

NEV-Dissertatieprijs 2014

Effecten van kwelderbeweiding
op spinnen en insectenRoel van Klink
Irene M. van Schroyenstein Lantman

TREFWOORDEN

Halofiele soorten, loopkevers, natuurbeheer, schorren, zeeaster

Entomologische Berichten 75 (5): 188-199

Kwelders zijn unieke ecosystemen die een zeer specifieke flora en fauna herbergen. Deze kwelders zijn eeuwen lang geëxploiteerd, vooral door middel van beweiding. De afgelopen eeuw is de begrazing op veel kwelders gestaakt. Dit bleek negatieve effecten te hebben op plantendiversiteit door een toename van hoge plantensoorten. Om deze reden wordt in Nederland begrazing vaak ingezet als natuurbeheersmaatregel, maar over hoe dit uitpakt voor de entomofauna is weinig bekend. In dit artikel laten we aan de hand van twee experimenten zien wat de effecten van beweiding zijn op gemeenschappen van carnivore (spinnen, loopkevers en oeverwantsen) en herbivore geleedpotigen, en in het bijzonder soorten die leven op zeeaster (*Aster tripolium*). De soortensamenstelling van de met potvallen gevangen carnivore soorten laat zowel op Schiermonnikoog als in Noord-Friesland Buitendijks grote verschillen zien tussen beweidde en onbeweidde kwelders. Beide herbergen karakteristieke soorten en hebben daarom hoge natuurwaarde. Daarnaast worden op de onbeweidde kwelder meer soorten gevonden die niet aan kwelders gebonden zijn. De rijkdom aan herbivoren van zeeaster wordt vooral bepaald door de biomassa van de waardplant. Deze kan daarom als indicator voor de rijkdom aan herbivore insecten dienen. Dit onderzoek laat zien dat niet alleen beweidde, maar ook langdurig en kortstondig onbeweidde kwelders van hoge natuurwaarde zijn voor ongewervelden. Het is daarom vanuit natuurbeheerperspectief aan te raden om zowel beweidde als onbeweidde kwelders naast elkaar te behouden.

Introductie

Kwelders, in Zuidwest-Nederland 'schorren' genoemd, zijn buitendijkse graslanden die regelmatig overstromen met zeewater (figuur 1). Ze herbergen een unieke flora en fauna, waaronder veel soorten die specifiek aan deze biotoop gebonden zijn. Kwelders ontstaan op plekken in de luwte van zeestromen, waar kleideeltjes kunnen bezinken. Dit gebeurt typisch langs riviermondingen en aan de naar het vasteland gerichte kant van barrière-eilanden, zoals onze waddeneilanden. Ook langs de meer geëxposeerde vastelandskust van de Waddenzee liggen kwelders, maar deze zijn vrijwel allemaal aangelegd door middel van sedimentatievakken ten behoeve van landaanwinning (Bakker 2014). De morfologie van vastelands- en eilandkwelders verschilt sterk, omdat er op de vastelandskwelders veel meer klei wordt afgezet dan op de eilanden. Dit heeft tot gevolg dat de kleilaag van de vastelandskwelders enkele meters dik is en elk jaar met centimeters groeit, terwijl de kleilaag op de eilanden slechts met enkele millimeters per jaar groeit en, afhankelijk van de leeftijd van de kwelder, tot enkele decimeters dik is (Bakker 2014).

Op kwelders vindt men doorgaans een typische zonering. Beginnend bij de elk springtij overstromende pionierzone, loopt de zonering naar lage kwelder die alleen overstroomt wanneer het tij wordt opgestuwd door de wind, tot de hoge kwelder die alleen met stormvloed overstroomt. De pionierzone wordt gekenmerkt door een klein aantal zeer karakteristieke planten-

soorten, waaronder zeekraal (*Salicornia*) en slijkgras (*Spartina*). Iets hoger op de kwelder vindt men nog meer halofyten (plantensoorten die aan zoute omstandigheden gebonden zijn) als gewoon kweldergras (*Puccinellia maritima*), schorrenkruid (*Suaeda maritima*), lamsoor (*Limonium vulgare*) en gewone zoutmelde (*Atriplex portulacoides*). Naarmate men hoger komt, neemt de plantensoortenrijkdom toe. Naast een aantal planten die alleen op hoge kwelders te vinden zijn, zoals zeealsem (*Artemisia maritima*) en zeekweek (*Elytrigia atherica*), verschijnen ook de eerste glycofyten (plantensoorten die onder zoete omstandigheden voorkomen), zoals rood zwenkgras (*Festuca rubra*) en fioringras (*Agrostis stolonifera*). Een duidelijk patroon van hoge en lage kwelder kan echter worden gecompliceerd door stagnerend water op de hoge kwelder, waardoor een secundaire pioniervegetatie kan ontstaan.

Naast deze zeer karakteristieke flora herbergen kwelders ook veel soorten ongewervelden die aan deze biotoop gebonden zijn. Hieronder bevinden zich enkele soorten met een kleine geografische verspreiding, beperkt tot het Noordzeebassin, het Kanaal en de westelijke Oostzee. Dit geldt bijvoorbeeld voor het klokspinnetje (*Praestigia duffeyi*) en de schorzijdebij (*Colletes halophilus* Verhoeff) (figuur 2). De meeste andere soorten zijn wijdverbreid en bevolken ook de kusten van de Middellandse en de Zwarte Zee, alsmede Centraal-Europese binnenlandse zoutpannen en Hongaarse zoutsteppen. De entomofauna van

NEV-Dissertatieprijs 2014

Tijdens de 26e Nederlandse Entomologendag (Ede, 19 december 2014) is de zevende NEV-Dissertatieprijs uitgereikt aan Dr. Roel van Klink, voor zijn proefschrift 'Of dwarves and giants. How large herbivores shape arthropod communities on salt marshes', op 20 juni 2014 verdedigd aan de Rijksuniversiteit Groningen. De prijs bestaat uit een geldbedrag plus een oorkonde en wordt jaarlijks toegekend voor het beste proefschrift op het gebied van de entomologie, verdedigd aan een Nederlandse universiteit in het voorgaande academische jaar (1 september – 31 augustus). Het juryrapport roemt met name de combinatie van echt faunistisch werk met wetenschappelijk vernieuwende theorie. De bevindingen in Van Klink's proefschrift zijn niet alleen op zoutgraslanden van toepassing, maar hebben een algemene geldigheid voor veel meer ecosystemen met grote grazers. Het werk is ook interessant vanuit oogpunt van natuurbeheer, omdat het ingaat op de effecten van beheersmaatregelen op insectengemeenschappen.

During the 26th Annual Dutch Entomologists Meeting (Ede, 19 December 2014), the seventh Netherlands Entomological Society (NEV) Dissertation Award was presented to Dr. Roel van Klink, for his thesis 'Of dwarves and giants. How large herbivores shape arthropod communities on salt marshes', defended on 20 June 2014 at Rijksuniversiteit Groningen. This price comprises a sum of money and a certificate of appreciation, and is awarded for the best doctoral thesis in the field of entomology, defended at a Dutch university in the preceding academic year (1 September – 31 August). The committee especially praises the combination of true faunistic work with novel scientific theory. Results from Van Klink's thesis are not only applicable to coastal salt marshes, but also more generally to ecosystems with large grazers. Moreover, the work is interesting for nature conservation because it discusses the effects of management on insect communities.



kwelders wordt, meer dan de vegetatie, gekenmerkt door aan één kant sterk gespecialiseerde soorten, en aan de andere kant uitermate eurytope soorten die in veel verschillende, vaak verstoorde biotopen te vinden zijn.

De unieke flora en fauna van kwelders wordt bedreigd door een aantal factoren. Zeespiegelstijging heeft lang hoog op de agenda gestaan wat betreft bedreigingen voor het voortbestaan van kwelders, maar recent onderzoek heeft aangetoond dat op de meeste plaatsen de verhoging van kwelders door sedimentatie sneller verloopt dan de zeespiegelstijging (Dijkema et al. 2007).

Op wereldschaal spelen indijking en ontwikkeling van de kust een grote rol. De klei die is afgezet door de zee, is zeer vruchtbaar. Om deze reden zijn de kwelders van West-Europa dan ook sinds hun ontstaan, zo'n 2600 jaar geleden, in gebruik door mensen, vooral voor veehouderij. De vroege bewoners van de toen nog uitgestrekte kwelders leefden op terpen, waardoor zij tegen de overstromingen met zeewater beschermd waren. Later is men land gaan indijken en is het areaal aan kwelders sterk afgenomen (Bazelmans et al. 2012). Tegenwoordig is indijken van kwelders ten behoeve van de landbouw in West-Europa niet meer gangbaar en wordt zelfs ingedijkt gebied teruggegeven aan de invloed van de zee (Beintema et al. 2007, Van der Eijk & Esselink 2014).

Belangrijker voor de natuurkwaliteit van kwelders zijn de grote veranderingen in beweiding gedurende de afgelopen eeuw. Op veel kwelders werd de beweiding zeer intensief, waardoor een homogene golfbaanachtige vegetatie ontstond (figuur 3), terwijl op andere kwelders de beweiding werd gestaakt omdat deze niet meer rendabel was (Bakker 2014). Het stoppen van beweiding levert op korte termijn een snelle stijging van de soortenrijkdom van planten en insecten op (Irmeler & Heydemann 1986, Tischler et al. 1994), maar zorgt op lange termijn dat de plantensoortenrijkdom afneemt doordat

een klein aantal plantensoorten dominant wordt (Bakker 2014). Dit zijn op de hoge kwelder zeekeek (figuur 3, midden), en op de lage kwelder zoutmelde. Deze ontwikkeling wordt vanuit het perspectief van natuurbescherming en cultuurhistorie als onwenselijk beschouwd. Het is bekend dat beweiding met vee de dominantie van deze plantensoorten kan voorkomen en de plantensoortenrijkdom in stand kan houden (Bakker 2014).

