



Foto 1. De onbeweide jonge kwelder op Schiermonnikoog. De plots (de afstand tussen de paaltjes is 2 m) tonen het effect van vijf jaar uitsluiten van hazen en ganzen (rechts) en uitsluiten van alleen ganzen (midden). De laatste toont geen verschil met de controle (links) waar beide soorten vrij toegang hebben (foto: Jaap de Vlas).

Natuurbeheer van kwelders

Als we uitspraken willen doen over natuurbeheer in kustsystemen, met name kwelders, is het zaak te kunnen generaliseren. Gelden ervaringen opgedaan op de ene plaats ook op andere plaatsen? Kunnen we uitkomsten van kleinschalige experimenten toepassen op grotere schaal? Het uitgangspunt van dit artikel ligt op de zandige kwelder van Schiermonnikoog. Daarnaast is onderzoek uitgevoerd op andere zandige kwelders en kleikwelders in het internationale Waddengebied.

Jan Bakker

Klei, stikstof en planten

De kwelder van Schiermonnikoog (fig.1) breidt zich nog steeds uit naar het oosten. Aan de oostkant bevinden zich de jonge kwelders, aan de westkant bij de dijk de oudste kwelders van ruim 150 jaar. Naarmate een kwelder ouder wordt, neemt de dikte van de afgezette kleilaag toe. In de klei bevindt zich stikstof. Hoe dikker de kleilaag, hoe groter de totale hoeveelheid stikstof en hoe groter de voor plantengroei beschikbare hoeveelheid stikstof. Gegevens verzameld op Terschelling en het schiereiland Skallingen (Denemarken) passen goed bij die van Schiermonnikoog. Hieruit concluderen we dat de correlatie tussen dikte van de kleilaag en hoeveelheid stikstof in de bodem algemeen geldig is voor zandige kwelders (Olff et al., 1997).

De reeks van jonge naar oude kwelder op Schiermonnikoog vormt een productiviteitsgradiënt met toenemende hoeveelheid plantenmassa. Op de hoge kwelder vormt een vegetatie gedomineerd door Zeekweek (*Elytrigia atherica*), op de lage kwelder een vegetatie met veel Gewone zoutmelde (*Atriplex portulacoides*) het laatste stadium van de successie.

Planten beïnvloeden kleine herbivoren

Op de jonge kwelder van Schiermonnikoog ligt weinig klei en staat weinig gewas, waardoor er niet veel hazen en ganzen kunnen foerageren. Met toenemende leeftijd en kleidikte neemt de hoeveelheid gewas toe en stijgen ook de aantallen gevonden keutels van ganzen en hazen. Bij nog verdere toename van de hoeveelheid gewas nemen de aantallen keutels van ganzen en hazen weer af. De verklaring is dat weliswaar de kwantiteit van het gewas toeneemt, maar de kwaliteit afneemt. Waar veel kleine herbivoren foerageren bestaat de vegetatie uit relatief veel eiwitrijk blad. De hoge vegetatie van de laatste stadia van de successie bevat relatief veel stengel en is daardoor niet aantrekkelijk voor de kleine herbivoren.

Het hiervoor geschetste patroon is afgeleid uit de ruimtelijke verdeling van keutels op de jonge en oude kwelder: de keutels zijn geteld gedurende een jaar. Waarnemingen gedurende 20 jaar bevestigen dat werkelijk sprake is van successie. Aantallen gansdagen namen af op de oude kwelder, maar namen toe op de jonge kwelder. De conclusie is dat de ouder wordende kwelder in het westen ongeschikt wordt voor de ganzen en zij uitwijken naar de jonge kwelder in het oosten van Schiermonnikoog (van der Wal et al., 2000a) (fig. 2). Zolang de

Fig. 1. Kaartje met positie van Skallingen, Sönke-Nissen-Koog, Friedrichskoog, Mellum, Jadebusen, Ley Bucht, Dollard, Rottumerplaat, Schiermonnikoog en Terschelling.



kwelder zich uitbreidt naar het oosten kunnen de ganzen mee opschuiven. Dit is niet overal mogelijk. Op de Boschplaat van Terschelling is de kwelder overal even oud (de ontwikkeling startte na de aanleg van de stuifdijk rond 1930) en Zeekweek breidt zich de laatste jaren sterk uit, terwijl de kwelder niet verder groeit naar het oosten.

