

Ontwikkeling van zoet- zoutgradiënten met en zonder dynamisch kustbeheer

***Een onderzoek naar de mogelijkheden voor
meer natuurlijke ontwikkelingen in het
kustgebied***

Ab Grootjans (EGG; Stichting ERA)
Pieter Stuyfzand (EGG; Stichting ERA)
Henk Everts en Nico de Vries (EGG; Everts & de Vries)
Annemieke Kooijman en Gerard Oostermeijer (IBED, UvA)
Marijn Nijssen en Bart Wouters (Stichting Bargerveen)
Jörg Petersen (nature-consult, Hildesheim).
Rohani Shahrudin (IVEM, Universiteit Groningen)



Ministerie van Economische Zaken,
Landbouw en Innovatie

© 2014 Directie Agro kennis, Ministerie van Economische Zaken

Rapport nr. 20144/...
Den Haag, 2014

Deze publicatie is tot stand gekomen met een financiële bijdrage van het Ministerie van Economische Zaken.

Teksten mogen alleen worden overgenomen met bronvermelding.

Deze uitgave kan schriftelijk of per e-mail worden besteld bij het Bosschap onder vermelding van code 20144/... en het aantal exemplaren.

Oplage 150 exemplaren

Samenstelling Ab Grootjans (EGG; Stichting ERA)
Pieter Stuyfzand (EGG; Stichting ERA)
Henk Everts en Nico de Vries (EGG; Everts & de Vries)
Annemieke Kooijman en Gerard Oostermeijer (IBED, UvA)
Marijn Nijssen en Bart Wouters (Stichting Bargerveen)
Jörg Petersen (nature-consult, Hildesheim).
Rohani Shahrudin (IVEM, Universiteit Groningen)

Druk Ministerie van EZ, directie IFZ/Bedrijfsuitgeverij

Productie Bosschap, bedrijfschap voor bos en natuur
Bezoekadres : Princenhof Park 9, Driebergen
Postadres : Postbus 65, 3970 AB Driebergen
Telefoon : 030 693 01 30
Fax : 030 693 36 21
E-mail : algemeen@bosschap.nl

Voorwoord

Het doel van het Kennisnetwerk Ontwikkeling en Beheer Natuurkwaliteit (O+BN) is het ontwikkelen, verspreiden en benutten van kennis voor terreinbeheerders over natuurherstel, Natura 2000, leefgebiedenbenadering en ontwikkeling van nieuwe natuur.

In het kader van Natura 2000 worden in Europees verband zeldzame soorten en habitats beschermd. In het duingebied betreft het o.a. Grijs duin en Duinvalleien. Dit rapport richt zich op kalkrijke duinvalleien (H2190) die aan te treffen zijn in gradiënten van zoet naar zout. In dergelijk gradiënten komen populaties van de zeldzame Groenknolorchis voor die in Europa een speciale bescherming genieten.

Veel duinvalleien worden actief beheerd door ze jaarlijks te maaien en soms, door ze te plaggen, waarbij de toplaag geheel verwijderd wordt. Dit laatste gebeurt indien door successie de orchideeën-rijke vegetatie wordt vervangen door soortenarme, productieve gras of struikvegetaties. Bij afnemende financiële middelen is het van belang te weten hoe door natuurlijke processen nieuwe jonge duinvalleien ontwikkeld kunnen worden die in staat zijn op termijn de beschermde habitattypen in stand te houden.

Een middel daartoe is dynamisch kustbeheer waarbij door stuivend zand nieuwe duinen en duinvalleien kunnen worden gevormd op een natuurlijke manier en waarbij de hernieuwde ontwikkeling van washover systemen zorgt voor incidentele, sterke overstromingen vanuit de Noordzee en zodoende complexe gradiënten tussen zoet water en zout water in stand houdt. Uiteraard kunnen deze zoet-zoutgradiënten alleen ontstaan op plekken waar vanuit duincomplexen zoet grondwater wordt aangevoerd.

In de Grevelingen komen na de afsluiting van de Zeeuwse zeearmen drooggevallen zandplaten voor, waarop zich momenteel ook goed ontwikkelde duinvalleivegetaties hebben ontwikkeld. In de toekomst wil men ook hier een meer natuurlijk waterpeil instellen, met hogere standen in de winter en lagere standen in de zomer. Momenteel is het waterpeil nagenoeg constant. Voorliggende studie onderzoekt of een meer natuurlijk water regime ook leidt tot duurzame instandhouding van de natuurwaarden.

Dit OBN onderzoek heeft tot doel zowel de kansen als de bedreigingen van een meer natuurlijke ontwikkeling van zoet-zoutgradiënten voor het voetlicht te brengen en beleids- en beheeropties voldoende te onderbouwen om in de toekomst afgewogen beslissingen te kunnen nemen rond dit thema. Voorstellen hiertoe worden in het slothoofdstuk verwoord.

Ik wens u veel leesplezier

Drs. E.H.T.M Nijpels
Voorzitter Bosschap

Samenvatting

Aanleiding en doel.

Het voorliggende OBN rapport gaat over de ontwikkeling van zoet-zoutgradiënten in de overgangen tussen de zoete duinvoet en regelmatig met zeewater overstromde delen van (zandige kwelders). Deze zoet-zoutgradiënten waren vroeger vrij algemeen; de meeste kalkrijke duinvalleien ontstonden nog op een natuurlijke manier doordat een strandvlakte door de vorming van een nieuw duin werd afgesnoerd en daarna steeds zoeter werd. Door de aanleg van onnatuurlijke stuifdijken in de vorige eeuw is deze natuurlijke vorming van duinvalleien sterk verminderd en daarmee ook het optreden van zoet-zoutgradiënten.

Het rapport beschrijft niet alleen de bodemkundige en hydrologische processen die deze zoet-zout overgangen in standhouden, maar onderzoekt ook de ecologische effecten van duinbeheer. We vergelijken de effecten van traditionele beheersmaatregelen met effecten van dynamisch kustbeheer. Bij dynamisch kustbeheer worden natuurlijke processen weer toegelaten. Het gaat daarbij om het regelmatig overstromen door de zee en het op natuurlijke wijze ontwikkelen van nieuwe duincomplexen, inclusief natte duinvalleien. De centrale probleemstelling van het hier gepresenteerde onderzoek is dus hoe de zoet-zoutgradiënten in stand kunnen blijven door natuurlijke processen, zonder vegetatiebeheer. Het traditionele beheer van dergelijke duinvalleien is veelal arbeidsintensief en dus duur. Jonge duinvalleien die ontstaan door natuurlijke processen zijn derhalve goedkoop in onderhoud.

De voorliggende studie concentreert zich vooral op nog niet door duinruggen afgesnoerde duinvalleien (primaire valleien), maar oudere (afgesloten) valleien die geheel verzoet zijn geraakt komen ook aan bod. Centrale vragen zijn: onder welke bodemkundige en hydrologische condities kunnen jonge successiestadia van met veel zeldzame soorten langdurig in stand worden gehouden. De meest aandacht gaat hierbij uit naar plantensoorten, maar diersoorten komen aan bod.

Natuurlijke vorming van nieuwe valleien komt in Nederland weinig voor en het duurt ook lang voordat een vallei geheel afgesloten is van de invloed van de zee. Uit het verleden zijn er op de Nederlandse Waddeneilanden situaties bekend waarbij zoete duinvalleivegetaties voorkwamen achter een duinenrij die nog niet geheel afgesloten was, maar waarbij de zee alleen bij zeer hoog tij en met name in de winter de duinvoet overstromde. Een dergelijke tijdelijke (intensieve) overstroming wordt wel aangeduid als 'washover'. In zo'n situatie ontwikkelden zich in het verleden toch kalkrijke duinvalleivegetaties zonder dat hier beheer (maaien) noodzakelijk was. Op het Duitse eiland Borkum bestaat een dergelijke zoet-zoutgradiënt al enige

decennia. Hier komt een habitat type voor met honderden, soms duizenden orchideeën, zoals Groenknolorchis, Vleeskleurige orchis en Moeraswespenorchis. De Groenknolorchis (*Liparis loeselii*) geniet in Europa onder de Natura2000 wetgeving een speciale bescherming (Annex I). In het voorliggende onderzoek krijgt de Groenknolorchis daarom speciale aandacht. Bij iedere discussie over een veranderend beheer of terugkeer naar een meer natuurlijke habitatontwikkeling is informatie over de essentiële factoren die de populatie in stand houden of verbeteren zeer gewenst.

Het doel van het hier gepresenteerde onderzoek is dan ook om informatie aan te dragen over de bestaande populaties van de Groenknolorchis onder een natuurlijke situatie (met dynamisch kustbeheer) en ook onder situaties waarbij beheer (maaien) noodzakelijk is om de jonge vegetatiestadia waar deze orchideeën zich optimaal ontwikkelen, in stand te houden. Daarbij worden de aantalsontwikkeling, de mogelijke verspreiding tussen eilanden, en de relatie met bodemfactoren onderzocht. In een aantal geselecteerde gebieden worden tevens de geohydrologische omstandigheden van de gehele zoet-zout gradiënt beschreven, en veranderingen daarin, door veranderingen in het hydrologisch beheer, met modellen bestudeerd.

Korte achtergrond.

De laatste jaren is in OBN verband al veel kennis verzameld over de ontwikkelingen van de droge duinen langs de Nederlandse kust. Zo is er bijvoorbeeld uitvoerig gekeken naar de invloed van zandsuppleties (voor de kust) op de achterliggende droge duinen. Ook is veel aandacht gegeven naar effecten van begrazing op de Grijze duinen. Hierbij kwam naar voren, dat begrazen de toenemende vergassing van onze bloemrijke Grijze duinen weliswaar kan tegengaan, maar dat het re-dynamiseren van de duinsystemen (inzet van natuurlijke processen) ook een oplossing kan zijn om de gewenste kwaliteit van habitats en soorten te kunnen behouden of te herstellen. Ook in de herstelstrategieën die ontwikkeld zijn in het kader van de programmatische aanpak stikstof (PAS) is veel aandacht voor re-dynamiseren als herstelmaatregel. Daarbij gaat het niet alleen om verstuivingen door de wind in droge duingebieden, maar ook om een meer natuurlijke overstromingsfrequenties in de laaggelegen duingebieden zoals duinvalleien en verzoetende kwelders.

In de Zeeuwse Delta echter, heeft het bestaande onnatuurlijke peilregime (in de afgesloten zeearmen) van de delta een ontwikkeling in gang gezet die nogal afwijkt van de ontwikkeling op de Waddeneilanden. Een belangrijke vraag daarbij is wat er zal gebeuren met de natuurwaarden indien een meer natuurlijk peilbeheer in de afgesloten zeearmen wordt nagestreefd.

Al deze natuurwaarden hebben zich ontwikkeld na het gereedkomen van de Deltawerken (1971), maar ze maken wel deel uit van habitattypen die in het kader van Natura 2000 bescherming genieten.

Het hier gepresenteerde onderzoek moet ertoe bijdragen dat de beheerders inzicht verkrijgen waar kansrijke situaties aanwezig zijn om washover systemen te ontwikkelen op de Waddeneilanden en waar kansen liggen om

met peilbeheer in de Zeeuwse zeearmen betere levensomstandigheden te scheppen voor soorten waarvoor een instandhoudingsverplichting geldt. Hier wordt in het voorliggende rapport aandacht aan besteed.

Kennisvragen.

Het onderzoeksproject 'Zoet-Zoutgradiënten' heeft als hoofddoel de volgende vragen te beantwoorden:

- Hoe ontwikkelen zoet-zoutgradiënten zich bij een natuurlijke ontwikkeling van een Waddeneiland, met name door het opnieuw ontwikkelen van washoversystemen, via dynamisch kustbeheer?
- Hoe zullen bestaande zoet-zoutgradiënten in de Zeeuwse Delta met een gecontroleerd waterpeil, veranderen wanneer een meer natuurlijk peilregime wordt nagestreefd?

Deelvragen zijn:

- Welke zeldzame en bedreigde flora en fauna elementen zijn beperkt tot zoet-zoutgradiënten?
- Hoe ontwikkelen populaties van de Groenknolorchis zich onder verschillende milieuomstandigheden?
- Welke zijn de belangrijkste milieufactoren die het voorkomen van Groenknolorchis bepalen?
- Hoe stabiel zijn die gradiënten?
- Hoe groot moeten duinsystemen zijn willen ze voldoende grondwater kunnen leveren om zoet-zoutgradiënten in stand te kunnen houden?
- Wat is de meest ideale (kust)beheer? Welk maatregelen in het kust- en waterbeheer zijn noodzakelijk en is er nog additioneel vegetatie/fauna beheer noodzakelijk?

Resultaten

Resultaten onderzoek aan Groenknolorchis populaties

Voor een soort die in heel Europa heel sterk bedreigd is, doet de Groenknolorchis het de laatste 10 jaren op de Wadden eilanden en ook in de Grevelingen erg goed. Dat is niet zozeer het gevolg van een toenemende beheersinspanning, maar een gevolg van (natuurlijke) nieuwvorming van duinvallei habitats gedurende de laatste 20 jaren. Instandhouding van de kleinere populaties van de Groenknolorchis is wel het resultaat van beheersmaatregelen, zoals plaggen en maaien. De aantallen kunnen in een populatie van Groenknolorchis enorm variëren. In sommige jaren zijn er slechts enkele exemplaren, een paar jaar later kan dit oplopen tot enkele duizenden. Echter de ontwikkeling van nieuwe duinvalleien is beperkt en met name de nieuwvorming van secundaire duinvalleien (stuifkuilen) is een langdurig proces, waarbij lang niet altijd een geschikt duinvalleihabitat ontstaat. Indien het proces van nieuwvorming van duinvalleien staakt dan heeft de Groenknolorchis maar beperkte tijd om een populatie te vestigen en te handhaven. Op Texel is de 'window of opportunity', waarbij de soort verschijnt, zich uitbreidt en weer verdwijnt, minder dan 20 jaar. Zonder aanvullend beheer (maaien) waarschijnlijk minder dan 15 jaar. Helemaal

representatief zijn deze valleien op Texel waarschijnlijk niet, want er bestaan ook duinvalleien waar, met maaien, Groenknolorchissen zich langer dan 50 jaar hebben weten te handhaven (bijvoorbeeld op de oude Strandvlakte van Schiermonnikoog).