In Nederland wordt beweiding dan ook als essentieel onderdeel van kwelderbeheer gezien, maar internationaal is deze mening omstreden. In de Duitse deelstaat Sleeswijk-Holstein staat 'natuurlijkheid' van kwelders centraal, en is de beweiding op bijna alle kwelders sinds de jaren '90 gestopt (Stock et al. 2005). Op de kwelders van het Verenigd Koninkrijk is geen officieel begrazingsbeheer van toepassing, maar worden kwelders vooral als onderdeel van de kustbescherming gezien (Shepard et al. 2011). Hierdoor bestaat geen officieel beleid aangaande beweiding, en zijn zowel beweidde als onbeweidde kwelders aanwezig. In Denemarken, Frankrijk en de Duitse deelstaat Nedersaksen is er ook geen officieel beleid, waardoor beweidde, onbeweidde en zelfs gemaaide kwelders aanwezig zijn.

Kwelderbeheer door middel van beweiding is vooral gebaseerd op plantenecologisch onderzoek, terwijl de effecten op ongewervelden lange tijd onderbelicht gebleven zijn (maar zie Irmeler & Heydemann 1986, Andresen et al. 1990, Pétilion et al. 2007, Rickert et al. 2012, Ford et al. 2013). In dit artikel vergelijken we de entomofauna van de beweidde en onbeweidde situatie langs de overstromingsgradiënt van twee kwelders aan de Waddenzee: Noord-Friesland Buitendijks en Schiermonnikoog. We bestuderen in twee experimenten twee functionele groepen: epigeïsche (bodembewonende) carnivore fauna (spinnen, loopkevers en oeverwantsen) en op zeeaster of zulte (*Aster tripolium*) levende herbivore insecten.



1. Overstroomde kwelder op Schiermonnikoog. Foto: I.M. van Schroyen Lantman
1. Inundated salt marsh on Schiermonnikoog.

Methoden

Locatie

Beide experimenten zijn uitgevoerd op de vastelandskwelder van het Noorderleech, Noord-Friesland Buitendijks (NFB) (53°20'N, 05°43'O), en de Oosterkwelder van Schiermonnikoog (53°28'N, 06°13'O) (figuur 4). Op beide locaties was een volledige gradiënt van hoge naar lage kwelder aanwezig, maar door hydrologische omstandigheden lagen gebieden met vergelijkbare stadia niet op exact dezelfde hoogte ten opzichte van NAP.

De kwelder van NFB is tot stand gekomen door landaanwinningswerken in de 20e eeuw, maar is nu een beschermd natuurgebied in eigendom van de Friese landschapsorganisatie It Fryske Gea. Aan de landzijde wordt het gebied begrensd door de deltadijk, waarachter intensieve landbouw plaats vindt. Grote delen van het gebied zijn lange tijd intensief beweide geweest (>1 rund per ha), maar de onbeweide kwelder was ten tijde van het onderzoek ten minste 8 jaar onbeweid. De beweidingsdichtheid op de beweide kwelder was ongeveer 1 rund per ha. Beweid en onbeweid gebied waren gescheiden door een diepe sloot. Doordat greppelonderhoud in de jaren 1990 is gestopt, bleef zee- en regenwater lang staan op deze kwelder. Hierdoor bevond de lage-kweldervegetatie, gekenmerkt door gewoon kweldergras, zich hier relatief hoog op kwelder, op ongeveer 40 cm boven gemiddeld hoogwater.

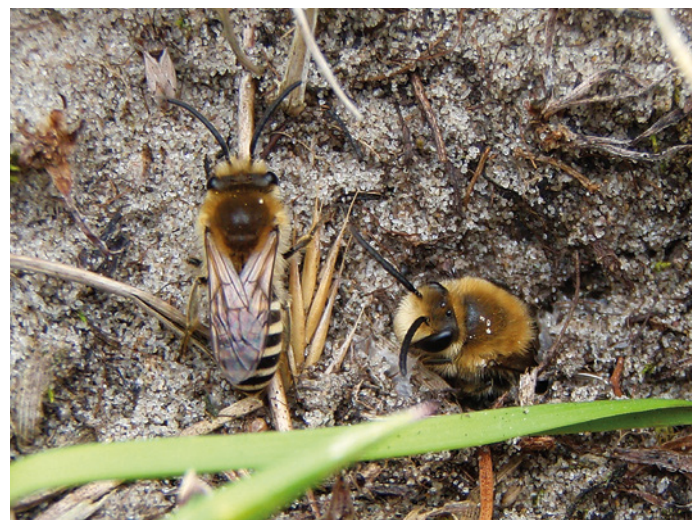
De kwelder van Schiermonnikoog ligt op 8 km van het vasteland en is op natuurlijke wijze ontstaan. De kwelder heeft een achterland van duinen. De beweiding van de kwelder is in 1958 gestopt, maar in 1988 hervat op het door ons onderzochte deel met een dichtheid van 0,5 rund per ha (Bakker 2014). Tussen de beweide en onbeweide kwelders stond een hek. Omdat deze kwelder beter afwaterde dan die van NFB, bevond de lage-kweldervegetatie zich hier lager, op 10 cm boven gemiddeld hoogwater.

Op beide kwelders werd de hoge onbeweide kwelder gedomineerd door zeekweek, maar de lage onbeweide kwelder werd op Schiermonnikoog gedomineerd door zoutmelde, en op NFB door een mix van zeeaster en spiesmelde (*Atriplex prostrata*). De hoge beweide kwelder werd op beide kwelders gedomineerd door lage grassen als rood zwenkgras en fioringras, en kruiden als melkkruid (*Glaux maritima*) en schijnspurrie (*Spergularia*). De lage beweide kwelders werden gedomineerd door gewoon kweldergras. Een drinkbak voor het vee was op beide kwelders aanwezig op ongeveer 1 km afstand van de onderzoekslocatie.

Epigeïsche fauna

Op beide kwelders zijn langs een 1 km lange gradiënt van de hoge naar de lage kwelder vier groepen potvallen ingegraven. Om ondanks het verschil in kwelderhoogte een vergelijkbare vegetatiestructuur te bemonsteren, is ervoor gekozen de plaatsing van de potvallen te baseren op de vegetatiecompositie, en niet op absolute hoogte boven gemiddeld hoog water. Dit heeft tot gevolg dat de gradiënt op NFB korter is (35 cm) dan op Schiermonnikoog (70 cm). Elke groep bestond uit vier vallen in de beweide vegetatie, en vier vallen op gelijke hoogte boven gemiddeld hoog water in de onbeweide vegetatie (figuur 5). De vier vallen (Ø 11cm, gevuld met 4% formaline) van elke groep zijn op minimaal 10 m van elkaar geplaatst in relatief homogene vegetatie. Om ongewenste bijvangst van gewervelden te voorkomen, waren de vallen van kippengaas (maaswijdte 3×5 cm) voorzien. De vallen waren tegen regen en vertrapping beschermd door plastic dakjes met betonijzeren poten (figuur 6). In totaal zijn de vallen drie maal een week actief geweest in de zomer van 2009 (Schiermonnikoog: mei, juli, augustus; NFB: mei, juni, augustus).

Van de vangst zijn alle spinnen (Araneae), loopkevers (Coleoptera: Carabidae) en oeverwantsen (Heteroptera: Saldidae)



2. De schorzijdebij (*Colletes halophilus*) op de beweide kwelder van Schiermonnikoog, augustus 2009. Foto: R. van Klink
2. *Colletes halophilus* on the grazed salt marsh of Schiermonnikoog, August 2009.



3. Verschillend beweidingsbeheer op de kwelder van het Noord-Duitse Friedrichskoog. Van links naar rechts: matige beweidingsdruk, onbeweid en hoge beweidingsdruk. Foto: S. Nolte

3. Salt marsh in Northern Germany under various stocking densities: left to right: moderate stocking density, ungrazed, high density.

gedetermineerd aan de hand van Roberts (1985, 1987), Boeken et al. (2002) en Cobben (1960). De nomenclatuur volgt respectievelijk Platnick (2013), Felix et al. (2010) en Aukema & Rieger (1995-2006). Omdat halofiele soorten (soorten die alleen op kwelders en eventueel in andere zoute gebieden voorkomen) de belangrijkste doelsoorten van kwelderbeheer zijn, maken we expliciet onderscheid tussen kwelderspecialisten en niet-specialisten. Alle soorten zijn over deze twee categorieën verdeeld aan de hand van Hänggi et al. (1995) voor spinnen, Turin (2000) voor loopkevers, en Cobben (1960) voor oeverwantsen.

