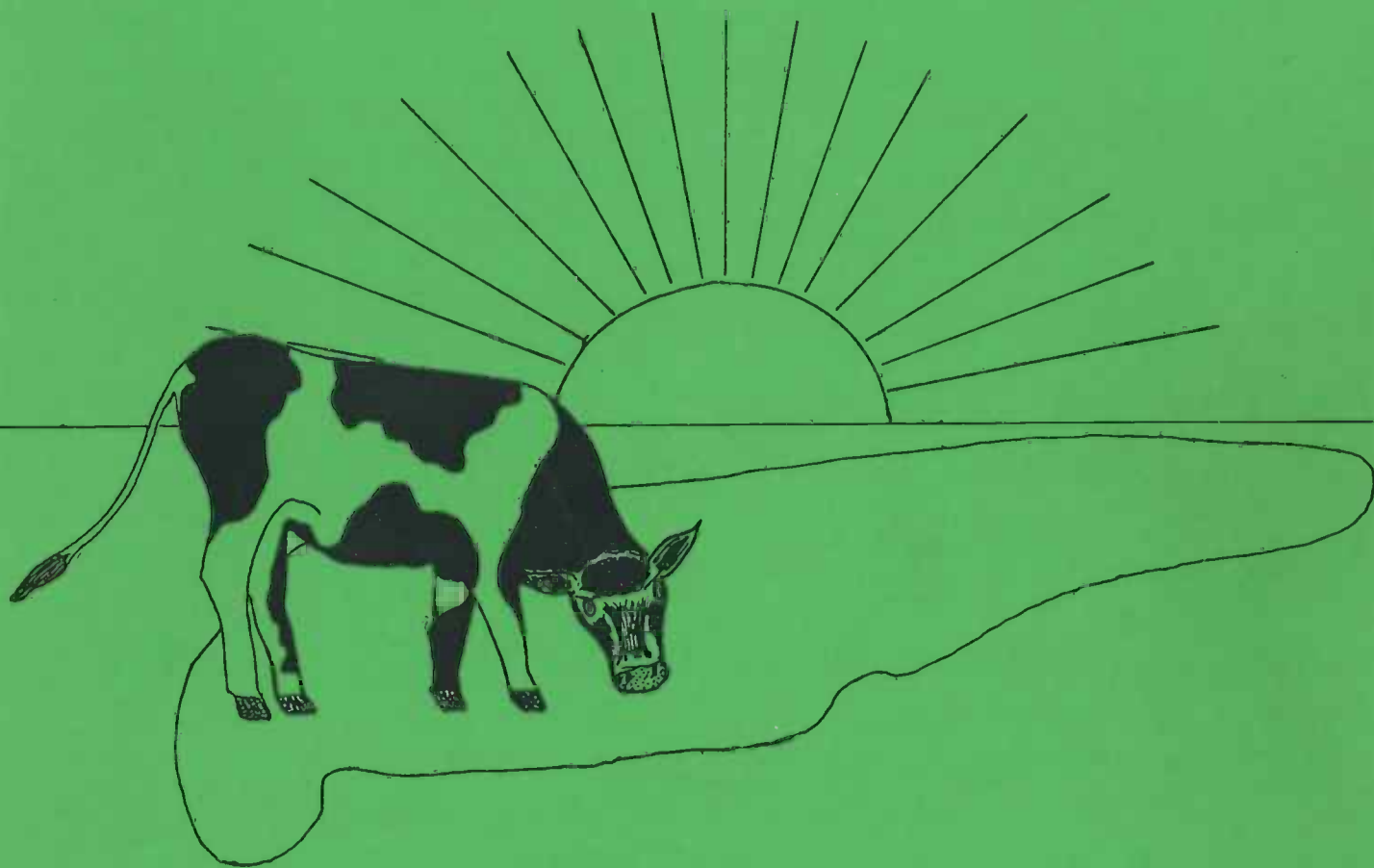


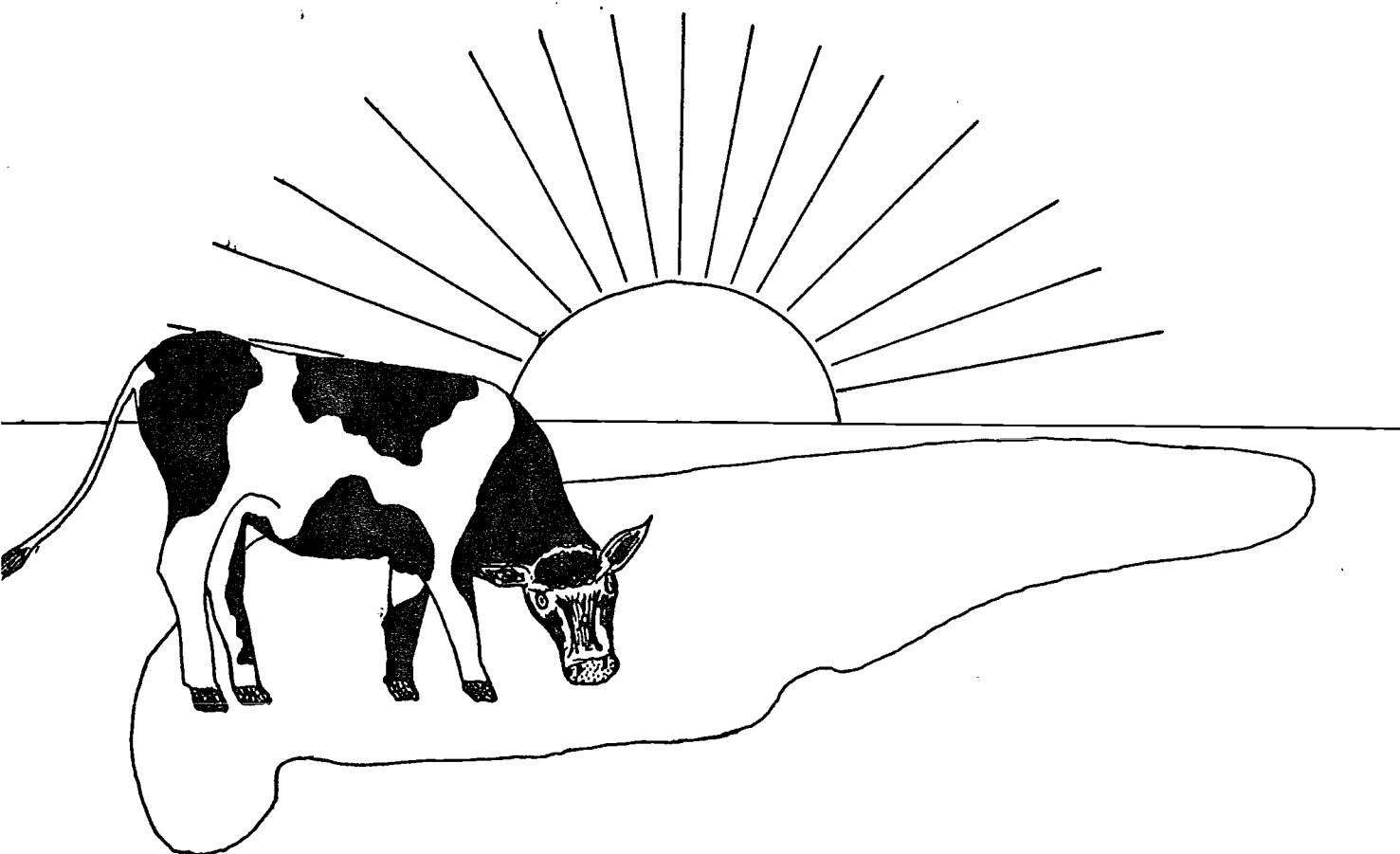
MOGELIJKE OORZAKEN VAN
DE UITBREIDING VAN LAGE KWELDERSOORTEN
ONDER BEWEIDING MET JONGVEE



Peter Russchen. 1983.

D 249

MOGELIJKE OORZAKEN VAN
DE UITBREIDING VAN LAGE KWELDERSOORTEN
ONDER BEWEIDING MET JONGVEE



Peter Russchen. 1983.

MOGELIJKE OORZAKEN VAN
DE UITBREIDING VAN LAGE KWELDERSOORTEN
ONDER BEWEIDING

P.Russchen
sept.1982-maart 1983

Doctoraalonderwerp voor het Laboratorium voor Plantenoecologie
van de Rijksuniversiteit van Groningen.

Met dank aan:

J.Franke,W.van Hal,S.Nijdam,	Lab.voor Plantenoecologie,
J.Hogendorf,J.de Wiljes,	Haren (Gn)
K.Beukema,Nellie,Menno,	Begeleiding:
en Ties.	drs.J.P.Bakker.

Doctoraalverslagen van de vakgroep Plantenoecologie zijn interne
rapporten,dus geen officiële publicaties.

De inhoud varieert van een eenvoudige bespreking van onderzoeks-
resultaten tot een concluderende discussie van gegevens in wijder
verband.

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

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

INHOUDSOPGAVE

	blz.
1. Inleiding	2
vraagstelling	3
2. Materiaal en Methode	6
3. Resultaten	
3.1. Poriënvolume	11
3.2. Humus	11
3.3. Zout	12
3.4. Kieming en temperatuur	16
3.5. Kieming en zout bij constante milieuomstandigheden	
3.5.1. Percentages	20
3.5.2. Kiemsnelheid	20
3.6. Groei en zout	20
3.7. Zaaiproef	23
4. Discussie	26
5. Samenvatting	31
6. Literatuur	32
7. Bijlage	36

1. INLEIDING

Op de Oosterkwelder van Schiermonnikoog is in 1971 in het gebied tussen de eerste en de tweede slenk opnieuw seizoensbeweiding met jongvee ingevoerd nadat dit in 1958 gestaakt was. 8 Ha. bleef buiten beweiding. (Norder & Ruyter 1977).

Dit gebeurde in het kader van een landelijk begrazingsproject uitgevoerd door het Rijksinstituut voor Natuurbeheer.

Beweiden wordt vaak gezien als de beste benadering van het ideale beheer. Dit omdat t.g.v. beweiding makkelijker beïnvloedingsgradiënten kunnen ontstaan dan bij b.v. branden of maaien. Soms ook is het de enige betaalbare manier om een gebied te beheren (Oosterveld 1975). Beweiden bestaat naast het eten van de vegetatie uit het betreden (=verdichten) van de bodem, en vertrappen van de vegetatie. Bovendien vindt er bemesting met faeces plaats. Ten gevolge van deze verschillende aspecten zullen zich in een beweide vegetatie veranderingen gaan voordoen.

Om het effect van beweiding na te gaan zijn op Schiermonnikoog sinds 1971 in zowel beweide als onbeweide gebieden jaarlijks PQ's opgenomen, en is in 1971, 1976, en 1981 de vegetatie gekarteerd.

Uit dit onderzoek bleek dat soorten die normaal laag op de kwelder staan[‡] (d.w.z. lager dan 1.30 m. + N.A.P.) onder invloed van beweiding hoger t.o.v. N.A.P. voorkomen, en dat ze hogere bedekkingspercentages scoren in hun oorspronkelijke verspreidingsgebied (Norder & Ruyter 1977, Bakker & Ruyter 1981).

[‡]De term "halofyten" wordt hier niet gebruikt omdat de waargenomen soortenverschuiwing binnen de categorie der euhalofyten valt (Waisel 1972)

Naar Bakker en Ruyter (1981) kan een indeling gemaakt worden in lage-, midden tot hoge kweldersoorten, en duinsoorten. Deze indeling staat in bijlage 1. op blz 36. De in dit verslag genoemde soorten zijn met == aangegeven.

Er zijn verschillende mogelijkheden om deze veranderingen in vegetatie-samenstelling te verklaren:

-Door de meer open vegetatie en een verminderd poriënvolume zou de verdamping in de beweide situatie toe kunnen nemen. Hierdoor zou een verhoogde NaCl Concentratie in de bodem kunnen ontstaan (Schmeisky 1974). Dit zou een concurrentievoordeel voor lage kwelder-soorten in het beweide gebied tot gevolg kunnen hebben (Waisel 1972).

-Het meer open worden van de vegetatie kan op zich ook al een oorzaak zijn voor de uitbreiding van lage kweldersoorten. Kieming en overleving zal makkelijker zijn in een korte vegetatie die hier en opengetrapt is, dan in een dichte (=onbeweide) vegetatie (Hansen 1982).

-Selectieve begrazing van duin-, en hoge kweldersoorten zou een voordeel voor soorten van de lage kwelder kunnen betekenen.

-De nutriëntenhoeveelheid en beschikbaarheid kan door beweiding beïnvloed worden. De strooisellaag zal dunner worden, en plantedelen zullen makkelijker voor afbraak beschikbaar komen in de koeiefaeces dan wanneer ze intact zouden afsterven (Floate 1981).

Daar vooral N en P als beperkende factoren op de kwelder genoemd worden, (Pigott in Rorison 1969, Valiela & Teal 1974, Tyler 1971), zal verandering in de huishouding van vooral deze nutriënten invloed hebben op de vegetatie.

