. Groningen / R.I.N. Leersum.
- Allersma, G.J.R., 1977. Begrazing als beheer: aantal en type van koeieplakken als indicatoren van beweidingsdruk op kweldervegetaties. Contactblad voor Oecologen 13: p. 44-51.
- Bakker, J.P., 1978. Changes in a salt-marsh vegetation as a result of grazing and mowing - a five-year study of permanent plots. Vegetatio 38: p. 77-87.
- Bakker, J.P. & J.C. Ruyter, 1981. Effects of five years of grazing on a salt-marsh vegetation - a study with sequential mapping. Vegetatio 44: 81-100.
- Bassett, P.A., 1980. Some effects of grazing on vegetation dynamics in the Camargue France. Vegetatio 43 (3): p. 173-184.
- Beck, R., 1979. Standing crop schattingen met behulp van gereflecteerd rood en nabij-infrarood licht van kweldervegetaties op Schiermonnikoog en Terschelling. Report to the International Institute for Aerial Survey and Earth Sciences (ITC), Enschede, The Netherlands.
- Beeftink, W.G., 1965. De zoutvegetatie van ZW-Nederland, beschouwd in Europees verband. Med. Landbouwhogeschool Wageningen 65 (1): 167 pp.
- Beeftink, W.G., 1977. Salt-marshes. In: R.S.K. Barnes (ed.), The coastline. Wiley London: p. 93-121.
- Bie, S. de, 1976. Onderzoek naar beweiding als beheersmaatregel op 't "Westerholt". Doct. verslag R.U. Groningen / R.I.N. Leersum.
- Blaxter, K.L., 1964. Utilization of the metabolizable energy of grass. J. Br. Gr. Soc. vol. 19: p. 90-99.
- Boersma, R.A. & H.W. Kasteleijn, in prep. Beweiding op de Oosterkwelder van Schiermonnikoog.
- Brands, R. & E. Hoekstra, 1980. De invloed van beheersexperimenten op de kieming en vestiging van plantensoorten in graslanden. Doct. verslag Lab. v. Plantenoecologie, Haren (Gr.).
- Bülow-Olsen, A., 1980a. Net primary production and net secondary production from grazing an area dominated by Deschamsia fluxuosa (L.) Trin. by nursing cows. Agro-Ecosystems 6: p. 51-66.
- Bülow-Olsen, A., 1980b. Nutrient cycling in grassland dominated by Deschampsia flexuosa (L.) Trin. and grazing by nursing cows. Agro-Ecosystems 6: p. 209-220.
- Bülow-Olsen, A., 1980c. Changes in the species composition in an area dominated by Deschampsia fluxuosa (L.) Trin. as a result of cattle grazing. Biol. Cons. 18 (4): p. 257-270.

- Chapman, V.J., 1976. Coastal vegetation. Pergamon Press, Oxford, p. 87-149.
- Centraal Veevoederbureau in Nederland, 1979. Voedernormen voor de landbouwhuisdieren en voederwaarde van veevoerders. Verkorte tabel. Lelystad.
- Crawford, A.K. & M.J. Liddle, 1977. The effect of trampling on neutral grassland. *Biol. Cons.* 12 (2): p. 135-142.
- Cowlshaw, S.J. & F.E. Adler, 1959. The grazing preferences of cattle and sheep. *J. Agric. Soc.* 54 (2): p. 257-266.
- Davis, A.M., 1981. The Oxalate, Tannin, Crude Fiber and Crude Protein Composition of Young Plants of Some *Atriplex* species. *J. Range Management* 34 (4): p. 329-331.
- Dean, R., J.E. Ellis, R.W. Rice & R.E. Bement, 1975. Nutrient removal by cattle from a shortgrass prairie. *J. Appl. Ecology* 12: p. 25-29.
- Deinum, B., 1968. Welke factoren beïnvloeden de kwaliteit van het gewas? *Landbouwplantenteelt*: 191-207.
- Deinum, B., 1976. Kwaliteit van ruwvoer. Dict. ing. college graslandcultuur. Vakgroep Landbouwplantenteelt, grasland- en onkruidkunde, L.H. Wageningen.
- Deinum, B., 1981. The influence of physical factors on the nutrient content of forages. *Med. L.H. Wageningen* 81 - 5: p. 1-19.
- Deinum, B. & P.J. v. Soest, 1969. Prediction of forage digestibility from some laboratory procedures. *Neth. J. Agric. Sci.* 17: p. 119-127.
- Dijk, A. van & J.P. Bakker, 1980. Beweiding en broedvogels op de Oosterkwelder van Schiermonnikoog. *Waddenbulletin* 15: p. 134-140.
- Dijk, B. van, 1981. Plantaardige produktie en begrazing in de Lauwerszeepolder. Doct. verslag Lab. v. Plantenoecologie, Haren (Gr.).
- Dijkstra, N.D., 1957. De verteerbaarheid en voederwaarde van enkelvoudige grassoorten en van gras van kunstweiden. *Versl. Landbouwk. Onderz.* 63 - 1: p. 1-26.
- Don, R., W.C.H. van Hooff, S.R.J. Jansen & A.J.P. Jonker, 1980. Patroon, proces en dynamiek van vegetatie en milieu op de Boschplaat van Terschelling. Doct. versl. K.U. Nijmegen, afd. Geobotanie, 80 pp.
- Drury, W.H. & I.C.T. Nisbet, 1973. Succession. *J. Arnold. Arboretum* 54 (3): p. 331-368.
- Duffey, E., 1974. Grassland ecology and wildlife management. *Management & Grazing*: 175-190. Chapman & Hall, London, 281pp.
- Duim, M. van der, 1973. Beweiding op de Oosterkwelder, Schiermonnikoog, 1971-72. Doct. verslag R.U. Groningen / R.l.N. Leersum.
- Dyne, G.M. van, W.G. Vogel & H.G. Fisser, 1963. Influence of small plot size and shape on range herbage production estimates. *Ecology* 44: p. 746-759.
- Dyne, G.M. van, 1968. Measuring quantity and quality of the diet of large herbivores. In: *A practical guide to the study of the productivity of large herbivores*. IBP Handbook no. 7. London.
- Elkington, T.T., 1981. Effects of excluding grazing animals from grassland on sugar limestone in Teesdale, England. *Biol. Cons.* 20 (1): p. 25-36.

- Ellison, L., 1960. Influence of grazing on Plant Succession of rangelands. *Bot. Rev.* 26 (1): p. 1-78.
- Es, A.J.H. van, 1974. Energy intake and requirement of dairy cows during the whole year. *Livest. Prod. Sci.*, 1: p. 21-32.
- Es, A.J.H. van, 1978. Feed evaluation for ruminants. 1. The systems in use from May 1977 onwards in the Netherlands. *Livest. Prod. Sci.*, 5: p. 331-345.
- Es, A.J.H. van, 1979. Fysiologische aspecten van plantenvezel in de diervoeding. In: Ruwe celstof of voedingsvezel? De rol van plantecelwandbestanddelen in de voeding van dier en mens. Symposium, Wageningen, 1979, p. 12-21.
- Gessel, T.P. van, 1966. Mineral requirement of cattle. *Agricult. Digest.* no. 9: p. 11-19.
- Gillham, M.E., 1955. Ecology of the Prembrokeshire Islands. III. The effect of grazing on the vegetation. *J. Ecol.* 43: p. 172-207.
- Gils, H. van & I.S. Zonneveld, 1981. Vegetation and Rangeland Ecology. An introduction for surveyors. Int. Inst. for Aerial Survey and Earth Sciences (ITC), Enschede The Netherlands.
- Goering, H.K. & P.J. van Soest, 1970. Forage Fiber Analysis. *Agricult. Handbook* no. 379, U.S. Dept. Agric.
- Hart, M.L. 't & B. Deinum, 1961. Onderzoek naar de kwaliteit van het weidegras op een aantal Ned. melkveebedrijven. *Landbouwk. Tijdschrift* 73 - 16: p. 790-802.
- Hoefs, M., 1974. Food selection by Dall's sheep (*Ovis dalli dalli* Nelson). In: the papers of an Intern Symposium on the Behavior of Ungulates and its relation to management. paper no. 43: p. 759-786.
- Horn, H.S., 1974. The ecology of secondary succession. *Ann. Rev. of Ecol. Syst.* 5: p. 25-37.
- Houerou, H.N. le & C.H. Hoste, 1977. Rangeland production and annual rainfall relations in the Mediterranean Basin and in the African Sahel - Sudanian Zone. *J. Range Management* 30/3, Denver: p. 181-189.
- Hulsman, H., 1981. Begrazing als beheersmaatregel in natuurreservaten. *Doct. Onderz.* K.U. Nijmegen / R.I.N. Leersum.
- Jacobs, J., 1974. Quantitative measurement of food selection. A modification of the Forage Ratio and Ivlev's Electivity Index. *Oecologia (Berl.)* 14: p. 413-417.
- Jankowska, K., 1968. Methods for the estimation of the disappearance rate of dead plant parts as a basis for estimation of net primary production. In: *Contr. Meeting on primary productivity, Cracow, April 1967*: p. 14-22 (mimeographed).
- Job, D.A. & J.A. Taylor, 1978. The production, utilization and management of upland grazings on Plynlimon, Wales. *J. of Biogeography* 5: p. 173-191.
- Joenje, W., 1978. Plant colonization and succession on embarked sand flats: a case study in the Lauwerszeepolder, The Netherlands. *Proefschrift R.U. Groningen.*
- Johnson, D.H., 1980. The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preferences. *Ecology* 61 (1): p. 65-71 (c).

- Kelting, R.W., 1954. Effects of grazing on the composition and production of a native tall-grass prairie in central Oklahoma. *Ecology* 35: p. 200-207.
- Ketner, P., 1972. Primary production of salt marsh communities on the island of Terschelling in the Netherlands. R.I.N. verhandelingen no. 5.
- Kleiber, M., 1961. *The fire of life. An introduction to animal energetics.* Wiley, New York / London.
- Klingman, D.L., S.R. Miles & G.O. Mott, 1943. The cage method for determining consumption and yield of pasture herbage. *J. Am. Soc. Agr.* vol. 25, no. 9.
- Leeuwen, C.G. van, 1966. Het botanisch beheer van natuurreservaten op structuur-oecologische grondslag. RIVON med. no. 230, *Gorteria* 3: p. 16-28.
- Lomnicki, A., E. Bandola & K. Jankowska, 1968. Modification of the Wiegert-Evans method for estimation of the net primary production. *Ecology* 49: p. 147-149.
- Londo, G., 1974. Successive mapping of dune slack vegetation. *Vegetatio* 29 (1): p. 51-61.
- Londo, G., 1976. Uitgangspunten en ideeën betreffende het natuurbeheer. *Contactblad voor oecologen* 12 (4): p. 77-80.
- MacArthur, R. & E. Pianka, 1966. On optimal use of a patchy environment. *Am. Nat.* 100: p. 603-609.
- MacHardy, F.V., 1966. Simplified ration formulation. 9th Int. Congr. Anim. Prod., Edinburgh. Scientific programme and abstracts. Oliver and Boyd, Edinburgh, p. 25 (abstract).
- Marken Lichtenbelt, W. van, 1981. Een verteringsonderzoek bij brandganzen (*Branta leucopsis*). Doct. verslag zoöl. lab. R.U. Groningen.
- Meer, J.M. van der, 1979. Analyse, nomenclatuur en definities in 't celwandonderzoek. In: Ruwe celstof of voedingsvezel? De rol van plantecelwandbestanddelen in de voeding van dier en mens. Symposium, Wageningen, 1979, p. 2-12.
- Milner, C. & D. Gwynne, 1974. The Soay sheep and their food supply. In: P.A. Jewell et al. (eds), *Island Survivors: the ecology of the Soay sheep of St. Kilda.* London, p. 273-326.
- Milner, C. & R.E. Hughes, 1968. Methods for the measurement of the primary production of grassland. IBP Handbook no. 6.
- Millthorpe, F.L. & J.D. Ivins, 1966. In: J. Bruinsma & J.G.H. Wessels (1972), *Leerboek der plantenfysiologie 2: Groei en ontwikkeling.* Acad. Paperback, Oosthoek, Utrecht.
- Moen, A.N., 1973. *Wildlife ecology. An analytical approach.* San Francisco, p. 108-364.
- Nagy, J.G. & R.P. Tenderdy, 1968. Anti-bacterial action of essential oils of *Artemisia* as an ecological factor. *Appl. Microbiol.* 16: p. 441-444.
- Norder, J. & J.C. Ruyter, 1977. Vijf jaar beweiding op de Oosterkwelder, Schiermonnikoog (1971-1976); herhalinskartering 1976. Doct. verslag R.U. Groningen / R.I.N. Leersum.
- Odum, E.P., 1959. *Fundamentals of Ecology* (2nd ed.). Saunders, Philadelphia.