De herbivore fauna van zeeaster

Zeeaster (figuur 7) is een typische kwelderplant die een diverse fauna van specialistische en generalistische herbivore insecten herbergt (Tischler et al. 1994) en een belangrijke plant is voor bloembezoekende insecten, waaronder de oligolectische (pollen verzamelend van een beperkt aantal waardplanten) schorzijsbij (figuur 2). Zeeaster komt op zowel de lage als de hoge kwelder voor (Weeda 1991) en wordt veel gegeten door vee (Kiehl et al. 1996, Nolte et al. 2013). We hebben de effecten van beweiding op de herbivore fauna van zeeaster gemeten in september 2010 door planten te verzamelen op de beweidde en onbeweidde kwelders van NFB en Schiermonnikoog. Op de kwelder van NFB is nog een extra beweidingstype bemonsterd, namelijk kortstondig (één jaar) onbeweid. Deze behandeling was als rotatie-beheer onderdeel van het grote beweidingsexperiment op deze kwelder (zie De Vlas et al. 2013, Mandema 2014, Nolte 2014).

Op zowel de lage als de hoge kwelder zijn in elk plot tien willekeurig gekozen zeeasterplanten in een plasticzak gewikkeld, uit de grond getrokken en meegenomen naar het lab. Daar zijn alle herbivore insecten op en in de plant verzameld. Hiervoor zijn de stengel en bloemhoofdjes geopend. Omdat sommige planten enkele honderden bloemhoofdjes bezaten, zijn per plant slechts 20 hoofdjes onderzocht en de aantallen gevonden endofage (in de plant vretende) soorten geëxtrapoleerd naar het totaal aantal bloemen. Alle verzamelde insecten zijn zo gedetailleerd mogelijk gedetermineerd. Dit betekende voor de meeste individuen naar soort, voor enkele ectofage (van buiten aan de plant vretende) rupsen naar genus, en voor bladluizen naar onderscheidbare typen (morphospecies). Alle soorten waarvan bekend was dat zeeaster er geen waardplant voor is, zijn niet meegenomen in de analyse.

De gegevens van beide experimenten zijn geanalyseerd met het statistische programma R (R Core Team 2014) met behulp van de pakketten 'vegan' (Oksanen et al. 2014) en 'lme4' (Bates et al. 2014). Voor de analyse van de epigeïsche fauna zijn de aantallen

van de vangsten van drie weken samengevoegd. Van de soorten waarvan in totaal meer dan 20 individuen werden gevangen, is (met behulp van regressie: generalized linear mixed models) geanalyseerd of er een significant verschil was in aantallen per val tussen de beweidde en onbeweidde kwelder. Door hoogte boven NAP en locatie (Schiermonnikoog/NFB) als onafhankelijke variabelen mee te nemen, kon het directe effect van beweiding getest worden.

De epigeïsche fauna is ook geanalyseerd met behulp van multivariate statistiek (NMDS uitgevoerd op basis van Bray-Curtis dissimilariteit, waarna kwelderhoogte als verklarende variabele aan de multivariate puntenwolk is gecorreleerd). Alle soorten met meer dan 20 gevangen individuen zijn in de grafieken van figuur 9 weergegeven.

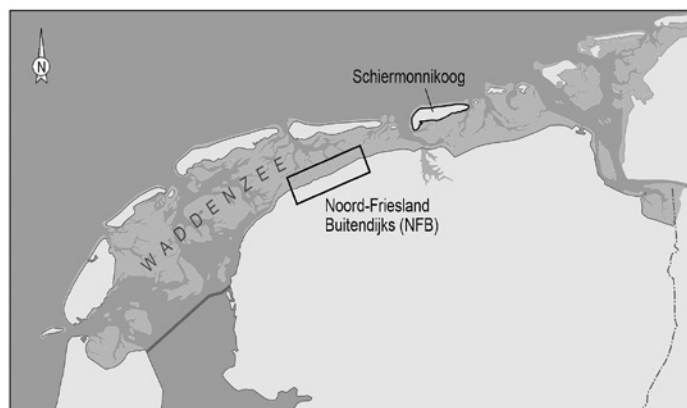
Van de zeeasters is met behulp van regressie berekend welke factoren bepalen hoeveel soorten herbivore insecten voorkomen per individuele plant. Als mogelijke verklarende factoren zijn drooggewicht per plant, beweidingssysteem en kwelderzone meegenomen.

Resultaten

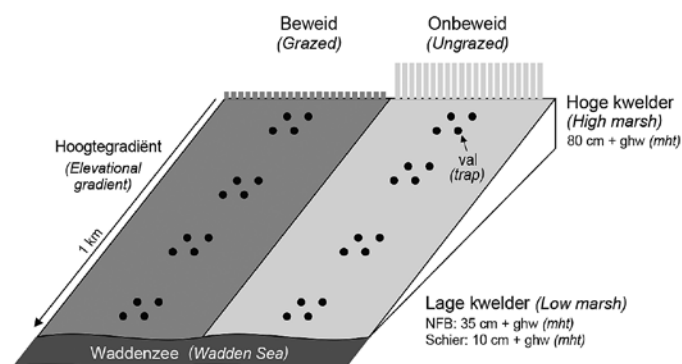
Epigeïsche fauna

In totaal zijn er in de 64 potvallen 12879 individuen van 89 soorten spinnen, loopkevers en oeverwantsen gevangen. Schiermonnikoog was rijker met 75 soorten, tegenover 45 soorten op NFB. Op Schiermonnikoog en NFB werden respectievelijk 52 en 30 soorten spinnen, 19 en 14 soorten loopkevers en vier en één soorten oeverwantsen gevonden. Op beide beweidde kwelders was de langpalpstorsdwergspinn (Erigone longipalpis) de meest abundante soort. Op de onbeweidde kwelders was de schorrenwolfspinn (Pardosa agrestis purbeckensis) het meest abundant op NFB, en het klokspinnetje (Praestigia duffeyi) op Schiermonnikoog.

In totaal kon voor 26 soorten het effect van beweiding berekend worden (tabel 1), waarvan 24 soorten een significant verschil lieten zien tussen beweidde en onbeweidde gebied. Twee soorten, het elegant putkopje (Silometopus ambiguus) en het tweeknopje (Walckenaeria kochi), werden slechts in één beweidingstype per locatie gevonden, waardoor geen statistische test gedaan kon worden. De richting van de respons op beweidingssintensiteit verschilde sterk tussen de soorten. Van de 24 soorten zijn twaalf soorten significant meer gevangen op de beweidde kwelder, en twaalf soorten significant meer op de onbeweidde kwelder (tabel 1). Onder de twaalf soorten die meer op de beweidde kwelder zijn gevangen, bevonden zich vier halofiele soorten, terwijl zich zeven halofiele soorten bevonden onder de soorten die talrijker waren



4. Locaties van de twee onderzochte kwelders aan de Waddenzee.
4. Locations of the two study sites along the Dutch Wadden Sea coast.



5. Schematische voorstelling van de experimentele opzet om epigeïsche fauna te vangen. Ghw = gemiddeld hoog water.
5. Schematic representation of the pitfall trapping scheme to trap epigeic fauna. Mht = mean high tide.

op de onbeweide kwelder. Hier moet wel bij opgemerkt worden dat voor twee soorten loopkevers, de bronzen priemkever (*Bembidion aeneum*) en de kwelderpriemkever (*B. minimum*), de respons tussen de twee sites verschilde (tabel 1).

De patronen van gemiddelde soortenrijkdom per potval waren weinig consistent, maar de totale soortenrijkdom per vier vallen nam gestaag af van de hoge naar de lage kwelder (figuur 8). Ook nam, zoals te verwachten was, van de hoge naar de lage kwelder het aantal gespecialiseerde soorten proportioneel toe, met uitzondering van NFB onbeweid.

Er bestond een groot verschil in soortensamenstelling tussen de beweide en de onbeweide kwelders, en tussen de hoge en lage kwelder. Figuur 9 toont een multivariate analyse waarin elk punt een potval vertegenwoordigt. De afstand tussen de punten is een maat voor het verschil in soortensamenstelling tussen de potvallen. Punten die dicht bij elkaar liggen, lijken dus op elkaar, terwijl punten ver van elkaar af erg verschillen. De beweide en onbeweide kwelders zijn op beide locaties scherp gescheiden, en ook de hoogtegradiënt is duidelijk zichtbaar. Ook zijn de soortnamen van de meest abundante soorten in de grafiek weergegeven. De positie van deze namen ten opzichte van de potvallen en de hoogtegradiënt geeft aan onder welke omstandigheden zij het meest gevonden zijn.

De fauna van zeeaster

De zeeasterplanten die bemonsterd zijn op de twee locaties, verschilden aanzienlijk. Op Schiermonnikoog waren zeeasters een stuk minder algemeen dan op NFB, waren de planten ook kleiner en hadden ze minder bloemen (figuur 10a). Op NFB was er ook een duidelijk verschil in het drooggewicht van de plant tussen de beweide en onbeweide kwelders, terwijl dit op Schiermonnikoog niet het geval was (figuur 10b). Op NFB had dit tot gevolg dat er ook een verschil was in het aantal soorten herbivore insecten per plant tussen de beweidingstypen, waarbij de planten op de kortstondig onbeweide kwelder meer soorten bevatten dan de planten in de andere behandelingen. Opvallend genoeg droegen de kleinere planten op Schiermonnikoog ongeveer evenveel soorten herbivoren per plant als de veel grotere planten op de beweide kwelder van NFB (figuur 10b). De meest abundante soort was op beide locaties de bloemminerende zulteboorvlieg (*Campiglossa plantaginis*) (tabel 2), gevolgd door bladminnen van mineervliegen, vooral *Calycomyza humeralis* (Von Roser) (figuur 11).