-De verminderde standing crop (inclusief strooisel) zal volgens Grime (1979) direct leiden tot meer soorten in de beweide situatie.

Vraagstelling

De vraagstelling waaraan in dit onderzoek aandacht zal worden besteed zijn:

- o Wordt bij beweidende bodem zouter, en heeft dit een concurrentievoordeel van lage kweldersoorten t.o.v. hoge kweldersoorten tot gevolg?
- o Is het meer open worden van de vegetatie onder beweiding de oorzaak van de uitbreiding van de lage kweldersoorten?

- o Is er selectieve begrazing van hoge kwelder-, en duinsoorten door koeien?
- o Welk effect heeft het beweiden met koeien op de aanwezigheid en beschikbaarheid van N en P op de kwelder, en wat houdt dit in voor de concurrentie tussen hoge-, en lage kweldersoorten?

De factoren zout en structuur zal ik zelf praktisch onderzoeken, de andere twee punten zullen aan de hand van literatuur aan bod komen.

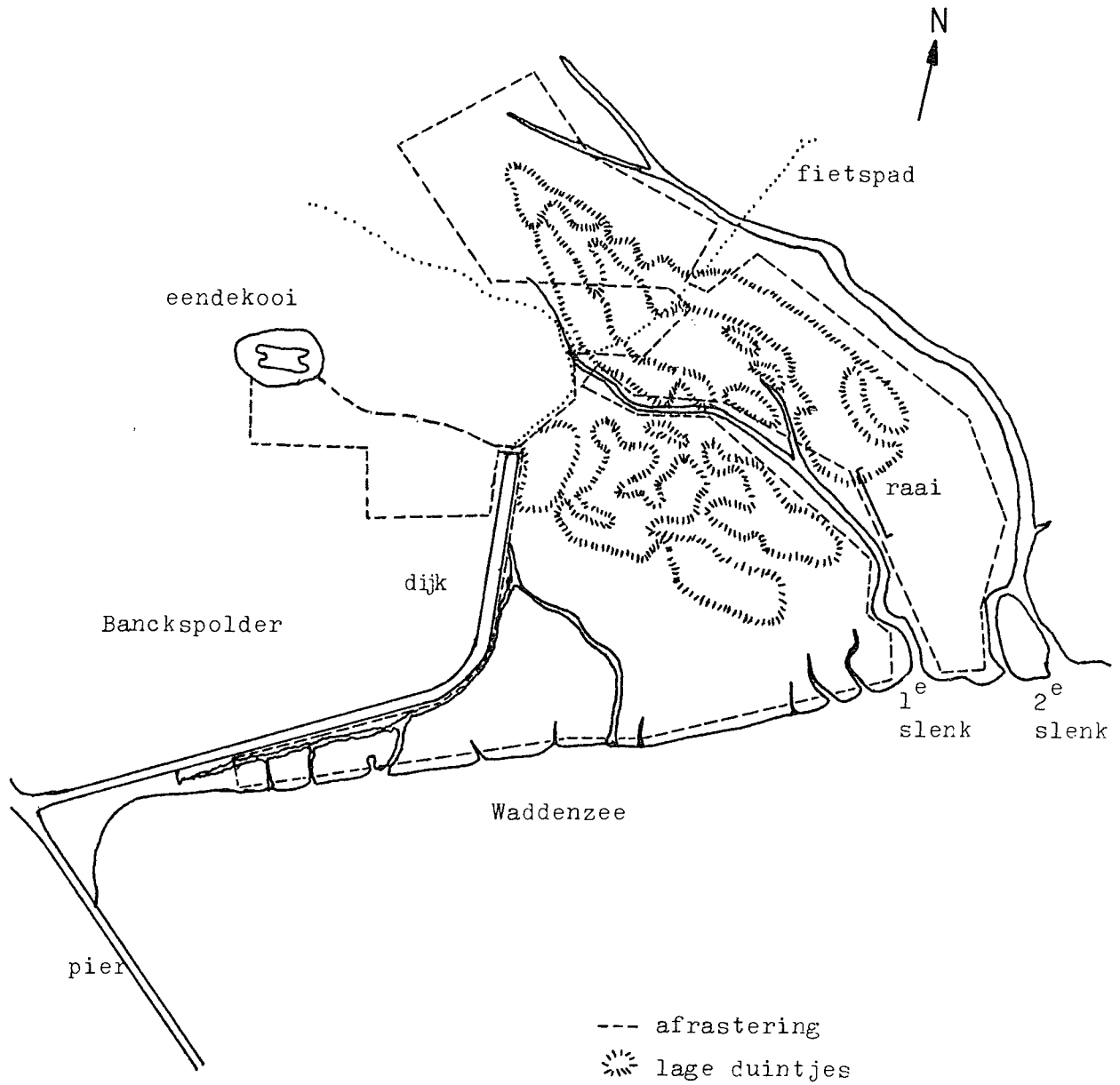


fig.1.1.1. De Oosterkwelder van Schiermonnikoog; de situering van de raai.

2.MATERIAAL EN METHODE.

Het onderzoek zal in eerste instantie een jaar duren, waarvan ik de eerste helft voor mijn rekening zal nemen.

Er is gewerkt op Schiermonnikoog. Op de Oosterkwelder vindt seizoensbegrazing met pinken (van mei tot oktober) plaats (1,5-1,7 .Ha⁻¹). In het gebied tussen de eerste en tweede slenk is een gradient van de duintjes naar de lage kwelder uitgezocht (zie fig.1). Het hoogteverschil op de raai bedraagt \pm 1 m. (fig.2.2.). Op deze raai zijn aan elke kant van het hek vier punten gekozen. Op die punten kan de vegetatie als volgt getypeerd worden:

Punt	Onbeweid	Beweid
1	Ammophila arenaria	Ammophila arenaria
2	Festuca rubra	Armeria maritima Plantago coronopus
3	Elytrigia ssp.	Puccinellia maritima Limonium vulgare
4	Artemisia maritima	Puccinellia maritima Limonium vulgare

Tabel 2.1. De vegetatietypen op de verschillende punten op de raai.

De bodemprofielen op de kwelder zien er globaal uit als in fig.2.1.
duintje: kwelder:

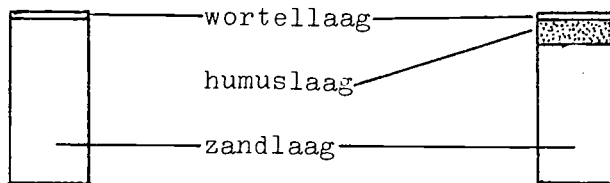


fig.2.1. Globale bodemprofielen van de kwelder en de lage duintjes.
Naar Prins(1974), en eigen waarneming.

Alle veldexperimenten zijn op deze raai uitgevoerd.

Grondwaterstand.

De stand is regelmatig opgenomen in P.V.C. buizen met een doorsnede van 2 cm. en een lengte variërend van 80 tot 160 cm.

De hoogte van deze buizen ten opzichte van N.A.P. is ingemeten, en geeft tevens de hoogte van de acht punten aan.

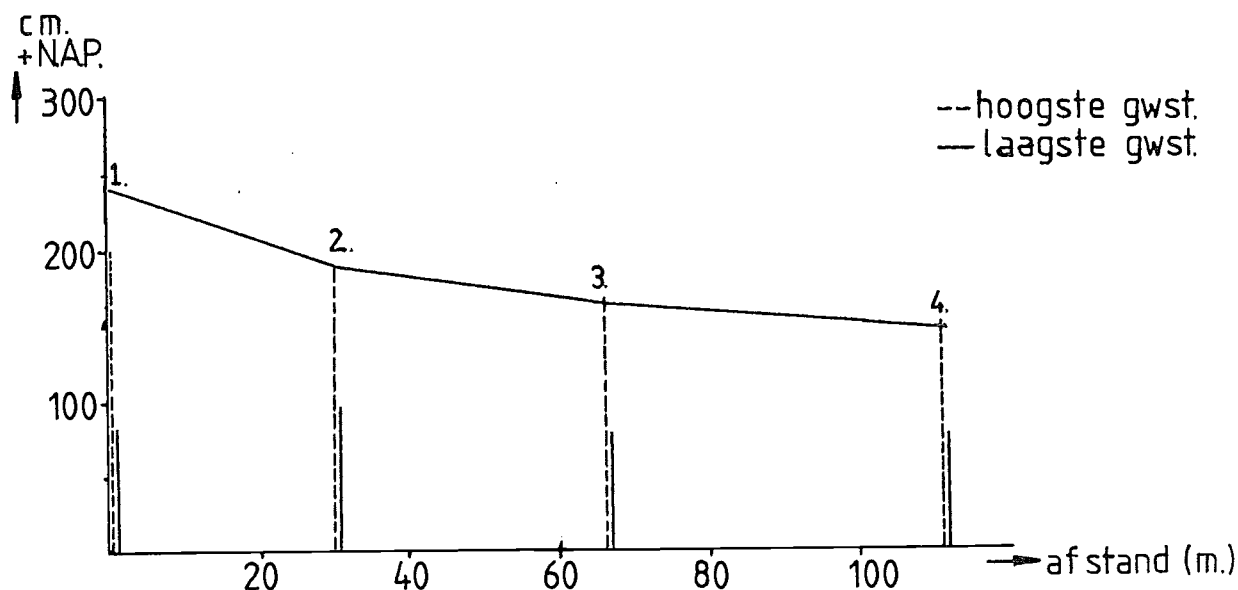


fig.2.2. De punten op de raai, de hoogte t.o.v. N.A.P., en de hoogste en laagste grondwaterstand gemeten in de periode 7-10-'82 tot 16-3-'83.

Humus

Het humusgehalte is bepaald met behulp van de gloeiverliesmethode. Dit in zowel de bovenlaag als de zandlaag.

Poriënvolume

Vlak onder de dichte wortelmat is een roestvrijstalen ring van 100 cc. verticaal in de grond gestoken. De ring met de grond is op het lab verzadigd met demi water, gewogen, en daarna gedroogd (één nacht bij 105 °C). Uit het verschil tussen nat en drooggewicht, en het soortelijk gewicht van de grond dat m.b.v. het humusgehalte bepaald was, is het poriënvolume berekend. Dit is ook gedaan voor het bovenste gedeelte van de zandlaag. Volgens Don et al. (1980) treedt er bij deze manier van bepalen een fout op vanwege de aanwezigheid van wortels in het

monster (90 % water!).Daarom zijn extra monsters genomen die zijn uitgespoeld en gedroogd. De poriënvolumina zoals die gevonden waren zijn verminderd met 10 keer het drooggewicht van de wortels in het monster. Zo zijn de echte volumina berekend. Alle monsters zijn in duplo genomen.

Zout

Op typische punten in het jaar (eind zomer, na een regenperiode, na een overstroming, eind winter, en begin voorjaar) zijn monsters gestoken op de 8 punten. Per punt is een mengmonster van vijf boringen (met een guts van $2\frac{1}{2}$ cm. doorsnede) gemaakt. Er is gemonsterd in de bovenste cm., de onderste 5 cm. van de humuslaag, en in de bovenste 5 cm. van de zandlaag. Het eerste om iets over het milieu van de kiemplanten te zeggen, en het laatste om het effect van het humusgehalte op de NaCl concentratie te bekijken.

Met behulp van een chlor-o-counter is het Cl^- gehalte van de monsters bepaald. Hieruit is via het vochtgehalte van de monsters en het mol. gewicht van NaCl het C-cijfer (g.NaCl per l. bodemvocht) berekend. Ook zijn de B-cijfers berekend (g.NaCl per 100 g. droge grond).

Berekening:

$$\text{Vochtgehalte} = \frac{\text{vocht}}{\text{stoofdroke grond}} \times 100 \% = \text{A-cijfer}$$

$$\frac{\text{g.NaCl}}{100 \text{ g.stoofdroke grond}} = \frac{\text{counts}}{\text{standaard}} \times 0,5844 \times \frac{50}{\text{ml.monster}} \times \frac{100}{\text{g.grond}} \times 0,001$$

(De droge grond was opgelost in 50 ml.demi water; uit deze opl.is een aantal ml.monster genomen.Er is niet precies 100 g.droge grond afgewogen.De chlor-o-counter is geijkt met een standaard opl.van NaCl.

Om het B-cijfer voor deze zaken te corrigeren is de lange berekening nodig.)

$$\text{C-cijfer} = \frac{1000 \text{ B}}{\text{A}} = \frac{\text{g.NaCl}}{\text{l.bodemvocht}}$$

In de resultaten zijn zowel de B-, als de C-cijfers vermeld omdat deze beide cijfers (in combinatie met de grondwaterstand) meer zeggen dan één van beide (Schmeisky 1974).In principe heeft de plant met het C-cijfer te maken,maar in geval van gekristalliseerd zout in erg droge perioden aan het bodemoppervlak worden de C-cijfers te hoog (Beeftink 1965, Dor et al. 1980).Bovendien zijn fluctuaties beter te verklaren als beide cijfers bekend zijn.