De resultaten van het genetische onderzoek aan Groenknolorchis werpt een ander licht op de gangbare opinie dat deze orchis met zijn stoffijn zaad geen enkel probleem zal hebben met de verspreiding door de wind, en dat de genetische differentiatie zeer gering zal zijn. Uit het huidige onderzoek komt naar voren dat verspreiding tussen de eilanden waarschijnlijk op een andere manier gebeurt dan door de wind. Op verschillende eilanden komen populaties voor van heel verschillende oorsprong. Het is waarschijnlijk dat dergelijke populaties over grote afstanden zijn vervoerd, waarschijnlijk door vogels of door mensen.

Resultaten bodemchemische onderzoek

Uit het bodemchemische onderzoek komt naar voren dat de hoeveelheid organische stof in de bodem, de pH, alsmede het aluminium en chloride gehalte in bodemextracten de belangrijkste factoren zijn die het voorkomen van Groenknolorchis verklaren. Maar dit zijn correlatieve verbanden. Met uitzondering van de zuurgraad (pH moet hoger zijn dan 6) lijkt geen van de gemeten factoren afzonderlijk de groei van de orchis te belemmeren. Belangrijk is de combinatie van factoren. De organische stofgehalten van de bodem kunnen wel heel hoog zijn in standplaatsen met Groenknolorchis (soms > 80%), maar dan moet de gemiddelde grondwaterstand wel heel hoog zijn (20-30cm -mv), zodat de beschikbare hoeveelheid voedingsstoffen laag blijft. Een te lage zuurgraad speelt wel een doorslaggevende rol bij het verdwijnen van populaties van de Groenknolorchis. Ook hier spelen indirecte factoren, zoals mobilisatie van nutriënten, snelle groei van concurrerende soorten etc., een doorslaggevende rol.

Resultaten Fauna onderzoek

Uit het onderzoek naar het voorkomen van ongewervelde dieren in zoet-zoutgradiënten kwam naar voren dat het aanwezig zijn van met name de brakke kant van de zoet-zoutgradiënt belangrijk is voor het voorkomen van bepaalde faunagroepen en wel met name Wapenvliegen. Dit hangt waarschijnlijk samen met het feit dat in natuurlijke brakke omstandigheden het aanbod van bloemen voor de insecten hoog is. Dynamisch kustbeheer met natuurlijke zoet-zoutgradiënten lijkt dus gunstig te zijn voor met name de instandhouding van soorten van brakke omstandigheden. Het Bloemaanbod is daar relatief hoog. (Te) vroeg maaien in zo' n gradiënt om de orchideeën zo veel mogelijk een kans te geven aan de zoete kant van de gradiënt is dus voor de fauna waarschijnlijk ongunstig, omdat het bloemaanbod daardoor sterk achteruit gaat.

Resultaten Hydrologisch onderzoek

Uit het hydrologisch onderzoek aan drie geselecteerde gebieden (Schiermonnikoog, Texel en Grevelingen) komt naar voren dat de ontwikkeling van een zoetwaterlichaam in de omliggende duinen van cruciaal belang voor de vestiging en handhaving van Groenknolorchis populaties in de

valleien. Soms zijn deze zoetwaterlichamen tientallen meters dik (Borkum, delen van Texel en Schiermonnikoog) maar soms zijn ze ook heel klein (Groene Strand van Schiermonnikoog). De Veermansplaat neemt qua grootte van het zoetwaterlichaam een tussenpositie in.

In alle gebieden stroomt zoet, zuurstofloos (maar niet sulfaat-reducerend; lijkt een belangrijke voorwaarde!) en kalkrijk grondwater naar de standplaatsen van Groenknolorchis. Sommige van die standplaatsen worden ook nog regelmatig door zout water overstromd, andere niet meer. Bijna steeds was het grondwater kalk(over)verzadigd. Dit maakt het mogelijk dat in hele jonge valleien, met weinig organische stof dunne laagjes kalk kunnen worden afgezet, hetgeen de standplaats buffert tegen verzuring.

Op het Groene Strand van Schiermonnikoog grenzend aan de stuifdijk, bevindt de onderkant van de zoetwaterlens zich op een diepte van 5-10 meter, maar onder de iets hogere embryodunen zijn de zoetwaterlenzen niet meer dan twee meter dik. De overstromings-frequentie met zeewater is op het Groene Strand bepalend of Groenknolorchissen zich kunnen vestigen of niet. Is die frequentie te hoog, dan kan zich geen permanent zoetwaterlichaam vormen, en worden Groenknolorchissen bloot gesteld aan teveel zout (grond)water.

Ook stuifdijken (of andere duinruggen) zijn heel bepalend. Hoe ouder en hoger het duin hoe groter de input van zoet grondwater, met name in de zomer. Standplaatsen met een sterke toestroming van zoet grondwater, zoals bijvoorbeeld op Borkum, zijn wat dat betreft veel beter beschermd. De invloed van sporadische overstromingen met zout zeewater heeft in zulke situaties waarschijnlijk een minimale invloed, omdat de wortelzone in zulke kwelgebieden niet erg brak kan worden; het zoute water dringt nauwelijks de grond in, omdat de onverzadigde zone zeer dun is.

Consequenties voor het beheer

Op de Veermansplaat ontwikkelt het zoetwaterlichaam zich heel voorspoedig en uit modelberekeningen blijkt dat het exfiltrerende grondwater op de standplaats van de Groenknolorchis, met een ontkalkingssnelheid van ca. 0.15 m/eeuw in het infiltratiegebied, nog een paar honderd jaar kalkrijk zal blijven. Dit betekent niet dat de standplaatsen voor Groenknolorchissen ook een paar honderd jaren geschikt zullen blijven. Door stapeling van organische stof kunnen bestaande standplaatsen ongeschikt worden, vooral indien zich struwelen of bos gaan ontwikkelen. Begrazen of maaien kan de standplaatsen nog langere tijd geschikt houden, maar na enige tientallen jaren zal het waarschijnlijk toch nodig zijn om de organische toplaag weer te verwijderen. Het herstellen van een meer natuurlijke dynamiek in waterstanden in de Grevelingen, zal er waarschijnlijk toe leiden dat de opbouw van organische stof in de laaggelegen (zoute) gebieden sterk wordt geremd. Wanneer (op de lange termijn) een cyclisch waterbeert met lange perioden van sterke inundaties gevolgd zou worden door een periode van minder sterke zoutwaterinundaties, dan kan dat tot gevolg hebben dat de ontwikkeling van de zoet-zoutgradiënten met Groenknolorchis weer opnieuw begint, zonder de noodzaak tot grootschalig plaggen of intensieve begrazing. Hierbij mogen de periodieke vloedniveaus echter niet te hoog ingesteld worden, omdat de

zoetwaterlens en zoetwater-exfiltratiezone daardoor te klein worden en de standplaats te zout.

Op Schiermonnikoog ontwikkelen populaties van Groenknolorchis zich momenteel voorspoedig, met name op het Groene Strand. Het snel in gang zetten van Dynamisch Kustbeheer heeft wat dat betreft momenteel geen haast. Maar wanneer de toevoer van zand vanuit zee in de toekomst sterk zal afnemen, lijkt er veel voor te zeggen om de bestaande stuifdijk te verwijderen, en de achterliggende oude strandvlakte in ere te herstellen. In deze voormalige washoervlakte is het zoetwaterlichaam van de Kobbeduinen veel groter en dieper en de bodem is nog niet diep ontkalkt. Verwijdering van de organische laag aldaar kan dus op termijn een situatie creëren die momenteel aanwezig is op het Oosterstrand van Borkum; veel Groenknolorchissen in de kwelzone met regelmatige inundaties van zeewater en zonder actief beheer.

De nieuwvorming van kalkrijke duinvalleien op De Hors van Texel, gaat momenteel heel voorspoedig en verschillende populaties van Groenknolorchis zijn sterk in opbouw. Maar deze situaties zijn kwetsbaar, mede door de relatief snelle natuurlijke ontkalking (0,8 m/eeuw op Texel en 0,15 m/eeuw op de Veermansplaat). Sommige zoetwaterlichamen zijn ook klein, en veranderingen in zandaanvoer kunnen er toe leiden dat de meeste gevormde valleien binnen enkele tientallen jaren niet meer geschikt zullen zijn voor de Groenknolorchis. Op dat moment is actief beheer waarschijnlijk noodzakelijk om de lokale populaties in stand te houden. Zandsuppleties zijn pas aan de orde wanneer de grote zandplaat van de Hors grotendeels is verdwenen.

Summary

Aim of the project.

This report deals with the development of environmental gradients between salt (sea)water and fresh groundwater in wet dune areas. We focus on primary dune slacks that have not yet been completely isolated from the influence of the sea by encroaching dune ridges. The study compares situations with (traditional) management, as mowing and top soil removal with situations where natural processes, such as sand blowing and flooding by sea water, are predominant. The latter approach to coastal defence is called Dynamic Coastal Management. The traditional nature management is labour intensive, and therefore, rather expensive. The development of new dune slacks, in the framework of Dynamic Coastal Management is cheap. But we know little about the sustainability of these dune slacks. How long can they preserve pioneer stages with rare and protected plant and animal species? With respect to animal species, we do not even know if and which species are restricted to such environmental gradients. That is why a literature study on fauna of such gradients is included in the present study.

In the Netherlands, the natural formation of new dune slacks by the formation of new dune ridges that close-off beach plains, is rather infrequent and restricted almost entirely to the Dutch Wadden Sea islands. Along the Dutch coast, natural dune forming processes are often prevented by the construction of artificial sand dikes (in Dutch 'stuifdijken') that prevent sand transport to the hinterland and also prevent floodwater to enter the salt marshes from the North Sea during high tides. Areas where high floods can (temporarily) enter dune areas and reach the salt marshes of the Wadden Sea, are known as areas with overwash. The geomorphological structures that are created are called wash-overs. In the past well developed vegetation gradients between salt and fresh water were present within such wash-over plains. At present well developed gradients with both salt marsh species and also fresh water dune slack species can be found at the eastern part of Borkum, which is a German Wadden Sea island. Here hundreds, sometimes thousands, of orchids like *Liparis loeselii* (*Fen Orchid*) can be found. These orchids are all protected under Natura 2000 legislation, and *Liparis loeselii* is listed as an Annex I species, which implies a status with special protection.

The aim of the present research is to provide information on the sustainability of orchid species in wash-over plains and naturally formed dune slacks compared to dune slacks that require much management in order to preserve the endangered orchid populations. Because of its special protection status we will focus primarily on *Liparis loeselii* populations. Study areas are the Dutch Wadden Sea islands, the island of Borkum in Germany, and a small island in

Lake Grevelingen in Zeeland that arose after the Grevelingen had been closed off in 1971, and the tidal regime had been eliminated.

The present study deals with changes in populations of *Liparis loeselii*, its distribution and possible dispersal events between islands based on genetic research of *Liparis* populations. Furthermore, we have investigated the relation between the occurrence of *Liparis* and environmental parameters, including organic matter content, pH and the concentrations of minerals in the pore water. In 4 areas more detailed hydrological research has been carried out on three Wadden Sea islands (Texel, Schiermonnikoog and Borkum), and on the Veermansplaat in Lake Grevelingen).

The results of these studies should provide nature managers with information on the effects of changed management strategies, such as eliminating sand dikes in wash-over areas, and changed hydrological regimes, in particular in Lake Grevelingen, where plans are being developed to increase water fluctuations.

Results of population studies on Liparis loeselii.

Although *Liparis loeselii* (Fen Orchid) is decreasing in numbers in most European countries, it does rather well on the Dutch Wadden Sea islands, on Borkum and also on the Veermansplaat. This is mostly due to the formation of new habitats since the last 20-30 years. The preservation of small populations in older dune slacks is mainly the result of increased management activities and restoration measures, such as sod cutting and topsoil removal.

On the island of Texel we found that the 'window of opportunity', in which the species established a population, increases in numbers and disappears again when environmental conditions have become unfavourable, is less than 15 years. Regular mowing can prolong the life span of populations about 5 years. This finding cannot be extrapolated to all other dune slacks, since in some (calcareous) dune areas, mowing can preserve *Liparis* populations more than 50 years.

The results of the genetic research on *Liparis* populations suggest that, despite very light seeds, that can easily be dispersed by wind, Fen Orchid may have problems with dispersion over long distances. We found that several islands had populations originating from other islands. It may well be that seeds were transported from one island to another by other dispersal factors than wind. Possibly seeds were transported by birds or humans.

Results of soil chemical research

The results of the soil chemical research showed that the amount of soil organic material (SOM), pH, Al and Cl were the most important soil factors explaining the occurrence of *Liparis loeselii*. However, it is doubtful if these factors are physiologically restricting the growth of *Liparis*, except perhaps pH values below 6. We found, for instance, that most populations of *Liparis* decreased at increasing amount of organic material, but in very wet sites very high organic matter contents (peat) did not influence *Liparis* populations negatively, if much calcareous groundwater entered the slack and prevented a drop in pH.

Results of the research on fauna

The research on small fauna elements (mainly insects and spiders) in gradients influenced both by salt – and freshwater, showed some preference to brackish and salty environments. Such a relation was not found in freshwater influenced parts of the slacks. Perhaps this preference for brackish environments is associated with the large number of flowering plants in natural brackish parts of the salt marsh. With respect to certain fauna groups (too) early mowing of dune slacks (to preserve orchid species) could have a negative influence on the fauna, because the availability of flowering plants is drastically reduced.

Results of the hydrological research

From the hydrological research in four selected areas we found that the development of freshwater lenses in the surrounding dunes is essential for the establishment and stable development of *Liparis loeselii* populations. In some areas the fresh water lenses are several tens of meters thick (Borkum, parts of Texel and Schiermonnikoog), but sometimes they are very shallow (Green beach, Schiermonnikoog; less than 2 meters). In all research areas fresh, anoxic (but not sulphate reducing), calcareous groundwater is flowing towards the slacks with *Liparis*. Some of these slacks are still regularly flooded with sea water. When the fresh water lens is very small, the inundation frequency of salt water determines whether or not *Liparis* can maintain a population. Too high flooding frequencies restrict the development of a freshwater lens and exposes *Liparis* plants too much to saline groundwater. Therefore, surrounding dune ridges (and also artificial sand dikes) are very important for the long time survival of *Liparis* populations. The older and higher a dune, the higher the input of fresh groundwater. On Borkum, for instance, the dunes are able to supply enough groundwater during summer, to prevent any infiltration of salt water in the root zone during flood events.