- Odum, E.P., 1960. Organic production and turnover in old field succession. *Ecology* 41: p. 34-49.
- Oosterveld, P., 1972. Ongepubliceerd.
- Oosterveld, P., 1975. Beheer en ontwikkeling van natuureservaten door begrazing. *Natuur en landschap* 29 (6): p. 161-171.
- Papageorgiou, N.K., 1978. Food preferences, feed intake and protein requirements of red deer in central Greece. *J. Wildlife Management* 42 (4): p. 940-944.
- Pietersma, H., 1975. Vegetatiekartering van een gedeelte van de Oosterkwelder, Schiermonnikoog. Stagerapport R.I.N. Leersum.
- Pitt, M.D. & H.F. Heady, 1979. The effects of grazing intensity on annual vegetation. *J. Range management* 32 (2): p. 109-114.
- Pratt, D.J. & M.D. Gwynne, 1977. Rangeland management and ecology in East Africa. Hodder & Stoughton, London.
- Price, M.R.S., 1977. The estimation of food intake and its seasonal variation in the Hartebeest. *East Afr. Wildl. J.*, vol. 15: p. 107-124.
- Prins, F.W., 1974. Beweidng op de Oosterkwelder, Schiermonnikoog. Doct. verslag R.U. Groningen / R.I.N. Leersum.
- Prins, H.Th. & R.C. Idenburg, 1978. Begrazing en de manipulatie van voedselbronnen door overwinterende brandganzen (*Branta leucopsis*) en rotganzen (*Branta bernicla*). Doct. verslag Zoöl. Lab. R.U. Groningen.
- Prins, R.A., 1982. Fysiologische specialisaties bij herbivoren. Kaput-college "Begrazing", Haren / Wageningen, 19 okt. 1982.
- Ranwell, D.S., 1972. Ecology of Salt Marshes and Sand Dunes. Chapman & Hall, London.
- Rapport, D.J., 1971. An optimization model of food selection. *Am. Nat.*, vol. 105, no. 46: p. 575-587.
- Reddingius, H., 1976. Inleiding in de statistiek. Collegedictaat. R.U. Groningen.
- Rees, M.C. & D.A. Little, 1980. Short Nota Differences between sheep and cattle in digestibility, voluntary intake and retention time in the rumen of three tropical grasses. *J. Agric. Sci. Camb.* 94: p. 483-485.
- Riede, H., 1977. Die maximale biomassa und ihr Gehalt an Gesamtstickstoff verschiedenen Pflanzengesellschaften des Graswarders vor Heiligenhafen / Ostsee. In: *Ökologische Umweltsicherung*, p. 60-102.
- Rozema, J., 1978. On the ecology of some halophytes from a beach plain in the Netherlands. Proefschrift V.U. Amsterdam.
- Schmeisky, H., 1974. Sukzessionsuntersuchungen auf Salzrasen des Graswarders vor Heiligenhafen / Ostsee. *Mitteilungen aus dem Ergänzungsstudium Ökologische Umweltsicherung* 2 / 1977: p. 103-114.
- Schwab, R.F. & T. Schwab-Vos, 1974. Beweiding op de Oosterkwelder, Schiermonnikoog. Doct. verslag Lab. v. Plantenoecologie R.U. Groningen / R.I.N. Leersum.
- Sevenster, S., 1969. Verschillen in samenstelling en voederwaarde tussen grassoorten en typen. *Med.* 414 van I.B.S.: p. 1-20.

- Soest, P.J. van, 1975. Voluntary intake in relation to chemical composition and digestibility. *J. Anim. Sci.* 24: p. 834-844.
- Stobbs, T.H., 1973. The effect of Plant structure on the intake of tropical pastures. *Austr. J. Agric. Res.*, vol. 24: p. 809-829.
- Stoddart, L.A., A.D. Smith & T.W. Box, 1955. Range management (3rd ed.). McGraw-Hill, New York.
- Thalen, D.C.P., 1982. Grote grazers en snelle snoeiers. In: Verslag van het Veluwe Symposium, 9 mei 1980, Arnhem. Uitg. Gelderse Milieufederatie.
- Thalen, D.C.P., J.A. Leemburg & R. Beck, 1980. Estimating aerial biomass in semi-natural vegetation from spectral reflectance measurements. 1. Preliminary experiments. *Acta. Bot. Neerl.* 29 (5/6): p. 565-578.
- Tilley, J.M.A. & R.A. Terry, 1963. A two-stage technique for the in vitro digestion of forage crops. *J. Brit. Grassl. Soc.*, vol. 18: p. 104-112.
- Tucker, C.J., 1980. A spectral method for determining the percentage of green herbage material in clipped samples. *Remote Sens. Envir.* 9: p. 175-181.
- Veen, H.E. v.d., 1979. Food selection and habitat use in the Red Deer. Proefschrift V.U. Amsterdam.
- Veen, H.E. v.d. & S.E. v. Wieren, 1980. Van grote grazers, kieskeurige fijnproevers en opportunistische gelegenheidsvreter: over het gebruik van grote herbivoren bij de ontwikkeling en duurzame instandhouding van natuurwaarden. Inst. voor Milieuvraagstukken, V.U. Amsterdam.
- Voortman, R., 1978. A survey and evaluation of Dehesa rangelands in South-west Spain, including seasonal aspects of vegetation, management and behaviour of livestock (food selection). Vegetation Dept., I.T.C. Enschede (Doct. study).
- Vreugdenhil, B. & S. v. Wieren, 1976. De veranderingen in de vegetatie na drie jaar maaien en beweiden op het "Westerholt". Doct. verslag R. U. Groningen / R.I.N. Leersum.
- Vuuren, A.M. van, 1979. Rol van vezel in de pensfermentatie bij herkauwers. In: Ruwe celstof of voedingsvezel? De rol van plantecelwandbestanddelen in de voeding van dier en mens. Symposium, Wageningen, 1979, p. 45-52.
- Waddington, J. & Cooke, D.A., 1971. The influence of sample size and number on the precision of estimates of herbage production and consumption in two grazing experiments. *J. Brit. Grassl. Soc.* 26: p. 95-101.
- Waller, R.A. & Duncan, D.B., 1969. A bayes rule for the symmetric multiple comparisons problem. *J. Am. Stat. Assoc.* 64: p. 1484-1503.
- Watt, A.S., 1957. The effect of excluding rabbits from grassland B (*Mesobrometum*) in Breckland. *J. Ecol.* 45: p. 861-878.
- Weaver, J.E. & Rowland, N.W., 1952. Effects of excessive natural mulch on development, yield and structure of native grassland. *Bot. Gaz.* 114: p. 1-19.

- Westhoff, V. & Sykora, K.V., 1979. A study of the influence of desalination on the *Juncetum gerardii*. *Acta Bot. Neer.* 28 (6): p. 505-512.
- Westhoff, V. & den Held, A.J., 1969. *Plantengemeenschappen in Nederland*. Thieme, Zutphen.
- Westoby, M., 1974. An analysis of diet selection by large generalist herbivores. *Am. Nat.* vol. 108, no. 961: p. 290-304.
- Weyand, B., 1976. Een verteringsonderzoek van grassen en hanenvoer bij wilde rotganzen (*Anser albifrons*). Doct. verslag I.P.S. 't Spelderholt, Beekbergen/R.U.Groningen.
- Wiegert, R.P., 1962. The selection of an optimal quadrat size for sampling the standing crop of grasses and forbs. *Ecology* 43: p. 125-139.
- Wiegert, R.G. & Evans, F.C., 1964. Primary production and the disappearance of dead vegetation on an old field in southern Michigan. *Ecology* 45: p. 49-62.
- Wieling, H., Koops, A.H., Rompelberg, L.E.M. & de Jong, S., 1977. Normen voor de voederverzorging. Rapport 57. Proefstation voor de rundveehouderij.
- Wilson, A.D., 1976. Comparison of sheep and cattle grazing on a semi-arid grassland. *Austr. J. Agric. Res.* 27: p. 155-162.
- Zeevalking, H.J. & Fresco, L.F.M., 1977. Rabbit grazing and species diversity in a dune area. *Vegetation* 35 (3): p. 193-196.

Bijlage 2.1

karteringstype 1981	typologie Boersma 1982	gegeneraliseerde ty
1.0 Salicornia-europaea	1.2 S. europaea	Puccinellia
1.1 S. europaea en Suaeda maritima	1.6 S. europaea en S. maritima	idem
1.2 Puccinellia maritima en S. maritima	1.5 S. maritima en P. maritima	idem
1.3 P. maritima en Limonium vulgare	1.7 P. maritima	idem
1.4 L. vulgare en Plantago maritima	1.7	idem
1.5 Halimione portulacoides	1.8 H. portulacoides	idem
1.6 P. maritima	1.7	idem
1.7 P. maritima en Juncus gerardii en L. vulgare	2.7 J. gerardii	Juncus gerardii
2.0 Festuca rubra en P. maritima en L. vulgare	2.7	idem
2.1 Juncus maritimus	2.4 J. maritimus	Juncus maritimus
2.2 J. maritimus en Artemisia maritima	2.4	idem
2.3 J. maritimus en Elytrigia spp.	2.5 J. maritimus en E. spp.	idem
2.4 E. spp. en J. maritimus	2.3 E. spp.	Elytrigia
2.5 E. spp.	2.3	idem
2.6 F. rubra en L. vulgare	2.11 F. rubra	Festuca
2.6 als 2.6 zonder F. rubra	2.11	idem
2.7 F. rubra en J. gerardii	2.10 F. rubra en J. gerardii	idem
2.8 A. maritima en F. rubra en Triglochin maritima	2.1 A. maritima	Artemisia
2.8 als 2.8 zonder F. rubra	2.2 kale variant van 2.1	idem
2.9 F. rubra en A. maritima en P. maritima	2.11	Festuca
2.10 F. rubra en E. spp.	2.3	idem
2.11 F. rubra en Ammophila arenaria	2.19 A. arenaria en F. rubra	Ammophila
2.12 F. rubra en A. maritima	2.11	Festuca
2.13 A. maritima en F. rubra	2.1	Artemisia
2.14 A. maritima en J. maritima	2.1	idem
2.15 J. gerardii en Glaux maritima	2.7	Juncus gerardii
2.16 F. rubra en E. spp. en A. maritima	2.3	Festuca
2.17 F. rubra en A. maritima en E. spp.	2.3	idem
2.18 F. rubra en Armeria maritima en E. spp.	2.17 F. rubra en Armeria maritima	idem
2.19 Armeria maritima en e. spp. en F. rubra	2.18 Armeria maritima	Armeria
3.1 A. arenaria en Galium verum en Holcus lanatus	3.1 A. arenaria	Ammophila

Bijlage 4.1: levende (gr) en dode (d) standing crop binnen (BC) en buiten (BG) de exclusies ($g \times m^{-2}$); X = gemiddelde; s.d. = standaard deviatie.