In de zomer en in het najaar van 1982 is zaad verzameld van verschillende soorten op de kwelder. Na drogen bij $\pm 25^{\circ}\text{C}$ is het bij 4°C en 70 % r.v. bewaard. De soorten waarmee gewerkt is zijn:

Lage kweldersoorten	Midden tot hoge kweldersoorten	Duinsoorten
Aster tripolium	Atriplex hastata	Bromus mollis
Limonium vulgare	Juncus gerardii	Galium mollugo
Salicornia europaea		Plantago lanceolata
Triglochin maritima		Rumex crispus
Spergularia marina		Rumex acetosella
		Trifolium fragiferum
Cochlearia danica en Plantago maritima. Niet ingedeeld, want ze komen over de hele kwelder voor. Voer indeling zie bijlage 1. op blz. .		

Kieming en temperatuur

Van alle hierbovengenoemde soorten is het effect van temperatuur op de kieming onderzocht. Per temperatuur zijn twee petrischalen, met elk 50 zaden op met demiwater bevochtigd filtreerpapier, ingezet. Bij dit experiment heersten temperaturen van: 10, 20, 30, 15/5, 25/15, en 35/25 $^{\circ}\text{C}$, bij een dag/nacht ritme van 12 u./12 u. De totale kieming na een maand is bepaald. Dit van zowel vers zaad als één maand gestratificeerd zaad (bij 5 $^{\circ}\text{C}$ in het donker op met zeewater bevochtigd filtreerpapier).

Sommige soorten of behandelingen zijn niet door mij gedaan, maar zijn toch in de resultaten opgenomen ter vergelijking. De grafiekjes waarom het gaat zijn gemerkt met een "a".

Kieming en groei bij verschillende NaCl concentraties

Deze proef is m.u.v. Rumex acetosella en Trifolium fragiferum uitgevoerd met alle bovengenoemde soorten. Dit vanwege de zeer lage kiemingspercentages van deze beide soorten.

De soorten kiemden en groeiden in plastic bakken van 30x30x15 cm., gevuld met scherp zand (± 7 kg.). Per bak is een liter voedingsoplossing toegevoegd (50 % Hoagland), waarin NaCl was opgelost (0, 5, 10, 25, en 35 g./l.). De concentraties zijn zoveel mogelijk constant gehouden

door dagelijks water geven.

Het zaad is op het zand gezaaid, en met een dun laagje zand (enkele mm.) bedekt.

De opkomst van de planten is regelmatig geteld, en er is teruggewied tot een dichtheid van 15 planten per bak. De proef duurde twee maanden. Zaad dat na die twee maanden niet gekiemd was is uitgezeefd en geteld.

Uit de gegevens is berekend: -de kiemingspercentages na 2 maand.

-de kiemsnelheid uitgedrukt in de HMGD.*

-het gemiddeld drooggewicht van 10 random geoogste planten (spruit+ wortel).

*H.M.G.D.= Harmonic mean germination day, en is een maat voor de kiemsnelheid. Hoe hoger de HMGD, desto langzamer kiemt een soort.

$$HMGD = \frac{1}{\frac{1}{N} \sum_{t=0}^{\infty} \frac{nt}{t}}$$

N-totaal aantal ingezette zaden.
n-aantal gekiemde zaden op dag t.

Als $t = \infty$ is hier 60 dagen genomen. Berekening overgenomen uit Rozema 1979.

Zaaioproef

Om het effect van de structuur van de vegetatie en NaCl gehalten in het veld te bekijken, is een zaaioproef gedaan met *Bromus mollis* en *Cochlearia danica* (winterannuellen). Dit is gedaan op 12 punten: 4 x onbeweid, 4x beweid, en 4x onbeweid geknipt. De punten liggen op de raai. De toestand onbeweid geknipt dient om het effect van de vegetatieverwijdering zonder de andere beweidingseffecten te bestuderen. Per punt zijn drie plotjes van 10 x 10 cm. ingezaaid met 100 zaden per soort op 4-11-'82. Er is gekeken naar de kiemingspercentages en naar het lot van de kiemplanten (overleving).

De nomenclatuur van de soorten is volgens Heukels en van Ooststroom.

3.RESULTATEN

3.1.Poriënvolume

Vergelijken we het poriënvolume in de be-, en onbeweide situatie, dan is duidelijk dat de bovenlaag verdicht wordt bij beweiding (fig 3.1.). Van de duintjes (5 % p.v.afname) naar de lage kwelder neemt dit effect toe (20 % p.v. afname). In de zandlaag is geen noemenswaardige verdichting te zien in de beweide situatie. Of de gevonden verschillen in de zandlaag significant zijn, zal d.m.v. een groter aantal monsters onderzocht moeten worden.

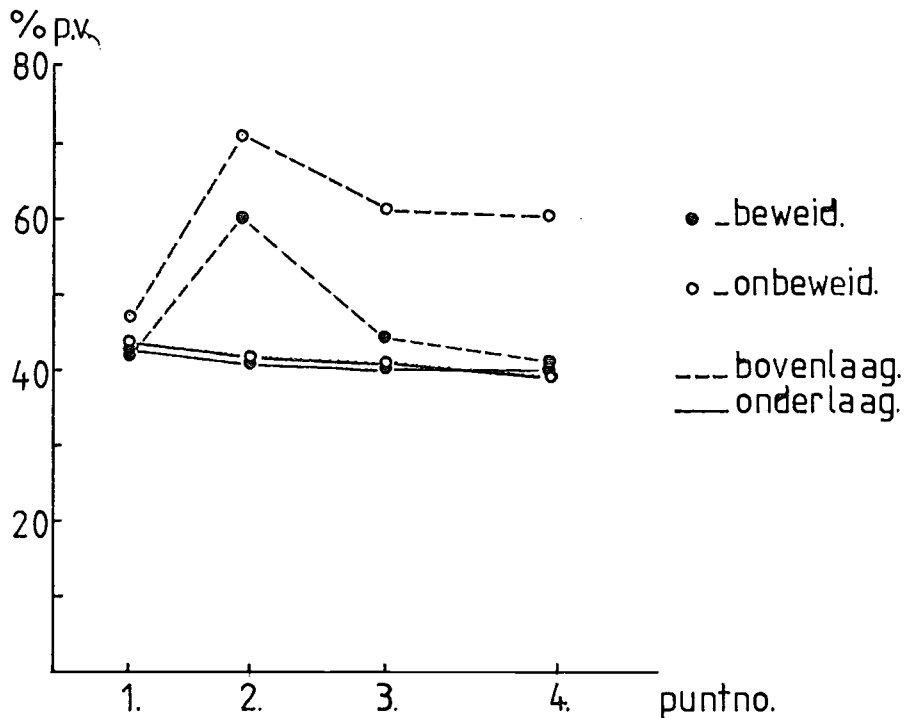


fig.3.1. Het percentage poriënvolume in de beweide en onbeweide situatie op 4 punten. Elk punt is het gemiddelde van twee monsters.

3.2.Humus

De resultaten van de humusbepaling staan in tabel 3.2. Van hoog naar laag neemt het humusgehalte van de bodem toe. Een duidelijk verschil tussen beweid en onbeweid is niet te zien. Het hoge gehalte op punt 1.0 is het gevolg van een overstoven vegetatie-, en A-laag,

die zich vlak onder het oppervlak bevindt. In de zandlaag is duidelijk minder humus aanwezig dan in de bovenlaag.

% humus/ droge grond	1.0.	1.B.	2.0.	2.B.	3.0.	3.B.	4.0.	4.B.
bovenlaag	11,1	1,1	8,6	6,1	21	22	20	20
zandlaag	0,7	0,9	0,7	0,6	1,0	1,4	3,4	1,6

Tabel 3.2. Humusgehalte (% humus/droge grond) op de verschillende punten beweid (B), en onbeweid (O) in boven-, en zandlaag.

3.3.Zout

De hoog-laag gradient (fig.2.2) weerspiegelt zich in de NaCl gehalten van de bodem. Van hoog naar laag (1 4) neemt het NaCl gehalte toe (fig.3.3.1.,3.3.2.,en 3.3.3.).

Seizoensfluctuaties zijn het sterkst in humusrijke bovenlaag en minder in de zandlaag. Of de doorgetrokken lijnen in fig. 3.3.2. en zeker in fig.3.3.1. terecht zijn valt te betwijfelen. De fluctuaties in de periode tussen de verschillende metingen zijn waarschijnlijk te groot om dit te rechtvaardigen.

In de bovenste laag van 1 cm zijn de NaCl gehalten aan het eind van de zomer hoog (maximale verdamping). Na een regenperiode in oktober neemt op alle punten het NaCl gehalte af in deze laag (uitspoeling). Een overstroming in november leidt tot hogere NaCl concentraties (zout water). Na de winter en in het voorjaar neemt het NaCl gehalte weer toe door toenemende verdamping; op punt 1 is dit niet het geval. Daar is het zout waarschijnlijk diep uitgespoeld uit het zandige substraat.

In het onderste gedeelte van de humuslaag zijn de fluctuaties net zo sterk, alleen de reactie op de klimaatsinvloeden is trager dan in de bovenlaag.

In de zandlaag fluctueren de B-cijfers minder dan de C-cijfers. Dit wijst op een constante hoeveelheid zout in die laag, en een wisselende vochtigheid. Dit geldt niet voor de sterke daling van het B-cijfer op punt 4 na de regenperiode; hier wordt wel degelijk zout uitgespoeld.