Kleine herbivoren beïnvloeden planten

De effecten van kleine herbivoren op de vegetatie kunnen worden aangetoond door ze uit te sluiten van begrazing door middel van exclosures. Horizontale draden sluiten ganzen uit; kippengaas sluit ganzen en hazen uit van begrazing. Het uitsluiten van alleen ganzen resulteert in weinig verschil met de controle-situatie waarin ganzen en hazen vrije toegang hebben. Het uitsluiten van beide herbivoren heeft na vijf jaar een duidelijk effect op de vegetatie van de kwelder tot 30 jaar oud op Schiermonnikoog. In de afwezigheid van beide herbivoren ontwikkelt de vegetatie zich sneller in de richting van de late successie-soorten Zeekweek en Gewone zoutmelde dan wanneer de herbivoren wel aanwezig zijn (Kuijper & Bakker, 2005). Het is vermeldenswaard dat deze ontwikkeling het snelst gaat op de kwelder van 1 jaar oud. We concluderen dat op de heel jonge kwelder met nog veel kale bodem de late successie-soorten zich gemakkelijker kunnen vestigen bij afwezigheid van kleine herbivoren dan op de wat oudere kwelder met een dichtere vegetatie.

Een tweede conclusie is dat hazen een groter effect hebben op de vegetatie dan ganzen. Ganzen foerageren in het vroege voorjaar op de kwelder, vóór de productiepiek van veel plantensoorten, en vertrekken daarna naar de broedgebieden in het noorden. In het voorjaar foerageren ganzen en hazen bij voorkeur op dezelfde aantrekkelijke vroege successie-soorten als Rood zwenkgras (*Festuca rubra*), Gewoon kweldergras (*Puccinellia maritima*), Schorrenzoutgras (*Triglochin maritima*) en Zee-weegbree (*Plantago maritima*). In de winter echter eten hazen ook late successie-soor-

Fig. 3. Totale plantconsumptie door ganzen, hazen en konijnen op kwelderdelen van verschillende leeftijd op Schiermonnikoog. Beweiding met koeien vindt alleen plaats op de oude kwelderdelen (naar Kuijper, 2004).