vegetatie type	monsterdatum						
	23-05	20-06	17-07	13-08	10-09	08-10	04-11
<u>Lolium</u>							
BCgr X		363,15	278,96	241,41	160,75	133,68	58,17
s.d.		25,09	24,68	41,91	6,61	9,19	9,15
BCd X		135,06	237,29	288,45	278,88	192,33	253,85
s.d.		14,78	54,40	36,59	24,82	14,70	37,29
BGgr X	196,14	183,18	188,35	138,50	108,85	111,81	
s.d.	18,58	12,22	23,21	17,57	15,90	7,16	
BGd X	122,34	138,47	322,41	226,81	216,92	204,00	
s.d.	20,14	18,07	39,44	25,66	12,71	19,59	
<u>J. gerardii</u>		03-06	01-07	29-07	26-08	23-09	02-11
BCgr X			195,59	162,23	156,69	62,06	28,97
s.d.			13,34	15,17	20,66	3,42	5,60
BCd X			39,82	59,73	71,38	72,38	87,71
s.d.			11,56	11,34	7,83	9,49	10,86
BGgr X		130,72	125,91	140,26	104,11	70,13	
s.d.		7,37	19,21	20,71	5,42	8,08	
BGd X		35,03	44,34	41,35	77,93	74,21	
s.d.		6,06	6,44	4,21	15,49	9,36	
<u>Armeria</u>		03-06	02-07	30-07	27-08	24-09	03-11
BCgr X			163,24	139,53	111,71	99,04	73,11
s.d.			49,30	17,55	7,93	8,74	19,42
BCd X			216,70	247,08	256,74	228,76	178,14
s.d.			25,13	18,70	20,14	22,52	48,67
BGgr X		192,63	139,45	134,43	86,90	65,69	
s.d.		26,31	3,00	6,96	6,71	7,81	
BGd X		274,27	217,32	274,37	266,36	214,04	
s.d.		31,49	14,87	13,21	13,09	20,02	
<u>Festuca</u>		03-06	02-07	31-07	28-08	25-09	04-11
BCgr X			179,88	183,17	146,12	103,89	61,91
s.d.			16,45	11,21	7,02	3,80	10,47
BCd X			91,78	117,63	111,73	101,55	173,05
s.d.			12,54	11,01	8,72	9,11	26,38

vervolg Bijlage 4.1.

vegetatie type	monsterdatum					
<u>Festuca</u>	03-06	02-07	31-07	28-08	25-09	04-11
BGgr X	158,67	142,64	140,38	98,32	72,61	
s.d.	17,17	12,06	8,91	6,48	5,16	
BGd X	118,09	112,10	132,24	97,60	122,74	
s.d.	17,39	14,76	15,17	6,46	7,16	
<u>J. maritimus</u>	04-06	05-07	02-08	30-08	27-09	03-11
BCgr X		310,69	425,77	340,75	246,71	272,87
s.d.		29,24	65,42	57,43	22,82	62,31
BCd X		698,70	562,60	735,42	528,43	898,51
s.d.		73,35	94,02	122,07	64,65	161,55
BGgr X	208,36	335,97	294,08	280,98	216,98	
s.d.	19,55	72,22	38,17	46,61	43,53	
BGd X	659,66	568,53	549,52	429,03	506,70	
s.d.	69,26	58,55	79,97	53,07	64,04	
<u>Ammophila</u>	04-06	07-07	04-08	01-09	29-09	04-11
BCgr X		101,11	120,06	127,12	85,59	51,61
s.d.		15,88	16,17	36,36	6,68	8,20
BCd X		181,93	130,70	212,70	180,26	242,76
s.d.		42,70	17,87	76,05	23,85	57,15
BGgr X	123,24	109,04	71,66	93,07	48,91	
s.d.	14,21	23,00	7,00	14,68	5,59	
BGd X	165,69	137,90	111,71	180,32	107,71	
s.d.	50,01	21,29	17,51	13,64	13,77	
<u>Puccinellia</u>	05-06	08-07	05-08	02-09	30-09	02-11
BCgr X		216,91	338,33	221,45	192,35	81,94
s.d.		24,72	45,92	28,32	10,18	12,65
BCd X		31,39	121,57	158,32	143,05	142,83
s.d.		4,96	21,13	17,13	20,43	29,68
BGgr X	90,65	221,62	211,03	140,48	125,59	
s.d.	13,18	26,98	24,75	16,12	1,42	
BGd X	20,82	61,13	89,74	96,82	125,19	
s.d.	1,96	8,56	15,32	16,99	7,22	

Bijlage 4.2: de onzekerheid (D) x 100% van de standing crop-schattingen;
betrouwbaarheidsinterval 95%.

vegetatie type	monsterdatum						
<u>Lolium</u>	23-05	20-06	17-07	13-08	10-09	08-10	04-11
BCgr		15	19	37	9	15	34
BCd		23	49	27	19	16	31
BGgr	20	14	26	27	31	14	
BGd	35	28	26	24	13	20	
<u>J. gerardii</u>		03-06	01-07	29-07	26-08	23-09	02-11
BCgr			15	20	28	12	41
BCd			62	40	23	28	26
BGgr		12	33	31	11	25	
BGd		37	31	22	42	27	
<u>Armeria</u>		03-06	02-07	30-07	27-08	24-09	03-11
BCgr			20	30	17	21	57
BCd			28	18	19	24	58
BGgr		33	5	12	19	29	
BGd		28	16	12	12	22	
<u>Festuca</u>		03-06	02-07	31-07	28-08	25-09	04-11
BCgr			22	15	12	9	36
BCd			33	22	19	22	33
BGgr		26	18	15	16	17	
BGd		35	32	28	16	14	
<u>J. maritimus</u>		04-06	05-07	02-08	30-08	27-09	03-11
BCgr			17	28	31	17	49
BCd			19	31	30	22	38
BGgr		17	35	24	30	37	
BGd		19	19	27	23	23	
<u>Ammophila</u>			04-06	07-07	01-09	29-09	04-11
BCgr			33	29	61	17	34
BCd			50	29	76	28	50
BGgr		25	45	21	34	24	
BGd		64	33	33	16	27	
		^	^	^	^	^	^

Bijlage 4.3: de produktie (P) en de konsumptie (Co) in $g \times m^{-2} \times dag^{-1}$;
 X = gemiddelde; s.e. = standaard-fout.
 perioden als aangegeven onder bijlage 4.2.

vegetatie type	periode					
	1	2	3	4	5	6
<u>Lolium</u>						
P X	7,05	7,49	3,45	3,45	1,12	1,30
s.e.	1,31	1,95	0,69	1,85	0,55	0,80
Co X	5,30	1,45	6,09	4,21	0,99	
s.e.	0,90	1,00	1,29	1,40	0,65	
<u>J. gerardii</u>						
P X		2,75	1,94	2,00	0,08	0,03
s.e.		0,63	0,41	1,35	0,08	0,03
Co X		2,33	1,64	1,65	0,24	
s.e.		0,74	0,51	0,92	0,24	
<u>Armeria</u>						
P X		1,51	2,11	1,24	1,16	1,87
s.e.		0,75	0,73	0,42	0,56	1,36
Co X		2,03	1,82	1,33	2,52	
s.e.		0,72	0,67	0,73	1,00	
<u>Festuca</u>						
P X		2,16	2,22	0,67	0,75	1,82
s.e.		0,49	0,52	0,21	0,39	0,79
Co X		0,76	1,39	2,28	0,60	
s.e.		0,29	0,51	0,51	0,49	
<u>J. maritimus</u>						
P X		3,30	3,01	0,27	0,00	2,49
s.e.		1,15	3,90	2,80	1,65	1,14
Co X		0,00	4,70	2,15	1,06	
s.e.		2,77	3,01	2,30	1,81	

vervolg Bijlage 4.3.

vegetatie type	periode					
	1	2	3	4	5	6
<u>Ammophila</u>						
P X		1,01	1,71	5,95	0,64	4,13
s.e.		0,70	0,88	3,12	0,35	1,41
Co X		2,70	2,41	4,66	3,90	
s.e.		1,72	0,72	3,56	0,99	
<u>Puccinellia</u>						
P X		4,27	6,33	3,25	3,02	0,64
s.e.		0,95	1,38	1,93	1,40	0,46
Co X		0,11	6,58	5,23	3,05	
s.e.		0,11	2,98	2,17	0,98	

Bijlage 4.4: de standing crop op de eerste dag van de maand (BG-1), halverwege de maand (BG-2), de produktie per maand (P) en de konsumptie per maand (Co); alle cijfers in kg x n ha (n ha = het totaal oppervlak van elk type)

vegetatie type	juni	juli	augustus	september	oktober	november
<u>Lolium</u>						
BG-1	18865,18	19695,52	21239,75	16720,88	15724,02	15434,91
BG-2	19280,35	20467,64	18980,32	16222,45	15579,47	
P	10683,02	8668,83	5438,72	2697,75	1926,29	
Co	5767,73	5662,02	7567,27	2896,28		
<u>J. gerardii</u>						
BG-1	4342,68	4613,78	4646,76	4924,13	4754,49	3180,77
BG-2	4478,23	4630,27	4785,45	4839,31	3967,63	
P	2237,20	1632,13	1366,51	52,49	27,49	
Co	1891,91	1380,92	1153,60	7,07		
<u>Armeria</u>						
BG-1	15383,88	12935,06	12977,51	14359,76	12254,12	9096,26
BG-2	14159,47	12956,29	13668,64	13306,94	10675,19	
P	1630,80	2266,79	1365,95	1435,41	2091,86	
Co	2196,61	2002,05	1696,46	2718,71		
<u>Festuca</u>						
BG-1	13879,35	14113,09	14951,39	10849,46	11151,55	12852,20
BG-2	13996,22	14532,24	12900,43	11000,51	12001,88	
P	3714,68	3601,26	1168,25	1604,45	3125,20	
Co	1312,64	2328,44	3538,02	1004,26		
<u>J. maritimus</u>						
BG-1	11629,59	18722,95	17320,76	17178,26	16059,98	15813,15
BG-2	15176,27	18021,86	17249,51	16619,12	15936,57	
P	5803,10	5848,09	2922,80	354,07	2744,05	
Co	0,00	7441,43	3902,57	1866,62		

vervolg Bijlage 4.4.

vegetatie
type

Ammophila

BG-1	8405,90	7484,49	5591,32	8037,67	4829,62	8316,99
BG-2	7945,20	6537,91	6814,50	6433,65	6573,31	
P	886,46	1430,84	5046,41	769,39	3767,65	
Co	2384,42	2248,02	4048,06	3441,44		

Puccinellia

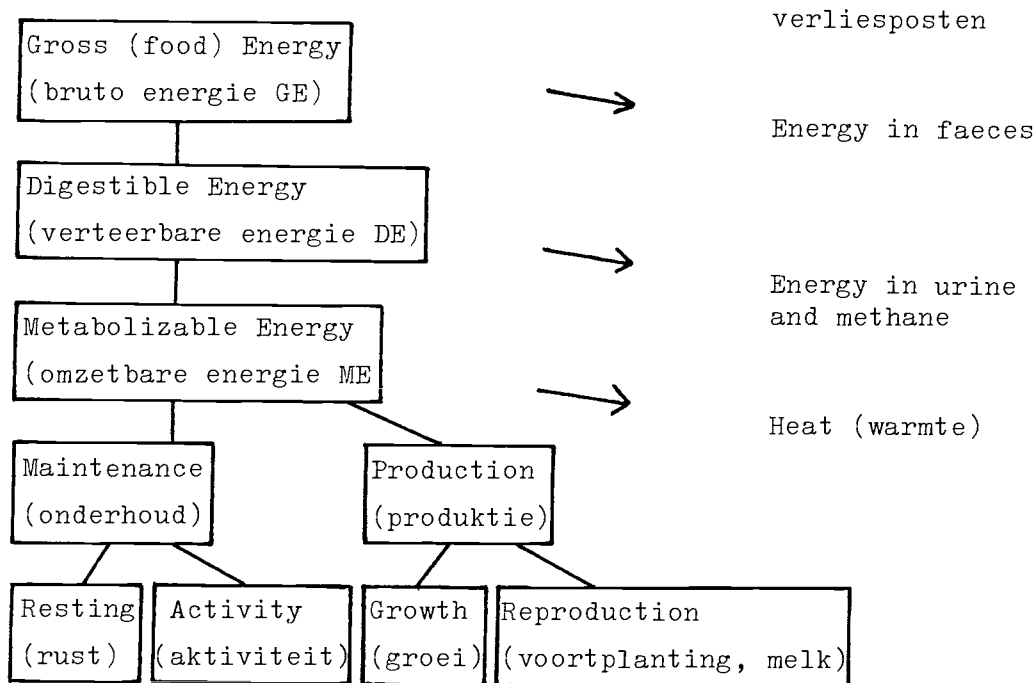
BG-1	631,84	1650,87	1997,91	1605,10	1674,95	1511,24
BG-2	1141,36	1824,39	1801,51	1640,03	1593,10	
P	858,04	1217,60	758,21	593,47	140,80	
Co	22,67	1063,79	1121,88	648,87		

Bijlage 4.5. De energiebehoefte van een pink.