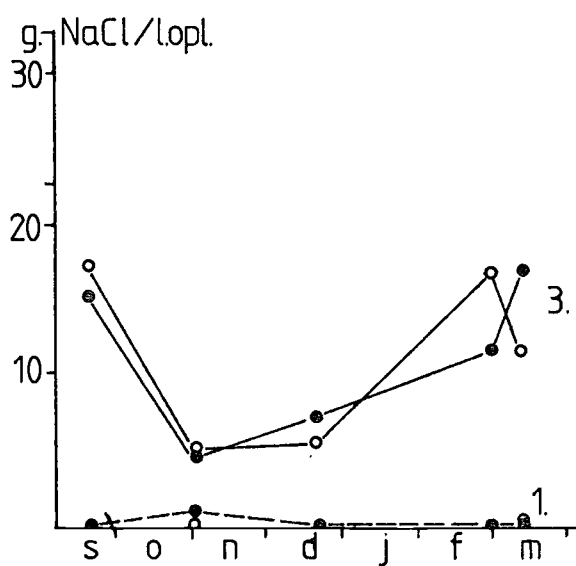
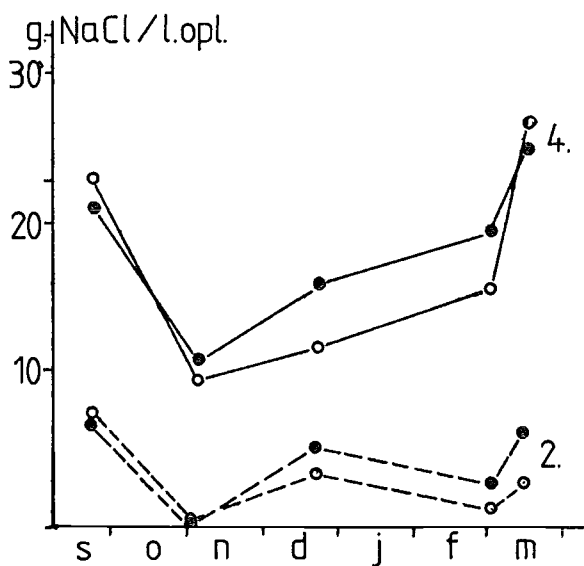
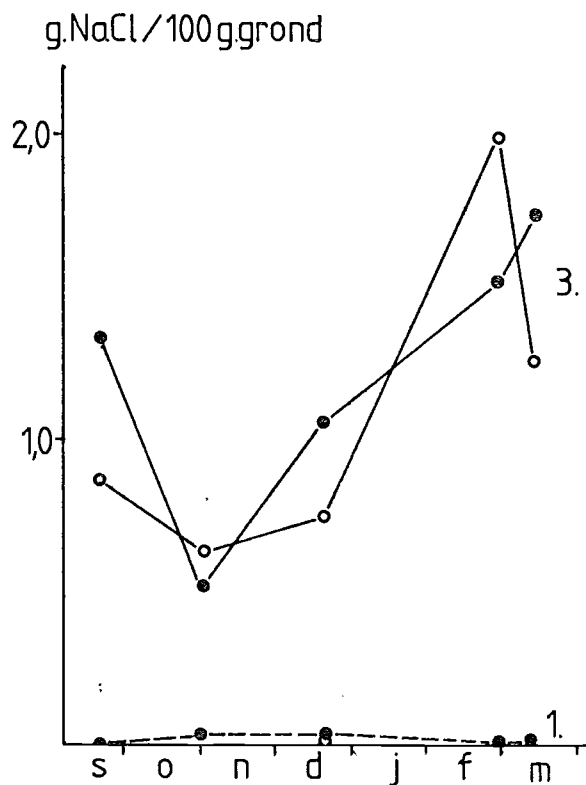
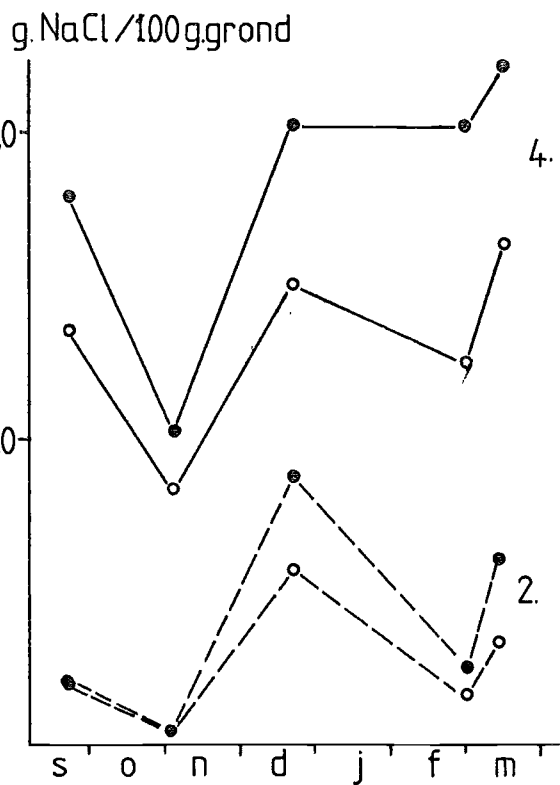
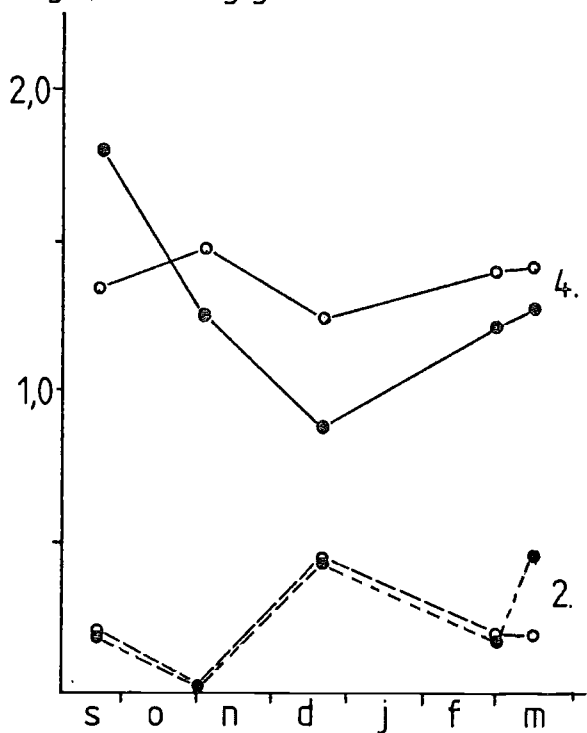
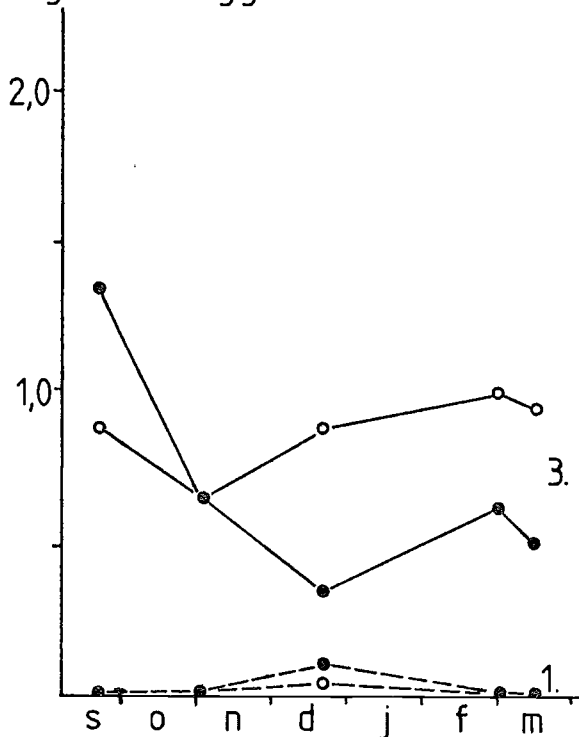


fig.3.3.1. Zoutgehalte ; B-cijfers (g. NaCl/100 g. droge grond) , en C-cijfers (g. NaCl/l. bodemvocht) op de beweide (•), en onbeweide (o) punten in de bovenste cm.
Regenperiode in oktober; overstroming in december.

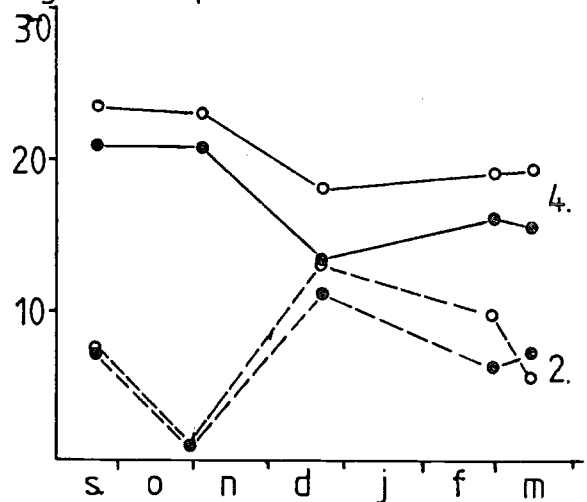
g. NaCl / 100g. grond



g. NaCl / 100g. grond



g. NaCl / l. opl.



g. NaCl / l. opl.

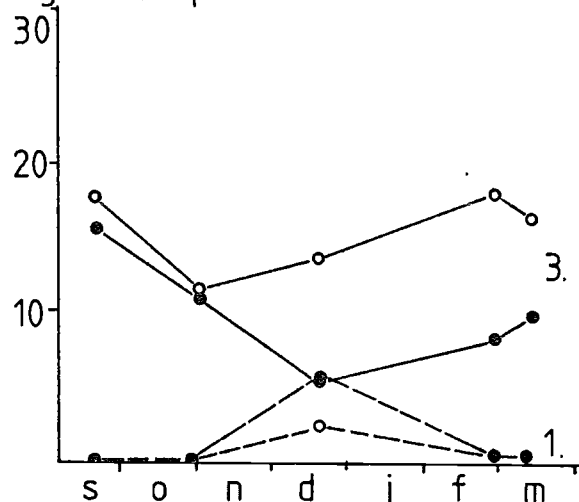


fig.3.3.2. Zoutgehalte ; B-cijfers (g. NaCl/100 g. droge grond), en C-cijfers (g. NaCl/l. bodemvocht) op de beweide (o), en onbeweide (o) punten in de onderste 5 cm van de humusrijke bovenlaag.
Regenperiode in oktober; overstroming in december.

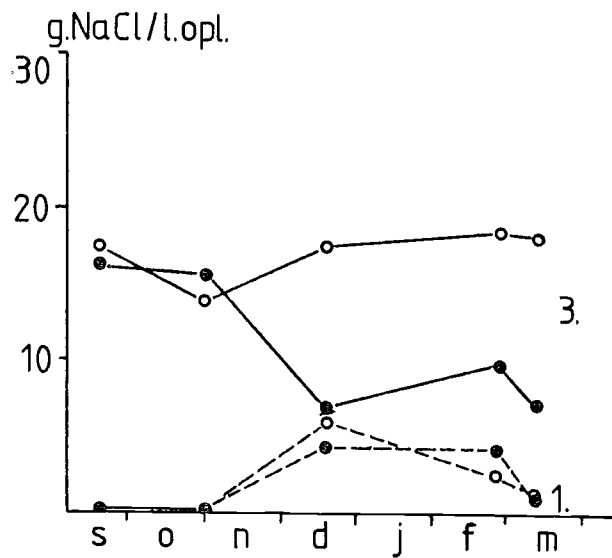
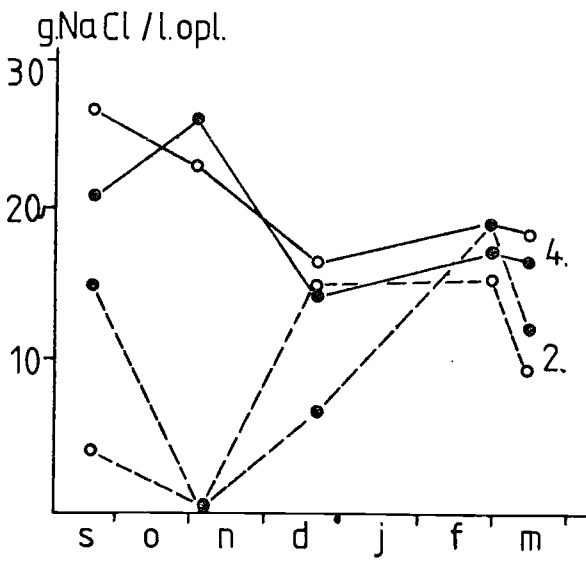
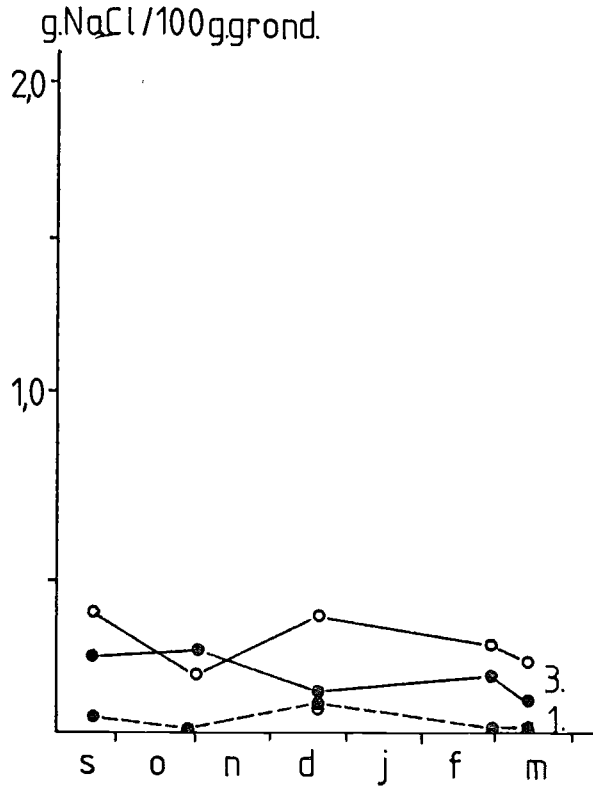
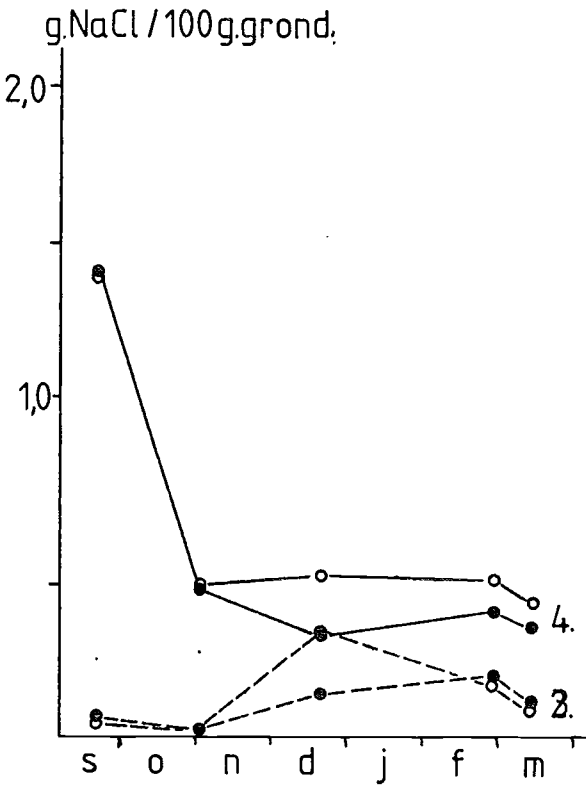


fig.3.3.3.Zoutgehalte; B-cijfers (g.NaCl/ 100 g. droge grond), en C-cijfers (g.NaCl/l.bodemvocht op de beweide (o), en onbeweide (o) punten in de bovenste 5 cm.van de zandlaag. Regenperiode in oktober;overstroming in december.

De humuslaag heeft hogere B-cijfers dan de zandlaag (op de punten 2,3, en 4.), terwijl de C-cijfers vergelijkbaar zijn (fig.3.3.2. en fig.3.3.3.). Dit wijst erop dat door de humus zout water vastgehouden wordt. Dit moet waarschijnlijk verklaard worden uit het feit dat humus 4-8 x zo goed water kan binden dan zand. Het zout dat in het water opgelost is moet dan ook wel blijven hangen. Humus kan Na^+ eventueel wel binden door een negatief geladen oppervlak, maar dit geldt niet voor Cl^- dat hier allē bepaald is. Een fysische waterbinding is dus waarschijnlijk de oorzaak. (lit.:Cursus Bodemkunde I).