Op beide locaties was er een positieve relatie tussen drooggewicht van de plant en het aantal soorten herbivore insecten

per individuele plant. Deze relatie verschilde tussen de beweidingstypen op NFB, maar op Schiermonnikoog niet. Deze toename in soorten met gewicht was op Schiermonnikoog sterker dan op NFB (figuur 12). Kwelderzone had geen effect op drooggewicht of het aantal soorten herbivore insecten op de plant.

Discussie

We vonden grote effecten van beweiding op de fauna van beide kwelders. Bijna alle soorten epigeïsche fauna lieten een significant verschil in abundantie zien tussen de twee behandelingen. De vangsttijd was echter beperkt tot drie weken, waardoor soorten die hun piekactiviteit in de niet bemonsterde perioden hadden, ongetwijfeld zijn gemist. Niettemin was de vangst per week in de meeste vallen hoog, tot 252 individuen per week, waardoor de analyse betrouwbaar is. Een verlenging van de vangsttijd zou wenselijk geweest zijn, maar was logistiek niet mogelijk. Daarnaast moet er rekening mee gehouden worden dat, door het onregelmatige karakter van de extreme omstandigheden van de kwelder, bij verlengde vangsttijd ook meer soorten gevangen zouden worden die eigenlijk niet in staat zijn om te overleven of zich voort te planten op de plek waar ze



6. Potvalbeschermer op de beweide hogekwelder van Schiermonnikoog, Augustus 2009. Foto: R. van Klink

6. Pitfall trap with protective cover on the grazed high marsh of Schiermonnikoog, August 2009.



7. Zeeaster met op de voorgrond fioringras, en op de achtergrond reukloze kamille (*Tripleurospermum maritimum*) en spiesmelde, op de hoge kortstondig onbeweide kwelder van NFB. Foto: I.M. van Schrojenstein Lantman

7. *Aster tripolium* on the short-term ungrazed salt marsh at NFB with in the foreground *Agrostis stolonifera* and in the background *Tripleurospermum maritimum* and *Atriplex prostrata*.

gevangen zijn. Dit zou de diversiteitspatronen verstoren. Zelfs nu is niet uit te sluiten dat er soorten gevangen zijn die geen populatie konden vormen.

De fauna van zeeaster bleek vooral te reageren op biomassa van de waardplant, maar dit was niet de enige factor die de soortenrijkdom per plant beïnvloedde. Op de kwelder van NFB vonden we dat de soortenrijkdom per plant op de langdurig onbeweide kwelder lager was dan op de kortstondig onbeweide kwelder, en even hoog als op de kleinere planten van de beweide kwelder. Mogelijk had dit te maken met een verschil in abiotische omstandigheden tussen de beweidingstypen op deze kwelder. De langdurig onbeweide kwelder van NFB werd 's winters vooral gekenmerkt door kale grond, waar veel slib op werd afgezet. Het is waarschijnlijk dat dit niet ideaal was voor de overwintering van veel soorten. Op de beweide en kortstondig onbeweide kwelders was echter een dichte grasmat aanwezig, die beschutting bood aan overwinterende soorten (figuur 7). Dit verschil in overwinteringsmogelijkheden is niet algemeen, en moet als typisch voor NFB gezien worden.

De twee locaties verschilden behalve in abiotiek en plantengemeenschap ook in entomofauna. Wat epigeïsche fauna betreft was Schiermonnikoog soortenrijker dan NFB. Dit laat zich eenvoudig verklaren door de hogere abiotische en biotische heterogeniteit die de natuurlijke kwelder van Schiermonnikoog herbergt in vergelijking met het door sedimentatiewerken en begreppeling ontstane NFB. Na het stoppen van greppelonderhoud zijn de greppels volgelopen met sediment, waardoor

weinig reliëf in het gebied te vinden was. Hierdoor ontbraken stijlkanten en kale plekken in de vegetatie, waar veel soorten afhankelijk van zijn. Daarnaast verschilde de bodem, waardoor er op Schiermonnikoog meer aan zand gebonden soorten zijn gevonden, zoals de gravende loopkevers *Dyschirius salinus* Schaum en *D. globosus*. De meer gevarieerde vegetatie en het natuurlijke duinensysteem als achterland op Schiermonnikoog zullen, in vergelijking met de intensieve landbouw binnendijks van NFB, ook positief geweest zijn voor de diversiteit, omdat op Schiermonnikoog meer soorten gunstige overwinteringsplekken konden vinden en de kwelder in het voorjaar weer konden koloniseren.

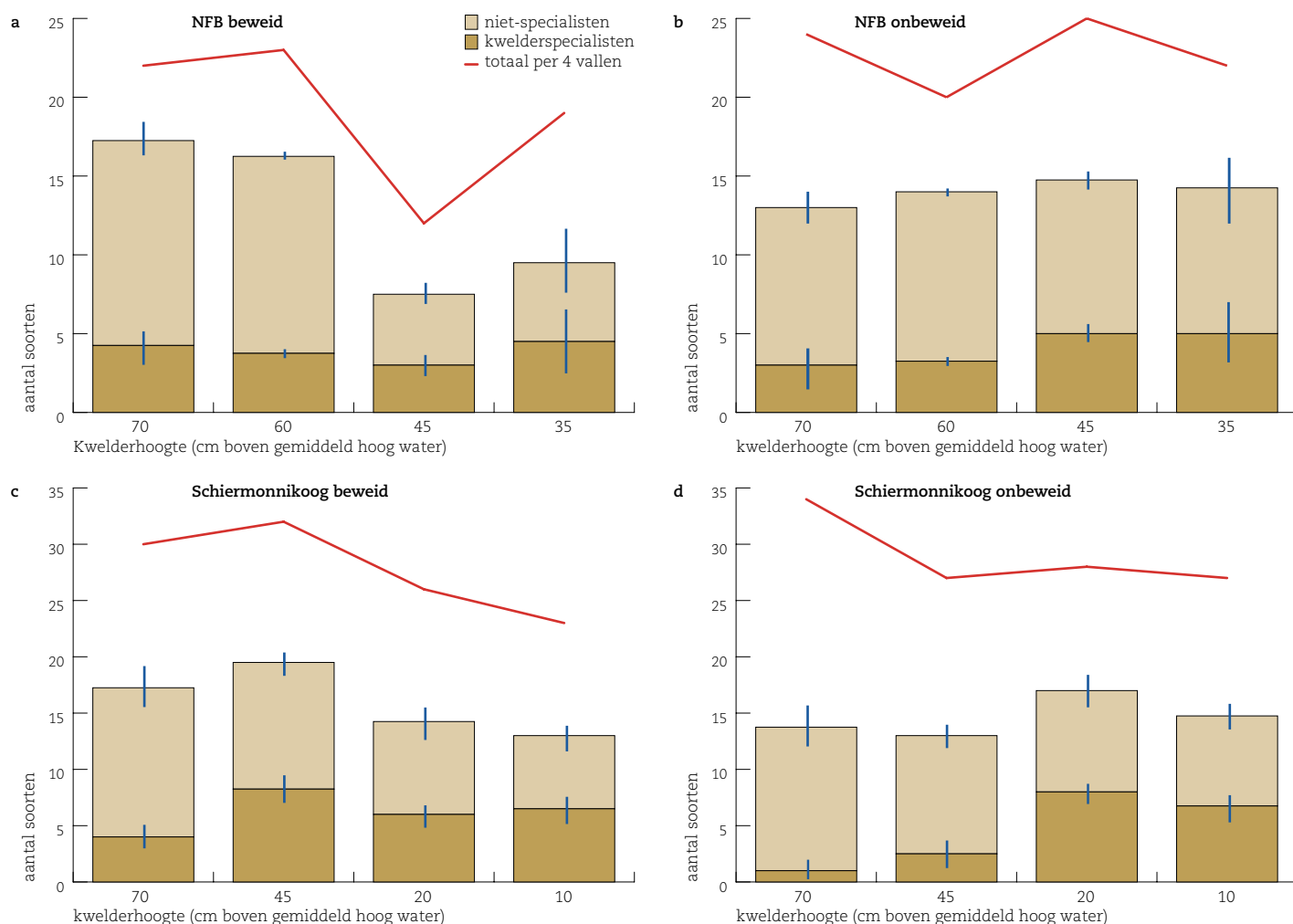
In tegenstelling tot de epigeïsche fauna was de herbivore fauna van zeeaster op NFB rijker dan op Schiermonnikoog. Waarschijnlijk kwam dit doordat zeeaster op NFB veel hogere populatiedichtheden bereikte. Deze nitrofiële plantensoort komt van nature vooral voor op hoogproductieve vastelandskwelders (Weeda 1991) en vond dus op de minder rijke grond van Schiermonnikoog niet de ideale biotoop. Ook waren de planten op NFB veel groter dan op Schiermonnikoog, waardoor de planten voor zowel specialisten als generalisten makkelijk te vinden waren. Er moet wel rekening gehouden worden met schaafeffecten. Door de gevonden relatie tussen biomassa en aantallen en doordat er op NFB veel meer biomassa is bemonsterd dan op Schiermonnikoog, leidde dit tot het vinden van meer insectenindividuen en dus meer soorten. De toename van het aantal soorten per eenheid biomassa was op Schiermonnikoog wel veel groter dan op NFB. Het zou daarom kunnen zijn dat er op Schiermonnikoog meer soorten gevonden zouden zijn dan op NFB wanneer evenveel plantenbiomassa bemonsterd was.