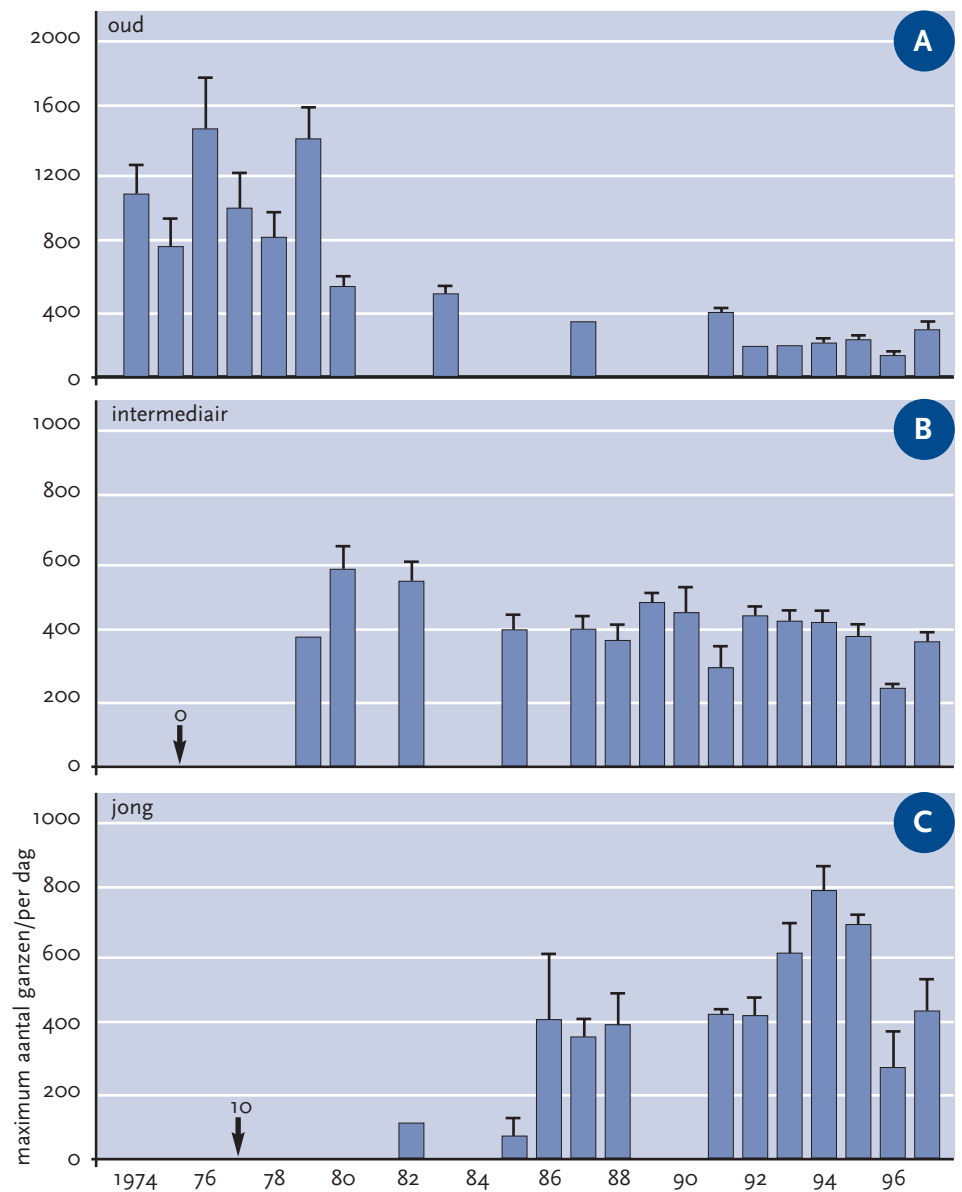


Fig. 2. De aantallen Rotganzen in (A) oude, (B) intermediaire en (C) jonge delen van de kwelder van Schiermonnikoog tussen 1974 and 1997. Maximale aantallen ganzen per dag $\pm$ SE zijn gegeven voor alle afzonderlijke jaren. De ligging van de drie kwelderdelen is in het kaartje hiernaast aangegeven. Als geen staafje is weergegeven zijn geen gegevens beschikbaar, tenzij anders is aangegeven. De grootte van de studiegebieden was 58 ha, 40 ha en 79 ha in 1977, en 97 ha, 37 ha en 80 ha in 1996 voor de oude, intermediaire en jonge kwelder (van der Wal et al., 2000a).

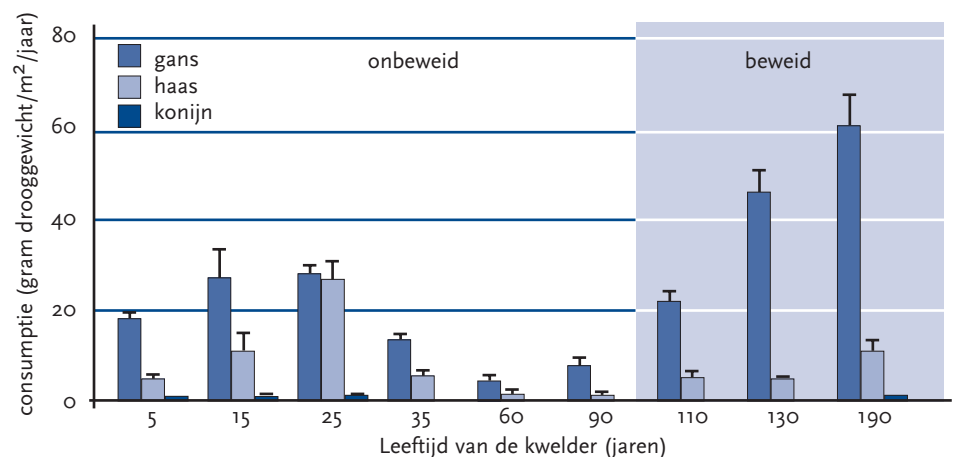




Foto 2. De met koeien beweede kwelder op Schiermonnikoog met een korte vegetatie van Rood zwenkgras en plukken Zeealsem langs de slenk. In de enclosure links (tientallen jaren onbeweid) domineert Zeekweek (foto: Roos Veeneklaas).

ten zoals Gewone zoutmelde, waardoor de vroege successie-soorten zich kunnen handhaven. De vergelijking van de effecten van exclusures in verschillende fasen van de successie suggereert dat de hazen de successie van de vegetatie enkele tientallen jaren kunnen tegenhouden (van der Wal et al., 2000b).

Op de jonge kwelder van Schiermonnikoog wordt geen Zeekweek aangetroffen. De zaden van Zeekweek worden wel afgezet door zeewater dat over de kwelder stroomt, zoals blijkt uit het invangen met kunstgrasmatjes. Uit experimenten blijkt dat kiemplanten worden opgegeten door de kleine herbivoren. Hoewel Zeekweek niet wordt geprefereerd als de plant volwassen is, worden de jonge planten wel gegeten.

De resultaten van kleinschalige experimenten met exclusures op Schiermonnikoog zijn reproduceerbaar op grote schaal. Op de eilanden Rottumerplaat en Mellum (Duitsland) komen geen hazen voor. De vergelijking van transecten van lage naar hoge kwelder met een leeftijd van ongeveer 30 jaar, laat zien dat de door ganzen geprefereerde vroege successie-soorten Rood zwenkgras, Gewoon kweldergras en Zeeweegbree meer voorkomen op Schiermonnikoog dan op Rottumerplaat en Mellum. Daarentegen komen de niet door ganzen geprefereerde late successie-soorten Zeekweek en Gewone zoutmelde juist meer voor op Rottumerplaat en Mellum dan op Schiermonnikoog (Kuijper & Bakker, 2003).