Om na te gaan of beweiden leidt tot een hoger zoutgehalte in de bodem, is per monsterdatum voor elk punt op elke diepte gekeken of het beweidde punt hoger lag of andersom. Dit is voor zowel de B-, als de C-cijfers gebeurd (tabel 3.3.4.). Er is getoetst met een χ^2 -toets op 5 % niveau.

	B-cijfers	C-cijfers
Beweid zouter dan onbeweid	26	22
Onbeweid zouter	28	32
χ^2	n.s.	n.s.

tabel 3.3.4. Vergelijking zoutgehaltes beweid-onbeweid. per datum, per punt, en per monsterdiepte. Als toets is een χ^2 -toets gebruikt. n.s.= niet significant.

De B-cijfers geven geen consequent verschil tussen beweid en onbeweid. Het verschil tussen be-, en onbeweid voor de C-cijfers wijst op een zoutere bodem in de onbeweide situatie. Dit verschil is echter niet significant bij een betrouwbaarheid van 95 %.

3.4. Kiemingspercentages en temperatuur

Zie fig.3.4. In het algemeen geldt dat bij een wisseltemperatuur de kieming beter gaat dan bij een constante temperatuur. Voor de duinsoorten *Galium mollugo*, *Cochlearia danica* en *Bromus mollis* geldt dit niet.

Stratificatie in zeewater stimuleert kieming voor de lage kwelder-soorten *Salicornia europaea*, *Limonium vulgare*, *Aster tripolium*, en *Spergularia marina*. Ook *Atriplex hastata*, een soort van de midden tot hoge kwelder wordt gestimuleerd. De duinsoorten *Rumex crispus*

(allē bij constante temperatuur) en *Cochlearia danica* (alleen bij de hoogste wisseltemperaturen) worden in sommige gevallen gestimuleerd door stratificatie. *Plantago lanceolata* en *Plantago maritima* lijken gestimuleerd te worden.

Woodell(1983) vindt na stratificatie stimulering van *Aster tripolium*, *Rumex crispus*, *Triglochin maritima*, en *Limonium vulgare*.

Triglochin wordt hier geremd, evenals *Rumex acetosella* en *Cochlearia danica* (bij constante temperatuur). *Bromus mollis* en *Trifolium fragiferum* ondergaan geen effect van de stratificatie; alleen wordt *Bromus* bij de laagste temperaturen toch wat geremd. Woodell meldt ook nog remming van de kieming bij *Plantago maritima* na stratificatie. Dit wordt hier niet gevonden.

Er worden dus veel lage kweldersoorten gestimuleerd in hun kieming door stratificatie in zout water, terwijl remming optreedt bij sommige duinsoorten. Dit lijkt een aanpassing aan het milieu. Stratificatie kan op de lage kwelder in de winter en in het najaar optreden tijdens overstromingen en regenperioden. Duinsoorten hebben hier nauwelijks mee te maken. Of stratificatie in zeewater puur gaat om het "voorweken" van de zaden, of dat er nog iets anders aan de hand is, is niet duidelijk. Boorman (1968) veronderstelt dat het zeewater zorgt voor een osmotische schok die de zaadhuid verzwakt, en zodoende kiemingsbevorderend werkt. De remming van sommige soorten is hiermee echter niet verklaard, en er kan verwacht worden dat zeewater voor bepaalde soorten een toxisch effect heeft.

De reactie op temperatuur is niet eenduidig. *Cochlearia danica* en *Spergularia marina* (gestratificeerd/wisseltemp.) kiemen het beste bij de laagste temperatuur. Een optimum vertonen: *Galium mollugo*, *Rumex acetosella* (wisseltemp.), *Rumex crispus* (vaste temp.), en *Juncus gerardii*. *Salicornia europaea*, *Aster tripolium*, *Plantago lanceolata*, *Plantago maritima*, en *Rumex acetosella* (constante temp.) kiemen het beste bij een hoge temperatuur. *Trifolium fragiferum* en *Spergularia marina* (m.u.v. gestratificeerd/wisseltemp.) vertonen geen temperatureffect. Na stimulering door stratificatie zal in het voorjaar bij hogere temperaturen, en na ontzilting van de grond (Beeftink in Chapman 1977), het zaad van de lage kweldersoorten ontkiemen. De duinsoorten zullen kiemen bij voldoende vochtigheid in het voorjaar. *Bromus mollis* en *Cochlearia danica*, beide winterannuellen met hoge kiemingspercentages bij lage temperatuur, zullen direct in het najaar kiemen; zij hebben ook geen stratificatie nodig.

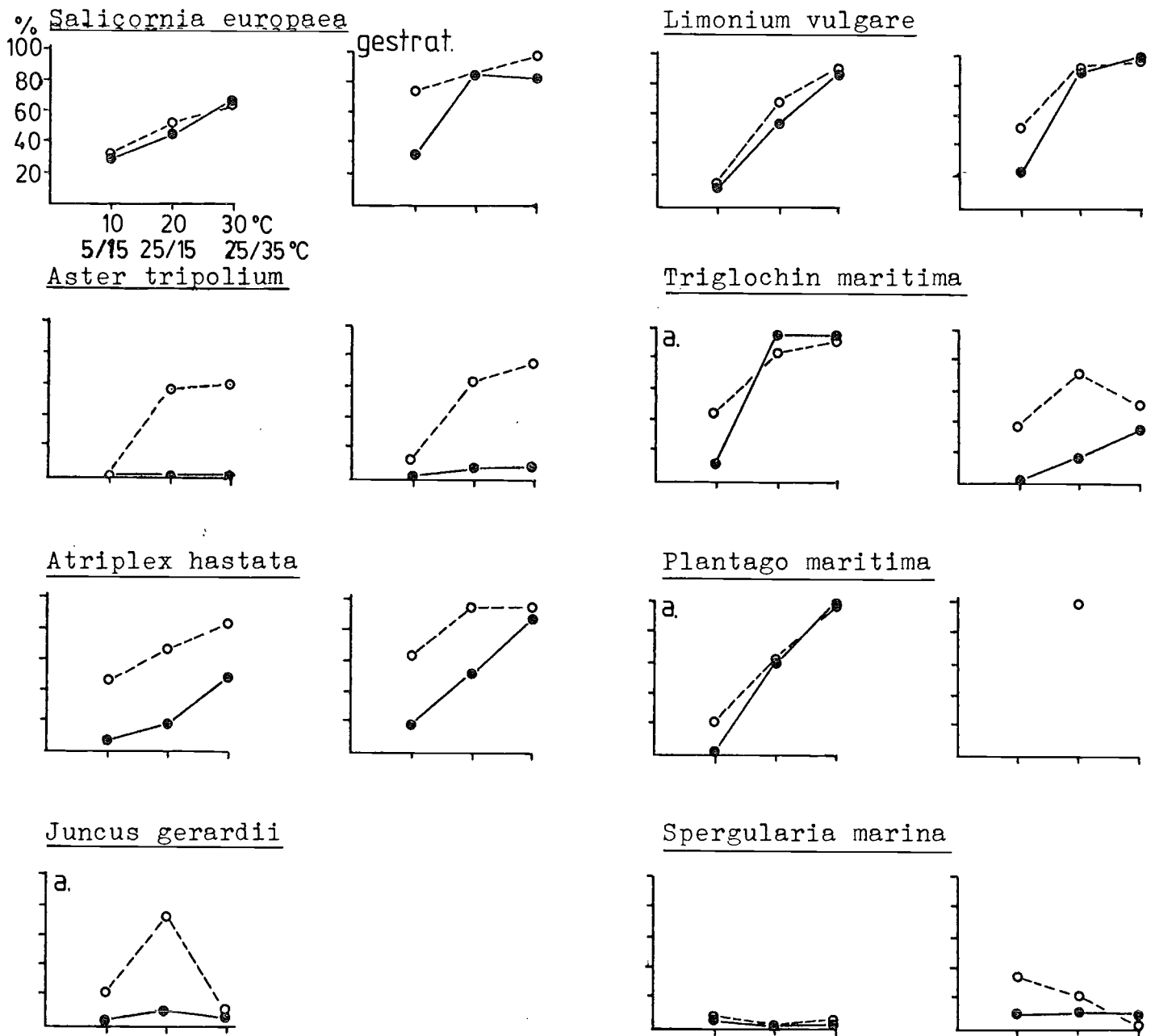


fig.3.4. Kiemingspercentages na een maand bij verschillende temperaturen.

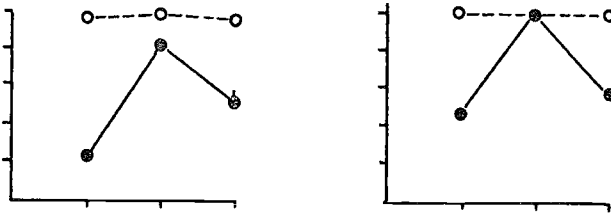
Constante temperatuur: ●—●. Wisseltemperatuur: ○--○.

Gestrat. wil zeggen dat er gestratificeerd zaad gebruikt is.

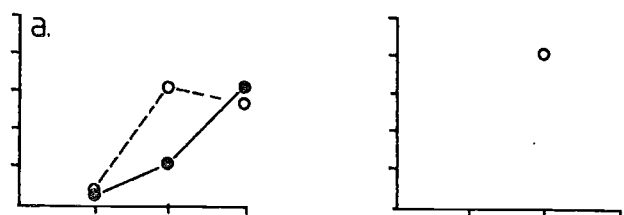
(steeds het rechter grafiekje). De grafieken met "a"

aangegeven zijn vorig jaar al bepaald, en zijn ter vergelijking weergegeven.

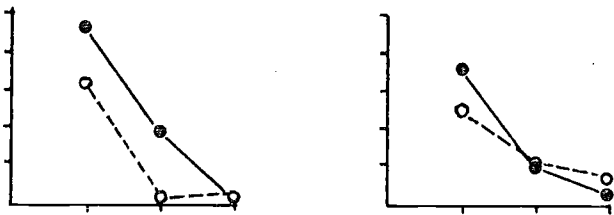
Rumex crispus



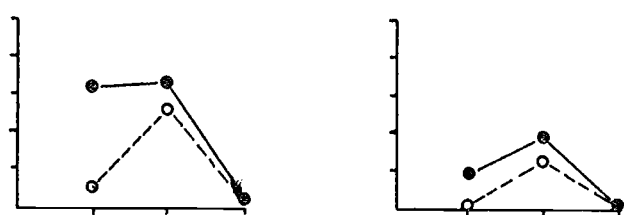
Plantago lanceolata



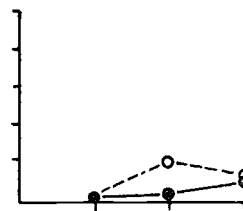
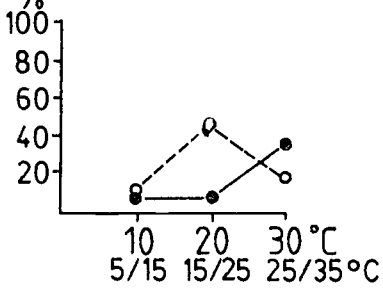
Cochlearia danica



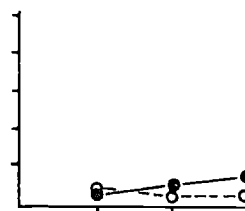
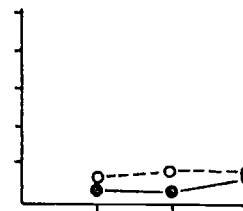
Galium mollugo



Rumex acetosella



Trifolium fragiferum



Bromus mollis

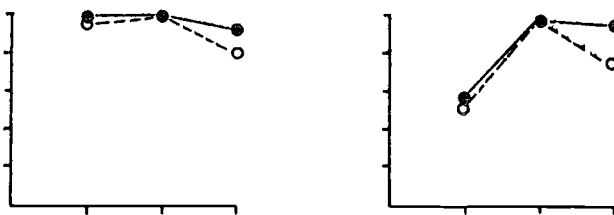


fig.3.4. Kiemingspercentages na een maand bij verschillende temperaturen.

Constante temperatuur: ●—●. Wisseltemperatuur: ○---○.

Gestrat. wil zeggen dat er gestratificeerd zaad gebruikt is.

(steedshet rechter grafiekje). De grafieken met "a" aangegeven zijn vorig jaar al bepaald, en zijn ter vergelijking weergegeven).

3.5. Kieming en zout bij constante milieumstandigheden

Voor *Salicornia europaea*, *Spergularia marina*, en *Juncus gerardii* zijn geen resultaten verkregen, want terugtellen van het niet gekiemde zaad was te moeilijk.

3.5.1. Percentages

De hoogste kiemingspercentages zien we bij alle soorten in de bakken zonder zout (fig. 3.5.1.). Dit komt overeen met literatuurgegevens van: Montfort & Brandrup 1927, Schratz 1934, Boorman 1955 en 1968, Ungar 1982, en Woodell 1983. Zout werkt als een osmoticum dat wateropname verhindert.