Ten tijde van het onderzoek liep op NFB ca. 1 rund per ha rond en op Schiermonnikoog 0,5 rund per ha. Het verschil in graasdruk, maar ook in productiviteit, tussen locaties maakt het moeilijk om algemene conclusies te trekken over de effecten van begrazing op de fauna. Om een eerlijke vergelijking te maken moet men bekijken hoeveel van de totale jaarlijkse productie aan plantaardige biomassa geconsumeerd wordt door het vee, maar deze gegevens zijn niet beschikbaar en zijn ook schaalafhankelijk. Ook in ander begrazingsonderzoek wordt dergelijke informatie vrijwel nooit gegeven (Van Klink et al. 2015), wat vergelijking tussen verschillende onderzoeken en ecosystemen bemoeilijkt.

Volgens onze resultaten kan zeeaster als bioindicator dienen voor haar herbivore fauna, omdat het een door vee geprefereerde plant is, die slechts in dwergvorm en in lage dichtheden voorkomt onder hoge veedichtheden (Kiehl et al. 1996, Rickert 2011). Dit heeft uiteraard grote gevolgen voor de insecten die van zeeaster afhankelijk zijn. Onder hoge beweidingsdruk verdwenen dan ook vrijwel alle soorten Microlepidoptera (Rickert et al. 2012). Alleen de bladmineerder *Bucculatrix maritima* werd onder dergelijke omstandigheden nog gevonden (Rickert 2011). Soortenrijkdom van Microlepidoptera werd bij onderzoek op de Duitse kwelders alleen behouden onder beweiding met zeer lage dichtheden (één schaap per ha) (Rickert et al. 2012). De abundantie van zeeaster en de biomassa per plant zouden daarom een goede voorspeller moeten zijn voor de diversiteit van haar herbivore fauna.

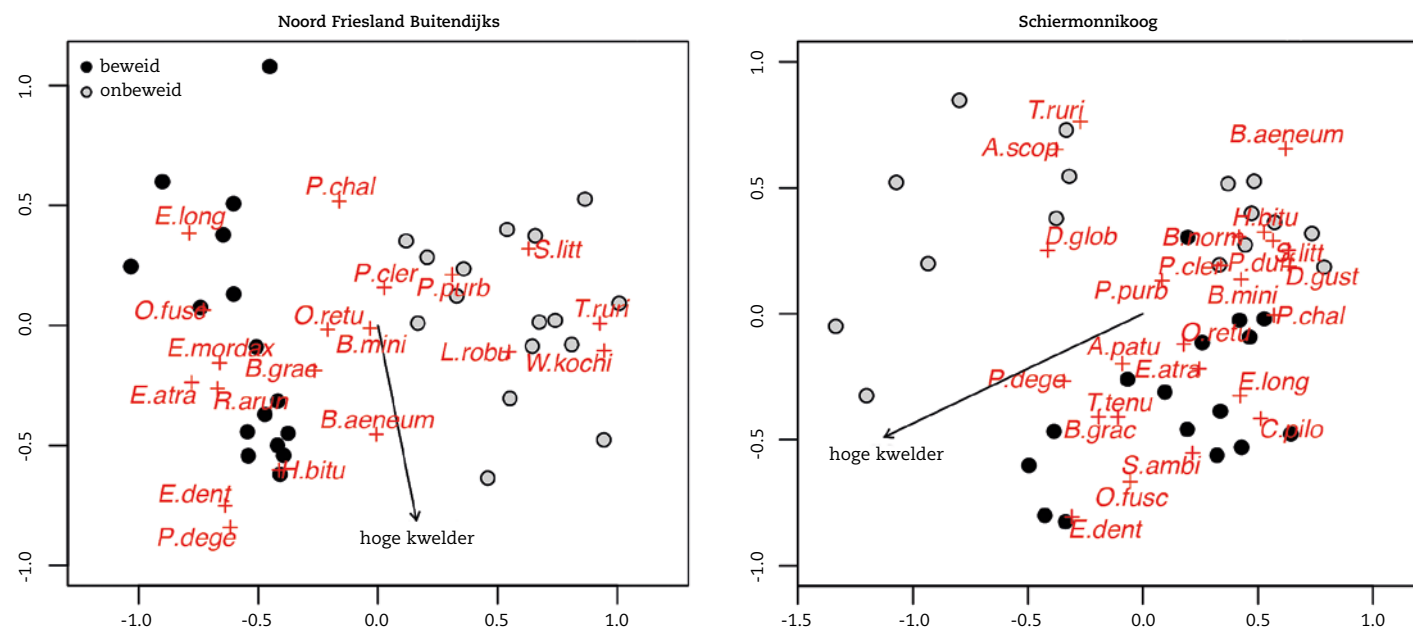
Kwelderspecialisten

Het beheer van kwelders dient gericht te zijn op het behoud van alle soorten die aan deze biotoop gebonden zijn, zoals veel planten en ongewervelden, of van soorten die hier om andere redenen veel voorkomen, zoals veel soorten steltlopers en ganzen. We hebben laten zien dat veel aan kwelders gebonden ongewervelden sterk reageren op beweiding. Eerdere vergelij-



8. Soortenrijkdom van epigaeïsche fauna (spinnen, loopkevers en oeverwantsen) per val en per vier vallen langs de hoogtegradiënt op de beweide en onbeweide kwelders van Noord-Friesland Buitendijks (NFB) en Schiermonnikoog.

8. Species richness of epigeic fauna (spiders, ground beetles and shore bugs) per pitfall trap and per group of four traps along the elevational gradient of the grazed and ungrazed marshes of the mainland marsh of Noord-Friesland Buitendijks (NFB) and the island marsh of Schiermonnikoog.



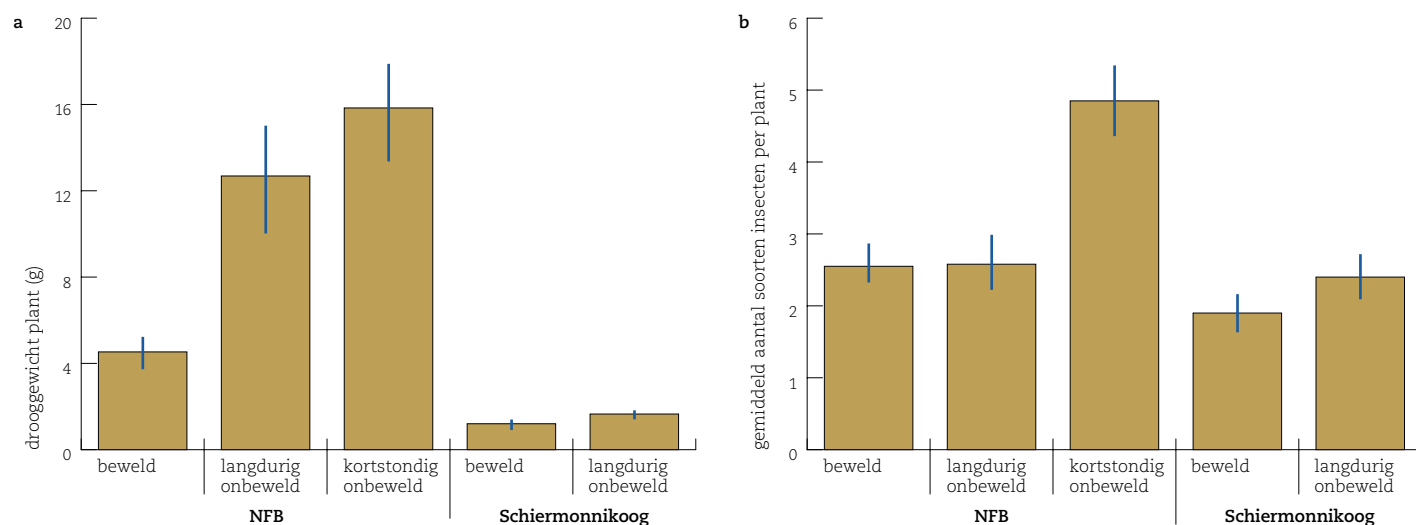
9. NMDS plot van de epigaeïsche fauna van de beweide en onbeweide kwelders van Noord-Friesland Buitendijks en Schiermonnikoog. De afstand tussen de symbolen is een maat voor verschil in soortensamenstelling tussen de plots. Posities van de soorten waarvan meer dan 20 individuen zijn gevonden zijn aangegeven in relatie tot de vallen. Voor afkortingen van soortnamen zie tabel 1.

9. NMDS biplot of the epigeic fauna of the grazed and ungrazed salt marshes of Noord-Friesland Buitendijks and Schiermonnikoog. Distance between the dots represents difference in species composition between traps. Species of which more than 20 individuals were collected, are plotted. For abbreviations of species names, see table 1.

Tabel 1. Abundantie van alle soorten epigeïsche fauna met een totale abundantie >20 op de twee kwelders. De soorten zijn getest op hun abundantie per val. Soorten met een positieve z-waarde zijn het meer abundant op de onbeweide kwelder, soorten met een negatieve z-waarde het meest abundant op de beweide kwelder. Kwelderspecialisten (halofiele soorten) en significante p-waardes ($p < 0.05$) zijn vetgedrukt. * in Zuid-Europa niet halofiel.