Implications for management

On the Veermansplaat in Lake Grevelingen, the fresh water lens is developing well and modelling of the natural decalcification rates (0.10-0.15 cm/century) showed that the upper 50 cm of the soil profile will remain calcareous for few hundreds of years. This does not imply that habitats for *Liparis loeselii* populations will remain suitable for hundreds of years. Accumulation of organic matter can make most of the *Liparis* sites unsuitable, in particular when shrubs and trees expand. Grazing and mowing can stabilize the *Liparis* populations probably for several decades, but after that sod cutting or top soil removal will be necessary. Increasing the water level fluctuations again in Lake Grevelingen will prevent a rapid accumulation of organic matter in the low lying (salty) areas. When (over a long period of time) a cyclic water management regime would be applied with temporary reduction of water levels again, this could stimulate the re-establishment of *Liparis* populations without much management effort. However, surface water levels should not be allowed to rise too much on a periodical basis, because that would lead to a strong reduction of the size of both the fresh water lens and fresh water exfiltration zone, and to a strong salinization of the habitat of *Liparis*.

On Schiermonnikoog, populations of *Liparis loeselii* are increasing, especially at the newly developed Green Beach in front of the fore dunes. Removing the large artificial sand dike does not have priority at the moment. But when in the future much less sand will be transported to the beach, it could be beneficial for the long-term survival of *Liparis* populations to remove the sand dike and restore the old wash-over plain behind the dike. The large freshwater lens of the Kobbeduinen dune ridge will sustain groundwater discharge, even during dry periods. Removal of the organic layer that has developed over the past 50 years would create conditions that are comparable to the present situation on Borkum; several thousand individuals of *Liparis loeselii* in the seepage zone of a large dune ridge, regular inundation with sea water and no management.

The new formation of calcareous dune slacks in the Hors area on Texel is proceeding well and several populations of *Liparis* are expanding (in some years there are up to 10,000 individuals). But this situation may not last very long. Changes in sand supply to the coast may limit the formation of new dune ridges. The freshwater lenses are quite small in the many small dunes. More intense management (mowing, sodcutting) or artificial supply of sand (sand nourishing) may be required in cases where natural supply of sand towards the coast is limited.

Inhoudsopgave

Voeg hier op het laatste moment de inhoudsopgave in.

1 Inleiding

Ab P. Grootjans en Pieter J. Stuyfzand

1.1 Zoet-zout gradiënten

Voorliggend onderzoek is een door OBN gefinancierd project dat de ontwikkeling van zoet-zout-gradiënten in natte duinvalleien met en zonder dynamisch kustbeheer onder de loep neemt (Grootjans et al., 2013). In dit project, kortweg 'Zoet-Zout-gradiënten' genaamd, staat de ecologische ontwikkeling centraal.

Beheer van duinvalleien is in de meeste gevallen helaas noodzakelijk, arbeidsintensief en dus duur. Duinvalleien die nieuw ontstaan door natuurlijke processen vergen echter geen onderhoud, zolang het goed gaat. De jonge successiestadia van met name kalkrijke duinvalleien zijn namelijk rijk aan zeldzame plantensoorten.

De meest voorkomende manier waarop een primaire kalkrijke duinvallei op natuurlijke wijze ontstaat, is wanneer een nieuwe duingordel een strandvlakte afsnoert, welke daarna verzoet. Deze nieuwvorming treedt weinig op, mede door menselijk ingrijpen (aanleg stuifdijken), en het duurt ook lang voordat een vallei geheel afgesloten is van de invloed van de zee. Op de Nederlandse Waddeneilanden zijn in het verleden situaties opgetreden waarbij zoete duinvalleivegetaties voorkwamen achter een duinenrij die nog niet geheel afgesloten was, maar waarbij de zee alleen bij zeer hoog tij en met name in de winter de duinvoet overstromde (Grootjans et al. 1999). Een dergelijke tijdelijke (intensieve) overstroming wordt wel aangeduid als 'washover'. In zo'n situatie ontwikkelden zich in het verleden toch kalkrijke duinvalleivegetaties zonder dat hier beheer (maaien) noodzakelijk was. Op het Duitse eiland Borkum bestaat een dergelijke zoet-zoutgradiënt al enige decennia. Hier komt een habitat type voor met honderden, soms duizenden orchideeën, zoals Groenknolorchis, Vleeskleurige orchis en Moeraswespenorchis. De Groenknolorchis (*Liparis loeselii*; Fig.1.1) geniet in Europe onder de Natura 2000 wetgeving speciale bescherming. In dit onderzoek krijgt de Groenknolorchis daarom speciale aandacht. Bij iedere discussie over een veranderend beheer of terugkeer naar een meer natuurlijke habitatontwikkeling is informatie over de essentiële factoren die de populatie in stand houden of verbeteren zeer gewenst.



Figuur 1.1. Groenknolorchissen in duinvalleien. Op de linker foto staan twee planten met zich ontwikkelende zaadzoen weergegeven. De rechter foto geeft een natuurlijke vallei weer op de Hors van Texel. De dichtheid van Groenknolorchis is hier plaatselijk zeer hoog (5-30 planten/m²).

Figure 1.1 *Liparis loeselii* in a dune slack, showing two individuals with seed capsules (left) and on the right many individuals of *Liparis* in a young dune slack on the Hors area, Texel. Here up to 5-30 plants/m² can be found.

1.2 Korte achtergrond

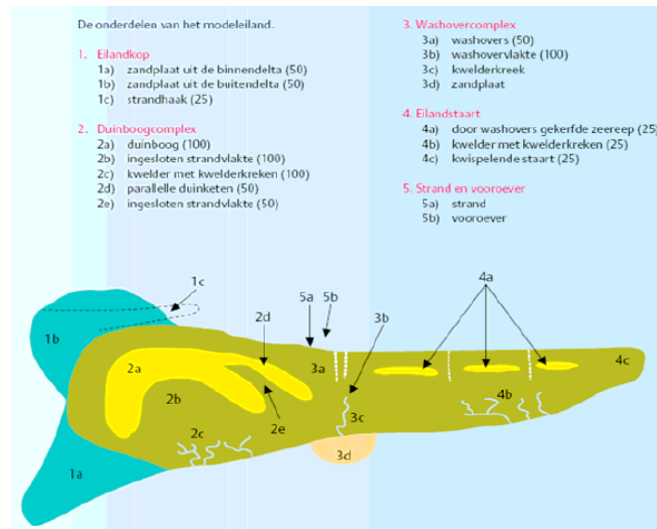
De laatste jaren is in OBN verband al veel kennis verzameld over de ontwikkeling van de Nederlandse duinsystemen. Daarbij kregen de droge duinen veel aandacht. Er is gekeken naar de invloed van zandsuppleties op de achterliggende droge duinen, en naar het effect van begrazing op de Grijze duinen. Ook daar kwam naar voren dat re-dynamiseren van de systemen (inzet van natuurlijke processen) een oplossing zou kunnen zijn om de gewenste kwaliteit van habitats en soorten te behouden, te herstellen of te ontwikkelen. Ook in de herstelstrategieën die ontwikkeld zijn in het kader van de programmatische aanpak stikstof (PAS) is veel aandacht voor re-dynamiseren als herstelmaatregel. Daarbij gaat het niet alleen om verstuivingen door de wind, maar ook om een meer natuurlijke overstromingsfrequenties te realiseren in verouderde, deels verzoete kwelders.

In de Zeeuwse Delta echter, heeft het bestaande, onnatuurlijke peilregime (in de afgesloten zeearmen) van de delta een ontwikkeling in gang gezet die nogal afwijkt van de ontwikkeling op de Waddeneilanden. Een belangrijke vraag daar is, wat er zal gebeuren met de natuurwaarden indien een meer natuurlijk peilbeheer in de afgesloten zeearmen wordt nagestreefd. Al deze natuurwaarden hebben zich ontwikkeld na het gereedkomen van de Deltawerken, maar ze maken wel deel uit van habitattypen die in het kader van Natura 2000 bescherming genieten.

Zoet-zoutgradiënten op de Waddeneilanden en Zeeuwse Delta

Op de Wadden ontstaan deze gradiënten op plekken waar washovers en slufters de duinen binnentreden of groene stranden en primaire duinvalleien ontstaan (Fig. 1.2). Floristisch gezien levert deze gradiënt een grote variatie aan soorten op, waaronder karakteristieke soorten voor deze overgang. Zo kunnen op deze gradiënt rode lijst soorten voorkomen als Knopbies (*Schoenus nigricans*) en Groenknolorchis, maar ook meer zoutminnende of zouttolerante pioniersoorten als Zeekraal (*Salicornia spec.*), Gewoon

kweldergras (*Puccinellia maritima*) en Zilte rus (*Juncus gerardii*). Verder buiten de invloed van het zoute water, waar zoet water uit het achterliggende duingebied kwelt of regenwater stagneert, vindt vaak een overgang naar natte duinvalleivegetaties plaats. Binnen Natura 2000 kunnen deze plekken beschreven worden als overgangen tussen embryonale duinen (2110) of witte duinen (2120) en groene stranden, duinvalleien (2190) en kwelders (1210 en 1330). Groene stranden kunnen over grotere oppervlakten ontstaan als overgang van de bij eb droogvallende (slikwadden en) zandplaten (1140). In figuur 1.3 is de natuurlijke ligging weergegeven van deze (overgangen tussen) habitats op een geo-ecologisch modeleiland, waar kustbescherming, eutrofiëring en verzuring geen rol spelen.



Figuur 1.2. Opbouw van een "model" Waddeneiland met daarin vijf hoofdvormen, die op hun beurt weer zijn opgebouwd uit andere onderdelen. Naar Lammerts et al. (2008).

Figure 1.2. Conceptual Model of a barrier island in the Dutch Wadden Sea (see Löffler et al. 2011).



Figuur 1.3. De natuurlijke ligging van Natura 2000 habitats op een modeleiland (Lammerts et al. 2009).

Figure 1.3. Natural position of Natura 2000 habitats within a conceptual model of a barrier island in the Dutch Wadden Sea (Lammerts et al. 2009).

De zoet-zoutgradiënten liggen aan de eilandkop en langs de eilandstaart: de overgangen tussen zandplaten (donker groen), embryonale duinen (oranje), witte duinen (wit) en jonge kwelders (geel) en deels ouder kwelders (licht groen).

Op zandplaten in de Zeeuwse Delta worden zoet-zoutgradiënten gevormd door de overgang tussen schorren of slikken en de hoger gelegen zandplaten en duinen.

Rol van hydrologische systemen

De rol van het hydrologische en hydrogeochemische systeem in het natuurbeheer, dat zich geconfronteerd ziet met problemen door verdroging, stikstofdepositie en verhindering van natuurlijke processen (zoals stuifdijken), is driedelig (Grootjans et al. 2006): (1) hydrologie kan pionierstadia gedurende decennia stabiliseren; (2) elke verandering in het lokale hydrologische systeem geeft aanleiding tot een versnelde successie; en (3) dit maakt weer aangepaste beheersmaatregelen noodzakelijk (maaien, plaggen etc), die geld kosten, indien de veranderingen ongunstig zijn.

Meer natuurlijk kustbeheer

Het hier gepresenteerde onderzoek moet leiden tot een goede inschatting van hoe zoet-zout gradiënten, met daarvan afhankelijke flora en fauna, zich zullen ontwikkelen bij een veranderend kust- of peilbeheer, en ook hoe stabiel deze gradiënten zullen zijn, met name om op langere termijn duurzaam levensvatbare metapopulaties te huisvesten. Van de flora weten we vrij goed welke soorten gebonden zijn aan zoet-zout gradiënten, maar niet precies waarom. De Groenknolorchis, is zo'n soort die daaraan gebonden is. Voor ons land geldt een instandhoudingsverplichting voor deze soort. De Groenknolorchis krijgt om die reden in dit onderzoek meer aandacht dan andere soorten van zoet-zoutgradiënten. Van de fauna weten we vrijwel niet welke soorten gebonden zijn aan zoet-zoutgradiënt. Daarom wordt in het hier beschreven onderzoek veel aandacht gegeven aan literatuuronderzoek.

1.3 Doel van het onderzoek

Doel van het onderzoek is om informatie aan te dragen over de bestaande populaties van de Groenknolorchis onder zowel natuurlijke situaties (met dynamisch kustbeheer) als situaties waarbij beheer (maaien) noodzakelijk is om de jonge vegetatiestadia waar deze orchideeën zich optimaal ontwikkelen, in stand te houden. Daarbij worden de aantalsontwikkeling, de mogelijke verspreiding tussen eilanden, en de relatie met bodemfactoren en geohydrologische omstandigheden onderzocht.

Het onderzoek moet ertoe bijdragen dat de beheerders inzicht krijgen waar kansrijke situaties aanwezig zijn om washoversystemen te ontwikkelen op de Waddeneilanden en waar kansen liggen om met peilbeheer in de Zeeuwse zeearmen betere levensomstandigheden te scheppen voor soorten waarvoor een instandhoudingsverplichting geldt.