Limonium lijkt gestimuleerd te worden bij 10 g. NaCl/l., maar deze piek is waarschijnlijk te wijten aan het feit dat deze bak t.g.v. lekkage steeds te nat was. *Galium mollugo* reageert het sterkst op het toenemende zoutgehalte. *Limonium* en *Plantago maritima* kiemen zelfs nog goed bij 25 g. NaCl/l. (\pm 70 % kieming).

Verder is bij toenemend zoutgehalte het kiemingspercentage lager, waarbij 25-35 g. NaCl/l. een soort breekpunt is. De percentages die hier in de "0" bakken gehaald worden zijn voor alle soorten hoger dan in de kiemproef (zie 3.4.) vanwege de langere duur van deze proef (twee maand i.p.v. één).

3.5.2. Kiemsnelheid

De kiemsnelheid, uitgedrukt in de HMGD, staat in fig. 3.5.2. Als er geen zaad gekiemd was is de HMGD = ∞ en is niet aangegeven in dat geval. Uit de helling van de grafieken is de reactie van de verschillende soorten op NaCl af te lezen. Sterk reageren: *Galium mollugo*, en *Plantago lanceolata*. De kiemsnelheid van *Limonium vulgare* en *Plantago maritima* wordt het minst beïnvloed. Ook hier is NaCl bij de meeste soorten uitdrukkelijk van invloed bij concentraties hoger dan 10 g./l.

3.6. Groei en zout bij constante milieumstandigheden

De algemene reactie op een toenemende NaCl concentratie is een verminderde drooggewichtproductie per plant (fig. 3.6). Uitzonderingen hierop vormen *Atriplex hastata* en *Salicornia europaea* met een piek

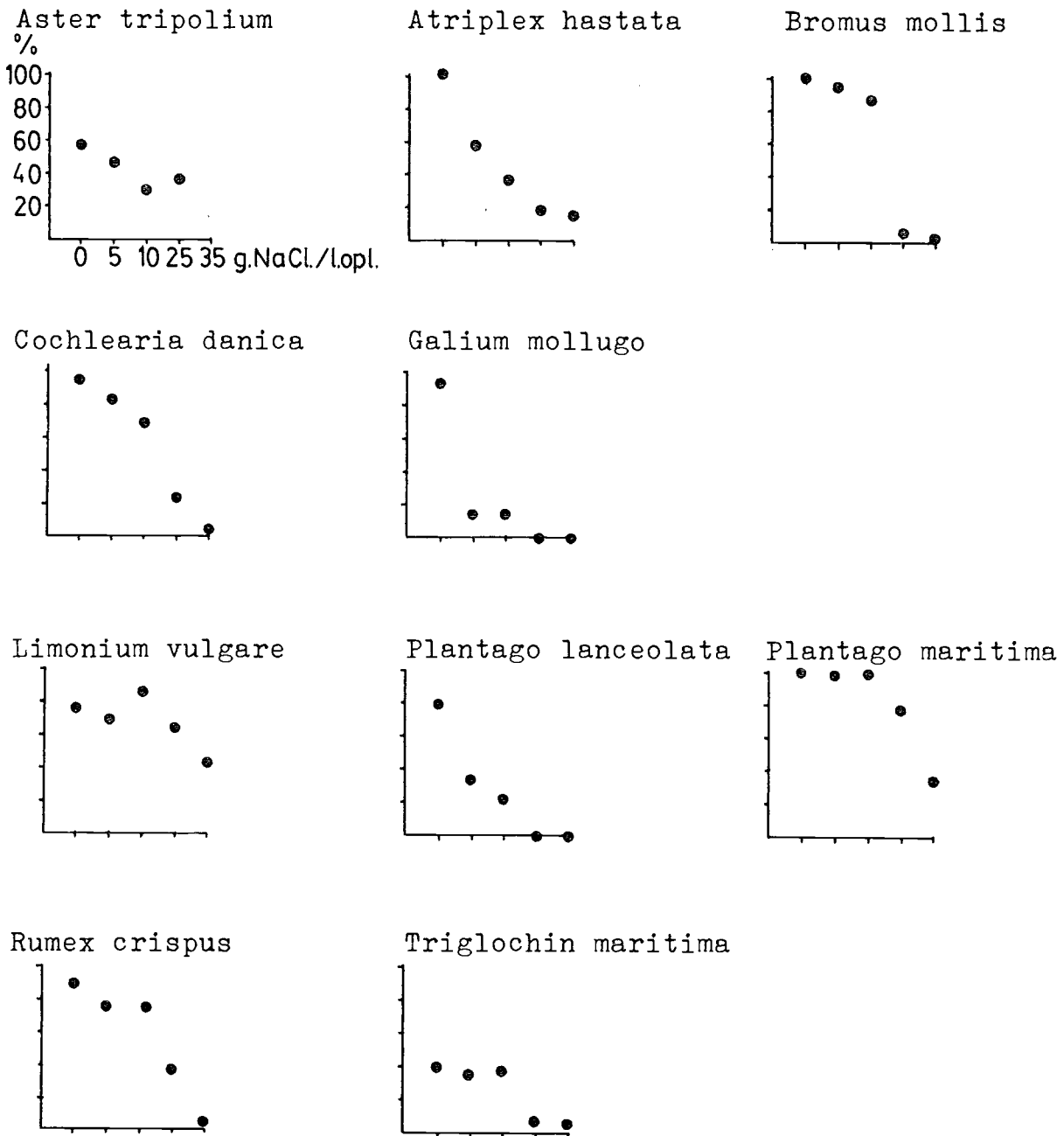
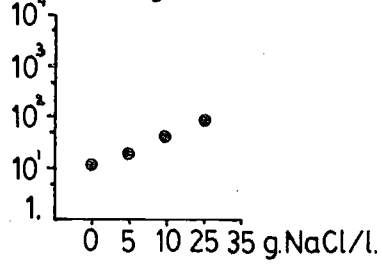
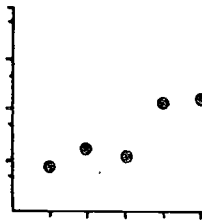


fig.3.5.1. Kiemingspercentages bij verschillende NaCl concentraties.
Temperatuur: 20/15 °C ; dag/nacht: 15/9 u.

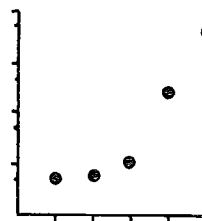
Aster Tripolium
HMGD. (dagen)



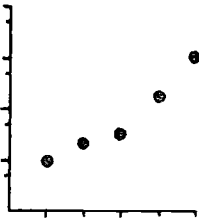
Atriplex hastata



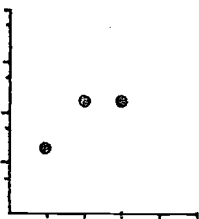
Bromus mollis



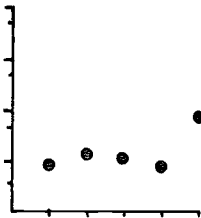
Cochlearia danica



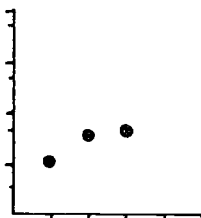
Galium



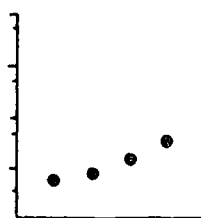
Limonium vulgare



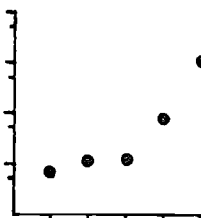
Plantago lanceolata



Plantago maritima



Rumex crispus



Triglochin maritima

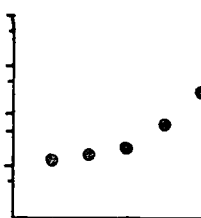


fig.3.5.2. Kiemingssnelheid en NaCl concentratie. Temperatuur: 20/15 °C
dag/nacht: 15/9 u. Voor de HMGD; zie ook blz 10.

bij 10 g. NaCl/l. Deze pieken zijn significant op een niveau van 5 % (getoetst met een student t-toets).

Cochlearia danica en Galium mollugo reageren het sterkst op hogere NaCl concentraties. 25 en 35 g./l is te hoog voor de meeste soorten; Salicornia europaea en Limonium vulgare doen het dan zelfs nog goed. De resultaten van deze proef moeten per soort bekeken worden. Onderlinge vergelijking van de soorten is niet mogelijk i.v.m. de beperkte nutriëntenvoorziening.

De resultaten van de kiem-, en groeiproeven kunnen gebruikt worden om het gedrag van de soorten in het veld te verklaren.

3.7.Zaaiproef

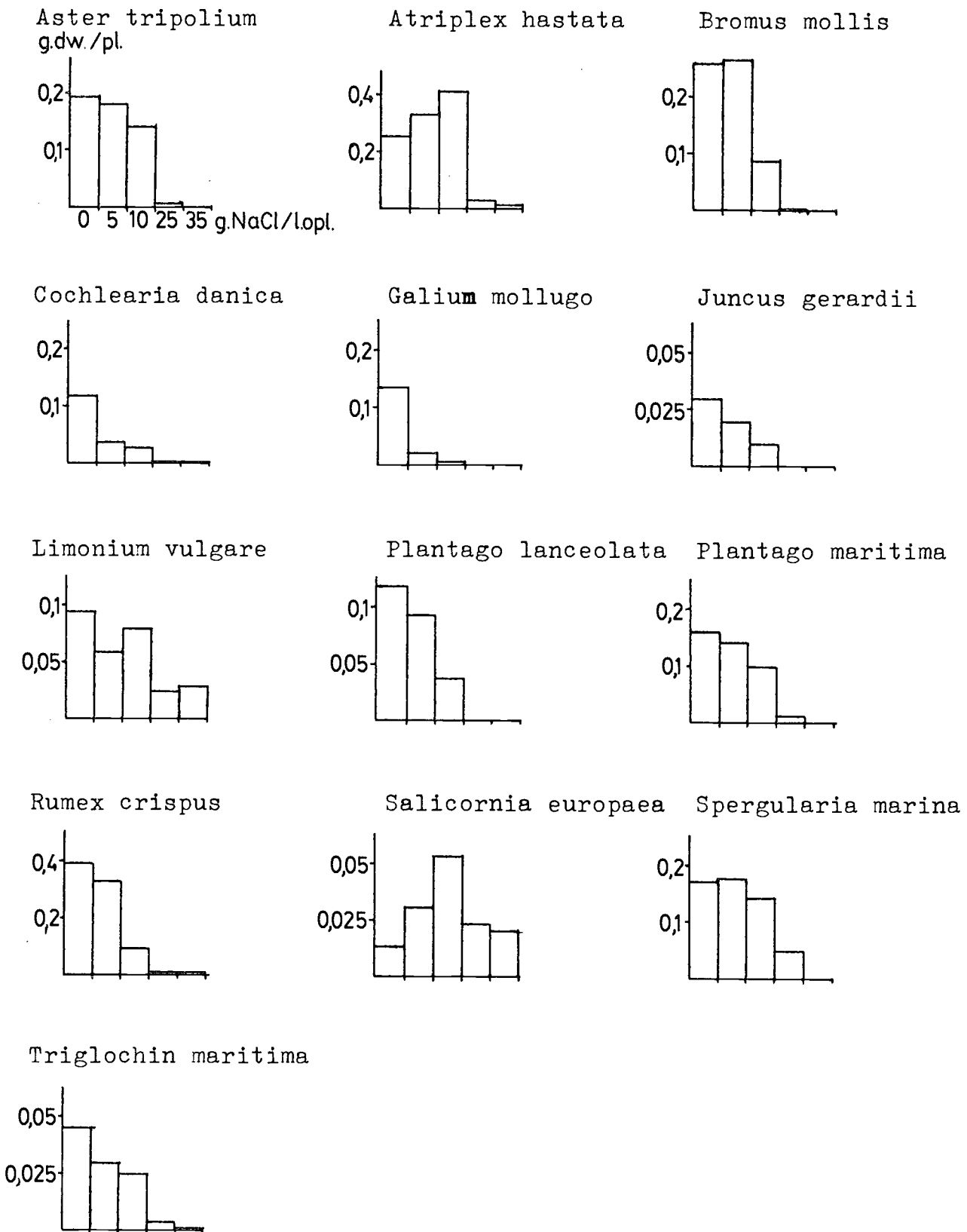
In fig.3.7. staan de resultaten van de zaaiproef met Cochlearia danica en Bromus mollis. Daar Bromus mollis is aangevreten en weggespoeld, worden alleen de resultaten van Cochlearia danica besproken.

De kieming is het beste op de onbeweid geknipte plotjes, evenals de overleving. Punt 4 laten we buiten beschouwing want Cochlearia is hier weggespoeld door diverse overstromingen.

Deze resultaten wijzen op groot belang van de structuur van de vegetatie voor kieming en overleving. Zout werkt nog niet discriminerend, want op alle onbeweid geknipte plotjes zijn de kiemingspercentages gelijk, terwijl de NaCl concentraties op de punten 1,2, en 3 toch verschillen (zie 3.3.). Als de zoutgehalten in de loop van het jaar toenemen zullen er waarschijnlijk verschillen ontstaan in overleving, getuige de kasproef, waarbij Cochlearia een cocentratie van 10 g./l. nog wel kan hebben, maar 25 g./l. te veel wordt. Aan de andere kant is het mogelijk dat Cochlearia zijn levenscyclus voltooit voordat de bodem hypersalien wordt.

fig.3.6. Drooggewichtproductie bij verschillende NaCl concentraties.