Table 1. Abundance of epigeic species with a total abundance >20. Species with a positive z-value were most abundant on the ungrazed salt marshes, species with a negative z-value were most abundant on the grazed marsh. Species known as salt-marsh specialists (halophilic species) and significant p-values ($p < 0.05$) are denoted bold. * not halophilic in southern Europe.

		NFB		Schiermonnikoog			
	afkorting	beweid	onbeweid	beweid	onbeweid		
Araneae						z	p
Allomengea scopigera (Grube)	A.scob		17	4	131	7.2	<0.001
Argenna patula (Simon)	A.patu	1		18	6	-2.46	0.01
Bathyphantes gracilis (Balckwall)	B.grac	36	8	11	1	-4.434	<0.001
Enoplognatha mordax (Thorell)	E.mord	19	3		1	-2.258	0.024
Erigone atra (Blackwall)	E.atra	164	1	213	50	-13.466	<0.001
Erigone dentipalpis (Wider)	E.dent	25		127	2	-1774.6	<0.001
Erigone longipalpis (Sundevall)	E.long	1656	56	1481	63	-34.93	<0.001
Hypomma bituberculatum (Wider)	H.bitu	19	2	11	38	1.216	0.224
Leptorhoptrum robustum (Westring)	L.rob	26	193			9.76	<0.001
Oedothorax fuscus (Blackwall)	O.fusc	210	14	670	5	-17.13	<0.001
Oedothorax retusus (Westring)	O.retu	251	127	203	57	-10.152	<0.001
Pachygnatha clercki Sundevall	P.cler	118	239	35	128	9.188	<0.001
Pachygnatha degeeri Sundevall	P.dege	291		46	29	-12.734	<0.001
Pardosa agrestis purbeckensis (F.O.P.-Cambridge)	P.purb	101	2621	219	476	38.72	<0.001
Praestigia duffeyi (Millidge)	P.duff	1	2	162	555	13.831	<0.001
Robertus arundineti (O.P.-Cambridge)	R.arun	23	1		2	-3.318	<0.001
Silometopus ambiguus (O.P.-Cambridge)	S.ambi			23			
Tenuiphantes tenuis (Blackwall)	T.tenu	2		12	8	-1.26	0.21
Trochosa ruricola (Degeer)	T.ruri	1	36	1	8	936.5	<0.001
Walckenaeria kochi (O.P.-Cambridge)	W.kochi		33		1		
Coleoptera: Carabidae							
Bembidion aeneum Germar	B.aeneum	484	111		15	-13.383	<0.001
Bembidion minimum* (Fabricius)	B.mini	51	25	167	253	2.906	0.004
Bembidion normannum Dejean	B.norm	1	4	5	14	2.33	0.02
Dicheirotrichus gustavii Crotch	D.gust			14	32	2.58	0.01
Dyschirius globosus (Herbst)	D.glob			31	75	4.138	<0.001
Pogonus chalceus (Marshall)	P.chal	5	11	3	6	3.556	<0.001
Heteroptera: Saldidae							
Chiloxanthus pilosus (Fallén)	C.pilo			125	3	-6.380	<0.001
Salda littoralis (Linnaeus)	S.litt		24	7	28	5.485	<0.001



10. Effect van beweiding en lokatie op (a) gemiddeld drooggewicht ($\pm$ standaardfout, $n=20$) per individuele zeeasterplant en (b) aantal soorten herbivore insecten gevonden per zeeasterplant.

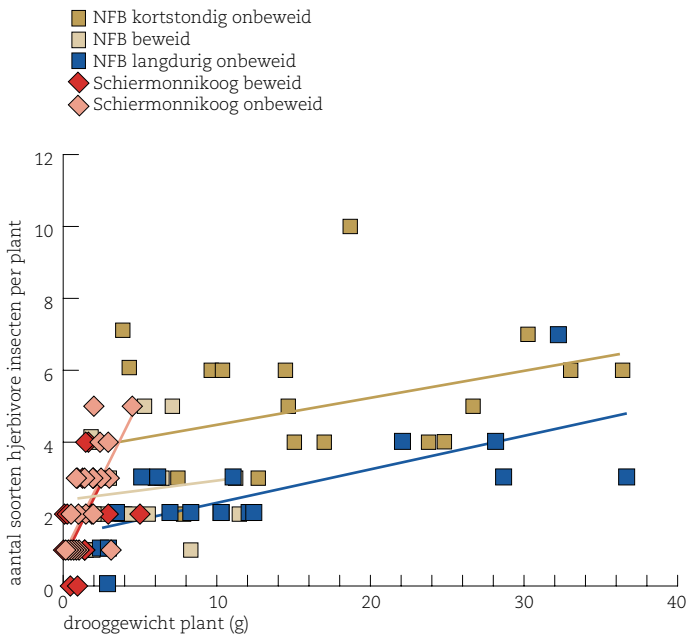
10. Effects of grazing treatment and site on (a) mean ($\pm$ standard error; $n=20$) dry weight per individual Aster plant and (b) the number (mean $\pm$ standard error) of species of herbivorous insects per Aster plant. translation: beweid = grazed; langdurig onbeweid = long-term ungrazed; kortstondig onbeweid = short-term ungrazed.

Tabel 2. Totale abundantie van alle soorten herbivore insecten gevonden op 20 zeeasters per behandeling op de twee kwelders. De abundanties van *Campiglossa plantaginis* en *Eucosma* spp zijn geëxtrapoleerd uit 20 onderzochte bloemhoofdjes per plant. Kwelderspecialisten zijn vetgedrukt. **Table 2.** Total abundance of all herbivorous insect species found on 20 individuals of *Aster tripolium* collected on the two salt marshes in September 2010. Numbers of *Campiglossa plantaginis* en *Eucosma* spp were extrapolated from 20 investigated flower heads per plant to the total number of flowers. Salt marsh specialist species are denoted bold.

	NFB			Schiermonnikoog	
	beweid	langdurig onbeweid	Kortstondig onbeweid	Beweid	Landurig onbeweid
Lepidoptera					
<i>Coleophora asteris</i> Mühlig		1	1		3
<i>Eupithecia</i> spec.			1	1	1
<i>Heliothis</i> spec.			1		
<i>Phalonidia affinitana</i> (Douglas)	6	5	11	1	
<i>Bucculatrix maritima</i> Stainton mijnen	8	12	23	2	
<i>Eucosma tripoliana</i> (Barrett) / <i>rubescana</i> (Constant)	7	55	6	12	97
<i>Clepsia spectrana</i> (Treitschke)				1	
Coleoptera					
<i>Longitarsus reichei</i> (Allard)			3		
Diptera					
<i>Campiglossa plantaginis</i> (Haliday)	224	772	2182	198	187
Agromizidae mijn	45	53	156	12	37
Hemiptera-Heteroptera					
<i>Closterotomus norvegicus</i> (Gmelin)			1		
Hemiptera – Auchenorrhyncha					
<i>Philaenus spumarius</i> (Linnaeus)					1
Hemiptera - Aphidoidea					
Bladluis 1	26	6	63	2	39
Bladluis 2	3		38		
Bladluis 3	1	1	7		1
Bladluis 4			3		
Bladluis 5			4		2
Bladluis 6			3		



11. Bladmijnen van *Calycomyza humeralis* (Diptera: Agromyzidae) op NFB. Foto: R. van Klink
11. Leaf mines of *Calycomyza humeralis* (Diptera: Agromyzidae) at NFB.



12. De relatie tussen drooggewicht en aantal soorten herbivore insecten per plant op de verschillende locaties en onder verschillende beweidsregimes.
12. Relationship between plant dry weight and number of herbivorous insect species per plant at the two locations and under different treatments. For translations, see figure 11.



13. De schorrentandkaak (*Enoplognatha mordax*) op een stuk wrakhout op de kwelder van Noord-Friesland Buitendijks, september 2012. Foto: R. van Klink

13. *Enoplognatha mordax* on drift wood on the grazed salt marsh of Noord-Friesland Buitendijks.

kingen tussen de fauna van beweidde en onbeweidde kwelders in andere West-Europese landen laten voor de meeste soorten dezelfde respons zien (Irmeler & Heydemann 1986, Tischler et al. 1994, Pétilion et al. 2007, Rickert et al. 2012, Ford et al. 2013, Van Klink et al. 2013). Enkele verschillen kwamen ook aan het licht. Wij vonden hier op beide kwelders dat de oeverwants *Salda littoralis* meer voorkwam op de onbeweidde dan op de beweidde kwelders. Dit verschilt van de bevindingen van Ford et al. (2013), die de soort meer vonden onder beweidde op een kwelder in Wales. Mogelijk heeft dit te maken met de vegetatiestructuur van de door ons bestudeerde onbeweidde lage kwelders. Onder het dichte bladerdek van zoutmelde (Schiermonnikoog) of spiesmelde (NFB) bevond zich veel kale grond waar deze zichtjager zijn prooi op vindt. In de dichte grasmat van de onbeweidde kwelder in Wales zal minder kale grond aanwezig geweest zijn. Twee soorten halofiele loopkevers, de gewone kwelderloper (*Dicheirotichus gustavii*) en de gewone zoutloper (*Pogonus chalceus*) werden op deze kwelders meer gevonden in de onbeweidde situatie dan in de beweidde, maar op andere kwelders zijn grotere aantallen gevangen onder intensieve beweidde (Van Klink 2014) of werden conflicterende patronen gevonden op verschillende plekken binnen een kwelder (Irmeler & Heydemann 1986, Georges et al. 2011). Het lijkt er dus op dat deze soorten zich weinig aantrekken van beweidde en geen consistente patronen laten zien.