Als de pinken eind mei op de kwelder verschijnen wegen ze gemiddeld 284 kg (W_1). Als ze eind september de kwelder weer verlaten wegen ze gemiddeld 376 kg (W_2) (Oosterveld, 1972).

De pinken nemen $W_2 - W_1 = 92$ kg in lichaamsgewicht toe gedurende het graasseizoen. De lengte van het graasseizoen was in 1972 132 dagen, dus de groei bedroeg 0,7 kg per dag.

Zowel voor deze groei, als voor zijn onderhoud (metabolische activiteit), heeft de pink energie nodig. Onderstaand schema geeft aan hoe de energie in het voedsel door een dier benut kan worden.



In het geval van onze pinken hebben we alleen te maken met de energie die nodig is voor rust (basaal metabolisme), activiteit (aktief metabolisme) en groei.

Om deze te berekenen werd gebruik gemaakt van het VEVI-systeem dat in Nederland als voederwaardesysteem gehanteerd wordt. Hierin is een VEVI een VoederEenheid Vleesvee Intensief, een voedereenheid voor groei, gelijk aan 1,65 kcal (6,90 kJ) (ongeveer de energie-inhoud van 1 g gerst).

Achtereenvolgens wordt de netto energie-inhoud van het voedsel en de netto energiebehoefte van de pinken uitgerekend. Het quotiënt geeft de behoefte in kg droge stof per dag.

De meeste gewassen hebben een bruto energie-inhoud (GE) per kg droge stof (T) van 4400 kcal: $GE/T = 4400 \text{ kcal.}$ (1)

Hoeveel daarvan metaboliseerbaar is hangt af van het percentage ruw eiwit (CP) en organische stof (OM) en de verteerbaarheid daarvan. Het %CP (in de droge stof) van de bemonsterde vegetatietypen is gemiddeld 14 (waarden uit tabel omgerekend naar kg Co_t per type, vervolgens gesommeerd over alle typen en dit gedeeld door de som van Co_t per type).

Het percentage verteerbaar ruw eiwit (DCP) is:

$$\begin{aligned} \%DCP &= 0,959 \%CP - 4,0 && (\text{Deinum, 1976}) \\ &= 9,4 \end{aligned}$$

Het percentage verteerbare organische stof (DOM) is gemiddeld 73,3 (waarden uit tabel omgerekend op dezelfde wijze als het %CP).

De metaboliseerbare energie per kg droge stof (ME/T) is

$$\frac{ME}{T} = 3,4 \frac{DOM}{T} + 1,4 \frac{DCP}{T} \quad (\text{van Es, 1978})$$

$$ME = 3,4 \times 733 + 1,4 \times 94 = 2624 \text{ kcal/T.} \quad (2)$$

Uit (1) en (2) berekenen we de metaboliseerbaarheid q. Deze is

$$q = 100 (ME/T) / (GE/T) = 100 \times 2624 / 4400 = 60\%.$$

De efficiëntie waarmee ME wordt gebruikt voor onderhoud is $k_m = 0,554 + 0,00287 q$. De efficiëntie waarmee ME wordt gebruikt voor groei is $k_f = 0,0078 q + 0,006$. De overall efficiëntie waarmee ME wordt gebruikt voor onderhoud plus groei is

$$k_{m,f} = \frac{0,0078 q + 0,006}{\frac{-0,548 + 0,00493 q}{(0,554 + 0,00287 q) APL} + 1} \quad (\text{van Es, 1978})$$

Een APL (Animal Production Level) is een veelvoud van onderhoud (MacHardy, 1966), in ons geval gelijk aan de ratio 'totale netto energie voor onderhoud plus groei' / 'netto energie voor onderhoud'. In ons geval is APL = 1,36 (zie onder).

Voor $q = 60$ en $APL = 1,36$ is $k_{m,f} = 0,637$.

De netto energie in het voedsel is nu: $k_{m,f} \times ME = 1671 \text{ kcal/T.}$ (3)

De netto energiebehoefte wordt in het VEVI-systeem berekend uit de calorische inhoud van de groei (de netto energie voor groei, RE = Retained Energy) en de netto energie voor onderhoud (NE_m = Net Energy maintenance).

De netto energie voor groei wordt berekend uit:

$$RE \text{ (kcal/dag)} = (500 + 6 W) \times \Delta W / (1 - 0,3 \Delta W) , \text{ waarin}$$

W = het lichaamsgewicht in kg - in ons geval het gemiddeld gewicht halverwege het graasseizoen: 330 kg.

ΔW = de gagelijkse toename in lichaamsgewicht - in ons geval 0,7 kg.

$$RE = (500 + 6 \times 330) \times 0,7 / (1 - 0,3 \times 0,7) = 2197 \text{ kcal/dag. (4)}$$

De netto energie voor onderhoud wordt berekend uit het benodigde aantal kcal ME per $W^{0,75}$ en de efficiëntie waarmee ME voor onderhoud gebruikt wordt ($k_m = 0,554 + 0,00287 q$; voor $q = 60$ is $k_m = 0,726$). Het aantal benodigde kcal ME per $W^{0,75}$ is circa 110 (van Es, 1978), zodat

$NE_m = 0,726 \times 110 \times W^{0,75} = 79,86 W^{0,75}$ kcal/dag. (vergelijk van Es, 1978: voor $q = 57$ is $NE_m = 78,87 W^{0,75}$; zie ook Blaxter, 1964 en Kleiber, 1961.)

$$\text{Aldus is } NE_m = 79,86 \times 330^{0,75} = 6183 \text{ kcal/dag. (5)}$$

De VEVI-normen gelden voor stalvee, terwijl de pinken op de Oosterkwelder een groot deel van hun tijd arbeid verrichten (lopen en grazen), hetgeen extra energie kost. Bovendien krijgen weidende koeien over het algemeen meer eiwit binnen dan ze nodig hebben. De overmaat N uit het gras moet via ureum uitgescheiden worden en ook dit proces kost (een beetje) extra energie.

De totale energiebehoefte wordt met $RE + NE_m$ dus enigszins onderschat en moet nog gecorrigeerd worden voor de extra energie benodigd voor lopen, grazen en het uitscheiden van de overmaat N.

De benodigde extra energie voor lopen bedraagt circa 0,5 kcal/kg lichaamsgewicht/km lopen (van Es, 1974). Uit waarnemingen blijkt dat de pinken ongeveer 9 km per dag lopen (Allersma, 1976). Dit betekent een extra benodigde hoeveelheid energie van $0,5 \times 9 \times 330 = 1485$ kcal per dag. (1*)

De benodigde extra energie voor grazen bedraagt circa 30% van de onderhoudsbehoefte (van Es, 1974). De pinken brengen 47% van hun tijd door met grazen (Allersma, 1976). Er is dus een extra hoeveelheid energie

nodig van $0,47 \times 0,3 \times 6183 = 872$ kcal per dag. (2[⊛])

De extra energie die nodig is om de overmaat N uit het gras uit te scheiden wordt geschat op 30 kcal/100 g DCP (van Es, 1974).

De behoefte aan DCP van een pink van 330 kg is circa 450 g per dag (CVB, 1979). Het gemiddeld percentage DCP in het voedsel is 9,4.

Uitgaande van een voorlopig geschatte opname per pink per dag van 6,5 kg droge stof (vergelijk Wieling et al., 1977; bijlage 3: droge stofopname jongvee van 335 kg is 6,62 kg), betekent dit een DCP-opname van 611 g per dag, een teveel van 161 g. De extra energie om dit uit te scheiden is $30 \times 161/100 = 48$ kcal per dag. (3[⊛])

De totale extra behoefte boven de onderhoudsbehoefte is (1[⊛]) + (2[⊛]) + (3[⊛]) = 2405 kcal/dag. (6)

De totale netto energiebehoefte komt daarmee op (4) + (5) + (6) = 2197 + 6183 + 2405 = 10785 kcal/dag. (7)

De behoefte in kg droge stof per dag is nu de netto energiebehoefte gedeeld door de netto energie-inhoud van het voedsel: (7) / (3).

Deze is $10785 / 1671 = 6,5$ kg droge stof per dag.

(Met speciale dank aan de Heer van der Honing van het IVVO in Lelystad voor de geboden hulp en informatie.)

Lijst van afkortingen:

W ; ΔW	- lichaamsgewicht (kg); dagelijkse gewichtstoename (kg).
T	- kg droge stof.
GE; DE; ME	- bruto; verteerbare; metaboliseerbare energie (kcal) [⊛] .
RE; NE _m	- netto energie voor groei; - voor onderhoud (kcal) [⊛] .
VEVI	- VoederEenheid Vleesvee Intensief (= 1,65 kcal).
CP; DCP	- ruw eiwit; verteerbaar ruw eiwit (g).
OM; DOM	- organische stof; verteerbare organische stof (g).
Co _t	- totale gekonsumeerde biomassa ($\text{kg} \times \text{ha}^{-1} \times \text{dag}^{-1}$).
q	- metaboliseerbaarheid (ME als percentage van GE) (%).
k _m ; k _f ; k _{m,f}	- efficiëntie van gebruik van ME voor onderhoud; - groei; - onderhoud + groei (decimalen 0 - 1).
APL	- Animal Production Level: veelvoud van onderhoud (hier RE + NE _m / NE _m).

⊛ 1 kcal = 4,184 kJ.

Bijlage 4.6: Toename van de standing crop binnen de enclosure in het Juncus gerardii-type; gemiddelde + standaard deviatie van vijf monsters.

datum	standing crop
09-07	0,25 ± 0,14
13-07	0,34 ± 0,05
17-07	0,38 ± 0,10
21-07	0,53 ± 0,10
25-07	0,36 ± 0,15
29-07	0,78 ± 0,12
02-08	1,18 ± 0,73
06-08	0,98 ± 0,18
10-08	1,22 ± 0,45
14-08	1,38 ± 0,14

soorten	datum van telling												totaal				
	25/6	29/6	3/7	9/7	16/7	23/7	30/7	4/8	13/8	21/8	29/8	3/9		11/9	19/9	26/9	
1 Pucc. mar	+																3
2 Pucc. mar	+																3
3 Sparg. m.																	4
4 Pucc. mar																	4
5 Trigl. mar																	4
6 Pucc. mar																	7
7 Sparg. m.																	5
8 Pucc. mar																	3
9 Pucc. mar																	5
10 Pucc. mar																	1
11 Pucc. mar																	1
12 Pucc. mar																	4
13 Pucc. mar																	2
14 Pucc. mar																	4
15 Pucc. mar																	2
16 Pucc. mar																	4
17 Pucc. mar																	2
18 Pucc. mar																	2
19 Pucc. mar																	2
20 Pucc. mar																	2
21 Pucc. mar																	2
22 Pucc. mar																	2
23 Pucc. mar																	2
24 Pucc. mar																	2
25 Pucc. mar																	2
totaal (25)																	82

Bijlage 5.1: Voorbeeld van de wijze, waarop in het veld genoteerd werd of een soort begraasd was. Het betreft in dit geval een transect in het Puccinellia-type.
 + = begraasd.
 | = er is een nieuwe plant gemaakt.

periode → A → ↑ type	I 25/6 - 16/7 (n=75)		II 16/7 - 13/8 (n=100)		III 13/8 - 12/9 (n=100)		IV 12/9 - 26/9 (n=75)		totaal 25/6 - 26/9 (n=350)	
	Dt	Et	Dt	Et	Dt	Et	Dt	Et	Dt	Et
Puccinellia	1	21	150	28	32	240	17	240	82	935
Junc. ger	2	9	33	30.5	15	3	3	47	105	105
Fest. NBK	3	16	13	13	21	15.3	10	5.3	69	51.7
	4	17	17.4	18	13.3	21	15.3	10	5.3	69
	5	17	9	9	10	3	3	39	75	75
	6	18	16	14	13.0	13	17.3	14.3	50	61.0
	7	10	16.3	14	13.0	13	17.3	14.3	50	61.0
	8	21	9	9	19	9	9	58	71	71
	9	13	16	16	21	21	12	13.7	31	44.0
	10	7	8.7	3	8.0	9	13.7	12	13.7	31
	11	6	6	5	11	8	8	30	30	30
	12	19	15.5	9	9.5	11	17.5	10	16.5	49
	13	12	12	10	24	23	23	69	59.0	59.0
	14	25	25	27	12	12	9	7.7	73	73
	15	5	19.0	9	18.3	11	12.3	5	7.7	30
	16	27	27	19	14	14	9	44	44	44
totaal	16	92.2	92.6	100.1	81.5	358.2				

A = aantal gemiddelde plantjes per transect per periode.
 Dt = absolute aantal begraasde plantjes per transect.
 Et = de gemiddelde Dt-waarde per type.