1.4 Algemene kennisvragen

Het onderzoeksproject 'Zoet-zoutgradiënten' heeft de volgende hoofdkennisvragen:

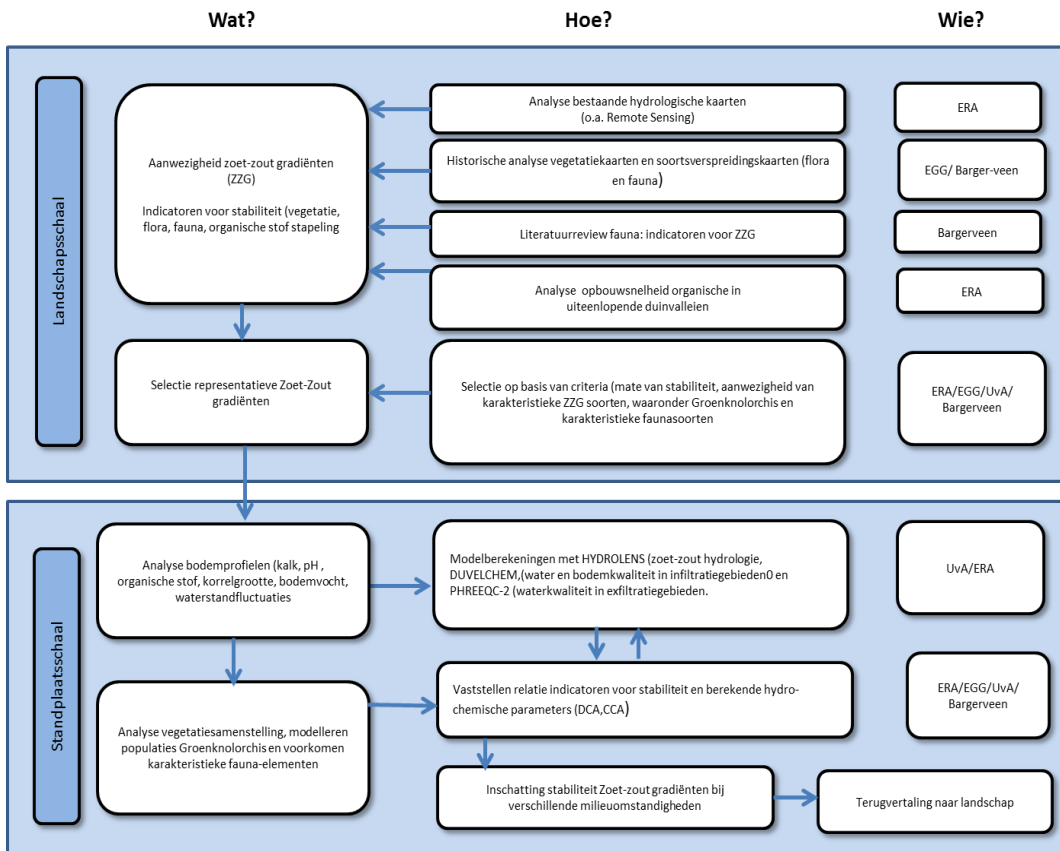
- Hoe ontwikkelen zoet-zoutgradiënten zich bij een natuurlijke ontwikkeling van de Waddeneiland kust met name door opnieuw ontwikkelen van washoversystemen, via dynamisch kustbeheer?
- Hoe zullen bestaande zoet-zout-gradiënten in de Zeeuwse Delta, met een gecontroleerd waterpeil, veranderen wanneer een meer natuurlijk peilregime wordt nagestreefd?

Deelvragen hierbij zijn:

- Welke zeldzame en bedreigde flora en fauna elementen zijn beperkt tot zoet-zout-gradiënten?
- Hoe ontwikkelen Groenknolorchis populaties zich in verschillende milieuomstandigheden?
- Welke zijn de belangrijkste milieufactoren die het voorkomen van Groenknolorchis bepalen?
- Hoe stabiel zijn die gradiënten?
- Hoe groot moeten duinsystemen zijn, willen zij voldoende grondwater leveren om zoet-zout-gradiënten in stand te kunnen houden?
- Wat is de noodzakelijke inrichting? Welk water- en vegetatiebeheer is nodig in het zoete en zoute landschap én in de brakke tussenzone?

1.5 Samenhang van het onderzoek en projectuitwerking

Om de onder 1.2 genoemde onderzoeksvragen te beantwoorden is gekozen voor een benadering op twee schaalniveaus: op *landschapsniveau* en op *standplaatsniveau* (Fig. 1.4).



Figuur 1.4. Schema van de onderzoeksopzet.

Op landschapsniveau identificeren we waar zoet-zoutgradiënten op de Waddenzee eilanden en de Zeeuwse zeearmen aanwezig zijn, hoe goed ze ontwikkeld zijn, en hoe oud ze zijn en of in het verleden Groenknolorchissen voorkwamen en hoeveel. In totaal zijn 88 gebieden geselecteerd waar in een gradiënt van zoet naar zout vegetatiebeschrijvingen zijn gedaan en bodemmonsters zijn genomen en het aantal Groenknolorchissen geteld. In drie gebieden is nader hydrologisch onderzoek uitgevoerd; Schiermonnikoog, Texel (Waddeneilanden) en de Veermansplaat in de Grevelingen (Zeeland). Vervolgens zijn modellen gebruikt om voorspellingen voor het toekomstig functioneren van deze drie gradiënten te voorspellen. In dezelfde gebieden zijn inventarisaties uitgevoerd naar de fauna. Daarbij hebben we ons niet beperkt tot het inventariseren van een beperkt aantal soorten, die als veelbelovend uit een literatuurreview naar voren waren gekomen, maar is ervoor gekozen om alle gevangen diersoorten te determineren. De reden daarvoor was dat het aantal individuen van de geselecteerde soorten heel gering was en dat derhalve een kwantitatieve analyse niet mogelijk bleek.

Historische analyse van populaties van Groenknolorchis

Hierbij staat de vraag centraal hoe lang een typische vegetatie met groenknolorchis zich kan handhaven en hoe lang een bepaalde populatie van Groenknolorchis kan overleven. Deze informatie is nodig om een modellering van de meta-populatie van *Liparis* op de Waddeneilanden te kunnen maken.

Literatuuronderzoek aan fauna gebonden aan zoet-zout elementen

Hierbij staat de vraag centraal of er ongewervelden zijn die net als sommige flora elementen, gebonden zijn aan zoet-zoutgradiënten en of er bij veranderingen in het kust-of peilbeheer negatieve effecten te verwachten zijn. Deze vraag zal middels een literatuuronderzoek worden beantwoord omdat er nog geen soorten bekend zijn die duidelijk gebonden zijn aan zoet-zout gradiënten. De kennis van de verschillende soorten is zeer beschrijvend en onvolledig (Lammerts et al. 2009; Niedringhaus et al. 2008). Informatie over habitateisen of populatietrends van karakteristieke ongewervelden ontbreekt vrijwel geheel (Lammerts et al. 2009). De gradiënten worden voor de fauna in deze literatuurstudie ook ruimer geanalyseerd dan voor het vegetatiedeel binnen dit project. Het faunadeel zal zich niet beperken tot standplaatsen van Groenknolorchis, maar zal zich ook richten op delen van het droge duin en op zandige kwelders.

Bodemchemisch onderzoek aan zoet-zout elementen met Groenknolorchis

De bodemkundige analyse van zoet-zoutgradiënten waarin Groenknolorchis voorkomt richt zich op de vraag welke milieufactoren het voorkomen van Groenknolorchis bepalen. Daarbij zijn in het veld plekken in de gradiënt geselecteerd waar Groenknolorchis voorkomt, abundant voorkomt, waar Groenknolorchis achteruit gaat en waar de soort is verdwenen. Ook zijn enkele plekken onderzocht waar binnenkort vestiging van de orchis te verwachten is.

Hydrologisch en hydrogeochemisch onderzoek aan zoet-zout gradiënten

Het hydrologische en hydrogeochemische onderzoek richt zich op de NO punt van Borkum, het Groene strand van Schiermonnikoog, De Hors op Texel en de N-punt van Veermansplaat in de Grevelingen (Fig. 1.2).

In de context van dit rapport gaat het bij het onderzoek vooral om zoet-zout gradiënten op het grensvlak van zoet duingrondwater en zout Noordzeegrondwater in de ondiepe ondergrond (<5 m-MV) op locaties waar duingrondwater exfiltreert, ondiepe zoetwaterlenzen zich vormen en kustnabij Noordzeewater (periodiek) infiltreert.

Hydrologisch en hydrogeochemische modelberekeningen

Naast het karteren en gedeeltelijk modelleren van de status-quo in genoemde periode, worden tevens enkele toekomstscenario's doorgerekend. Daarbij staan veranderingen in overstromingsfrequentie, duinbreedte, regenval, begroeiing en ontkalking centraal.

Modelberekeningen meta-populatie Groenknolorchis op de Waddeneilanden

Hier staat de vraag centraal hoe levensvatbaar de populaties van Groenknolorchis zijn voor de lange termijn (ca. 100 jaar) en wat de rol is van beheer.

Synthese

Hier gaat het om het beschrijven en evalueren van zoet-zoutgradiënten in ruimte en tijd, alsmede het aangeven van de levensvatbaarheid van een aantal daarvan afhankelijke plant- en diersoorten bij verschillende beheersopties (maaien, plaggen, dynamisch kustbeheer).

1.6 Projectorganisatie

Het onderzoek is uitgevoerd door een combinatie van onderzoeksgroepen met bindingen aan de Universiteiten van Groningen, Nijmegen, en de Universiteit van Amsterdam (IBED), alsmede twee zelfstandige onderzoeksgroepen; EGG-consult, Ecologen Groep Groningen en Stichting Bargerveen te Nijmegen. Studenten van VU University Amsterdam (VU) droegen in belangrijke mate bij aan het hydrologische en hydrogeochemische onderzoek, waarbij het waterlab van VU de wateranalyses verzorgde. De Stichting ERA (Ecological Restoration Advice) is hoofdaannemer en verzorgde de projectleiding en coördinatie van het onderzoek. De projectleider namens Stichting ERA was Prof. A.P.Grootjans. Het onderzoek werd begeleid door het OBN-deskundigenteam (DT) Duin- en Kust.

1.7 Leeswijzer

In dit eindrapport worden eerst in hoofdstuk 2 en 3 de onderzoeksgebieden en gehanteerde methoden kort besproken, waarna in hoofdstuk 4 de literatuurstudie volgt over de relatie van diergemeenschappen met zoet-zout gradiënten. Hoofdstuk 5 bespreekt de ontwikkeling van Groenknolorchissen in verschillende zoet-zoutgradiënten, waarbij de aantalsontwikkeling op Borkum, Texel en de Veermanplaat de revue passeren, alsmede de relatie van Groenknolorchis met bodemfactoren. In hetzelfde hoofdstuk wordt tevens besproken hoe de ontwikkeling van de bodem en bovengrondse biomassa verloopt in situaties met en zonder dynamisch kustbeheer. De resultaten van genetisch onderzoek aan Groenknolorchis geven inzicht in hoe de verspreiding binnen en tussen de Waddeneilanden waarschijnlijk is verlopen. Met een demografisch meta-populatiemodel worden wat vingeroefeningen gedaan omtrent de ontwikkeling van populaties van Groenknolorchis bij verschillende milieuomstandigheden, met en zonder beheer door natuurbeschermingsorganisaties.

In hoofdstuk 6 worden de resultaten van het hydrologisch onderzoek aan zoet-zoutgradiënten op Schiermonnikoog, Texel en Veermansplaat

gepresenteerd. Het boogt vooral op voor dit onderzoek verrichte waarnemingen van grondwaterstanden, uitvoerige chemische analyses van het ondiepe grondwater (410 stuks!), hydrologische en hydrogeochemische modelberekeningen. Resultaten van deze modelberekeningen worden in hoofdstukken 7 en 8 gepresenteerd. Een synthese van de ontwikkeling van de Groenknolorchis in zoet-zout gradiënten volgt in hoofdstuk 9, met consequenties voor het beheer in hoofdstuk 10.

2 Onderzoeksgebieden

A.P. Grootjans, Pieter Stuyfzand, Marijn Nijsen, & Henk Everts

2.1 Selectie van representatieve zoet-zout gradiënten

De onderzoeksgebieden die geselecteerd zijn voor dit onderzoek voldoen aan de eisen die er oorspronkelijk aan werden gesteld: het onderzoek moest ten minste omvatten: (i) natuurlijke gebieden met zoet-zoutgradiënten, waar menselijk ingrijpen minimaal is geweest (referentiegebieden), (ii) gebieden die geselecteerd zijn om washover-systemen te ontwikkelen, (iii) gebieden waar grote zandsuppleties zijn gepland, en (iv) gebieden waar veranderingen in peilbeheer in de Zeeuwse zeearmen tot de mogelijkheden behoren.

- Ad (i): Natuurlijke referentiegebieden: Hier zijn geselecteerd de natuurlijke washover aan de oostkant van Borkum en daarnaast de valleien rond de Mokbaai van Texel waarvan accurate gegevens beschikbaar over de leeftijd van de omliggende duinen (van de Craats 2012).
- Ad (ii): Gebieden die geschikt zijn voor washoverontwikkeling: Hiervoor is de Strandvlakte van Schiermonnikoog gekozen.
- Ad (iii): Gebieden met geplande grote zandsuppleties: hierbij concentreren we ons op de valleien rond de NAM locatie op Ameland.
- Ad (iv): Gebieden met verwachte peilveranderingen: Hierbij is de keuze gevallen op de Veermansplaat in de Grevelingen, waar een grote populatie van Groenknolorchis voorkomt en waar peilveranderingen tot de mogelijkheden horen.

2.2 Beschrijvingen van de onderzoeksgebieden

2.2.1 Borkum

Borkum kent 2 duingebieden met een flinke zoetwaterlens, te weten het Westland en Oostland, elk met een puttenveld voor de drinkwatervoorziening (Fig. 2.1). De opbolling van de zoetwaterlens is weergegeven in Fig. 2.2 samen met de pompputlocaties. Op het noordoostelijk uiteinde ontwikkelen de duinen zich op een heel natuurlijke wijze. De duinrijen zijn niet gesloten en de zee kan tijdens stormen een groot deel van de achterliggende kwelders overstromen tot aan de duinvoet.

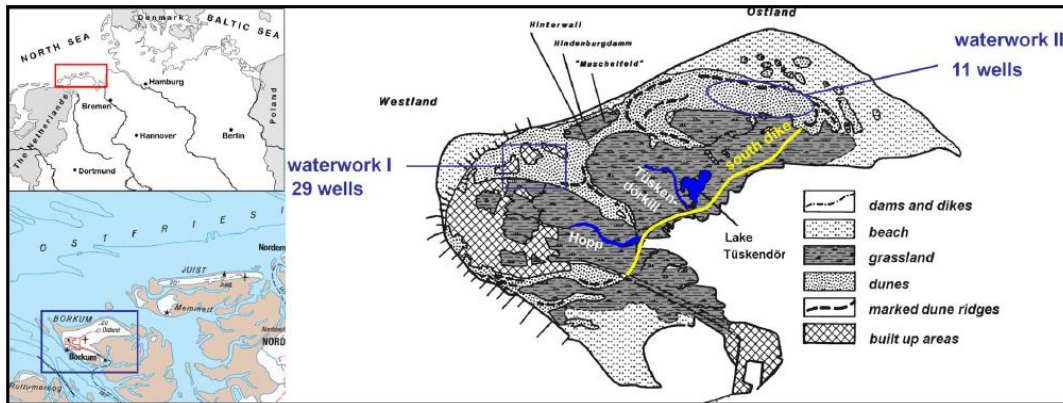


Figure 2.1. Left panels: location map of the island of Borkum. Right panel: Landscapes of Borkum with its two waterworks (WW): WW I Waterdelle and WW II Ostland and the two major rivers. Slightly modified from: Sulzbacher et al. (2012).