Interactie tussen herbivoren

Experimenten met ganzen in gevangenschap en het beïnvloeden van de kwantiteit van de vegetatie (tijdelijke exclusures) en de kwaliteit (bemesting) op Schiermonnikoog

lieten zien dat zowel competitie als facilitatie tussen hazen en ganzen plaatsvindt. Konijnen spelen hier geen rol van betekenis (fig. 3). Ganzen prefereren korte vegetatie met hoge kwaliteit. Hazen prefereren de combinatie van hoge kwantiteit en hoge kwaliteit (Stahl et al., 2006). Ganzen hebben voorkeur voor plekken die eerder zijn begrast door andere ganzen of door hazen. Wanneer twee soorten herbivoren dezelfde voedselbron benutten, wijkt één soort uit naar de minder geprefereerde plekken. Grote groepen foeragerende ganzen kunnen in het voorjaar hazen verdrijven naar minder geprefereerde plekken. Hoewel hazen de successie van de vegetatie enkele tientallen jaren kunnen tegenhouden, verliezen ze op de oudere kwelder van Schiermonnikoog de controle op de successie. Grote herbivoren zoals koeien zijn nodig om de successie terug te zetten. De oudste (150 jaar) kwelder van Schiermonnikoog wordt beweid met jongvee en heeft een begrazingsdruk van hazen en ganzen vergelijkbaar met de onbeweide kwelder van ongeveer 25 jaar (Kuijper, 2004) (fig. 3).

Vijf jaar na het uitsluiten van koeien wordt geen effect op de hoeveelheid keutels van hazen gevonden. De massa van planten is toegenomen, maar de soortensamenstelling is niet veranderd. Echter exclusures van ruim 30 jaar oud laten zien dat de hoeveelheid hazenkeutels sterk is gereduceerd. Na 30 jaar is de soortensamenstelling wel veranderd en is de niet geprefereerde late successie-soort Zeekweek dominant geworden.

We concluderen dat op korte termijn (binnen een seizoen) competitie kan plaatsvinden tussen verschillende soorten herbivoren, terwijl op lange termijn facilitatie optreedt. Op de ouder wordende kwelder

van Schiermonnikoog faciliteren eerst Brandganzen (*Branta leucopsis*) voor Rotganzen (*Branta bernicla*), later hazen voor ganzen en tenslotte koeien voor hazen.

Uitsluiten van beweiding: effecten op planten

Op het oudste deel (meer dan 150 jaar) van de kwelder van Schiermonnikoog zijn koeien uitgesloten van beweiding door exclusures sedert 1973. Op de hoge kwelder zijn de gemeenschappen van Zeerus (*Juncus maritimus*) en Rood zwenkgras na 27 jaar bedekt met Zeekweek. Op de lagere kwelder duurde het 12 jaar voordat de eerste vestiging van Zeekweek plaatsvond, maar na 27 jaar zijn de gemeenschappen van Zeeweegbree en Lamsoor (*Limonium vulgare*), Zeealsem (*Artemisia maritima*) en Gewone zoutmelde vervangen door die van Zeekweek (van Wijnen et al., 1997). Naast de variatie in plantengemeenschappen daalde ook het aantal soorten na het uitsluiten van vee. De soortenrijkdom in onbeweide permanente kwadraten daalde op de zandige kwelders van Schiermonnikoog, Terschelling en Skallingen (Denemarken) (fig. 4). Deze kwadraten demonstreerden ook dat van de 30 veel voorkomende kweldersoorten vier significant meer voorkomen op onbeweide dan op beweide kwelders, namelijk Zeealsem, Gewone zoutmelde, Spiesmelde (*Atriplex prostrata*) en Zeekweek. Drie soorten zijn indifferent, namelijk Rood zwenkgras, Zeerus en Rolklaver (*Lotus corniculatus*). De overige 23 soorten komen significant meer voor op beweide dan op meer dan 20 jaar onbeweide kwelders (Bos et al., 2002).

Gelden bovenstaande conclusies ook voor de kunstmatige kleikwelders van het vasteland? De enige plaats waar vee experimenteel is uitgesloten in Nederland is de Dol-

lard. Zes jaar na het uitsluiten van koeien had Kweek (*Elytrigia repens*) zich uitgebreid ten koste van Gewoon kweldergras (Esselink et al., 2002).

Er bestaan enkele voorbeelden van gecontroleerde, grootschalige experimenten met verschillende veedichtheden (inclusief niet meer beweiden) langs de Duitse Waddenkust. Bij Friedrichskoog startte in 1988 een experiment met verschillende dichtheden van schapen. Bij de start van het experiment bevatte de kwelder grotendeels de gemeenschap van Rood zwenkgras. De gemeenschap van Zeekweek nam een relatief klein deel in beslag 11 jaar na het uitsluiten van beweiding (Bakker et al., 2003). Bij Sönke-Nissen-Koog startte in 1988 eenzelfde experiment als bij Friedrichskoog. De vegetatie bestond bij de start van het experiment grotendeels uit de gemeenschap van Gewoon kweldergras. De gemeenschap van Zeekweek bedekte een groot deel van de kwelder 11 jaar na het stopzetten van de beweiding (Bakker et al., 2003).