Bijlage 5.2: De begraazingsfrequentie van de typen.

periode → ↑ type	I 25/6 - 16/7		II 16/7 - 13/8		III 13/8 - 12/9		IV 12/9 - 26/9		totaal 25/6 - 26/9	
	%u	E	%u	E	%u	E	%u	E	%u	E
Puccinellia	19.5	- 6.03	30.5	+ 0.3	24.0	+ 0.2	31.2	+ 0.3	26.9	+ 0.2
Junc. ger	23.0	+ 0.1	13.3	- 0.1	15.3	- 0.1	6.9	- 0.5	14.9	- 0.1
Fest. NBK	21.2	+ 0.0	13.0	- 0.1	17.3	+ 0.0	18.6	+ 0.0	17.4	+ 0.0
Armeria	11.3	- 0.3	8.0	- 0.3	13.7	- 0.1	17.8	+ 0.0	12.6	- 0.2
Elytrigia	20.2	+ 0.0	9.5	- 0.2	17.5	+ 0.03	21.5	+ 0.2	16.9	+ 0.0
Lolium OBK	24.7	+ 0.1	18.3	+ 0.1	12.3	- 0.2	10.0	- 0.3	14.0	- 0.1
%u	20.0		15.4		16.7		17.7		17.1	
P(u)	20 %		15 %		17 %		18 %		17 %	

Bijlage 5.3: De begraazingsfrequentie van de typen u (n=100) en de relatieve voorkeur voor de typen, E.

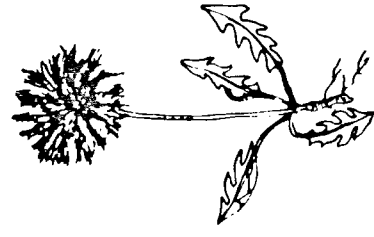
Opm: %A = voor alle typen 17% . u = Et/A (zie bijlage 5.2)
 E = Electivity index van Ivlev.
 +: positieve selectie - : negatieve selectie
 u = gemiddelde u-waarde van alle typen.
 P(u) = de kans, dat een plantje begraasd wordt = Et totaal / 6n (per periode) ; 6n = aantal deelnemende typen ;
 - - - - - aantal plantjes in elk transect (100) x aantal transecten

enetype tox ander	I 25/6 - 16/7	II 16/7 - 13/8	III 13/8 - 12/9	IV 12/9 - 26/9	totaal 25/6 - 26/9
Pucc. → Junc. ger.	0.030 NS	8.648 S*	2.397 NS	14.882 S*	15.180 S*
→ Festuca	0.006 NS	8.997 S*	1.370 NS	3.299 NS	8.773 S*
→ Armeria	2.831 NS	16.284 S*	3.468 NS	3.759 NS	22.180 S*
→ Elytrigia	0.010 NS	13.731 S*	1.285 NS	1.903 NS	9.980 S*
→ Lolium	0.608 NS	4.034 S*	4.607 S*	10.627 S*	11.360 S*
Armeria → Junc. ger.	3.658 NS	1.476 NS	—	4.477 S*	0.72 NS
→ Festuca	2.728 NS	1.330 NS	—	0.016 NS	3.24 NS
→ Elytrigia	3.196 NS	0.141 NS	—	0.281 NS	2.56 NS
→ Lolium	6.073 S*	4.645 S*	—	1.562 NS	0.31 NS
Lolium → Junc. ger.	—	0.960 NS	0.378 NS	—	—
Festuca	—	1.064 NS	0.991 NS	2.301 NS	—
Elytrigia	—	3.235 NS	1.066 NS	3.816 NS	—
Junc. ger. → Festuca	—	—	—	4.754 S*	—
→ Elytrigia	—	—	—	6.733 S*	—
Van alle typen (n=6)	6.21 NS	25.72 S*	6.04 NS	19.84 S*	34.56 S*

Bijlage 54: Toetsing of een type significant meer/minder vaak wordt begraasd dan een ander type. Tevens of er een verschil in Bf bestaat tussen de typen onderling, per periode en over het hele seizoen.

$$\chi^2(n=6) = 11.07$$

$\alpha=0.05$
 $\alpha=0.01$ 15.09**



periode → ↓soort	I (n=3)		II (n=4)		III (n=4)		IV (n=3)		(n=14) totaal	
	A	Bf	A	Bf	A	Bf	A	Bf	A	Bf
1. Fest.r.	323	49	396	40	396	48	323	55	1438	192
2. Junc. ger.	198	38	232	26	232	28	198	8	860	100
3. Elytr. sp.	179	35	276	42	276	47	179	35	910	159
4. Agrost. st.	126	24	152	12	152	22	126	13	436	71
5. Pucc. mar.	117	16	156	44	156	25	117	37	546	122
6. Arm. mar.	83	14	108	14	108	14	83	13	382	55
7. Lol. per.	78	23	104	23	104	12	78	10	364	68
8. Plant. cor.	66	43	80	18	80	20	66	8	272	89
9. Trigl. mar.	47	21	60	17	60	21	47	18	214	77
10. S/G/L	21	7	28	5	28	4	21	1	98	18
11. Poa prat.	19	2	40	3	40	3	19	2	118	10
12. Plant. cor.	15	3	20	1	20	3	15	3	70	10
13. Junc. mar.	3	0	4	0	4	0	3	0	14	0
totaal	1272	273	1653	245	1653	247	1272	204	5950	971

Bijlage 55: Begrazingsfrequentie van de soorten.
(A = aanbod; Bf = aantal 'begraste' planten)

periode → ↓soort	I (n=3)		II (n=4)		III (n=4)		IV (n=3)		totaal	
	25/6 - 16/7	% A %U	16/7 - 13/8	% A %U	13/8 - 12/9	% A %U	12/9 - 26/9	% A %U	25/6 - 26/9	% A %U
1. Fest.r.	25.4	15.2	24.0	10.1	24.0	12.1	25.4	17.0	24.6	13.4
2. Junc. ger.	15.6	19.2	14.0	11.2	14.0	12.1	15.6	4.0	14.7	11.6
3. Elytr. sp.	14.1	19.6	16.7	15.2	16.7	17.0	14.1	19.6	15.6	17.5
4. Agrost. st.	9.9	19.0	9.2	7.9	9.2	14.5	9.9	10.3	7.8	15.6
5. Pucc. mar.	9.2	13.7	9.4	28.2	9.4	16.0	9.2	31.6	9.3	22.3
6. Arm. mar.	6.5	16.9	6.5	13.0	6.5	13.0	6.5	15.7	6.5	14.4
7. Lol. per.	6.1	29.5	6.3	22.1	6.3	11.5	6.1	12.8	6.2	18.7
8. Plant. cor.	5.2	65.2	4.8	22.5	4.8	25.0	5.2	12.1	4.6	32.7
9. Trigl. mar.	3.7	44.7	3.6	28.3	3.6	35.0	3.7	38.3	3.7	36.0
10. S/G/L	1.7	33.3	1.7	17.9	1.7	14.3	1.7	9.5	1.7	18.4
11. Poa prat.	1.5	10.5	2.4	7.5	2.4	7.5	1.5	10.5	2.0	8.5
12. Plant. cor.	1.2	20.0	1.2	5.0	1.2	15.0	1.2	20.0	1.2	14.3
13. Junc. mar.	0.2	0.0	0.2	0.0	0.2	0.0	0.2	0.0	0.2	0.0
% \bar{u}	23.6		14.5		14.8		15.5		17.5	
p(u)	22.2%		15.5%		15.5%		16.5%		17.5%	

Bijlage 56: Begrazingsfrequentie van de soorten.
 A = beschikbaarheid per soort per periode = A/Abtaal.
 U = Bf/A per soort.
 p(u) = de kans dat een plantje begraasd wordt.
 (Bf totaal / A totaal per periode)

periode ↓ soort	I		II		III		IV		totaal		P(u) = 2%	
	Ab	Bt	Ab	Bt	Ab	Bt	Ab	Bt	A	U		
Trigl.mar	9	5	12	6	12	5	6	6	12	50	20.3 S*	.23
Recc.mar	57	8	76	22	47	17	57	18	76	24	0.8	.69
Sperg.m.	3	2	4	1	4	2	3	0	4	29	0.1	.11
Glaux m.	3	0	4	1	4	0	3	1	4	7	0.6	.11
Limov	3	1	4	1	4	1	3	1	4	21	1.1	.3
Juncger.	56	9	67	8	67	7	50	1	67	11	0.3	.51
Trigl.mar	10	4	12	2	12	4	9	2	12	27	0.4	.23
Plant.mar	14	3	17	3	17	3	13	1	17	18	0.2	.11
Fest.r.	1	3	1	0	1	0	1	3	5	12	0.0	.1
Limov	1	7	1	0	1	0	5	1	1	15	0.1	.1
Recc.mar	1	0	1	0	1	0	1	1	1	22	0.3	.2
Juncger.	9	2	9	3	9	2	7	1	9	16	0.1	.9
Plant.mar	4	2	5	2	5	2	4	1	5	34	16.8 S*	.11
Fest.r.	51	9	63	8	63	9	47	8	63	15	0.1	.56
Armer.m.	3	0	4	1	4	1	3	1	4	17	0.0	.4
Agrost.st.	15	3	17	2	17	3	13	2	17	16	0.04	.16
Elytr.sp.	1	3	1	3	1	1	1	1	1	50	64.1 S*	.4
Juncger.	1	3	1	3	1	0	1	0	1	12	0.0	.1
Plant.mar	3	3	4	1	4	1	3	1	4	21	0.3	.7
Fest.r.	33	1	39	1	39	5	29	5	39	9	0.2	.29
Armer.m.	24	5	31	4	31	4	23	4	31	15	0.2	.37
Agrost.st.	7	1	8	3	8	1	6	1	8	10	0.4	.7
Poa prat.	3	0	4	3	4	1	3	1	4	12	0.0	.4
Elytr.sp.	6	3	7	1	7	1	5	1	7	15	0.01	.8
Plant.cor.	5	1	7	3	7	1	5	1	7	14	0.01	.8
Fest.r.	11	4	14	1	14	2	11	3	14	19	0.1	.16
Elytr.sp.	63	12	84	9	84	16	63	14	84	17	0.0	.84
Juncmar.	2	0	2	0	2	0	2	0	2	0	1	.0
Fest.r.	15	3	20	4	20	2	15	2	20	16	0.0	.19
Agrost.st.	19	4	25	2	25	3	19	1	25	12	1.0	.19
Poa prat.	3	1	4	1	4	0	3	0	4	10	0.3	.2
Elytr.sp.	11	3	15	4	15	3	11	1	15	18	0.1	.19
Lol.per.	26	8	35	8	35	4	26	3	35	19	0.1	.40
Pot.ans.	1	3	1	3	1	0	1	0	1	13	0.0	.1

Bijlage 5.9: De begroezingsfrequentie van de soorten per type.