Voor enkele kwelderspecialisten is dit de eerste publicatie over het effect van beweidde op hun populaties. Het elegant putkopje (*S. ambiguus*), een halofiele hangmatspin, werd alleen gevonden op de beweidde kwelder van Schiermonnikoog. Op de beweidde kwelder van NFB werden hoge aantallen gevonden van de halofiele schorrentandkaak (*Enoplognatha mordax*). Later onderzoek bevestigde de hoge dichtheid van deze zeldzame spin op deze kwelder (Van Klink 2014). Op Schiermonnikoog werd slechts één individu gevonden en ook bij later onderzoek op de Duitse kwelders zijn slechts weinig individuen gevonden (Van Klink et al. 2013). Deze spinnensoort schijnt vooral voor te komen in niet te intensief begraasde vegetaties, en lijkt aangetrokken tot harde substraten voor ei-afzet (figuur 13, persoonlijke observatie).

Daarnaast zijn nog enkele andere zeldzame soorten gevangen. Op Schiermonnikoog was op de onbeweidde lage kwelder het klokspinnetje (*P. duffeyi*) zeer abundant. Deze halofiele soort is endemisch voor het Noordzeebassin, en kwam in hoge dicht-

heid voor tussen de monocultuur van zoutmelde. Op andere kwelders bleek de soort zeldzaam. Op NFB zijn slechts drie individuen gevonden, en op de later onderzochte Duitse kwelders zijn ook maar weinig individuen gevonden (Van Klink et al. 2013). Van de in heel Europa zeldzame hangmatspin *Satilatlas britteni* (Jackson), die vooral op kwelders en in hoogvenen gevonden wordt, is één individu op de beweidde kwelder van Schiermonnikoog gevonden. Op de kwelder van NFB werd een aantal individuen van de zeldzame halofiele gele zoutloper *Pogonus luridipennis* (Germar) gevonden. Deze soort werd gevonden in de begraasde vegetatie, maar komt normaal voor op de slakkige pionierzone van tussen zeekraal (Turin 2000). De meest bijzondere vondst was een individu van de zilte bontloper *Acupalpus elegans* Dejean op de hoge beweidde kwelder van NFB. Deze uitgesproken zeldzame soort is rond de Nederlandse Waddenzee slechts één keer eerder aangetroffen: in het Lauwersmeergebied (Turin 2000). Op de zeeasters werden verschillende individuen van de chrysolide *Longitarsus reichei* gevonden. Deze soort wordt door Tischler et al. (1994) genoemd als oligofaag op onder andere zeeaster en zeeweegebree (*Plantago maritima*), maar wordt door Lohse & Lucht (1994) gemeld van zeeweegebree en verschillende lipbloemigen (Lamiaceae). De soort wordt slechts voor drie provincies gemeld door Vorst et al. (2010). Voor het behoud van deze soorten ligt in beide natuurgebieden een grote verantwoordelijkheid bij de managers.

Conclusie

Het grote verschil in soortensamenstelling in epigeïsche fauna tussen beweidde en onbeweidde kwelders zal vooral veroorzaakt zijn door verschil in vegetatiestructuur. Bijna alle soorten reageerden sterk op de verschillen in beweidde, en bereikten hogere populatiedichtheden in één van beide beweiddestypen. Dit laat zien dat zowel beweidde als onbeweidde kwelders belangrijk zijn voor de bescherming van deze aan kwelders gebonden ongewervelden.

Wanneer beweidde wordt ingezet als beheersmaatregel, is het natuurlijk uiterst belangrijk om te zorgen dat dit gebeurt op een manier die alle doelsoorten van een gebied ten goede komt. Hierbij moeten verschillen tussen soorten vee en vooral ook de veedichtheid in acht genomen worden. Om dit te onderzoeken is op de kwelder van Noord-Friesland Buitendijks in 2010 een groot beweiddeexperiment met verschillende beweidde regimes ingezet. Een overzicht van de resultaten van dit experiment op planten, vogels, ongewervelden en sedimentatie is te vinden in De Vlas et al. (2013).

Het is bekend dat onder lage tot matig hoge veedichtheden een mozaïek van hoge en lage vegetatie kan ontstaan, omdat de grote grazers steeds terugkeren naar bepaalde plekken waar al geget is. Hier zijn namelijk de hergroeiende planten van hoge voedingswaarde (Bakker et al. 1984). Hierbij laat het vee andere plekken onbegraasd, waardoor hier hogere vegetatie ontstaat (figuur 3, figuur 14). Het zou verwacht kunnen worden dat in een dergelijke mozaïekvegetatie de soorten karakteristiek voor zowel de beweidde als de onbeweidde kwelder kunnen voorkomen, maar bij vervolgonderzoek op Duitse kwelders is hiervoor geen bewijs gevonden (Van Klink et al. 2013). Mogelijk komt dit doordat de populaties in dergelijke vegetatiefragmenten niet groot en stabiel genoeg zijn om een constante hoge diversiteit te waarborgen. Wel werd duidelijk dat onder hoge veedichtheden de soortenrijkdom aan ongewervelden een stuk lager is dan onder lage veedichtheden of geen beweidde (Van Klink et al. 2013). Dit wordt ondersteund door literatuur over andere ecosystemen (Van Klink et al. 2015). Beweidde kan dus het beste ingezet worden met lage tot matige veedichtheden, in het geval van kwelders tot één rund per ha. Wel is het



14. Vegetatiemozaïek van begraasde en onbegraasde stukken op de beweidde kwelder van Schiermonnikoog. Foto: M. Schrama

14. Mosaic of grazed and ungrazed vegetation on the saltmarsh of Schiermonnikoog.

belangrijk om in acht te nemen dat ook onder lage veedichtheden bepaalde plantensoorten door het vee geselecteerd kunnen worden, waardoor de populaties van de aan deze planten gebonden herbivore insecten in gevaar kunnen komen.

We concluderen daarom dat voor de bescherming van de entomofauna van deze zeer specifieke biotoop zowel beweidde als onbeweidde kwelders van belang zijn, maar dat beweiding niet te intensief moet zijn. Voor herbivore insecten gebonden aan halofyten kunnen kortstondig onbeweidde kwelders (1-5 jaar), waarin hun waardplanten hoge biomassa kunnen bereiken, vooral van belang zijn. Voor epigeïsche fauna zijn ook langdurig onbeweidde kwelders van belang, waarbij plantensoortenrijkdom welliswaar sterk afneemt, maar de ondergrondse fauna toeneemt (Schrama 2012). Het is daarom aan te bevelen om alle drie deze beheerstypen naast elkaar te behouden om te zorgen dat alle (doel)soorten hoge populatiedichtheden kunnen bereiken, waardoor ze tegen uitsterven beschermd zijn.

Dankwoord

Wij bedanken Jan Bakker, Michiel Wallis de Vries en Rikjan Vermeulen voor hun begeleiding van het onderzoek, en Maarten Schrama voor hulp bij de start van beide experimenten op Schiermonnikoog. Daarnaast bedanken we Oscar Vorst, Peter van Helsdingen, Juliën Pétillon, Berend Aukema, Maurice Jansen en Corinna Rickert voor hun directe en indirecte hulp bij de determinaties van de ongewervelden. It Fryske Gea en Natuurmonumenten bedanken we voor toestemming om experimenten in hun gebieden uit te voeren. Ten slotte bedanken we Dick Visser voor het maken van figuren 4 en 5, en Steffi Nolte, Corinna Rickert en Maarten Schrama voor toestemming voor het gebruik van door hen gemaakte foto's. Dit werk was gefinancierd door het Waddenfonds (WF 200451).