In de Ley Bucht werd een experiment gestart in 1980. De vegetatie bestond toen uit gemeenschappen van Kweek en Rood zwenkgras bij de dijk, Fioringras (*Agrostis stolonifera*) op de overgang en Gewoon kweldergras op de lage kwelder. Acht jaar na de start van het experiment bedekte Zeekweek de hoge kwelder geheel. Twintig jaar na het uitsluiten van koeien bedekte Zeekweek ook de midden- en lage kwelder (Bakker et al., 2003).

Zowel op zandige als ook op kleikwelders kan Zeekweek dus gaan overheersen 10 – 30 jaar na het stopzetten van beweiding, zoals kon worden voorspeld uit de succesie op onbeweide zandige kwelders. Echter een rechtstreeks verband tussen de bedekking van Zeekweek en het aantal jaren uitsluiten van beweiding wordt niet altijd gevonden. Er zijn kwelders waar na decennia stoppen met beweiding de bedekking van Zeekweek gering is. Het lijkt er op dat op deze plaatsen een lage input van vers sediment plaatsvindt (Schröder et al., 2002).

Uitsluiten van beweiding: effecten op overwinterde ganzen

Ganzen komen op Schiermonnikoog voor op de jonge onbeweide kwelder en de beweidde oude kwelder (fig. 3). Opnieuw is de vraag of de gegevens voor Schiermonnikoog kunnen worden veralgemeniseerd. De effecten van beweiding met vee op het gebruik van kwelders in mei door ganzen

zijn geïnventariseerd in het gehele internationale Waddengebied. Gegevens zijn verzameld van 63 transecten op 38 verschillende locaties (10 in Denemarken, 17 in Duitsland, 11 in Nederland). Alleen locaties met een stabiel en duidelijk gedefinieerd beheer gedurende de laatste zes jaar werden in beschouwing genomen. Het beheer werd onderscheiden in: langdurig uit beweiding (meer dan 10 jaar), kort uit beweiding (6 – 10 jaar), beweiding met lage veedichtheid (minder dan 4,5 schaa/h/ha of 1 koe/ha) en beweide met hogere veedichtheid (intensief beweid). Transecten varieerden tussen 100 en 1000 m lengte. Per transect van 100 – 1000 m loodrecht op de kustlijn, werden in 20 plots van 4 m² ganzenkeutels geteld. De gemeenschappen van Zeekweek, Zeealsem en Gewone zoutmelde hadden een significant hogere vegetatie, maar lagere aantallen keutels dan de gemeenschappen van Fioringras, Rood zwenkgras en Gewoon kweldergras. Het aantal keutels nam af met afnemende veedichtheid. Alleen op de langdurig onbeweide transecten werden significant minder keutels gevonden dan in de overige regimes (Bos et al., 2005) (fig. 5).

De kleikwelders in de Dollard tonen een apart fenomeen, nadat ze deels natuurreservaat werden. De beweiding werd (wel-

iswaar met lagere veedichtheid) gecontinueerd, maar het drainagesysteem niet meer onderhouden. Dit leidde tot toename van de variatie in hoogte door de ontwikkeling van natte depressies met secundaire pioniervegetatie (Esselink et al., 1998). Wellicht speelt ook de enorme toename van Brandganzen een rol. Ze kunnen in de winter en het vroege voorjaar de vegetatie zeer kort afvreten. Experimenten met exclusures laten zien dat ook hier facilitatie optreedt door koeien (Esselink et al., 2002). De conclusie is dat langdurig stoppen van beweiding resulteert in een afname van het gebruik van zandige- en kleikwelders door overwinterende ganzen.

Beweiding: verschillende vegetatiestructuur, verschillende organismen

Een homogeen korte vegetatie als op een golfbaan met veel grassen en weinig bloeiende kruiden, komt voor op permanent intensief beweidde kwelders. Het andere uiterste, een homogeen hoge vegetatie met vooral Zeekweek en veel dood plan-