Ab = absolute aanbod van elke soort
 Bt = aantal malen dat een plantje 'begrasd' is.
 A = aanbod van elke soort op het totaal
 U = deel 'begroezing' van elke soort
 n = deel 'begroezing' op totale 'begroezing'. (Bt/Bt totaal) =
 n-waarde van Ivlev.

periode ↓ soort	I		II		III		IV		totaal	
	D	X ²	D	X ²	D	X ²	D	X ²	D	X ²
Fest.r.	-0.3	2.2	-0.3	1.6	+0.0	0.6	+0.1	0.06	-0.1	0.08
Juncger.	-0.1	0.4	-0.1	1.0	-0.2	0.6	-0.6	9.0	-0.2	1.4
Elytr.sp.	-0.04	0.2	+0.0	0.0	+0.1	0.3	+0.1	0.8	+0.0	0.01
Agrost.st.	-0.1	0.4	-0.3	3.4	+0.0	0.02	-0.3	2.0	-0.1	0.1
Recc.mar.	-0.2	2.9	+0.4	11.6	+0.1	0.07	+0.4	15.2	+0.2	1.4
Armer.m.	+0.0	1.1	-0.1	0.3	-0.1	0.3	-0.1	0.0	-0.1	0.4
Lol.per.	+0.2	2.9	+0.2	3.4	-0.1	0.8	-0.1	0.6	+0.1	0.2
Plant.mar.	+0.6	9.0	+0.2	3.8	+0.3	6.7	-0.1	1.0	+0.3	1.45
Trigl.mar.	+0.4	24.0	+0.3	11.8	+0.4	10.5	+0.4	31.0	+0.4	21.2
S/G/L.	+0.2	5.5	+0.0	0.6	+0.0	0.03	-0.3	2.6	+0.0	0.1
Poa prat.	-0.5	5.5	-0.3	3.9	-0.3	3.8	-0.3	2.0	-0.3	4.3
Plant.cor.	+0.0	0.2	-0.4	6.7	+0.0	0.0	+0.3	1.0	+0.0	0.4
χ^2 (n=112)	109.85		58.23		32.05		67.85		178.35	

Bijlage 5.8: Kwantitatieve vergelijking in selectie van soorten.

D. Electivity index van Ivlev.
 + = positieve selectie - = negatieve selectie.
 $\chi^2_{(n=3)} = 0.003 \cdot 3.841 = 0.011$ (U tov. p(u))
 $\chi^2_{(n=112)} = 0.005 \cdot 19.68 = 0.098$
 $\chi^2_{(n=112)} = 0.01 = 24.72$

soort	n				
	I	II	III	IV	tot
Fest.r.	.18	.16	.20	.27	.20
Juncger.	.14	.11	.11	.04	.10
Elytr.sp.	.13	.17	.19	.17	.16
Agrost.st.	.09	.05	.09	.06	.07
Recc.mar.	.06	.18	.10	.18	.13
Armer.m.	.05	.06	.06	.06	.06
Lol.per.	.08	.09	.05	.05	.07
Trigl.mar.	.16	.07	.08	.04	.09
Plant.mar.	.08	.07	.09	.09	.08
S/G/L.	.03	.02	.02	.01	.02
Poa prat.	.01	.01	.01	.01	.01
Plant.cor.	.01	.004	.01	.02	.01

Bijlage 5.7: Het relatieveaandeel begrazing van elke soort op de totale begrazing: Bt/Bt totaal per periode.
 n = n-waarde van Ivlev. (zie tekst 5.2.1)

Bijlage 5.10: Lijst van formules en gebruikte afkortingen.

$$E = \frac{r - p}{r + p}$$

E = Elctivity index (Ivlev).

r = de begrazingsfraktie van een bepaald type/soort.

p = het aandeel van het aanbod van hetzelfde type/soort.

Er is sprake van een negatieve selectie, als E ligt tussen -1 en 0.

Er is sprake van een positieve selectie, als E ligt tussen 0 en 1.

Deze formule wordt gebruikt als er geen verschil in aanbod bestaat.

Indien het relatieve aanbod van de verschillende voedselcomponenten verschilt, dan wordt hierop gecorrigeerd m.b.v. de volgende formule:

$$D = \frac{r - p}{r + p - 2rp}$$

D ∝ E.

Afkortingen:

Bf = begrazingsfrequentie.

A = het aanbod van een type/soort.

U = dat deel van A, dat van elk type/soort begraasd is.

Bt = het absolute aantal plantjes, dat begraasd is.



Bijlage 6.1: Een overzicht van de verschillende chemische analyses :

1. Ruwe celstof bepaling: een zure hydrolyse, gevolgd door een alkalische
2. Weende-analyse; scheiding in een verteerbare en een onverteerbare fraktie
3. Fraktioneermethoden volgens:
 - a. Alkalische hydrolyse
 - b. Zure hydrolyse
 - c. Oplossing in neutrale en zure detergentia.
 - d. Enzymatische hydrolyse
4. In vitro-verteerbaarheid:
 - a. 2-staps in vitro bepaling volgens Tilley & Terry: schatting voor de schijnbare verteerbaarheid.
 - b. volgens van Soest: schatting van de werkelijke verteerbaarheid.
5. Met behulp van een gefistuleerde koe (slokdarm/pens)
6. In vivo vertering (met behulp van nylon zakjes)
7. Meting van de "turnover-rate" van het opgenomen voedsel (verteringssnelheid)
8. "Rumen content analyse"; hiervoor moet het dier gedood worden.

De punten 1 t/m 4 naar van der Meer (1979), 5 t/m 8 naar Moene (1973).

Bijlage 6.2: Formules:

Berekeningen van de gehalten en bestanddelen in het plantenmateriaal:

% Berekend op droge stof basis:

$$\begin{aligned} \text{os} &= 100 - \% \text{ as.} \\ \text{CW} &= \frac{\text{gewicht residu}}{\text{ingewogen gew.}} \times 100 \% \\ \text{CI} &= 100 - \% \text{ CW (in os).} \\ O_{\text{CW}} &= \frac{\text{gew.residu na in vitro-vertering}}{\text{ingew. gew.}} \times 100 \%. \\ \text{re} &= 6.25 \times \% \text{ N.} \end{aligned}$$

% Berekend op organische stof basis:

$$\text{bestanddeel (in os)} = \frac{\% \text{ bestanddeel (in ds)}}{\% \text{ os}} \times 100 \%$$

Verteerbaarheid van de celwanden:

$$D_{\text{CW}} = 100 \times \left(1 - \frac{O_{\text{CW}}}{\text{CW}} \right) \quad \text{naar Deinum, B. en Soest, P.J. van (1969).}$$

Verteerbaarheid van het plantenmateriaal:

$$\begin{aligned} D_{\text{om}} &= \% \text{ CI} \times D_{\text{CI}} + \% \text{ CW} \times D_{\text{CW}} \quad (\text{in os}). \\ D_{\text{CI}} &= 0.98 \times \% \text{ CI.} \\ D_{\text{re}} &= 0.96 \times \% \text{ re.} \end{aligned}$$

Afkortingen:

ds	= droge stof
os	= organische stof
Cw	= celwanden
rc	= ruwe celstof
CI	= celinhoud
D	= verteerbaarheid van
Ocw	= onverteerde celwanden
re	= ruw eiwit
N	= stikstof
NDR	= <u>n</u> eu <u>t</u> ral <u>d</u> etergent <u>r</u> eagens
Dom	= verteerbaarheid van de oranische stof.

Bijlage 6.3: Bepaling van celwandgehalte van gewasmonsters:

Werkwijze:

Weeg 1.0000 gram luchtdroge grond/gewas (70° C gedroogd) af in een platbodem kolf van 250 ml.

Voeg hieraan toe 100 ml. NDR-oplossing.

Kook het geheel aan een terugvloeiakoeler gedurende 1 uur.

Voeg een druppeltje silicon-anti-schuimmiddel toe alvorens te koken.

De verwarming moet zo afgesteld zijn, dat de inhoud van de kolf steeds in beweging blijft door koken zonder al te veel schuimen.

Na het koken wordt warm gefiltreerd over een van te voren gewogen filter 604.

Uitwassen met heet water en daarna 2 x met droge aceton.

Laat het filter een nacht drogen bij 105° C.

Om dit zonder verlies van monster het beste te verwezenlijken, is het het meest gemakkelijk een bekerglaasje van 100 ml. te nemen, waarvan het gewicht bekend is.

Tevens, alvorens het filter te gebruiken voor de filtratie, eerst het gewicht van het bekerglaasje + filter bepalen.

Na afkoelen in exsiccator het geheel terugwegen tot konstant gewicht.

Oplossingen:

30 gr. Na laurylsulfaat (Na Dodecyl sulfaat).

18.6 gr. Na_2 -ethyleendiamine tetra-acetaat $2 \text{H}_2\text{O}$ (Na EDTA).

6.81 gr. Na-boraat $10 \text{H}_2\text{O}$ ($\text{Na}_2\text{B}_4\text{O}_7 \cdot 10\text{H}_2\text{O}$).

4.56 gr. $\text{Na}_2\text{HPO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$.

De bestanddelen oplossen in water, mengen, 10 ml. ethyleenglycol toevoegen, aanvullen tot 1 liter PH en zonodig bijstellen met NaOH, resp. H_3PO_4 tot 6.9 - 7.1.

Het gehalte aan ruwe celstof, NDR, is:

$$\frac{(\text{gew. bekerglas} + \text{filter en residu}) - (\text{leeggew. bekergl.} + \text{filter})}{\text{ingewogen gewicht}} \times 100\%$$

Bijlage 6.4: In vitro verteerbaarheid-bepaling:

<u>Materiaal:</u>	<u>20 bep./1 l.</u>	<u>250 bep./15 l.</u>
Trypticase	2 gr.	30 gr.
Bufferoplossing	200 ml.	3000 ml.
Macro mineralenopl.	200 ml.	3000 ml.
Micro mineralenopl.	0.1 ml.	1.5 ml.
Demi-water (50° C).	400 ml.	6000 ml.
Pensvloeistof	200 ml.	3000 ml.
In vitro flesjes met stop (1 per bepaling)		
Waterschutbak met thermostaat op 39° C.		
CO ₂ -fles met toevoerslangen en verdeler		
Automatische pipet 50 ml. (vlgs. Deinum).		
Emmer met kaasdoek.		
Waterbad voor pensvloeistof-buffermengsel.		
Diversen voor NDR-bepaling.		
Eventueel koelcel/kast		beter! houdbaarheid van buffer niet zeker.
Flessenkrabber.		

Voorbereiding:

- I a. Weeg 0.5 gr. monster af per flesje = V-NG en dek af (noteer nr. van flesje)
- II a. Voeg de Trypicase, het warme water, de bufferoplossing (eventueel de bufferstoffen en het water daarvan, zonder eerst een opl. te maken!) aan het pensvloeistofvat toe (voor 250 bep.) en breng het met waterbad op temperatuur onder doorleiden van CO₂ (39° C.).
 - b. Voeg voldoende warm water aan het schutbad toe en breng het op temperatuur (39° C.).
- III a. Haal ca. 3 l. pensvloeistof bij de koe.
 - b. Zeef dit door kaasdoek.
 - c. Voeg van gezeefde vloeistof 2.5 l. toe aan pensvat (bij 250 bep.).
Laat dit zeker een kwartier goed mengen (roeren) onder CO₂ door leiding en temperatuur controle.

Uitvoering:

- a. Breng de doseerinstallatie op temperatuur door enkele malen (3 á 5) een portie pensvloeistof-buffermengsel door de slangen en buizen te laten lopen.
- b. Voeg dan zo snel mogelijk 50 ml. (autom.pipet) pensvloeistof-buffermengsel toe aan alle flesjes (onder toevoeging van CO₂ via pipet en plaats direct in waterbad na afsluiten met dop.
- c. Zet waterschutbad, als alles klaar is, in beweging.
- d. Schut gedurende 48 uur. Regelmatig (d.w.z. elke 2 uur de eerste dag, daarna evtl. minder) flessen één voor één even omkeren en daarna rechtstandig dop even losdraaien om CO₂ te laten ontsnappen.

vervolg bijlage 6.4:

e. Na 48 uur eventueel opslaan (1 ml. toluene toevoegen) en in koelcel plaatsen.

f. Al of niet na opslaan: NDR-behandeling toepassen (zij bijlage 6.6):

kroezen van tevoren inwegen !