Elk balkje geeft het gemiddelde van het totale drooggewicht (spruit+wortel) van 10 planten. Groeiperiode: . . . 2 maand



	Cochlearia danica			Bromus mollis		
datum	22-12-82	2-3-83	% overleving	22-12	2-3	%
plot						
1.0.	29	22	75	4	1/3	25
OG	33	31	94	18	5	26
B	25	20	80	-	-	-
2.0.	32	14	44	19	5	26
OG	31	28	88	21	6	29
B	28	20	71			
3.0.	3	-	0			
OG	38	25	66			
B	37	15	41			
4.0.	22	6	27			
OG	35	8	23			
B	-	-	-			

tabel 3.7. Kieming en overleving op de verschillende punten onder verschillende behandelingen. O= onbeweid; OG= onbeweid geknipt; B= beweid. In elke kolom staat het gemiddelde van drie plotjes, elk ingezaaid met 100 zaden. Verschillen van 10 of meer zijn relevant.

4.DISCUSSIE

De effecten van beweiden op de vegetatie zoals die op Schiermonnikoog zijn gevonden, staan niet op zichzelf.

Op Terschelling leidt stoppen met beweiden tot overheersen van één soort, terwijl allerlei lage kweldersoorten in bedekking afnemen (*Puccinellia maritima*, *Glaux maritima*, en *Juncus gerardii*) (Heynemeier,1982).Ranwell (1961) vindt bij begrazen toename van de *Puccinellia maritima* bedekking, en bij niets doen dominantie van *Phragmites communis* of *scirpus maritimus*. Hansen (1982) vindt aan de Noordzeekust in Duitsland een toename van *Salicornia europaea*, *Suaeda maritima*, *Glaux maritima*, en *Armeria maritima* bij beweiden; bij nietsdoe wordt *Phragmites* overheersend. Vestergaard (1978) vindt hetzelfde in Denemarken. In Finland wordt door Siira (1970) en Kauppi (1967) het ontstaan van open plekken met vooral *Salicornia europaea* en *Spergularia marina* onder beweiding waargenomen. Beeftink (1965) noemt deze toename van lage kweldersoorten op hogere delen retrogressieve successie en zegt dat die b.v. door beweiden veroorzaakt kan worden.

T.g.v. betreding alleen kan een dergelijk proces optreden op koeiepaadjes (van der Aa & Hermelink 1979). De extra betreden paadjes lijken hen natter en zilter dan hun omgeving.

Grime (1979) zegt dat afname van de standing crop (incl.strooisel) directe oorzaak kan zijn van de toename van het aantal soorten.

Dat het poriënvolume afneemt onder beweiding wordt vaak als een oorzaak van het zouter worden van de bodem(via betere capillaire opstijging; Ijjas,1969, Cursus bodemkunde III, 1970) gezien. Kauppi (1967) neemt zoutvlekken waar op de beweidde kwelder, evenals Siira (1970).Schmeisky heeft tot 2x zo hoge NaCl concentraties gemeten in het beweidde gedeelte, en Hansen (1982) vindt een significant toenemende NaCl concentratie met toenemende beweidingsdruk.

Dezelfde auteurs noemen ook het meer open worden van de vegetatie onder beweiding een oorzaak van verhoogde zoutgehaltes door toenemende verdamping. Die verdamping is echter niet gemeten.

Ook in ontziltingssituaties worden hogere zoutconcentraties op het beweidde deel gevonden. Joenje (1978) vindt 3-7 x hogere concentraties, Westhoff & Sykora(1979) vinden ook iets dergelijks.

In beide onderzoeken worden verhoogde verdamping en verminderde uitspoeling als oorzaak genoemd.

In het onderzoek op Schiermonnikoog zijn geen consequent hogere NaCl gehalten op de beweide kwelder gevonden. Dit kan komen door een neerslagoverschot in de onderzoeksperiode. Toch vindt ook Bakker (1983) in een periode van 2 jaar geen hogere NaCl concentraties op de beweide kwelder van Schiermonnikoog.

De redenering via verminderd poriënvolume en een kortere vegetatie naar een hoger zoutgehalte lijkt volkomen redelijk.

Soms is de zoutbepaling op één moment gedaan, en is dus niet zo betrouwbaar, gezien de fluctuaties die in het seizoen optreden.

De onderzoeken van Schmeisky (1974) en Hansen (1982) geven echter over een langere periode consequent hogere gemeten zoutgehalten in de beweide situaties. De reden van het verschil van hun resultaten met die op Schiermonnikoog is misschien de dikke wortel-, en humuslaag, die in de beweide situatie de verdamping binnen de perken kan houden, en bovendien het effect van het verminderde poriënvolume kan bufferen. In de onbeweide situatie zal het water ook goed door de humusrijke laag gaan, ondanks dat het poriënvolume daar hoger is in die laag. Onderzoek naar de evaporatie zal hier uitsluitsel over kunnen geven.

Het meer open worden van de vegetatie wordt ook genoemd als directe oorzaak van het uitbreiden van lage kweldersoorten. Kauppi (1967) en Siira (1970) denken dat in de opener vegetatie meer ruimte is voor "biotisch zwakke soorten". Hansen (1982) en Heinemeyer (1979) zeggen hetzelfde, terwijl ook Bakker dit als reden aanvoert. In geen van de onderzoeken is de bewering experimenteel getoetst, maar berust op interpretatie van de situatie.

Waisel (1972) wijst op het belang van licht voor de betrokken soorten, en Jerling vindt een significant verband tussen licht resp. vegetatiehoogte en kiemplantenoverleving bij *Plantago maritima*. Hij veronderstelt dat licht ook een erg belangrijke factor voor het overleven van adulten is.

Dit onderzoek wijst ook in de richting van de invloed van de vegetatiestructuur. Structuur is in de onderzoeksperiode belangrijker dan het zoutgehalte van de grond, want de kiemings-, en overlevingspercentages

zijn ongeveer gelijk voor alle onbeweid-geknippte punten.

Door toename van de NaCl concentratie en het uitbotten van de vegetatie op het onbeweide deel, zullen de overlevingspercentages wellicht nog veranderen in de loop van het seizoen. Er dient wel op gewezen te worden dat deze resultaten alleen gebaseerd zijn op het experiment met *Cochlearia danica*.

De resultaten van een literatuuronderzoek naar selectieve begrazing staan samengevat in onderstaande tabel:

	voorkeur	gemeden	auteur(s)
<i>Aster tripolium</i>	+		Waisel, Beeftink in Chapman.
<i>Triglochin maritima</i>	+		Jefferies, Looyen.
<i>Puccinellia maritima</i>	+		Looyen.
<i>Plantago maritima</i>	+		Jefferies, Jerling, Looyen.
<i>Juncus maritimus</i>		+	Looyen.
<i>Poa pratensis</i>		+	Looyen.
<i>Glaux maritima</i>		+	Looyen.

Begrazing zal leiden tot verminderde generatieve reproductie, vooral als de bloemhoofdjes gegeten worden.

De vegetatieve uitbreiding blijkt echter gestimuleerd te kunnen worden (Ranwell 1961, Floate in Clark & Roswall, 1981, Heinemeyer 1982). De soorten die genoemd worden zijn *Puccinellia maritima* en *Festuca rubra*; experimentele data worden echter niet gegeven. Als er te veel weggegeten wordt gaat de plant dood, en er zal altijd verminderde fotosynthese zijn doordat een deel van het blad verdwijnt.

Er blijkt dus voorkeur te bestaan voor lage kweldersoorten, terwijl andere gemeden worden. Dat deze selectie tot een verhoogde vegetatieve zal leiden, lijkt alleen voor *Puccinellia maritima* aannemelijk (Ranwell 1961). *Agrostis stolonifera* en *Juncus gerardii* die zich volgens Siira (1970) ook flink vegetatief uitbreiden zouden ook voordeel kunnen hebben bij begrazing. Andere soorten (van de lage kwelder) zijn waarschijnlijk meer afhankelijk van hun generatieve voortplanting voor uitbreiding, en zullen hierin niet gestimuleerd worden door begrazing.

Ten gevolge van beweiding neemt het totale stikstofgehalte van de bodem af door afname van de dikte van de strooisellaag. (Fiedler & Reissig 1964, Floate 1981, O'Connor 1981). Zimmek vindt dat het totale N-gehalte in de onbeweide situatie 3x zo hoog is als in de

beweide.

Sommige auteurs beweren dat in het algemeen de nutriëntenbeschikbaarheid in de beweide situatie zal toenemen door versnelde cycli; het plantenmateriaal komt sneller beschikbaar voor minerale afbraak. Harrison zegt dat door verlaagde C/P verhoudingen de P-beschikbaarheid 10 x zo hoog wordt bij beweiden. (1978). Kajak (1975) vindt dat de mineralisatie van plantenmateriaal versneld wordt van de duur van een jaar tot enkele weken. Floate beweert hetzelfde, maar geeft geen gegevens (1981).

O'Connor zegt dat de cycli weliswaar sneller gaan, maar dat de beschikbaarheid maar plaatselijk toeneemt, en bovendien weer afneemt door versnelde uitspoeling. Fiedler & Reissig (1964) verwachten op een stabiele (onbeweide) bodem een betere stikstofvoorziening t.g.v. een betere water-, en luchthuishouding. Verminderde zuurstofvoorziening van de bodem bij beweiden door een lager poriënvolume kan leiden tot stikstofverlies in de vorm van N_2 , NO_x , of N_2O , doordat anaërobe bacteriën NO_3^- als O-bron gaan gebruiken (nitrificatie).

Schlegel (1976), Ernst (1978), en O'Connor (1981) noemen dit feit, maar geven er geen cijfers over. Zimsek (1979) wijt de 2-3x slechtere N-beschikbaarheid die hij in de beweide situatie vindt aan verminderde doorluchting van de bodem.

Op de kwelder leidt beweiden dus waarschijnlijk tot een verlaagde N-beschikbaarheid.

Een verhoogde stikstofbeschikbaarheid zou kunnen leiden tot de vestiging van annuellen (zoals Suaeda, Salicornia, en Atriplex) in een dichte mat van overjarige soorten (Pigott 1969, Jefferies & Perkins 1977). Dit zou een verklaring kunnen zijn van de vestiging van lage kweldersoorten op hogere delen. Ook overjarige soorten zouden zich op die manier kunnen vestigen.

Het lijkt echter niet waarschijnlijk dat beweiden op Schiermonnikoog tot hogere N-beschikbaarheid leidt. Een onderzoek is noodzakelijk. Tevens zal de vegetatieverandering t.g.v. bemesting onderzocht moeten worden.

Een factor die door sommige auteurs erg belangrijk gevonden wordt voor de vegetatie, is de anaërobie van de bodem (Ranwell 1961, Tyler 1971). Bij beweiding zal de anaërobie toenemen door verminderd poriënvolume. Dit kan invloed hebben op de concurrentieverhouding

tussen soorten. *Agrostis stolonifera* blijkt goed te kunnen groeien onder anaërobe condities. Stoffers vindt in 1963 in een concurrentieproef samen met *Dactylis glomerata* dat *Agrostis* het beter doet. *Festuca rubra* kan het ook niet tegen *Agrostis* doen bij waterverzadiging van de grond (Jones & Etherington 1971). Rozema & Blom vinden in 1977 dat *Juncus gerardii* ook niet tegen *Agrostis* op kan.

Lage kweldersoorten kunnen een voordeel hebben t.o.v. hoge kwelder-, en duinsoorten door en goed ontwikkeld aërenchym (Tyler 1971).

Brereton (1971) vindt dat de concurrentieverhouding in het veld tussen *Salicornia europaea* en *Puccinellia maritima* afhangt van de mate van aëratie van de bodem.

Of de anaërobie een rol speelt via N verlies, (nitrificatie), via verhoogde Fe^{2+} en Mn^{2+} concentraties (giftig), of via FeS en H_2S vorming (giftig), of via een combinatie van deze factoren, is nog niet duidelijk.

Ook hier zal in het veld en in de kas (d.m.v. concurrentieproeven) nog de nodige aandacht aan moeten worden besteed.

5.SAMENVATTING

O.i.v. beweiding met jongvee op de Oosterkwelder van Schiermonnikoog komen lage kweldersoorten hoger t.o.v. N.A.P. voor, en breiden ze hun bedekking uit op lagere delen van de kwelder.

Het zouter worden (NaCl) van de bodem zou hiervan een oorzaak kunnen zijn, maar metingen bevestigen deze gedachte niet.

Literatuurstudie maakt het aannemelijk dat beweiden leidt tot verminderde N-beschikbaarheid. Dit betekent eerder een nadeel dan een voordeel voor de lage kweldersoorten op de hoge kwelder, omdat deze soorten daar slecht kunnen concurreren om voedingsstoffen.