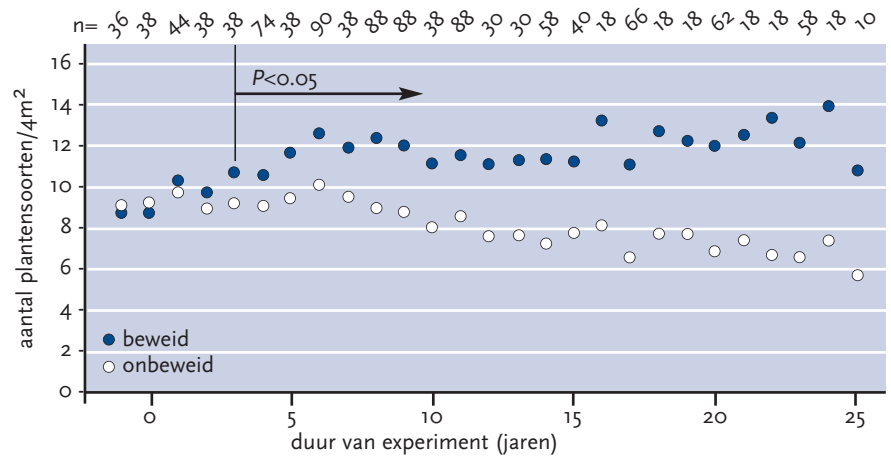


Fig. 4. De verandering van aantallen plantensoorten in gepaard beweidde en onbeweidde plots in het Waddengebied. De aantallen plots (n) voor elk jaar vanaf de start van de behandeling zijn aangegeven bovenaan de figuur. Na drie jaar waren de verschillen tussen beweidde en onbeweidde plots significant, zoals aangeduid door de pijl met $P < 0,05$. De waarnemingen voor twee locaties begonnen een jaar voordat de behandeling startte (Bos et al., 2002).

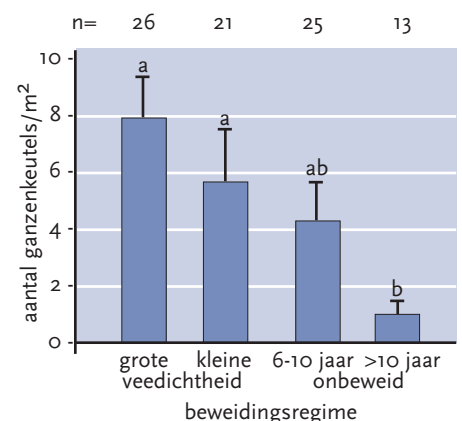


Fig. 5. Gemiddelde begrazingsdruk van ganzen op het niveau van transecten in relatie tot het beweidsregime voor alle op dezelfde locatie gepaarde transecten. Staafjes met verschillende letters verschillen significant ($P < 0,05$) (Bos et al., 2005).



Foto 3. De vastelandkwelder bij Sönke-Nissen-Koog in Noord-Duitsland is ontstaan in de beschutting van rijshouten dammen, terwijl evenwijdige gegraven greppels zorgen voor drainage. De kwelder rechts achter het raster wordt beweide met een hoge schapendichtheid (10 schapen/ha) en toont een korte vegetatie met veel Gewoon kweldergras. Het deel links is niet beweide gedurende 15 jaar en wordt gedomineerd door Zeekweek (foto: Roos Veeneklaas).

tenmateriaal wordt aangetroffen op oude kwelders die nooit beweide zijn geweest, of die langdurig uit beweiding zijn en waar een grote input van vers sediment plaatsvindt. Een vegetatie van intermediaire lengte met veel bloeiende kruiden in homogeen of heterogeen patroon (een 'bloemenzee') komt voor op jonge nooit beweide kwelder, of recent niet meer beweide kwelder met weinig input van vers sediment. Een vegetatie met afwisseling van korte en hoge vegetatie met weinig bloeiende kruiden wordt aangetroffen op kwelders met permanente beweiding met lage veedichtheid. Deze patronen worden vooral bepaald door de selectie van geprefereerde plantensoorten door het vee. De vraag of kwelders wel of niet beweide moeten worden is geen goede. Beweiding is geen doel op zich. Het is een middel om een ecologisch doel te bereiken. Zolang niet alle beheerders dezelfde doelstelling voor hun kwelder vaststellen zal dat leiden tot variatie in het gehele Waddengebied. Hierbij hoort ook het onbeweid laten van kwelders die nooit beweide zijn geweest, zoals de oostkant van Terschelling, Ameland, Schiermonnikoog en Spiekeroog (Duitsland).

Veroudering van kwelders

Zolang het oppervlak van kwelders toeneemt, zullen ze de successiereeks van pionier-, jonge- en oude kwelder met de daarbij behorende diversiteit vertonen. Wanneer geen uitbreiding meer plaatsvindt, worden alleen oude kwelders aange-

troffen. Dit is het geval op de eilanden die niet meer groeien. Ook langs de vastelandkust waar de landaanwinning is omgezet in kwelderwerken bevinden zich alleen oude kwelders. De combinatie van afname van de pionier- en jonge kwelder gekoppeld aan het afnemen van de interesse van de boeren voor kweldebeweiding leidt tot veroudering en 'verkweking'.

Tegengaan van veroudering door dynamiek te herstellen lijkt mogelijk door gaten te maken in de stuifdijk voor zandige kwelders. Hiertoe worden plannen voorgesteld in het recent (mei 2007) door natuurbeschermers en onderzoekers gepresenteerde programma voor de uitwerking van herstelmaatregelen in het Waddengebied, Het Tij Geleerd.

Op kleikwelders in de Jadebusen (Duitsland) is een voorbeeld van het graven van een kleiput van 1 ha en 2 meter diep. De put is na enkele jaren weer gevuld met vers sediment en ontwikkelt een meanderend drainagepatroon (Metzing & Gerlach in Bakker et al., 2005).