Langs de duinvoet bestaan reeds enige decennia (Petersen 2011) duinvalleivegetaties met duizenden Groenknolorchissen en andere zeldzame orchideeën. Het duinmassief dat de zoet-zoutgradiënt van zoet water voorziet is vrij groot en er is een omvangrijk zoetwaterlichaam aanwezig (zie Fig. 2.2). Uit dit zoetwaterlichaam wordt grondwater gewonnen niet ver van de plaats waar de washover met de zoet-zoutgradiënt zich bevindt.

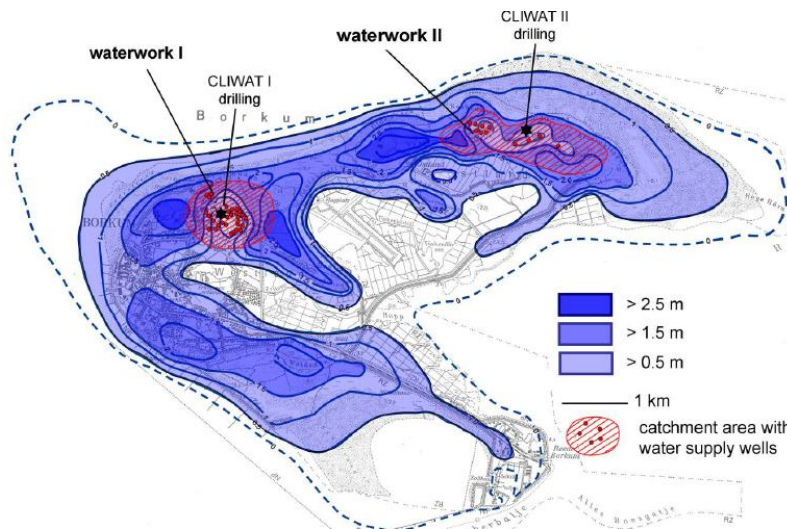


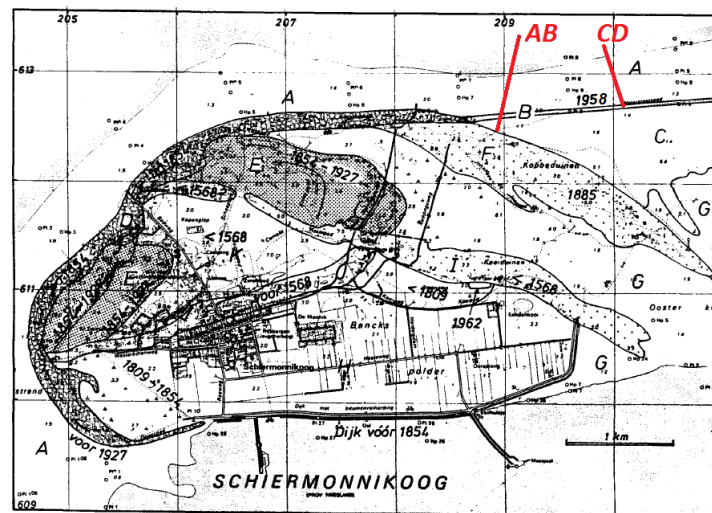
Figure 2.2. Groundwater table of the upper aquifer during March 2010 (water supply wells marked by red circles, location of CLIWAT drillings marked by black stars, mean sea level marked by dashed line). From: Sulzbacher et al. (2012).

2.2.2 Schiermonnikoog

De geomorfologie van Schiermonnikoog beantwoordt aan die van een typisch 'model' Waddeneiland, zoals weergegeven in Fig. 1.2. De belangrijkste geomorfologische eenheden op het westelijke en midden deel van Schiermonnikoog zijn in Fig. 2.3 weergegeven, met indicatie van de vermoedelijke tijd c.q. periode van ontstaan.

De volgende eenheden zijn hier onderscheiden, globaal in volgorde van jong naar oud :

- A : het huidige strand;
- B : de omstreeks 1958 aangelegde stuifdijk in het noordoosten;
- C : de onvolledig afgesnoerde, na 1958 gevormde strandvlakte met enkele strandduinen;
- D : het na 1854 gevormde zeereepgebied in het noorden en westen;
- E : de in de periode 1854-1927 gevormde gebieden van paraboolduinen en bijbehorende uitstuivingsvallen, één ten noordoosten van het Kapenglop en één ten zuidwesten van het Kapenglop;
- F : het omstreeks 1885 gevormde zeereepgebied der Kobbeduinen;
- G : de Oosterkwelder;
- H : de in 1860 met succes ingedijkte Westerkwelder (nu Banckspolder);
- I : het vóór 1568 gevormde zeereepgebied der Kooiduinen en het noordwestwaartse verlengstuk daarvan;
- J : het vóór 1568 gevormde duinruggengebied langs de zuidrand van het centrale duingebied; en
- K : het vóór 1568 gevormde centrale duingebied, waarin ook het Kapenglop gelegen is. Het betreft in het noordoosten voornamelijk duinvalleien, die in eerste aanleg primair zijn, en in het zuidwesten voornamelijk lage duinkopjes.



Figuur 2.3. Enkele belangrijke geomorfologische eenheden (A-K) en de vermoedelijke tijd c.q. periode van ontstaan. Iets gewijzigd naar Stuyfzand et al. (1992).

Figure 2.3. Some important geomorphological units (A-K) and estimated time of origin (slightly modified after Stuyfzand et al. 1992).

Voor het onderhavige onderzoek zijn de eenheden A, B, C en F het belangrijkste. Binnen de eenheid A (strand) onderscheiden we tegenwoordig tenminste 4 eenheden: het huidige strand, embryoduinen van de 2^e generatie (jongst), een tijdens hoogwater vollopend zwijn (afgesnoerde strandvlakte), en embryoduinen van de 1^e generatie (oudst, gevormd na 1958 aan voet van stuifdijk). Hierin komen de volgende belangrijke habitat-typen voor, in de volgende landschappelijke eenheden: Groene Strand, Stuifdijk en Strandvlakte:

Groene Strand

Het gebied maakt deel uit van het Natura 2000 gebied 'Noordzeekustzone'. Er komen 7 habitattypen voor, waarvan de Embryonale duinen (H2110), witte

duinen (H2120), zilte pionierbegroeiing (H1310) en zilte graslanden buitendijks (H1330A) het grootste oppervlak innemen. In de recente ontwikkeling (sinds 2005) zijn ook kalkrijke duinvalleivegetaties ontstaan met een goede kwaliteit (Bakker et al. 2005), waar zich sedert ca. 2009 ook een populatie van Groenknolorchis heeft ontwikkeld. Het beheer van het Groene strand bestaat uitsluitend uit niets doen. Er is de afgelopen 10-15 jaar een zeer progressieve vegetatieontwikkeling opgetreden over een strook van bijna 10 km lengte, met een breedte van enkele honderden meter.



Figuur 2.4. Ontwikkelingen op het westelijk deel van het Groene Strand van Schiermonnikoog 1996-2008 (fotocollage door Niels Schotsman, DT-DK).

Figure 2.4. Development of the Green Beach of Schiermonnikoog 1996-2008 (composed by Niels Schotsman).

In 1958 voltooide stuifdijk

Aan de zeezijde zien we hier wit duin met helm begroeid, daarachter domineert duindoornstruweel (H2160), met hier en daar kleine residuen van grijs duin (H2130A).

In 1958 afgesnoerde strandvlakte

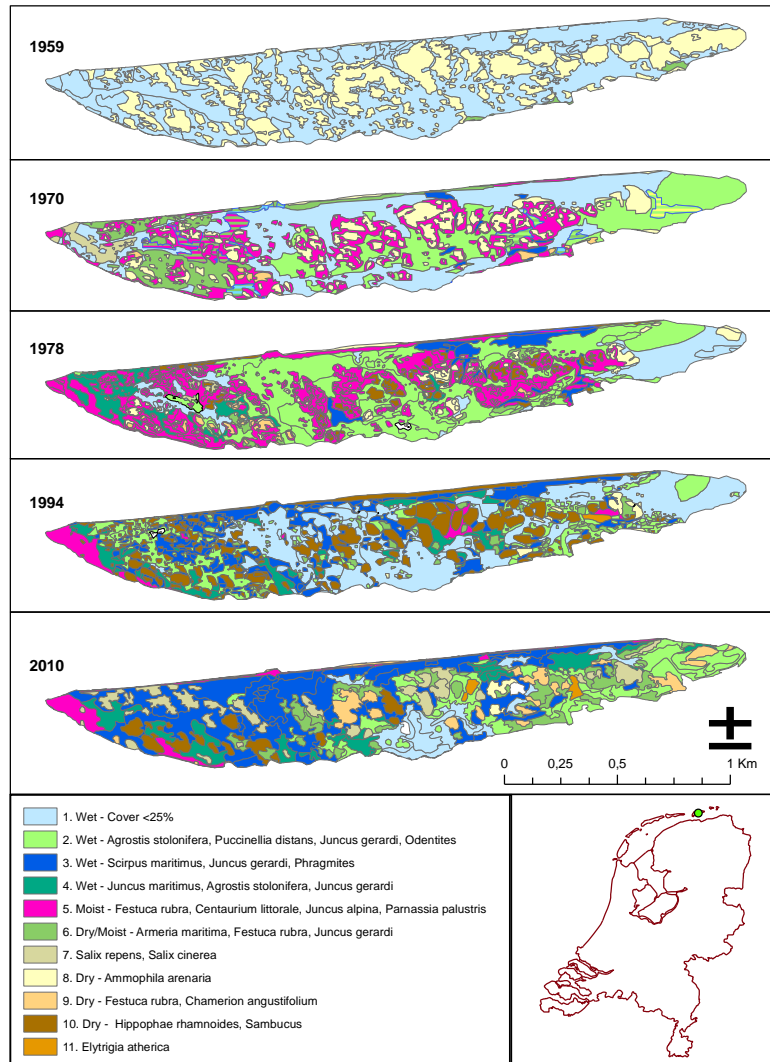
Het gebied maakt deel uit van het Natura 2000 gebied 'Waddenzee'. Er komen 8 habitattypen voor. Daarbij neemt het habitatype Schorren en zilte graslanden buitendijks (H1330A) het grootste oppervlak in.

Voor de verschillende habitattypen zijn verbeterdoelen geformuleerd. Het areaal struweel en hoge kruiden is namelijk fors toegenomen ten koste van de hoger gewaardeerde lage kruiden.

De Strandvlakte van Schiermonnikoog is dus sterk aan het verruigen, waarbij het aandeel van hoog opgaand Riet sterk toeneemt sinds 1980 (waarbij het aandeel van hoog opgaand Riet sterk is toegenomen sinds 1980 (van Tooren et al. 1983, zie ook figuur 3). De Knopbiesvegetatie aan de voet van het Kobbeduin heeft zich onder invloed van de relatief sterke toestroom van kalk- en ijzerrijk grondwater lange tijd (ca. 40 jaar) goed kunnen handhaven (zie Grootjans et al. 1995). De laatste tien jaar worden de Knopbiezen minder vitaal en gaan de Rode lijstsoorten sterk achteruit (Everts et al. 2005, de

Leeuw et al. 2008). Groenknolorchis is sinds 2010 verdwenen, dit ondanks af en toe maaien. Aanvankelijk had maaien een licht positief effect, maar op dit moment heeft maaien alleen tot gevolg dat er meer licht op de grond valt en dat lichtminnende soorten daarvan profiteren.

Vegetation Maps 'De Strandvlakte' Schiermonnikoog



Figuur 2.5. Vegetatieontwikkeling in de voormalige strandvlakte van Schiermonnikoog sinds 1958 toen de stuifdijk werd aangelegd. Van een open pioniervegetatie heeft het grootste deel van het gebied zich tot een hoogproductieve, ruige vegetatie met veel Riet en Zebies ontwikkeld (Uit: de Hoop 2013).

Figure 2.5. Vegetation changes in the former beach plain of Schiermonnikoog since the construction of an artificial sand dike in 1958. Most of the areas changed from a pioneer stage to a high productive marsh with Phragmites australis and Scirpus maritimus.

Het studiegebied omvat het oostelijke deel van het zogenaamde Groene Strand aan de Noordzeekust, het westelijke deel van de stuifdijk en het westelijke deel van de daarachterliggende voormalige strandvlakte (Fig.2.3

B), waar in 1958 een stuifdijk werd aangelegd die de toen aanwezige washoevervlakte heeft afgesloten (de Leeuw et al. 2008).

Het onderzoek naar de populatieontwikkeling en genetische samenstelling van Groenknolorchis populaties werd tevens uitgevoerd in duinvalleien binnen het hoofdmassief (duinboog) van Schiermonnikoog. Deze valleien worden vrijwel allemaal door Natuurmonumenten beheerd (plaggen en maaien; Everts et al. 2005, 2013).

Het onderzoek naar de snelheid van organische stofstapeling, zuurgraad ontwikkeling en bovengrondse biomassa met en zonder dynamisch kustbeheer werd ook in valleien binnen deze grote duinboog uitgevoerd, maar ook op plekken waar de Noordzee de oostelijke stuifdijk heeft doorbroken (bij paal 10 en paal 11).



Figuur 2.6. Luchtfoto van het oostelijke deel van het Groene Strand omstreeks 2010. (© Rijkswaterstaat). 1 = omstreeks 1885 gevormde zeereepgebied der Kobbeduinen; 2 = de onvolledig afgesnoerde, na 1958 gevormde strandvlakte met enkele strandduinen; 3 = oude 1^e linie van stuifdijk; 4 = jonge 2^e linie van stuifdijk; 5 = 1^e generatie embryoduinen; 6 = hoogwater zwin; 7 = 2^e generatie embryoduinen; 8 = huidige strand.

Figure 2.6. Aerial photograph of the eastern part of the Green Beach around 2010. 1 = old dune ridge "Kobbeduin" formed around 1885. 2 = former beach plain. 3 = oldest drift sand dike formed in 1958. 4 = younger drift sand dike. 5 = first generation embryonic dunes. 6 = High water "Zwin". 7 = second generation embryonic dunes. 8 = present beach.

2.2.3 Texel

Het studiegebied bevindt zich op Zuidwest Texel, in het gebied en de omgeving van de Horsmeertjes en De Hors (Fig.2.7.). Het omvat gefossiliseerde zeereepduinen, primaire duinvalleien, stuifdijken, embryonale duinen en strand.