Na goed schudden het flesje uitgieten in een bekeerglas en schoonspoelen met
(± 50 ml.) NDR-oplossing; eventueel flessenkrabber gebruiken !

Bijlage 6.5: Oplossingen voor in vitro verteringen:

Bufferopl.: (25 l.) direkt in vat
pensvloei-stof.
25 l. demi-water
100 g. $\text{NH}_4 \cdot \text{HCO}_3$ (ammonium bicarbonaat).
875 g. NaHCO_3 (natrium bicarbonaat).

Marcomin. : (25 l.). alles in water
oplossen.
opl. 25 l. demi-water.
142.5 g. $\text{Na}_2 \cdot \text{HPO}_4$ watervrij.
155 g. $\text{KH}_2 \cdot \text{PO}_4$ watervrij.
15 g. $\text{Mg} \cdot \text{SO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$.

Micromin. (100 ml.) doe alles in een
maatcilinder en
vul aan tot 100 ml.
(controleer nadat
alles is opgelost).
opl. 13.2 g. $\text{CaCl}_2 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$
10.0 g. $\text{MnCl}_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$
1.0 g. $\text{CoCl}_2 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$.
8.0 g. $\text{FeCl}_3 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$
± 100 ml. demi-water.

Bijlage 6.6: NDR-oplossing (25 l.; met/zonder EDTA).

Materiaal:

Demi-water	25 liter
Dodecyl Natrium Sulfaat	750 gram.
Na ₂ -EDTA (Ethyleen Diamine tetraanzuur)	465.25 g'
Borax = Natrium boraat deca hydraat (Na ₂ B ₄ O ₇ ·10H ₂ O).	170.25 g'
Natrium monowaterstof fosfaat (Na ₂ HPO ₄)	114.0 g''
2-ethoxy ethanol	250 ml.

3 600 ml. bekgelazen	'= incl. 100 g NaOH
2 roerstaven	''= 126.84 g Na ₂ HPO ₄ ·2H ₂ O
2 kookplaatjes	
balans	
25 litervat	
PH-meter of PH-papier (PH 7 ± 0.1).	

Uitvoering:

- Doe de Na₂B₄O₇·10H₂O en eventueel de Na₂-EDTA in een bekglas en voeg 500 ml. demi-water toe; verwarm tot alles is opgelost.
- Maak een oplossing in een 600 ml. bekglas van 2 ethoxy ethanol en Dodecylnatriumsulfaat en doe dit in het 25 litervat.
- Voeg opl. a. bij b. in het vat.
- Doe de Na₂HPO₄ in een bekglas van 600 ml. en voeg 500 ml. demi-water toe; verwarm tot alles is opgelost.
- Voeg d. toe aan het vat.
- Voeg nog 24 l. demi-water toe aan het vat en roer goed.
- Kontroleer de PH (moet tussen 6.9 en 7.1 liggen).
Korrigeren met 0.1 N H₂SO₄ of 0.1 N NaOH.

Opmerking: Deze methode is een combinatie van die, toegepast op Landbouwplantenteelt (Deinum B./Zandman) en die, volgens Veevoeding (Boer H./Post T.).

Bijlage 6.7: N totaal bepaling inclusief NO₃ - N, volgens Deys:

Weeg 0.2 gram stoofdroog gemalen plantenmateriaal af in een destructiekolf van 250 ml. (Met slijpstuk). Toevoegen 0.2 gr. salicylzuur en 8 ml. gec. H₂SO₄.
Direkt goed schudden. Een half uur laten staan en steeds goed schudden.
Voeg 1.4 gram Na₂S₂O₃·5H₂O toe en laat 5 min. zacht koken (stand 5).
Daarna 1.2 gr. seleenkatalysator toevoegen en destrueren tot inhoud van de kolf helder groen is geworden. Dan nog 20 min. laten destrueren. Afkoelen, aquadest toevoegen (tot 1/3 kolf), kooksteentjes en 32 ml. 33% NaOH.
Afdestilleren tot inhoud van de kolf gaat stoten.
10 ml. boorzuur voorleggen en titreren met 0.05 n H₂SO₄.

Oplossingen:

NaOH 33% = 100 gr. NaOH in 300 ml. aquadest.
Boorzuur indicator: 25 gr. HBO₃; 10 mg. methylrood en 15 mg. broom kresolgroen in 2 liter aquadest gedurende 1/2 uur koken.

Berekening:

$$E = \frac{(\text{ml} - \text{blanco}) \times 0.05 \times 1000}{\text{grammen}} \quad (\text{in mg equiv./kg}).$$

$$E_{\text{totaal}} = E \times 6.25 \times 14 \quad (\text{in mg/kg}).$$

periode →	19-06				17-07				23-08				27-09			
a. ↓ typen	%CW	%Ocw	Dcw	re	%CW	%Ocw	Dcw	re	%CW	%Ocw	Dcw	re	%CW	%Ocw	Dcw	re
Armeria	64	34	47	9	70	37	47	7	66	36	46	8	73	37	49	9
Ammophila	67	30	56	9	71	33	54	9	70	31	56	9	65	29	55	13
Junc. ger.	59	11	79	15	62	21	66	15	57	19	67	14	67	27	60	14
Festuca	59	19	68	11	58	14	75	11	59	18	70	12	58	18	69	12
Ruccinellia	42	11	75	21	47	14	70	20	47	15	69	18	47	15	68	16
Junc. mar.	67	33	51	9	78	52	33	10	66	30	55	10	71	39	45	9
Lolium	60	13	79	21	57	15	75	24	56	13	78	21	54	12	77	21
b. soorten																
Armeria	62	47	24	9	56	39	30	10	49	29	41	13	44	27	38	18
Ammophila	80	40	50	11	79	41	49	8	78	43	45	9	76	46	39	7
Junc. ger.	58	12	80	15	64	15	77	15	65	18	72	15	62	21	67	14
Fest. NBK	64	18	72	9	56	13	78	11	56	12	79	13	57	12	78	14
Fest. OBK	56	9	84	22	60	13	79	21	57	13	77	20	56	12	78	9
Ruccinellia	51	10	80	18	55	12	78	20	58	16	73	20	49	16	67	18
Junc. mar.	76	40	48	12	81	53	35	10	79	40	49	9	78	56	28	9
Triglochin	30	9	69	23	36	8	77	28	37	11	72	26	33	11	66	27
Elytrigia	70	18	75	12	76	32	68	8	73	31	58	9	74	38	49	6
Artemisia	41	20	52	20	36	12	67	18	46	24	48	17	47	26	44	14
Plant. mar.	-	-	-	-	36	21	40	13	39	21	46	13	36	26	29	13
Agrost. st.	-	-	-	-	62	13	79	16	60	15	76	17	64	16	75	18

Bijlage 6.8: chemische samenstelling van de verschillende typen en soorten (resp. a en b) op droge stof basis over 4 perioden.
 CW = celwanden. Ocw = onverteerde celwanden. Dcw = verteerbaarheid van cw.
 re = ruw eiwit

periode →	19-06						17-07						23-08						27-09					
a. ↓ typen	%CW	%CI	Dcw	Dom	os	re	%CW	%CI	Dcw	Dom	os	re	%CW	%CI	Dcw	Dom	os	re	%CW	%CI	Dcw	Dom	os	re
Armeria	68	32	51	66	93	10	74	26	50	63	95	8	88	12	61	66	75	10	77	23	52	62	94	9
Ammophila	71	30	59	71	95	10	75	25	57	68	95	9	74	26	59	69	95	9	72	28	60	71	90	14
Junc. ger.	59	41	88	92	90	17	70	30	74	81	90	17	75	25	89	91	76	18	74	26	66	74	91	16
Festuca	64	36	75	83	92	12	63	37	82	88	92	12	65	35	76	84	91	13	63	37	75	84	92	13
Ruccinellia	48	52	87	93	86	25	54	46	81	89	87	23	58	42	85	91	81	22	52	48	76	89	90	18
Junc. mar.	72	28	55	67	93	10	81	19	35	47	95	10	73	27	61	71	91	12	76	24	48	60	94	10
Lolium	66	34	87	91	91	23	63	37	82	88	91	26	61	39	85	90	92	23	60	40	85	90	91	23
b. soorten																								
Armeria	66	34	25	50	93	10	61	39	33	59	93	10	53	47	44	70	93	14	48	52	41	71	92	19
Ammophila	84	16	52	44	96	11	82	18	51	59	96	8	81	19	47	57	96	9	79	21	40	53	96	8
Junc. ger.	63	37	87	92	92	16	69	31	84	88	92	17	71	29	79	85	91	16	67	33	72	81	93	15
Fest. NBK	69	31	79	85	92	10	62	38	85	90	92	12	61	39	86	91	92	14	62	38	86	91	92	16
Fest. OBK	61	39	91	94	92	24	66	34	86	90	92	23	61	39	82	88	93	22	61	39	85	91	92	9
Ruccinellia	57	43	88	92	91	19	60	40	85	90	92	22	65	35	82	88	89	23	55	45	75	85	90	20
Junc. mar.	80	20	50	60	95	13	85	15	36	45	95	11	83	17	51	59	95	9	81	19	30	43	96	10
Triglochin	36	64	85	93	82	28	44	56	94	96	82	34	47	53	90	94	80	33	41	59	81	91	82	33
Elytrigia	76	24	81	85	92	13	83	17	64	70	92	9	80	20	64	71	91	9	81	19	53	61	91	6
Artemisia	50	50	64	81	83	25	42	58	78	90	86	21	52	48	54	75	89	19	53	47	50	73	88	15
Plant. mar.	-	-	-	-	-	-	48	52	54	77	74	18	41	59	49	77	93	14	48	52	38	69	75	17
Agrost. st.	-	-	-	-	-	-	69	31	88	89	90	18	67	33	85	89	88	19	71	29	83	87	90	20

Bijlage 6.9: chemische samenstelling van de verschillende typen en soorten op organische stof basis (resp. a en b)
 CI = celinhoud. Dom = verteerbaarheid van "organic matter". os = organische stof.
 (zie 4.11 voor de overige afkortingen).

a. typen		%CW	Dcw	sd	re	sd	Dom	sd
Arm. mar.		77	53	4.9	9	1.1	66	2.1
Amm. ar.		73	59	1.5	10	2.3	70	1.5
Junc. ger.		70	79	11	17	1.2	80	8.3
Fest. NBK		64	77	3.5	13	.6	85	2.3
Pucc. mar.		53	82	4.7	22	2.9	90	4.0
Junc. mar.		76	50	11	10	.8	61	15.0
Lol. per.		63	85	2.1	24	1.7	90	1.2
gemid- deld	NBK		66.7		13.5		75.3	
	OBK		85.0		24.0		90.0	
	NBK + OBK	68	69	14.8	15	5.9	77	12.0
b. soorten								
Arm. mar.		57	36	8.3	14	4.3	62	9.9
Amm. ar.		82	48	5.3	9	1.5	53	6.8
Junc. ger.		69	80	6.6	16	.7	86	4.3
Fest. NBK		64	84	3.3	13	2.4	89	2.8
Fest. OBK		62	86	3.7	20	6.8	91	2.3
Pucc. mar.		59	82	5.7	21	1.7	89	3.0
Junc. mar.		82	42	9.2	11	1.6	52	9.0
Trigl. mar.		42	86	5.8	32	2.6	94	2.2
Elytr. spp.		80	66	11.7	10	2.9	72	9.8
Art. mar.		49	61	12.6	20	3.9	80	7.5
Plant. mar.		46	47	8.2	16	2.3	75	4.7
Agrost. st.		69	86	2.6	19	1.2	89	1.9
gemiddeld		63	67	19.6	17	6.4	78	14.9

Bijlage 6.10: De gemiddelde waarden voor de onderzochte typen en soorten (in os).
 cw = celwanden; Dcw = de verteerbaarheid van de cw; re = ruw eiwit; Dom = verteerbaarheid van de "organic matter"; sd = standaard afwijking.