Met verkweking door het (gedeeltelijk) verwijderen van zomerkades en soms van dijken bestaat al veel ervaring in noordwest Europa (meer dan 70 locaties, ruim 6200 ha). In de meeste gevallen ligt een bestaande kwelder vóór het te verkweken object. Dit leidt ertoe dat gemakkelijk zaden of vegetatieve delen van doelsoorten door het getij naar binnen kunnen worden gebracht. Er worden helaas geen vegetatiekarteringen uitgevoerd. De eerste jaren is het aantal doelsoorten hoog, maar neemt

weer af na verloop van tijd. In objecten waar veel doelsoorten zich handhaven vindt beweiding plaats of wordt gehooïd. Waar dat niet gebeurt gaat vaak een enkele soort overheersen, zoals Zeekweek. De nieuwe kwelders lijken zich dus te ontwikkelen als bestaande kwelders (Wolters et al., 2005).

Monitoring Waddenbreed

Uit het bovenstaande blijkt dat het belangrijk is onderzoek niet te beperken tot één gebied, bijv. Schiermonnikoog. Vergelijking van meerdere gebieden biedt wel mogelijkheden tot veralgemenisering. Het kan ook leiden tot afwijkingen van het algemene beeld. Die zijn minstens zo belangrijk, aangezien ze kunnen leiden tot nieuw onderzoek om te begrijpen waardoor afwijkingen van het algemene beeld worden veroorzaakt.

Een aantal kweldergebieden in het internationale Waddengebied wordt intensief bestudeerd en veranderingen op het gebied van successie worden goed vastgelegd. Er bestaat echter geen systeem van Long-Term Ecological Research Sites zoals bijv. in de Verenigde Staten. Er is dringend behoefte aan een netwerk van verschillende typen kwelders, verschillende typen drainage, verschillende typen beheer, verspreid door het Waddengebied. Het is nu nog steeds moeilijk te komen tot generalisaties en het leggen van verbanden tussen veranderingen en milieufactoren.

In het kader van het Trilaterale Monitoring en Assessment Programma is recent opgenomen dat een regelmatige inventarisatie wordt gemaakt van oppervlakken van verschillende typen kwelders, hun drainagepatroon en het type beheer. Een grote stap voorwaarts is dat een typologie is opge-

steld voor de elke 5-10 jaar te herhalen vegetatiekarteringen in het internationale Waddengebied (Bakker et al., 2005).

Verder onderzoek in het kader van de leerstoel

De leerstoel heeft geleid tot een stevig fundament voor natuurbeheer op kwelders. Dit kan dienen als uitgangspunt voor lopend onderzoek in de komende jaren: Onderzoek naar de mechanismen die een rol spelen bij kweldersuccessie. Dit is onderzoek naar de rol van verschillende organismen in het voedselweb in jonge en oude kwelder, in onbeweide en beweide kwelder.

Onderzoek naar de interactie tussen planten, insecten en broedvogels bij verschillende beweidsregimes: hoge veedichtheid, lage veedichtheid, onbeweid en een wisselregime van enkele jaren niet beweiden en dan weer beweiden. Het beweidsregime bepaalt in welke mate planten gaan bloeien; bloeiende planten trekken insecten aan die op hun beurt prooi vormen voor broedvogels en hun jongen.

Deze relaties zijn nooit goed onderzocht. Verschillen tussen de effecten van beweiding door koeien en paarden zouden moeten worden meegenomen.

Onderzoek naar het tegengaan van veroudering van kwelders door aan kleikwelders grenzende zomerkades (deels) te verwijderen.

Permanente en langdurige monitoring van sedimentatie en successie in een netwerk in het hele Waddengebied om autonome processen te kwantificeren, waardoor specifieke effecten, zoals bodemdaling op Ameland-Oost, in perspectief kunnen worden gezien.

Literatuur

Bakker, J.P., D. Bos & Y. de Vries, 2003.

To graze or not to graze: that is the question. In: Wolff, W.J., K. Essink, A. Kellermann & M.A. van Leeuwe (eds). Challenges to the Wadden Sea area. Proceedings 10th International Scientific Wadden Sea Symposium: 67-87. Ministry of Agriculture, Nature Management and Fisheries and Department of Marine Biology, University of Groningen.

Bakker, J.P., J. Bunje, K.S. Dijkema, J. Frikke, N. Hecker, A.S. Kers, P. Körber, J. Kohlus & M. Stock, 2005. Salt Marshes. In: Essink, K., C. Dettmann, H. Farke, G. Lüerssen, H. Marencic & W. Wiersinga (eds). Wadden Sea Quality Status Report 2004. Wadden Sea Ecosystem no 19: 163-179. Trilateral Monitoring and Assessment Group. Common Wadden

Sea Secretariat, Wilhelmshaven, Germany.

Bos, D., J.P. Bakker, Y. de Vries & S. van Lieshout, 2002. Effects of changes in grazing management over 25 years on plant species richness and important plants for geese in back-barrier salt marshes in the Wadden Sea. *Applied Vegetation Science* 5: 45-54.