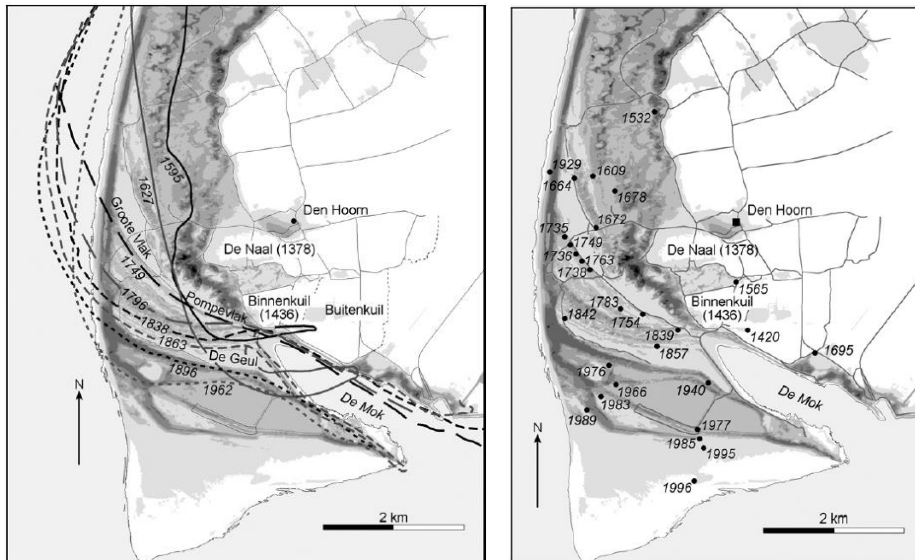


Figure 2.7. Left panel: Historical changes of southwest Texel, showing the correlation between present-day dune ridges and past coastlines. Right panel: OSL ages of sand samples from the seaward side of dune ridges. These ages, denoted in calendar years AD, show internal consistency and are in remarkable agreement with the historical data shown in the left panel. From: Van Heteren et al. (2009).

Gray tones on base map (source: altimetry) denote topography: light is low and dark is high. The gray lines on land are roads.

2.2.4 Veermansplaat

Het onderzoek concentreerde zich op de Noordkop van de Veermansplaat, een onbewoond eiland in het Grevelingenmeer in Zeeland (Fig. 2.1). Het is een vlakke zandplaat, waarin ook enkele silt- en kleilagen voorkomen (Slager en Visser, 1990). Het eiland is ongeveer 4000 meter lang, 550 tot 1400 meter breed en heeft een oppervlakte van ca. 370 ha. De maaiveldhoogte op de plaat varieert tussen ~20 cm-NAP, wat het standaardpeil van het Grevelingen meer is (van de Haterd, 2010) en ~65 cm +NAP (Slager en Visser, 1990). Binnen het onderzoeksgebied is de maximale hoogte van het maaiveld geschat op 1 m +NAP (ter plaatse van de stuifrichels).

Vegetatie en beheer

Na het sluiten van het Grevelingenmeer is het milieu veranderd op de Veermansplaat. Het oorspronkelijk getijdengebied en de daarbij horende vegetatie zijn verdwenen. In plaats daarvan is de plaat nu grotendeels ingedeeld in twee verschillende vegetatietypes. De eerste zijn de vlakke koppen aan de noord- en zuidkant van de Veermansplaat (de Kraker, 2012). Daar is lage, zilte pioniersvegetatie aanwezig. Hier tussenin is zoetwater minnend, hoog struweel aanwezig. Deze vegetatie verandert langzamerhand van lage kruipwilgen tot hoog opgaand bos, hoewel er thans nog weinig bos

aanwezig is (de Kraker, 2012). De twee koppen met lage vegetatie worden gescheiden van het struweel in het midden van het eiland door een stuifrug. Begrazing en maaien zijn belangrijke beheersmaatregelen op de Veermansplaat om de lage begroeiing op de koppen van de plaat te behouden. Anders zou zij volgens natuurlijke successie overgaan in hogere begroeiing met tenslotte bosvorming. De begrazing gebeurt thans door 25 Shetland pony's, het hele jaar door. Voorheen is dit ook geprobeerd met seizoen begrazing door runderen, maar deze bleken snel schuw te worden en hierdoor lastig te vangen (de Kraker, 2012). In de Grevelingen komt de Groenknolorchis voornamelijk voor op de Veermansplaat.

2.2.5 Vlieland

Het onderzoek op Vlieland concentreerde zich op de 1^e en 4^e Kroon's Polders. De Kroon's polders zijn aangelegd tussen 1905 en 1922 omdat de angst bestond dat de Vliehors zich zou loskoppelen van het eiland. De vier ingepolderde stukken kregen een agrarische bestemming, maar werden nooit als zodanig gebruikt. Het gebied is na de aanleg van de stuifdijken in het begin van de 20^e eeuw in korte tijd verzoet, verdroogd en deels verruigd. Momenteel worden delen ervan gemaaid. De 1^e polder wordt sinds de 70-er jaren elk jaar gemaaid. Hier heeft zich een heel goed ontwikkelde Knopbiesvegetatie ontwikkeld met veel orchideeën en andere Rode Lijstsoorten, zoals de Groenknolorchis, de Grote muggenorchis en de Vleeskleurige orchis (Grootjans et al. 1995). Het hydrologisch systeem van de Meeuwenduinen zorgt voor een continue aanvoer van kalkrijk grondwater en is er, naast het maaibeheer, verantwoordelijk voor dat het stadium van Knopbies met Orchideeën reeds meer dan 80 jaar bestaat.

In 1996 werd bij wijze van experiment een gat gemaakt in de stuifdijk tussen het wad en de 3e polder. De doorbraak was 10 meter. Ook tussen de 3e polder en de 4e polder werd een opening van 10 meter gemaakt om het zeewater ook daar weer beperkt toegang te geven. Het doorsteken van deze stuifdijken heeft voorin de 3e polder geleid tot enige getijbeweging en slibafzetting (de Leeuw et al. 2008), waarbij het zeewater bij extreem hoge waterstanden tot achterin de polders komt. In het voorste en middelste deel van de polders hebben zich inmiddels vegetaties van lage en middelhoge kwelders gevestigd. In de westzijde van alle polders overheerst Riet, maar op veel plaatsen hebben zich ook Knopbiesvegetaties met orchideeën gevestigd. Er zijn aanwijzingen dat het achterste deel van de 4^e Kroon's polder natter is geworden na het weer toelaten van een gering getijdenregime. De Bakker et al. (2006) constateerden dat er plaatselijk een grote populatie van Moeraskartelblad (een half-parasiet) aanwezig is die de vitaliteit van Riet sterk reduceren. De open plekken in het dichte Rietveld lijken zich uit te breiden en in 2012 viel waar te nemen dat de Groenknolorchis zich hier met vele tientallen bloeiende individuen heeft gevestigd.

2.2.6 Ameland en Terschelling

Op Ameland zijn enkele locaties met Groenknolorchis onderzocht aan de rand van een kwelder in de nabijheid van het NAM platform. Het gaat om relatief kleine populaties, veelal minder dan 10 exemplaren. Opmerkelijk is dat de

groenknolorchis hier voorkomt op relatief droge plekken vlak achter een stuivend duin.

Op Terschelling zijn populaties van groenknolorchis onderzocht en ook bodemonsters genomen in de omgeving van de Noordvaarder. Zowel heel jonge vegetatiestadia als oudere stadia zijn bemonsterd, alsmede plekken waar de groenknolorchis binnenkort te verwachten is.

3 Onderzoeksmethoden

3.1 Historische analyse van populaties van Groenknolorchis

Van 4 gebieden is de ontwikkelingen van Groenknolorchis onderzocht: Veermansplaat, Texel, Schiermonnikoog en Borkum. Voor de Veermansplaat is gebruik gemaakt van inventarisatiegegevens van De Kraker (2005, 2012). Voor de ontwikkeling van populaties van Groenknolorchis op de Hors op Texel is gebruik gemaakt van de master thesis van Van der Craats (2010) en van het proefschrift van Rohani Shahrudin (2014). De ontwikkeling van de populatie van Groenknolorchis op de Strandvlakte van Schiermonnikoog is beschreven in Grootjans et al. (1995) en in Everts et al. (2005, 2012). De ontwikkeling van de Groenknolorchis op Borkum is beschreven door Petersen (2011). Bij de aantalsontwikkeling van populaties van Groenknolorchis op Terschelling, Ameland en Vlieland is gebruik gemaakt van een database van IBED (Florbase; Hartman & Oostermeijer, 2007).

3.2 Fauna in de zoet-zoutgradiënt

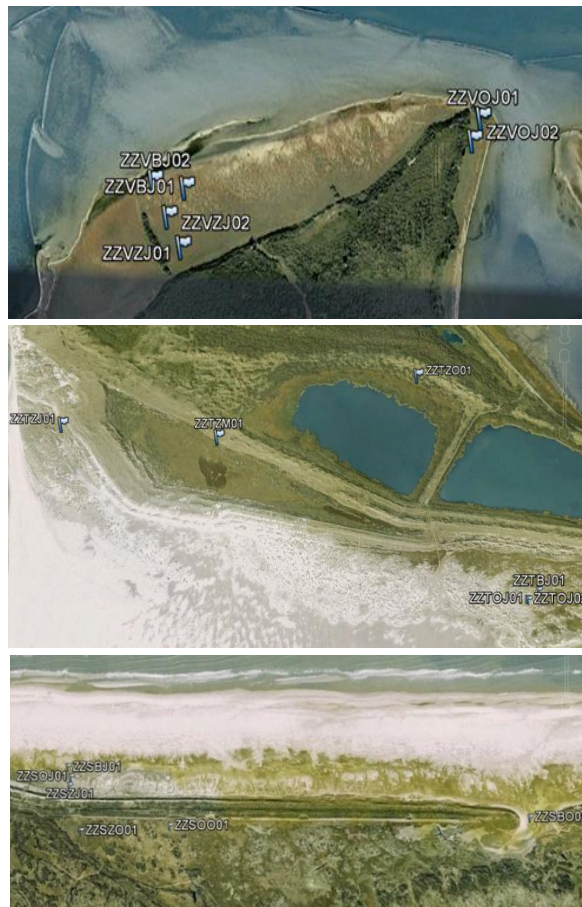
In Juli en Augustus is een inventarisatie gedaan van de fauna in plots op Texel, Schiermonnikoog en de Veermansplaat. De aantallen karakteristiek soorten die uit het Literatuuroverzicht naar voren kwamen, waren te gering in aantal om duidelijke conclusies te trekken. Daarom is er voor gekozen een bredere inventarisatie in de plots uit te voeren.

Locaties

Faunabemonsteringen zijn uitgevoerd in drie terreinen waar ook vegetatie en hydrologisch onderzoek is uitgevoerd. In totaal zijn er 18 locaties bemonsterd, verdeeld over drie terreinen (zie figuur 3.1 en tabel 3.1). Op de Hors (Texel) en de kwelder van Schiermonnikoog komen zowel zoet-zout gradiënten in een dynamische kustzone als in een niet-dynamische kustzone voor. Deze laatste locaties liggen achter een aangelegde stuifdijk die de zoute invloed op het systeem afschermt. Op de Veermansplaat (Zeeland) komen alleen dynamische locaties voor.

In de terreinen is onderscheid gemaakt in de drie hoofdcomponenten van de gradiënt (brak – overgang – zoet). Op de Veermansplaat en in de niet dynamische locaties van Texel vindt aanvullend maai-beheer plaats om verruiging tegen te gaan.

De tellingen en bemonsteringen met slagnetten zijn uitgevoerd tussen 1 augustus en 10 augustus 2012 bij goede weersomstandigheden (17-23 °C, windkracht 1-4). Op de Veermansplaat waren de weersomstandigheden relatief het slechtst en heeft het tijdens één telling kortstondig zacht geregend. De locatie is zo lastig bereikbaar dat het logistiek niet haalbaar was om deze telling te herhalen.



Figuur 3.1. Ligging van bemonsteringslocaties op de Veermansplaat (boven), Texel (midden) en Schiermonnikoog (onder).

Figure 3.1. Position of sampling stations on the Veermansplaat (upper photo), Texel (middle photo) and Green beach on Schiermonnikoog (lower photo).

Tellingen in een vast oppervlak

Per monsterpunt is alle zichtbare fauna genoteerd en indien nodig verzameld (handvangsten) in een hok van 15 bij 15 meter gedurende 20 minuten door 2 personen. Alle vangsten zijn gesorteerd. Van de vliesvleugeligen zijn de bijen (Apidae s.l.) tot op soort gedetermineerd. Van de vliegen zijn de wapenvliegen en de zweefvliegen (Syrphidae) tot op soort gedetermineerd. Ook sprinkhanen en dagvlinders zijn genoteerd. Andere groepen (overige vliesvleugeligen, wantsen, kevers, etc.) kwamen in lage aantallen voor of werden beter bemonsterd met het slagnet, zodat die hier verder buiten beschouwing worden gelaten. Direct na deze bemonstering is ook het bloemaanbod bepaald binnen dit proefvlak.

Sleepnetmethode

Langs 3 transecten van 15 meter rondom het hok zoals in de volgende paragraaf beschreven, is met dertig slagen van een net de vegetatiebewonende fauna bemonsterd (totaal 45 meter / 90 slagen per locatie). Alle vangsten zijn gesorteerd en op ordeniveau gedetermineerd. Kevers en vliesvleugeligen (bijen en wespen) zijn verder tot op familieniveau gedetermineerd. De wapenvliegen (Stratiomyidae), wantsen en de sprinkhanen zijn tot op soort gedetermineerd.

terrein	gradiënt	status	Beheer	code	x-crd	y-crd
Schiermonnikoog	brak	dynamisch	-	ZZSBJ01	208,9	612,9
Schiermonnikoog	brak	dynamisch	-	ZZSBO01	212,0	612,9
Schiermonnikoog	overgang	dynamisch	-	ZZSOJ01	208,9	612,8
Schiermonnikoog	overgang	niet dynamisch	-	ZZSOO01	209,6	612,6
Schiermonnikoog	zoet	dynamisch	-	ZZSZJ01	208,9	612,8
Schiermonnikoog	zoet	niet dynamisch	-	ZZSZO01	209,0	612,5
Texel	brak	dynamisch	-	ZZTBJ01	112,2	556,9
Texel	overgang	dynamisch	-	ZZTOJ01	112,1	556,9
Texel	overgang	dynamisch	-	ZZTOJ02	112,2	556,9
Texel	zoet	dynamisch	-	ZZTZJ01	110,1	557,5
Texel	zoet	niet dynamisch	maaieren	ZZTZM01	110,9	557,5
Texel	zoet	niet dynamisch	maaieren	ZZTZO01	111,8	557,8
Veermansplaat	brak	weinig dynamisch	maaieren	ZZVBJ01	58,2	419,5
Veermansplaat	brak	weinig dynamisch	maaieren	ZZVBJ02	58,1	419,6
Veermansplaat	overgang	weinig dynamisch	maaieren	ZZVOJ01	59,0	419,7
Veermansplaat	overgang	weinig dynamisch	maaieren	ZZVOJ02	59,0	419,6
Veermansplaat	zoet	niet dynamisch	maaieren	ZZVZJ01	58,2	419,4
Veermansplaat	zoet	niet dynamisch	maaieren	ZZVZJ02	58,1	419,5

Tabel 3.1. Verdeling van 18 bemonsteringslocaties over de drie terreinen.