Literatuur

- Andresen H, Bakker JP, Brongers M, Heydemann B & Irmeler U 1990. Long-term changes of salt marsh communities by cattle grazing. *Vegetatio* 89: 137-148.
- Aukema B & Rieger C 1995-2006. Catalogue of the Heteroptera of the Palearctic region 1-6. Nederlandse Entomologische Vereniging.
- Bakker JP 2014. Ecology of salt marshes, 40 years of research in the Wadden Sea. Waddenacademie, Lecture series 5.
- Bakker JP, De Leeuw J & Van Wieren SE 1984. Micro-patterns in grassland vegetation created and sustained by sheep-grazing. *Vegetatio* 55: 153-161.
- Bates D, Maechler M, Bolker B & Walker S 2014. lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and S4. R package version 1.1-7. Beschikbaar op: <http://CRAN.R-project.org/package=lme4>
- Bazelmans J, Meier D, Nieuwhof A, Spek T & Vos P 2012. Understanding the cultural historical value of the Wadden Sea region. The co-evolution of environment and society in the Wadden Sea area in the Holocene up until early modern times (11,700 BC–1800 AD): An outline. *Ocean & Coastal Management* 68: 114-126.
- Bointema A, Esselink P, Van Duin W, Bos D & De Vries H 2007. Van polder naar kwelder. Proefverkweldering van het Noorderleech - een experiment. Altenburg & Wymenga rapport 1020.
- Boeken M, Desender K, Drost B, Van Gijzen T, Koese B, Muilwijk J, Vermeulen R & Turin H 2002. De Loopkevers van Nederland en Vlaanderen (Coleoptera: Carabidae). Jeugdbondsuitgeverij.
- Cobben RH 1960. Die Uferwanzen Europas. In: *Illustrierte Bestimmungstabellen der Wanzen II. Europa (Hemiptera Heteroptera Europae 3* (Stichel W ed): 209-263. Stichel.
- De Vlas J, Mandema FS, Nolte S, Van Klink R & Esselink P 2013. Nature conservation of salt marshes - The influence of grazing on biodiversity. PUCCIMAR rapport 09. PUCCIMAR & It Fryske Gea.
- Dijkema KS, van Duin WE, Dijkman EM & Van Leeuwen PW 2007. Monitoring van kwelders in de Waddenzee. Alterra-rapport 1574, IMARES-rapport C104/07, WOT IN serie 5.
- Felix R, Muilwijk J, Dekoninck W & Desender K 2010. List with vernacular names of the ground beetles (Coleoptera: Carabidae) of Belgium and the Netherlands. *Entomologische Berichten* 70: 128-139.
- Ford H, Garbutt A, Jones L & Jones DL 2013. Grazing management in saltmarsh ecosystems drives invertebrate diversity, abundance and functional group structure. *Insect Conservation and Diversity* 6: 189-200.
- Georges A, Fouillet P & Pétillon J 2011. Changes in salt-marsh carabid assemblages after an invasion by the native grass *Elymus athericus*. In: *Carabid Beetles as Bioindicators - biogeographical, ecological and environmental studies. Proceedings of the 14th European Carabidologists Meeting, Westerbork, The Netherlands, September 14-18, 2009* (Kotze DJ, Assmann T, Noordijk J, Turin H & Vermeulen R eds): 407-420. Pensoft.
- Hänggi A, Stöckli E & Nentwig W 1995. Habitats of Central European Spiders. *Miscellanea Faunistica Helvetiae* 4.
- Irmeler U & Heydemann B 1986. Die ökologische Problematik der Beweidung von Salzwiesen an der Niedersächsischen Küste - am Beispiel der Leybucht. *Naturschutz und Landschaftspflege in Niedersachsen. Niedersächsisches Landesverwaltungsamt, Fachbehörde für Naturschutz*.
- Kiehl K, Eischeid I, Gettner S & Walter J 1996. Impact of different sheep grazing intensities on salt marsh vegetation in northern Germany. *Journal of Vegetation Science* 7: 99-106.
- Lohse GA & Lucht WH 1994. Die Käfer mitteleuropas. 3. Supplementband. Goecke & Evers Verlag.
- Mandema FS 2014. Grazing as a nature management tool - An experimental study of the effects of different livestock species and stocking densities on salt-marsh birds. PhD thesis, Rijksuniversiteit Groningen.
- Nolte S 2014. Grazing as a nature management tool - The effect of different livestock species and stocking densities on salt-marsh vegetation and accretion. PhD

- thesis, Rijksuniversiteit Groningen.
- Nolte S, Esselink P & Bakker JP 2013. Flower production of *Aster tripolium* is affected by behavioral differences in livestock species and stocking densities: the role of activity and selectivity. *Ecological Research* 28: 821-831.
- Oksanen J, Kindt R, Legendre P, O'Hara B, Simpson DL, Solymos P, Wagner H, Guillaume Blanchet F, Minchin PR, O'Hara RG, Simpson GL, Henry M, Stevens H 2014. *vegan* 2.1-4. Community Ecology Package. Beschikbaar op: <http://cran.sciserv.eu/web/packages/vegan/vegan.pdf>.
- Pétillon J, Georges A, Canard A & Ysnel F 2007. Impact of cutting and sheep grazing on ground-active spiders and carabids in intertidal salt marshes (Western France). *Animal Biodiversity and Conservation* 30: 201-209.
- Platnick NI 2013. The world spider catalog, version 14.0. The American Museum of Natural History. http://research.amnh.org/iz/spiders/catalog_14.0/index.html
- R Core Team 2014. R: A language and environment for statistical computing. version 3.1.1. R Foundation for Statistical Computing.
- Rickert C 2011. Microlepidoptera in salt marshes. *Faunistisch-Ökologische Mitteilungen Supplement* 37.
- Rickert C, Fichtner A, Van Klink R & Bakker JP 2012. Alpha- and beta-diversity in moth communities in salt marshes is driven by grazing management. *Biological Conservation* 146: 24-31.
- Roberts MJ 1985. The Spiders of Great Britain and Ireland 1. Harley books.
- Roberts MJ 1987. The Spiders of Great Britain and Ireland 2. Harley books.
- Schrama M 2012. The assembly of a salt marsh community - The interplay of green and brown foodwebs. PhD thesis, Rijksuniversiteit Groningen.
- Shepard CC, Crain CM & Beck MW 2011. The protective role of coastal marshes: a systematic review and meta-analysis. *PloS one* 6: e27374.
- Stock M, Gettner S, Hagge M, Heinzel K, Kohlus J & Stumpe H 2005. *Salzwiesen an der Westküste von Schleswig-Holstein 1988-2001. Schriftenreihe des Nationalparks Schleswig-Holsteinisches Wattenmeer*. Boyens Buchverlag.
- Tischler T, Mieth A, Meyer H, Reinke HD, Tutlowitzki I, Fock H, Haasse A 1994. *Ökosystemforschung Wattenmeer Schleswig-Holstein - Teilvorhaben A 5.3 Bioindikatoren im Supralitoral, Teilbericht B: Ökologie von Salzwiesenarten und Salzwiesen-Lebensgemeinschaften - Wirbellosenfauna*.
- Turin H 2000. *De Nederlandse Loopkevers; verspreiding en ecologie (Coleoptera: Carabidae)*. Nederlandse Fauna 3. Nationaal Natuurhistorisch Museum Naturalis, KNNV Uitgeverij & EIS-Nederland.
- Van der Eijk A & Esselink P 2014. 10 jaar kwelderherstel in Noard-Fryslân Bûtendyks. PUCCIMAR rapport 12. It Fryske Gea.
- Van Klink R 2014. Of Dwarves and Giants. How large herbivores shape arthropod communities on salt marshes. PhD thesis, Rijksuniversiteit Groningen.
- Van Klink R, Rickert C, Vermeulen R, Vorst O, WallisDeVries MF & Bakker JP 2013. Grazed vegetation mosaics do not maximize arthropod diversity: evidence from salt marshes. *Biological Conservation* 164: 150-157.
- Van Klink R, Van der Plas F, Van Noordwijk CGE, WallisDeVries MF & Olff H 2015. Effects of large herbivores on grassland arthropod diversity. *Biological Reviews* 90: 347-366.
- Vorst O, Alders K, Beenen R, Cuppen J, Drost B, Edzes H, Felix R, Heijerman Th, Huijbregts J, Mulwijk J, De Oude J, Van de Sande C, Teunissen D, Tiemersma Sj & Winkelman J 2010. *Catalogus van de Nederlandse kevers. Monographieën van de Nederlandse Entomologische Vereniging* 11: 1-317.
- Weeda EJ 1991. *Nederlandse Oecologische Flora – Wilde planten en hun relaties* 4. KNNV Uitgeverij.

Geaccepteerd: 24 juni 2015

Summary

Effects of livestock grazing of coastal salt marshes on spiders and insects

We performed two experiments to assess how livestock grazing affects spiders and insects on two coastal salt marshes at the Wadden sea coast, the Netherlands: the mainland marsh Noord-Friesland Buitendijks (NFB) and the island marsh of Schiermonnikoog. We trapped epigeic fauna (ground beetles, spiders, and shore bugs) along the inundation gradient using pitfall traps, and collected 100 sea aster (*Aster tripolium*) plants in 2009 and 2010 respectively. The epigeic fauna responded strongly to grazing at both sites, and showed a large difference between the two treatments and along the inundation gradient. All species of which in total more than 20 individuals were collected, were assessed for their response to grazing using mixed models. Of the 26 species assessed, 24 showed a significant response, of which 12 reached higher abundances under grazing, and as many species in the absence of grazing. Two species did not yield any meaningful results, because they were completely absent in at least one treatment at both sites. Species richness of herbivorous insects living on sea aster differed between treatments on NFB but not on Schiermonnikoog. It was mostly determined by dry weight of the host plant. At NFB, the relation between plant dry weight and insect species richness was affected by grazing, where both under grazing and under long-term ungrazed conditions species richness was lower than under short-term ungrazed conditions. Possibly, disturbance by grazing decreases species richness, while on the long-term ungrazed marsh winter conditions and sediment deposition may be unfavorable for the fauna. This latter effect is probably unique to this site, though. We conclude that for the herbivorous fauna of halophytes short-term ungrazed marshes seem to offer especially favorable conditions, whereas for epigeic fauna both grazed and long-term ungrazed marshes offer high conservation value. We therefore suggest that grazed, short-term ungrazed and long-term ungrazed marshes are maintained in close proximity at all times to maximize conservation value.



Roel van Klink

Rijksuniversiteit Groningen
Conservation Ecology
Nijenborgh 7
9747 AG Groningen
roel.vanklink@gmail.com

Czech Academy of Sciences
Dukelská 135
73982, Třeboň
Tsjechië

Irene M. van Schroyen Lantman

Universiteit Gent
Terrestrial Ecology Unit
K.L. Ledeganckstraat 35
B-9000, Gent
België