Bos, D., M. Loonen, M. Stock, F. Hofeditz, A.J. van der Graaf & J.P. Bakker, 2005. Utilisation of Wadden Sea salt marshes by geese in relation to livestock grazing. *Journal for Nature Conservation* 15: 1-15.

Esselink, P., K.S. Dijkema, S. Reents & G. Hageman, 1998. Vertical accretion and profile changes in abandoned man-made tidal marshes in the Dollard estuary, the Netherlands. *Journal of Coastal Research* 14: 570-582.

Esselink, P., L.F.M. Fresco & K.S. Dijkema, 2002. Vegetation change in a man-made salt marsh affected by a reduction in both grazing and drainage. *Applied Vegetation Science* 5: 17-32.

Kuijper, D.P.J., 2004. Small herbivores losing control – Plant-herbivore interactions along a natural productivity gradient. Dissertatie, Rijksuniversiteit Groningen.

Kuijper, D.P.J. & J.P. Bakker, 2003. Large-scale effects of a small herbivore on salt-marsh vegetation succession, a comparative study. *Journal of Coastal Conservation* 9: 179-188.

Kuijper, D.P.J. & J.P. Bakker, 2005. Top-down control of small herbivores on salt-marsh vegetation along a productivity gradient. *Ecology* 86: 914-923.

Oloff, H., J. de Leeuw, J.P. Bakker, R.J. Platerink, H.J. van Wijnen & W. de Munck, 1997. Vegetation succession and herbivory on a salt marsh: changes induced by sea level rise and silt deposition along an elevational gradient. *Journal of Ecology* 85: 799-814.

Schröder, H.K., K. Kiehl & M. Stock, 2002. Directional and non-directional vegetation changes in a temperate salt marsh in relation to biotic and abiotic factors. *Applied Vegetation Science* 5: 33-44.

Stahl, J., A.J. van der Graaf, R.H. Drent & J.P. Bakker, 2006. Subtle interplay of competition and facilitation among small herbivores in coastal grasslands. *Functional Ecology* 20: 908-915.

Wal, R. van der, S. van Lieshout, D. Bos & R.H. Drent, 2000a. Are spring staging Brent Geese evicted by vegetation succession? *Ecography* 23: 60-69.

Wal, R. van der, S. van Wieren, H.J. van Wijnen, O. Beucher & D. Bos, 2000b. On facilitation between herbivores: how Brent Geese profit from Brown Hares. *Ecology* 81: 969-980.

Wijnen, H.J. van, J.P. Bakker & Y. de Vries, 1997. Twenty years of salt marsh succession

on a Dutch coastal barrier island. *Journal of Coastal Conservation* 3: 9-18.

Wolters, M., A. Garbutt & J.P. Bakker, 2005. Salt-marsh restoration: evaluating the success of de-embankments in north-west Europe. *Biological Conservation* 123: 249-268.

Summary

Management of salt marshes

The Chair Coastal Conservation Ecology in salt marshes searched for possibilities of generalisation and scaling up from a single site or experiment to a larger scale. A strong positive correlation was found between the thickness of the clay layer and the productivity of plants on sandy salt marshes. The control between plants and small herbivores such as hares and geese is bottom-up: the number of herbivores along the productivity gradient depends on quantity and quality of plant biomass. Also a top-down control was found: hares can retard vegetation succession for a few decades, and thus facilitate for geese. When hares lose control larger herbivores such as cattle can set back the successional clock, and facilitate for both geese and hares. Long-term exclusion of livestock results in a decrease of plant species, plant communities, and spring staging geese. However, not all kinds of organisms behave in a similar way with respect to grazing regimes. Hence, setting ecological targets is important in the decision to establish a certain regime.

Dankwoord

Een deel van het hier beschreven onderzoek is begonnen voor er sprake was van de Stichting Bijzondere Leerstoelen Natuurbeheer. Het onderzoek heeft een impuls gekregen na het instellen van de leerstoel doordat promovendi konden worden geworven (negen proefschriften zijn verschenen, twee in voorbereiding). Ik ben de Stichting daarvoor zeer erkentelijk. Ik dank de Vereniging Natuurmonumenten die mij de eerste jaren financieel heeft gesteund. Het belang van het veldstation 'De Herdershut' van de Rijksuniversiteit Groningen in de onmiddellijke nabijheid van de kwelder kan niet worden overschat. Het biedt onderdak aan deelnemers van cursussen, doctoraal-studenten, promovendi, post-docs en collega-onderzoekers. Al deze mensen staan aan de basis van dit onderzoek, samen met de deelnemers aan de jaarlijkse Coastal Ecology Workshop en de twee-jaarlijkse Coastal Ecology Expedition.

Prof.dr. J.P. Bakker
Community and Conservation Ecology Group
Rijksuniversiteit Groningen
Postbus 14, 9750 AA Haren
e-mail: j.p.bakker@rug.nl