De selectieve begrazing die van lage kweldersoorten bestaat zal deze meestal geen voordeel opleveren.

Uit een zaaiproef met *Cochlearia danica* blijkt dat de opener structuur van de vegetatie bij beweiden voordelig is voor de kieming en overleving.

Anaërobie in de bodem t.g.v. verminderd poriënvolume in de beweidde situatie kan werken ten gunste van de lage kweldersoorten die een goed ontwikkeld aërenchym hebben.

Conclusie is dat de veranderde structuur van de vegetatie de hoofdoorzaak is van de uitbreiding van lage kweldersoorten.

Deze conclusie kan als hypothese worden gehanteerd bij verder onderzoek.

6. LITERATUUR

- Aa, A.J.M. van der & P.P.J. Hermelink, 1979. Een onderzoek naar de vegetatie op koelepaadjes, toeristenpaadjes, en enige karresporen op de Boschplaat, Terschelling. (doct. verslag). Bot. Lab. afd. Geobotanie, K.U. Nijmegen.
- Ahmad, I. & S.J. Wainwright, 1977. Tolerance to salt, partial anaerobiosis, and osmotic stress in *Agrostis stolonifera*. *New Phytol.* 79:605-612.
- Bakker, J.P. & J.C. Ruyter, 1981. Effects of five years of grazing on a salt-marsh vegetation. *Vegetatio* 44:81-100.
- Bakker, J.P., 1983. The impact of grazing on salt-marsh communities, populations and soil conditions. Lezing op het symposium: Towards a synthesis of vegetation science, population dynamics, and ecophysiology in coastal vegetation. (In druk:)
- Beeftink, W.G., 1965. De zoutvegetatie in Z.W. Nederland beschouwd in Europees verband. *Mededeling L.H. Wageningen*; 65-1.
- Beeftink, W.G., 1977. The coastal salt marshes of western and northern Europe: an ecological and phytosociological approach. In V.J. Chapman (uitg.). *Ecosystems of the world I. Wet coastal ecosystems*. Elsevier scientific publ. comp. Amsterdam.
- Boorman, L.A., 1955. *Limonium vulgare* and *L. humile* Mill. *J. ecol.* 55: 221-232.
- Boorman, L.A., 1968. Some aspects of the reproductive biology of *Limonium vulgare* Mill., and *Limonium humile* Mill. *Ann. Bot.* 32: 803-824.
- Brereton, A.J., 1971. The structure of the species populations in the initial stage of salt-marsh succession. *J. ecol.* 59: 321-338.
- Cursus bodemkunde, 1970. Dl. I en III. Uitg. Min. v. landbouw en visserij i.s.m. het Consultantschap in algemene dienst voor bodemaangelegenheden in de landbouw.
- Don, R., Hooft, W.C.M., Jansen, S.R.J., & Donker, A.J.P., 1980. Patroon, proces, en dynamiek van vegetatie en milieu op de boschplaat van Terschelling. Intern rapport afd. Geobotanie, K.U. Nijmegen.
- Ernst, W., 1978. Chemical soil factors determining plant growth. In Freyden & Woldendorp (uitg.). *Structure and function of plant populations*. North Holland publ. comp. Amsterdam.
- Fiedler, H.J. & Reissig, H., 1964. *Handbuch der Bodenkunde*. V.E.B. Gustav Fischer Verlag, Leipzig.

- Floate, M.J.S. Effects of grazing by large herbivores on nitrogen cycling in agricultural ecosystems. In: F.E. Clark & T. Rosswall (uitg.). Terrestrial nitrogen cycles; Processes, Ecosystem strategies, and Management impacts. Ecol. bull. (Stockholm) 33:585-601.
- Grime, J.P., 1979. Plant strategies and vegetation processes. Wiley, Chichester.
- Hansen, D., Entwicklung und Beeinflussung der Nettoprimärproduction auf Vorlandflächen und im Vogelschutzgebiet Hauke-Haien-Koog. Institut für Wasserwirtschaft und Landschaftsökologie der Christian-Albrechts Universität zu Kiel. Heft 1. 1982.
- Harrison, A.F., 1978. Phosphorus cycles of forest and upland grassland ecosystems, and some effect on management practices. In: Phosphorus in the environment; its chemistry and biochemistry. Ciba foundation Symposium 57 (new series). Elsevier. Amsterdam.
- Heinemeyer, H.D., 1982. Vergelijkend onderzoek naar beweide en uit beweiding genomen vegetaties op de Groede, Terschelling. Hugo de Vries Lab. Universiteit v. Amsterdam. doct. verslag.
- Heukels, H. & Ooststroom, S.J. van, 1977. Flora van Nederland. Wolters-Noordhoff, Groningen.
- Ijjas, I., 1969. Effect of compactness and initial moisture content of the soil on the process of capillary rise. In: P.E. Rijtema & H. Wassink (uitg.). Water in the unsaturated zone. Proc. of the Wageningen Symposium, volume II. IASH-Unesco.
- Jefferies, R.L., 1977. Growth responses of coastal halophytes to inorganic nitrogen. J. ecol. 65:847-865.
- Jefferies, R.L. & N. Perkins., 1977. The effect on the vegetation of the the addition of inorganic nutrients to salt marsh soils at Stiffkey, Norfolk. J. ecol. 65:867-882.
- Jerling, L., 1982. Population dynamics of a perennial herb (*Plantago maritima* L.) along a distributional gradient- a demographical study. Univ. of Stockholm, Institute of botany. (diss.)
- Joenje, W., 1978. Plant colonization and succession on embanked sandflats; a Case study in the Lauwerszeepolder. Groningen. (diss.)
- Jones, R. & J.R. Etherington, 1971. Comparative studies of plant growth, and distribution in relation to waterlogging IV. The growth of dune and dune slack plants. J. ecol. 59:793-801.

- Kajak, A., 1975. Energy flow through a mountainous pasture ecosystem.
In: Jan Vaněk (uitg.). Progress in soil zoology. Dr. W. Junk publ.
Den Haag.
- Kauppi, M., 1967. Über den Einfluss der Beweidung auf die vegetation
der Uferwiesen an der Bucht Liminganlahti im Nordteil des Bottnischen
Meerbusens. Aquilo ser. bot. 6:347-369.
- Looyen, R. & J. Beweidingsdruk op Schiermonnikoog? Doct verslag in
voorber. (1983).
- Montfort, C., & W. Brandrup, 1927. Physiologische und Pflanzengeographische
Seezaltwirkungen II. Ökologischen studien über keimung und erste
Entwicklung bei halophyten. Jahrb. wiss. Bot. 66:
- Norder, J. & J. C. Ruyter, 1977. 5 Jaar beweidung op de Oosterkwelder,
Schiermonnikoog (1971-1976). doct. verslag R. U. Groningen.
- O'Connor, K. F., 1981. Comments on Dr. Floates paper on grazing effect
by large herbivores. In Clark & Roswall (uitg.). Terrestrial
nitrogen cycles. Ecol. bull. (Stockholm) 33:707-714.
- Oosterveld, P., 1975. Beheer en ontwikkeling van natuurreservaten door
begrazing. Natuur en Landschap 1975-6.:161-171.
- Pigott, C. D., 1969. Influence of mineral nutrition on the zonation of
flowering plants in Coastal salt marshes. In: I. H. Rorison (uitg.)
Ecological aspects of the mineral nutrition of plants (symposium).
Blackwell Scientific publ.
- Prins, F. W., 1974. Beweidung op de Oosterkwelder, Schiermonnikoog. Doct.
versl. R. U. Groningen.
- Ranwell, D. S., 1961. Spartina salt marshes in southern England I. The
effects of sheep grazing at the upper limits of spartina marsh in
Bridgewater bay. J. ecol 49; 325-348.
- Rozema, J. & B. Blom. 1977. Effects of salinity and innundation on the
growth of *Agrostis stolonifera*, and *Juncus gerardii*. J. ecol. 65:213-222.
- Schlegel, H. G. 1976. Allgemeine Mikrobiologie. Georg Thieme Verlag,
Stuttgart.
- Schmeisky, H., 1974. Vegetationskundliche und ökologische Untersuchungen
in Strandrasen des Graswarders vor Heiligenhafen/Ostsee. (diss).
Univ. v. Göttingen.
- Schratz, E., 1934. Beiträge zur Biologie der Halophyten: 1. Zur Keimungs-
physiologie. Jahrb. Wiss. Bot. 80:112-142.
- Siira, J., 1970. Studies in the ecology of the seashore meadows of
the Botnian Bay with special reference to the Liminka area.
Aquilo ser. Bot. 9: 1-109.

- Tyler, G., 1971. Hydrology and Salinity of Baltic seashore meadows. *Oikos* 22:1-20.
- Ungar, I. A., 1982. Germination ecology of halophytes. In D. N. Sem & K. S. Rajpurohit (uitg.); Contributions to the ecology of halophytes.
- Valiela, I. & J. M. Teal, 1974. Nutrient limitation in salt marsh vegetation. In: R. J. Reimold & W. Queen (uitg.); The ecology of halophytes. Acad. press, New York.
- Vestergaard, P., 1976. Graesnings betydning for vegetationen på øst-danske strandenge. Samenvatting van Drift og pleje af våde områder i de nordiske lande. Rapport van het bot. instituut van de Univ. van Aarhus 3: 144-155.
- Waisel, Y., 1972. Biology of halophytes. Acad. Press, Londen.
- Westhoff, V. & K. V. Sykora, 1979. A study of the influence of desalination of the juncetum gerardii. *Acta bot. Neerl.* 28: 505-512.
- Woodell, S. R. J. Salinity and germination patterns in coastal plants. Van symposium: Towards a synthesis of vegetation science, population dynamics and ecophysiology in coastal vegetation. In druk.
- Zimnek, G. E., 1975. Die mineralstickstoff-Versorgung einiger Salzrasengesellschaften des Graswarders vor Heiligenhafen-Ostsee. (diss.) Univ. van Göttingen.

7 Bijlage 1.

Deel kwelder: aantal P.Q.'s	Laag	Midden-Hoog	Duin	classificatie
	40	230	59	
== <i>Puccinellia maritima</i>	100	14		L
<i>Suaeda maritima</i>	80	8		L
== <i>Salicornia europaea</i>	78	14		L
== <i>Triglochin maritima</i>	73	25		L-M-H
== <i>Aster tripolium</i>	70	4		L
<i>Spergularia media</i>	65	12		L
== <i>Limonium vulgare</i>	65	23		L-M-H
== <i>Plantago maritima</i>	63	63	54	L-M-H-D
== <i>Glaux maritima</i>	60	43	-	L-M-H
<i>Artemisia maritima</i>	58	61	8	L-M-H
<i>Halimione portulacoides</i>	43	13	-	L
== <i>Atriplex hastata</i>	40	72	25	M-H
<i>Spartina anglica</i>	30	-	-	L
== <i>Juncus gerardii</i>	20	34	-	M-H
== <i>Festuca rubra</i>	23	92	98	M-H-D
== <i>Spergularia marina</i>	15	6	-	L
== <i>Cochlearia danica</i>	8	-	10	L-D
== <i>Agrostis stolonifera</i>	8	55	44	M-H-D
<i>Armeria maritima</i>	8	51	76	M-H-D
<i>Elytrigia ssp.</i>	3	33	92	M-H-D
<i>Potentilla anserina</i>		26	-	M-H
== <i>Juncus maritimus</i>		27	-	M-H
== <i>Poa pratensis</i>		33	95	M-H-D
<i>Cerastium semidecandrum</i>		2	14	D
<i>Polygonum aviculare</i>		1	-	?
<i>Stellaria graminea</i>		1	31	D
<i>Odontites verna</i>		1	-	?
<i>Carex distans</i>		10	-	M-H
<i>Trifolium repens</i>		6	27	D
<i>Plantago coronopus</i>		3	20	D
<i>Lotus corniculatus</i>		7	86	D
== <i>Bromus mollis</i>			41	D
<i>Trifolium arvense</i>			7	D
<i>Sagina procumbens</i>			7	D
<i>Leontodon autumnalis</i>			4	D
<i>Cerastium holosteoides</i>			39	D
<i>Agrostis tenuis</i>			22	D
<i>Carex arenaria</i>			51	D
== <i>Rumex acetosella</i>			29	D
<i>Elytrigia repens</i>			17	D
<i>Holcus lanatus</i>			22	D
<i>Ammophila arenaria</i>			71	D
== <i>Rumex crispus</i>			20	D
== <i>Plantago lanceolata</i>			48	D
<i>Stellaria media</i>			14	D
<i>Galium verum</i>			12	D

Bijl.1. Percentage P.Q.'s waarin de genoemde soorten voorkomen en een classificatie. L-lage kweldersoort; M-H-midden tot hoge kweldersoort; D-duinsoort. De grens om te beslissen of een soort in een bepaalde categorie valt, is gelegd bij 30 %, met uitzondering van die soorten die in alle categorieën lager scoren, of die maar in een categorie voorkomen. Naar gegevens van Bakker & Ruyter, 1981.