Table 3.1. Sampling sites of the Fauna research on three islands (Schiermonnikoog, Texel and Veermansplaat).

Analyse van de resultaten

Aangezien er nog zeer weinig bekend is over de fauna in zoet-zoutgradiënten, is in deze studie gekozen voor een exploratieve onderzoeksmethode. Dezelfde gebieden zijn gekozen als voor het meer gedetailleerde hydrologische onderzoek (Texel, Schiermonnikoog en Veermansplaat). Binnen dit onderzoek was geen ruimte voor herhalingen van de metingen en dus ook niet voor een statistische toetsing van de resultaten. Het faunaonderzoek in deze studie is derhalve beschrijvend van aard.

3.3 Standplaatsenonderzoek van zoet-zoutgradiënten

Ligging van de onderzoeksgebieden



Figuur 3.2. Ligging van de monsterpunten op Schiermonnikoog en Vlieland, waar de bovengrondse biomassa van de vegetatie, de hoeveelheid organische stof in de bodem, alsmede de pH zijn gemeten in Augustus 2012 (de Hoop 2013).

Figure 3.2. Position of sampling sites (Schiermonnikoog and Vlieland) for measuring soil organic matter, pH on August 2012.



Figuur 3.3. Ligging van de monsterpunten op Schiermonnikoog en Vlieland.

Figure 3.3. Aerial view of sampling sites on Schiermonnikoog and Vlieland (Kroon's Polders).

3.4 Hydrologische en bodemkundige karakterisering van zoet-zoutgradiënten

Ligging van de onderzoeksgebieden

De ligging van de onderzoeksgebieden voor het hydrologische deel van het onderzoek is aangegeven in figuur 3.4.



Figuur 3.4. Locaties van onderzoek op de 4 eilanden.

Figure 3.4. The 4 research areas for the hydrological research (Borkum (top left), Schiermonnikoog (top right), de HON, Texel (bottom left and Veermansplaat in Lake Grevelingen (bottom right).

Sondering en plaatsing van peilbuizen

- Op het Groene strand van Schiermonnikoog zijn 4 geleidbaarheids-sonderingen verricht door Wiertsema & Partners (Fig.3.5B), en met dezelfde truck op elk van die 4 locaties 4 peilbuizen de grond ingedrukt tot resp. ca. 5, 10, 15 en 20 m-MV. De X en Y coördinaten en peilbuisbovenkanten zijn door Wiertsema ingemeten m.b.v. GPS.
- Met een VU handpuls zijn 2 ondiepe peilbuizen (3-5 m-MV) geplaatst op Schiermonnikoog, Texel en Veermansplaat (Fig.3.5E). In 5 van de 6 peilbuizen zijn divers van Schlumberger gehangen en zijn metalen beschermkokers met dwarsanker over de peilbuis heen geplaatst ter bescherming tegen vandalisme. Op de locatie Schiermonnikoog betrof het 2 peilbuizen, waarvan de peilbuis in het embryonale duingebied werd uitgerust met een CTD diver en die achter de stuifdijk met een diver plus barometer. Helaas werd eerstgenoemde peilbuis juli niet meer aangetroffen, zij was met CTD diver en al uit de grond

getrokken en gestolen met achterlating van de zware beschermkoker. Zie verder ad 'Grondwaterstanden'.

Spiraalboring, bemonstering en veldmetingen

De door VU ontwikkelde spiraalboor is bedoeld om relatief ondiep grondwater (0-3 m beneden grondwaterspiegel) nauwkeurig op verschillende diepten te bemonsteren. De resolutie daarbij bedraagt ca. 5 cm. Eerst wordt met de Edelman tot de grondwaterspiegel geboord, daarna wordt met de spiraalboor het kleine filttertje onderin de boor op de gewenste diepte onder de grondwaterspiegel geboord, om tenslotte met behulp van een vacuümsysteem een grondwatermonster te nemen. Na het eerste monster kan doorgeboord worden naar een volgende diepte om daar een tweede monster te nemen, etc. De spiraalboor is uitermate geschikt voor zandgronden. Fig.3.5 toont verschillende foto's van de spiraalboor in het veld (zie ook Stuyfzand (2013)).

Voor dit project zijn doorgaans per spiraalboring 10.

grondwatermonsters genomen tot ca. 1.5 m beneden grondwaterspiegel (GWS). Dit gebeurde op de volgende dieptes, waarbij onderscheid tussen monsters met alleen veldmetingen en monsters met lab metingen:

- met alle lab-metingen: monsters op 0.15, 0.60, 1.05 en 1.5 m beneden grondwaterspiegel.
- met alleen veldmetingen: monsters op 0.3, 0.45, 0.75, 0.9, 1.2 en 1.35 m beneden grondwaterspiegel.

Afwijkingen van dit patroon zijn vrij talrijk geweest, mede door het voorkomen van storende slib- of kleilagen. Na het voorpompen van ca. 250 mL ter spoeling van stijgleiding en reductie van meekomend zwevend stof (slib, klei), zijn de veldmetingen verricht en watermonsters genomen.

In het veld zijn de volgende metingen en waarnemingen gedaan: het elektrisch geleidingsvermogen (EC), de temperatuur (T) en zuurgraad (pH). Daarnaast zijn ook enkele audiovisuele waarnemingen gedaan en genoteerd: kleur, troebeling, H₂S geur en eventuele overige bijzonderheden.

Voor het meten van de EC en temperatuur is gebruik gemaakt van de 'GMH 3430' van Greisinger, terwijl de pH metingen verricht zijn met '1001 pH' van Sentron. Om de exacte locatie van de boringen te bepalen is de GPS 'Etrex Vista HCx' van Garmin gebruikt. In het veld zijn 3 containers voor laboratoriumanalyse gevuld:

- buisje A (12 cc) ontving in veld gefiltreerd water (over 0.45 µm membraan), werd ter conservering aangezuurd in lab (zelfde dag of dag erna) met 0.7 mL HNO₃ suprapuur 65% per 100 cc (--> dus ca. 0.05 mL per 12 cc indien HNO₃ 65%), en geanalyseerd op hoofd- en sporenelementen via ICP-OES (bewaartijd max 6 maanden);
- buisje B (12 cc) ontving in veld gefiltreerd water zonder conserveermiddel voor analyse in lab op zowel anionen via conductometrie na ion-chromatografische scheiding (IC) als NH₄ via Aquachem. Analyses zijn zsm na bemonstering (0.5-2 dag erna) uitgevoerd. Een NH₄ deelmonster werd gehaald uit het anionenbuisje op moment van anionenanalyse en vervolgens ingevroren bewaard tot er voldoende monsters bijeen waren om NH₄-analyse via Aquachem op te starten;
- PE-flesje (50-100 cc) werd ongefiltreerd tot nok toe gevuld met water ter analyse in lab op pH, EGV (=EC) en HCO₃, zelfde dag van bemonstering of dag erna.

Chemische analyses

Het flesje met 50-100 cc ongefiltreerd water is gebruikt om zelf zo spoedig mogelijk de EC, pH en HCO_3^- concentratie te meten, de HCO_3^- concentratie met een titratie tot eindpunt pH 4.5. De EC en pH zijn ook in het veld gemeten ter vergelijking.



Figuur 3.5. Impressies van het veldwerk (foto's: P. Stuyfzand, m.u.v. E: door A.P. Grootjans). A = Spiraalboring op Borkum; B = sondering op Schiermonnikoog; C = spiraalboring op Groene strand Schiermonnikoog; D = periodiek duinmeertje met exfiltratie ijzerrijk grondwater op voorgrond, De Hors (Texel); E = plaatsing van peilbuis op De Hors (Texel); F = spiraalboring op noordpunt Veermansplaat.

Figure 3.5. Some impressions of fieldwork. The upper left photo shows a 'spiral drill' used to sample groundwater at different depths. The upper right photo shows the truck that placed the deep groundwater dip wells.

Via IC zijn bepaald: Cl^- , NO_3^- , SO_4^{2-} , F^- , Br^- , PO_4^{3-} en NO_2^- , via ICP-OES de belangrijkste kationen (Na^+ , K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} , Fe , Mn^{2+} , NH_4^+), SiO_2 , S en P, en een serie spore-elementen (Ag, Al, As, B, Be, Ba, Bi, Br, Cd, Co, Cr, Cu, Eu, Ga, Ho, In, La, Li, Mo, Ni, Pb, Sb, Sc, Se, Sr, Th, Tl, U, V, Yb, Zn en Zr). Van deze spore-elementen waren de concentraties Bi, Ga, In, Sb, Se, Sn, Th, en U

vrijwel altijd beneden een feitelijk te hoge minimum detectie limiet (MDL; resp. 4, 2, 5, 3, 5, 20 en 40 ug/L) en zijn derhalve verder buiten beschouwing gelaten.

Grondwaterstanden

Met divers (Schlumberger) zijn de grondwaterstanden op 5 locaties doorgaans elke 10 minuten geregistreerd. Aanvullend zijn grondwaterstandsgegevens verkregen van Dinoloket.

Dataverwerking hydrochemie

De chemische analyseresultaten zijn opgeslagen en verwerkt met HYDROGEOCHEMICAL (HGC 2.1), een programma in Excel spreadsheet, voor opslag, management, controle, correctie en interpretatie van waterkwaliteitsgegevens (Stuyfzand, 2012). Tabel 1.2 biedt een overzicht van de diverse berekeningen uitgevoerd in HGC.

Voor dit onderzoek zijn vooral belangrijk:

- datacontrole via ionenbalans, vergelijking van gemeten met berekend EC, en vergelijking van pH met Al concentratie (controle op meebemonsterd en in zuur opgelost slib)
- de basen uitwisselingsindex (BEX) en het chemische watertype
- de kalkverzadigingsindex (SI_C)
- de redox index, met onderscheid tussen (sub)oxisch (O_2 en/of NO_3 bevattend), anoxisch ($O_2 = NO_3 = 0$; Fe-reducerend, geen SO_4 -reductie), en diep anoxisch (SO_4 -reducerend en eventueel methaanvormend).
- de kwantitatieve bijdrage van processen (vooral luchtverontreiniging, zeezout via atmosferische depositie en zeewaterbijmenging, en kalkoplossing) aan totaal opgeloste stoffen (TDS).
- het percentage bijgemengd oceaanwater
- de eutrofiëringspotentie index (EPI).

Modellering vorm en ontstaan zoetwaterlenzen

Veranderingen in duinbreedte, duinvorm (langgerekt of cirkelvormig), nuttige neerslag, regionale en lokale drainagebasis (resp. zeeniveau en niet afwaterende plassen), zoutgehalte Noordzee, temperatuur en tijd sinds de verandering hebben gevolgen voor de grootte van een zich op zout grondwater vormende zoetwaterlens, zoals die algemeen langs de Nederlandse kust voorkomen (Stuyfzand, 1993).

Deze gevolgen zijn met analytische oplossingen te berekenen voor eenvoudige situaties die zich laten schematiseren met een homogeen, isotroop watervoerend pakket (WVP) waarbinnen de lens ruimschoots past, ruimtelijk uniforme en constante nuttige neerslag, een scherpe zoet-zout overgang en homogeen stilstaand zout grondwater. Deze oplossingen zijn in het spreadsheetmodel HYDROLENS 3.2 ondergebracht (Stuyfzand, 2009; Stuyfzand et al., 2010). Het model blijkt zowel zeer kleine (<1 m dik) als zeer grote zoetwaterlenzen (>100 m dik) goed te benaderen.

Modellering hydrogeochemische veranderingen

Het EXCEL spreadsheetmodel 'DUVELCHEM', acronym voor DUne VEgetation Lens CHEMistry, is ontwikkeld om de chemische samenstelling van ondiep (duin)grondwater en bodemvocht op elke gewenste diepte te voorspellen in een natuurlijk infiltratiegebied (met gemiddelde grondwaterstand >0.5 m-MV) en in de tijd (op jaarbasis), als functie van:

- de tijd sinds duinvorming of vervorming;

- belangrijke ecologische standplaatsfactoren, zoals grondwaterstand, afstand tot de kust, begroeiing, atmosferische depositie, ontkalkingsdiepte en ophoping van organisch materiaal aan maaiveld;
- effecten van klimaatverandering, betreffende o.a. temperatuur, netto neerslag, evapotranspiratie, windkracht en windrichting; en
- kustafslag (b.v. door zeespiegelrijzing) of kustverbreding (b.v. door zandsuppletie).

Met DUVELCHEM wordt niet alleen de ondiepe grondwaterkwaliteit voorspeld, doch tevens de ontkalking en verzuring van kalkhoudend duinzand. De geadresseerde waterkwaliteitsparameters zijn: EC, pH, Cl, SO₄, HCO₃, NO₃, PO₄, Na, K, Ca, Mg, NH₄, Fe, Mn, Al, SiO₂ en DOC.

DUVELCHEM is gebaseerd op: (a) expert regels bogend op zeer omvangrijke chemische waarnemingen aan regenwater, doorval, drainagewater lysimeters, ondiep duingrondwater en duinbodems in de vastelandsduinen tussen Scheveningen en Camperduin, en daaraan ontleende proceskennis (o.a. Stuyfzand, 1984, 1987b, 1988, 1989, 1991, 1993; Stuyfzand & Lüers, 2000); (b) chemische massabalansen; (c) chemische evenwichten; en (d) een gereconstrueerde tijdreeks van atmosferische depositie van 1900-2012.

Vegetatieopnames

De soortensamenstelling van de vegetatie is tussen Juli en September 2012 in 72 opnamen beschreven in proefvlakken van 2 x 2 m. op de Veermansplaat (Grevelingen), op Texel, Ameland, Vlieland, Terschelling, Schiermonnikoog en Borkum. Van een aantal monsterplekken is in 2012 de bovengrondse biomassa in Augustus (peak standing crop) bepaald (Schiermonnikoog en Borkum).