Bijlage 6.11: De invloed van diverse factoren op de chemische samenstelling en de voederwaarde van gras (naar Deinum, 1968).

	lichtin- tensiteit	N- bemesting	tempe- ratuur	stengel- vorming
ds prod.	+	+	+	+
% ds	+	-	+/-	+/-
% NO ₃	-	+	+/-	+/-
% re ³	-	+	-	-
% as	-	+	-	-
% wok	+	-	-	+/-
% rc	-	+/-	+	+
% cw	-	+/-	+	+
ZW	+	+/-	-	-
% vre	-	+	-	-

+ = positieve invloed

- = negatieve invloed

+/- = soms negatief, soms positief, maar meestal verwaarloosbaar klein.

wok = suikergehalte; rc = ruwe celstof; ZW = zetmeel; vre = verteerbaar ruw eiwit; zie voor de overige afkortingen bijlage 6.2.

Bijlage 7.1: korrelatiecoëfficiënten voor de relatie "actual use factor" - 'kwaliteit' van de typen (a_m = "actual use factor" per maand; a = "actual use factor" over het graasseizoen; r.e. = % ruw eiwit; Dom = % verteerbare organische stof). (kritieke waarde r ($n = 7; \alpha = 0,05$) = 0,811).

	juni	juli	augustus	september	seizoen
a_m - r.e.	0,0317	0,3250	0,3806	0,0805	/
a_m - Dom	0,1867	0,0932	0,3280	0,1199	/
a - r.e.	/	/	/	/	0,1952
a - Dom	/	/	/	/	0,0164

Bijlage 7.2: korrelatiecoëfficiënten voor de relatie 'begrazingsfrequentie - kwaliteit' van de typen en van de soorten (r.e. en Dom als boven (7.1) ; B_f = begrazingsfrequentie per periode; $\overline{B_f}$ = begrazingsfrequentie over het graasseizoen).

typen (n = 6)	periode				seizoen
	1	2	3	4	
B_f - r.e.	0,503	0,792	0,207	0,234	/
B_f - Dom	0,700	0,648	0,257	0,013	/
$\overline{B_f}$ - r.e.	/	/	/	/	0,398
$\overline{B_f}$ - Dom	/	/	/	/	0,426

soorten (n = 10)

B_f - r.e.	0,775*	0,722	0,661	0,643	/
B_f - Dom	0,548*	0,595	0,519	0,494	/
$\overline{B_f}$ - r.e.	/	/	/	/	0,627
$\overline{B_f}$ - Dom	/	/	/	/	0,589

* n = 8

kritieke waarde r ($n = 6; \alpha = 0,05$) = 0,811

r ($n = 8; \alpha = 0,05$) = 0,707

r ($n = 10; \alpha = 0,05$) = 0,632

Bijlage 7.3: Spearman's rangkorrelatie-toets voor de relatie "actual use factor" - 'kwaliteit'; a_m = "actual use factor" per maand; a = "actual use factor" over het graasseizoen; kw = kwaliteit = % ruw eiwit + % verteerbare organische stof; kritieke waarde r_s ($n = 7$; $\alpha = 0,05$) = 0,786.

vegetatie type	juni		juli		augustus		september		seizoen	
	a_m	kw	a_m	kw	a_m	kw	a_m	kw	a_m	kw
Lolium	3	2	5	1	3	1	4	1	4	1
J. gerardii	1	3	4	3	5	3	7	3	5	3
Armeria	4	6	6	7	7	6	3	7	6	7
Festuca	5	4	7	4	4	4	6	5	7	4
J. maritimus	7	5	2	5	6	5	5	6	3	6
Ammophila	2	7	3	6	2	7	1	4	1	5
Puccinellia	6	1	1	2	1	2	2	2	2	2
S	64		46		36		52		48	
r_s	-0,143		0,179		0,357		0,071		0,143	

Bijlage 7.4: Spearman's rangkorrelatie-toets voor de relatie 'begrazingsfrequentie (B_f (periode); $\overline{B_f}$ (seizoen)) - kwaliteit'. kritieke waarde r_s ($n = 6$; $\alpha = 0,05$) = 0,886.

vegetatie type	1		2		3		4		seizoen	
	B_f	kw	B_f	kw	B_f	kw	B_f	kw	$\overline{B_f}$	kw
Lolium	1	3	2	1	6	3	5	1	5	1
J. gerardii	2	2	3	4	4	1	4	3,5	4	3
Armeria	6	5,5	6	6	5	6	6	5	6	6
Festuca	3	4	4	3	3	4	2	3,5	2	4
J. maritimus	4	5,5	5	5	2	5	3	6	3	5
Puccinellia	5	1	1	2	1	1	1	2	1	2
S	23,5		4		29		29,5		26	
r_s	0,34		0,89		0,17		0,16		0,26	

Bijlage 7.5: Spearman's rangkorrelatie-toets voor de relatie

'begrazingsfrequentie' - 'kwaliteit' van de soorten.

B_f = begrazingsfrequentie per periode; $\overline{B_f}$ = idem over het graasseizoen; kw = kwaliteit = % ruw eiwit + % verteerbare organische stof.

kritieke waarde r_s (n = 8; $\alpha = 0,05$) = 0,738

r_s (n = 10; $\alpha = 0,05$) = 0,648

soort	1		2		3		4		seizoen	
	B_f	kw	B_f	kw	B_f	kw	B_f	kw	$\overline{B_f}$	kw
Triglochin mar.	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1
Festuca r. OBK	2	1	4	2	9	3,5	6	5	4	2
Agrostis stol.	-	-	9	4	5	2,5	8	3	6	3
Puccinellia mar.	7	3	2	3	4	2,5	2	4	3	4
Festuca r. NBK	6	6	8	5	7	3,5	4	2	8	5
Juncus gerardii	4	4	7	6	7	6	9	6	9	6
Plantago mar.	-	-	3	7	2	7	7	8	2	7
Elytrigia spec.	3	5	5	8	3	8	3	9	5	8
Armeria mar.	5	8	6	9,5	6	10	5	7	7	9
Juncus mar.	8	7	10	9,5	10	9	10	10	10	10
S	32		78,5		119		84		70	
r_s	0,62		0,07		-0,42		0,00		0,17	

BEMELD

Type	oppervlakte, ha		oppervlakte, Z		Z onveranderd		Z plaatstronw		oppervlakte toename, ha		1976-1981, ten koste van type		oppervlakte afname, ha		1976-1981, ten bate van type		
	1971	1976	1971	1976	1971	1976	1971	1976	1971-1976	1976-1981	1971-1976	1976-1981	1971-1976	1976-1981	1971-1976	1976-1981	
Puccinellia	1,60	1,65	1,46	6,5	6,8	5,6	76	48	59	.51	54Z Art, 27Z Fes	.55	61Z Art, 26Z Fes	.38	68Z Fes	.86	87Z J-g
Juncus gerardii	.89	1,03	2,70	3,6	4,2	11,1	76	82	82	.3	69Z Fes, 8Z Ely	1,86	43Z Fes, 40Z Puc, 16Z Art	.21	58Z Fes	.19	76Z Fes
Juncus maritimus	4,38	5,14	5,86	17,8	21,1	24,1	79	90	90	1,50	42Z Ely, 20Z pol	1,25	78Z Ely, 16Z Art	.93	42Z Ely, 18Z Art	.52	88Z Ely
Elytrogia	1,04	2,12	1,04	12,4	8,7	4,3	25	21	47	1,18	50Z pol, 23Z J-m, 11Z Fes	.55	83Z J-m,	2,27	45Z Art, 30Z J-m, 17Z Fes	1,63	60Z J-m, 35Z Fes
Artemisia	1,03	2,01	1,17	18,4	22,8	23,0	57	46	79	.31	55Z J-m, 20Z Fes, 11Z pol	.25	80Z Fes, 18Z Puc	1,29	67Z Fes, 21Z Puc	1,09	29Z Puc, 27Z J-g, 23Z Fes
Festuca	4,71	5,55	5,59	-	16,0	16,0	69	71	71	2,63	33Z Art, 16Z pol, 15Z Ely	1,57	37Z Ely, 30Z Art, 16Z Art	1,40	31Z Art, 15Z J-g	1,53	53Z J-g, 18Z Art, .62
Armeria	5,28	1,19	2,96	21,5	11,1	12,1	-	82	82	3,40	50Z Ann, 29Z Ely, 12Z Fes	.66	48Z Ann, 42Z Fes	-	-	.62	76Z Fes, 16Z Ann
Amnophila	.18	.75	.24	6,7	-	-	55	88	96	.30	55Z Ely, 27Z Fes	.13	78Z Art, 14Z Fes	2,36	75Z Art, 15Z Fes	.39	83Z Art
rest	1,65	-	-	-	-	-	61	71	80	-	-	-	-	-	-	-	-
pollen	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
total	24,55	24,34	24,34	61	71	74	74	80	80	1,65	42Z Ely, 26Z Fes, 18Z J-m	1,65	42Z Ely, 26Z Fes, 18Z J-m	1,65	42Z Ely, 26Z Fes, 18Z J-m	1,65	42Z Ely, 26Z Fes, 18Z J-m

ONBEMELD

Type	oppervlakte, ha		oppervlakte, Z		Z onveranderd		Z plaatstronw		oppervlakte toename, ha		1976-1981, ten koste van type		oppervlakte afname, ha		1976-1981, ten bate van type		
	1971	1976	1981	1971	1976	1981	1971-1976	1976-1981	1971-1976	1976-1981	1971-1976	1976-1981	1971-1976	1976-1981	1971-1976	1976-1981	
Puccinellia	.47	.65	.68	5,1	6,7	7,0	65	82	82	.36	52Z wad, 26Z sle, 30Z Art	.18	45Z Art, 23Z wad, 20Z sle	.17	59Z Art, 29Z sle	.15	25Z sle, 25Z Fes, 29Z Art
Juncus gerardii	.16	.14	.13	1,7	1,4	1,1	72	90	100	.04	43Z Art	.00	-	.06	58Z Fes, 38Z Ely	.41	93Z Ely
Juncus maritimus	2,24	1,44	2,07	15,2	14,8	21,4	44	71	71	.43	56Z Ely, 18Z Fes	1,05	75Z Ely, 28Z Art	1,25	57Z Ely, 31Z Art	1,13	69Z J-m, 23Z Fes
Elytrogia	1,90	1,25	3,92	20,5	13,5	40,5	66	65	65	1,89	37Z J-m, 18Z Art, 15Z Fes	1,81	58Z Art, 21Z J-m	.64	38Z J-m, 26Z Art	1,64	64Z Ely, 15Z Fes
Artemisia	2,69	2,68	1,14	20,9	27,6	11,8	81	39	91	.78	49Z J-m, 26Z Ely	.10	45Z Fes, 43Z Puc	.49	70Z Ely, 15Z Puc	.21	56Z Ely, 21Z Art
Festuca	.95	.79	1,17	10,1	8,1	12,1	50	0	71	.25	28Z Ann	.60	43Z Ely, 40Z Art	.47	60Z Ely, 16Z J-m	.06	87Z Fes
Armeria	-	.08	.00	-	.6	.0	-	0	0	.06	86Z Ely	.00	-	-	-	.32	67Z Ely, 22Z Fes
Amnophila	.67	.49	.29	7,2	5,1	1,0	53	52	93	.11	62Z Ely, 24Z Fes	.02	88Z Ely	.37	76Z Ely	.25	93Z Ely
rest	.00	.22	.30	.0	.2	1,1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
pollen	.37	-	-	4,0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
total	9,25	9,70	9,69	62	56	74	72	74	74	1,11	62Z Ely, 24Z Fes	1,11	62Z Ely, 24Z Fes	1,11	62Z Ely, 24Z Fes	1,11	62Z Ely, 24Z Fes

Puc = Puccinellia
 J-g = Juncus gerardii
 J-m = Juncus maritimus
 Ely = Elytrogia
 Art = Artemisia
 Fes = Festuca
 Ann = Armeria
 Ann = Amnophila
 sle = slenk
 wad = het wad
 pol = het pollengebiet uit 1971

Tabel 1.