Bemonstering en analyse van de bodem

Er zijn in totaal 142 bodemmonsters genomen van de toplaag van in totaal 30 locaties. Organische stof hoeveelheid in het profiel (dikte, bulk density, en % organische stof), alsmede concentraties van mineralen gemeten in extracties van de toplaag van de bodem. De bodemmonsters zijn geanalyseerd in het bodem-chemisch laboratorium van IBED (UvA) in Sept-Nov 2012.

4 Resultaten Diergemeenschappen in zoet-zoutgradiënten

Marijn Nijsen en Bart Wouters

4.1 Inleiding; een literatuuronderzoek

In vergelijking met vegetatiekundig onderzoek en onderzoek naar de ecohydrologisch en fysisch-chemische eigenschappen van zoet-zoutgradiënten is onderzoek naar de fauna sterk achtergebleven (Lammerts et al. 2009). Het is duidelijk dat ongewervelden de meest diverse groep vormen, maar kennis van de verschillende soorten is zeer beschrijvend en onvolledig (Lammerts et al. 2009; Niedringhaus et al. 2008). Informatie over habitateisen of populatietrends van karakteristieke ongewervelden ontbreekt vrijwel compleet (Lammerts et al. 2009).

De gradiënten worden voor de fauna in deze literatuurstudie ruimer geanalyseerd dan voor het vegetatiedeel binnen dit project. Het faunadeel overlapt met de standplaatsen van Groenknolorchis (*Liparis loeselii*) maar beperkt zich niet daar toe. Het faunaonderzoek richt zich echter enkel op zandige bodemtypes; dit betekent dat kwelders met klei en ziltvorming buiten beschouwing worden gelaten, behalve waar het in literatuur beschreven processen betreft voor diersoorten waarvan wordt verwacht dat deze ook in een zoet-zoutgradiënt een rol spelen. Daarnaast richt het onderzoek zich op pionier situaties en niet op struwelen (bijvoorbeeld van wilgen en Duindoorn). In de tekst worden allereerst beschreven welke ecologische gradiënten en processen belangrijk zijn voor ongewervelden binnen deze kustlandschappen en welke aanpassingen diersoorten moeten bezitten om een populatie te kunnen handhaven in zoet-zoutgradiënten. Hierbij worden voorbeelden van soorten en hun levensstrategieën gegeven. Daarna wordt een lijst van diersoorten gegeven, die in meer of mindere mate gebonden zijn aan door zout beïnvloede habitats. Ook zijn soorten opgenomen die als typische soorten in de literatuur genoemd worden voor deze gradiënt, maar waarvoor autecologische kennis ontbreekt om deze binding te kunnen duiden.

4.2 Ecologische binding van fauna aan gradiënten

Een zoet-zoutgradiënt betreft in alle gevallen een 'leefgebied' dat zowel in ruimte als tijd beperkt aanwezig is en bovendien onderhevig is aan een grote variatie in verstoring, vochtgehalte en zoutcondities. Bij frequente verstoring en invloed van zout water (bijvoorbeeld door washovers) ontstaan er telkens opnieuw pioniersituaties en blijven bestaande vegetaties langer in een vroeg successiestadium. Wanneer deze verstoring afneemt, bijvoorbeeld doordat een strandvlakte door nieuwe duinen of door een antropogene stuifdijk wordt

afgesloten van zee, neemt de zoutinvloed af en verandert het in een zoet systeem. Een dynamische kust met aangroei (vorming van nieuwe duinenrijen) of regelmatige afslag waardoor successie wordt teruggezet, is dus noodzakelijk om zoet-zoutgradiënten in kustsystemen te behouden. Binnen de zoet-zoutgradiënt zijn er verschillende ecologische processen en factoren werkzaam die van belang zijn voor dieren:

- overstroming → tijdstip, duur, frequentie
- vochtgehalte → van altijd droog tot vochtig, soms nat en bijna altijd nat
- zoutconcentratie → zout, brak of zoet
- vegetatiebedekking → kaal, pionierbegroeiing, tot helemaal dicht gegroeid
- opbouw organisch stof in de bodem → puur zand, beginnende algen laag, dunne humuslaag, dikkere, bijna voor vele insecten ondoordringbare humuslaag
- zandverstuiving → continu bewegend zand tot gedeeltelijk en geheel vastgelegd zand door algen of vegetatie

Deze factoren en processen spelen uiteraard niet onafhankelijk van elkaar en kunnen elkaar versterken. Zo zal een afname van de overstromingsfrequentie leiden tot minder zoute condities, een snellere vegetatiegroei en opbouw van organische bodem. Combinaties van deze processen en factoren maakt dat er een fijnkorrelig tot grofkorrelig mozaïek van habitats kan ontstaan binnen een zoet-zoutgradiënt. Aanpassingen en strategieën van diersoorten bepalen vervolgens welke soorten in de gradiënt voor kunnen komen.

In situaties waarin meerdere gradiënten met elkaar in aanraking komen, ontstaat (vaak op kleine schaal) een grote variatie aan standplaatscondities, dat vaak een grote biodiversiteit oplevert aan karakteristieke soorten.

De ontwikkeling van habitats in zoet-zoutgradiënten begint vrijwel altijd met een kale zandige bodem, waarop de vestiging van vegetatie en de opbouw van organisch materiaal langzaam verloopt. De opbouw van diergemeenschappen is in het begin van de successie dan ook zeer eenvoudig. Op groene stranden bestaat dan ook uit een redelijk eenvoudige voedselweb (Van Wingerden et al., 1981; Ellers et al., 2010). Aan de basis staan eencellige algen, die microbiële matten vormen (Van Wingerden et al., 1981). Bijna 90 % van alle bodembewonende ongewervelden zijn Collembolen (8 soorten), die hiermee de meest dominante eerste orde consumenten zijn en belangrijke sleutelsoorten zijn voor de structuur en functioneren van het ecosysteem (Ellers et al., 2010). De twee dominante soorten zijn *Hypogastrura viatica*, met dichtheden van 20.000 ind./ m² (50.000 ind./ m² in Van der Kraan, 1973) en *Isotoma riparia* met 18.000 ind./ m². *H. viatica* is een halofiele soort, normaal te vinden langs de kust in rottende zeewieren en vloedmerken (Thibaud et al. 2004). *H. viatica* is aangepast aan regelmatige overstroming, waarbij individuen op het wateroppervlak kunnen drijven en hier tot 70 dagen overleven. Na een overstroming kunnen ze snel de groene stranden koloniseren (Van Wingerden et al., 1981; Witteveen, 1986). De soort *I. riparia* is een hydrofiele soort en heeft geen speciale binding aan de kust. De twee subdominate herbivoren naast deze collembolen zijn loopkevers van het genus *Bledius* sp. en de slak *Catinella arenaria* (Elles et al, 2010). Wolfspinnen en dwergspinnen zijn de meest dominante tweede orde consumenten. Beide groepen jagen op collembola, waarbij de dwergspinnen leven van de kleinere soort *H.viatica* en de wolfspinnen hoofdzakelijk leven van de grotere soort *I. riparia*. (Van Wingerden et al. 1981). Net zoals op het strand kunnen ook op groene stranden vloedmerken liggen van afgestorven plantenmateriaal, die een extra basis bieden voor de ontwikkeling van faunagemeenschappen. De kwaliteit van het plantaardig

materiaal (vooral vochtgehalte en nutriëntensamenstelling van planten) en de soortensamenstelling zijn sleutelfactoren voor de structuur van de supralittorale fauna (Mitchell et al., 2012; Griffiths et al., 1983; Inglis, 1989; Lastra et al., 2008; McLachlan and Brown, 2006). In gematigde streken wordt de supralittorale fauna van zandige stranden gedomineerd door kleine kreeftachtigen (Colombini et al., 2000; Griffiths en Stenton-Dozey, 1981; Inglis, 1989; Jędrzejczak, 2002). Deze organismen hebben een voorkeuze voor vochtige omstandigheden en worden als primaire bezetters van vloedmerken beschouwd (Behbehani and Croker, 1982; Colombini et al., 2000; Griffiths and Stenton-Dozey, 1981; Inglis, 1989; Marsden, 1991; Stenton-Dozey and Griffiths, 1983). Door deze primaire soorten worden weer secundaire soorten (predatoren) aangetrokken (Colombini et al., 2000; Dugan et al., 2003; Griffiths en Stenton-Dozey, 1981; Ince et al., 2007; Jędrzejczak, 2002).

In oudere successiestadia is doorgaans de totale soortenrijkdom (dus inclusief niet-karakteristieke soorten) hoger. Boomsma & van Loon (1982) constateren dat de mieren diversiteit toeneemt met de ouderdom van een duinvallei en zowel Lowrie (1948) als Almquist (1973a) constateren een opmerkelijke toename van soortendiversiteit bij spinnen vanaf pioniervegetaties dicht bij zee tot aan climax vegetatie in de binnenduinen. Ook Duffey (1968) meldt een vergelijkbare toename in spinnendiversiteit van vloedmerken tot aan gesloten helmvegetaties. Soortendiversiteit is vaak niet afhankelijk van de diversiteit aan plantensoorten, maar van structuurvariatie van habitat, vegetatie en bodem (Duffey, 1968; Boomsma & van Loon, 1982). Zelfs binnen de beperkte successiereeks van duinvalleien en groene stranden leidt een voortgaande successie tot een hogere soortenrijkdom, waarbij deze voornamelijk voedselgestuurd is. Voor bijvoorbeeld de opbouw van de nematodenfauna in duinvalleien blijkt de bodemvochtgehalte en de bovenste grondwaterstanden, het bestaan van een organische laag en de pH van de bodem de sleutelfactoren te zijn (Goralczyk, 1998; bijlage 2). Er bestaan twee drempelwaarden wanneer de nematoden gemeenschap verandert: als er in het begin een basislaag van vegetatie is ontstaan en als er een duidelijke organische bodemlaag is ontwikkeld. De nematodengemeenschap verandert van een door predatoren gedomineerde gemeenschap in pioniersituaties naar een dominantie van bacterie-etende soorten in de laatste successiestadie met een gesloten vegetatie bedekking. Schimmel-etende nematoden komen alleen in grote hoeveelheden voor indien er een goed ontwikkelde organische laag met een hoog vochtgehalte bestond.

Diersoorten kunnen op drie manieren ecologisch gebonden zijn aan zoet-zoutgradiënten:

1. Soorten zijn gebonden aan plantensoorten of ander diersoorten die (vrijwel) alleen voorkomen in een zoet-zoutgradiënt.
2. Soorten zijn gebonden aan unieke bodem- of vegetatiecondities die alleen in een zoet-zoutgradiënt in voldoende mate of gedurende langere perioden voorkomen.
3. Soorten zijn bestand tegen condities en processen (overstroming, zout, dynamiek) waar anderen diersoorten niet tegen kunnen, zodat ze concurrentie of predatie vermijden.

Indien de zoute en versturende invloed van overstromingen afneemt, zullen soorten van de eerste categorie achteruit gaan omdat hun waardplanten verdwijnen of sterk afnemen in voedselkwaliteit. Soorten van de tweede categorie zullen verdwijnen als de bodem- en vegetatie voortschrijd. Soorten uit de derde categorie verdwijnen door predatie of concurrentie als eurytope (niet-aangepaste) soorten in de 'verzoetende' zoet-zoutgradient kunnen binnendringen.

Ongeacht de manier waarop diersoorten gebonden zijn aan de zoet-zoutgradiënt moeten deze soorten wel in staat zijn om onder de moeilijke condities van de gradiënt te overleven en een populatie op te bouwen. Hiervoor zijn verschillende aanpassingen mogelijk, die veelal gekoppeld zijn aan het (in tijd en ruimte) gebruik maken van de variatie van het terrein. Dit kan zowel betrekking hebben op het gebruik van verschillende habitats binnen de gradiënt in verschillende levensfasen (ei, juveniel, adult) of activiteiten (eifazet foerageren, overwinteren) als op het zich actief verplaatsen van individuen om ongunstige omstandigheden uit de weg te gaan. Deze patronen zijn vooral beschreven voor soorten van meer dynamische zoute habitats, zoals stranden, vloedmerken en kwelders, maar zullen in iets kleinere mate ook gelden voor soorten in de zoet-zoutgradiënt. Dagelijkse migratiepatronen ("diel movements") tussen strand en duinen komen vaak voor (Mac Lachlan, 1991), bijvoorbeeld van terrestrische Heremietkreeften (*Coenobita sp.*) die overdag in duinen schuilen en 's nachts op het strand foerageren (Vannini, 1976; Achituv en Ziskind, 1985). Sommige insecten migreren van de vloedmerken naar de duinen om daar te overwinteren (Duffey, 1968). Van Wingerden (in Smit *et al.*, 1980) heeft aanpassingen van diersoorten voor leven op de meer dynamische kwelders als volgt onderverdeeld:

- 1) Compenseren van lage tolerantie tegen zout- en inundatiestress door een snelle reproductie gedurende geschikte perioden (pioniersoorten)
- 2) Het tolereren van stressvolle en onvoorspelbare milieuomstandigheden
- 3) Migreren tussen plekken die gunstig en ongunstig zijn (actief ontwijken in ruimte)
- 4) Activiteitsperiode verschuiven naar het voorjaar of vroege zomer in perioden met weinig inundatie (actief ontwijken in de tijd).

Voor soorten van zoet-zoutgradiënten zullen deze aanpassingen ook gelden, zij het in steeds meer beperkte mate wanneer de zoute invloed verdwijnt en de gradiënt begint te verzoeten.

Ondanks deze aanpassingen zal het zowel bij te hoge als bij te lage dynamiek voorkomen dat populaties lokaal verdwijnen. Typische duinvallei soorten (invertebraten en planten) zijn helemaal aangewezen op een succesvolle (her)kolonisatie middels dispersie uit andere, dichtbij zijnde terreinen met nog vitale, jonge duinvalleien (Bossuyt *et al.* 2003, Bossuyt en Hermy 2004, Desender *et al.* 1998, Esselink *et al.* 2000, Wolters *et al.* 2005a). Om op lange termijn te overleven hebben typische soorten van deze ecosystemen een relatief aanhoudende dynamiek op systeemniveau nodig zoals voldoende populaties die deel zijn van een grotere metapopulatie (Desender *et al.*, 2007).

4.3 Enkele aanpassingen van diersoorten aan zoet-zoutgradiënten

Op laaggelegen plekken, zoals duinvalleien en strandvlaktes, zijn aanpassingen om overstroming te overleven noodzakelijk. Aanpassingen zijn bijvoorbeeld drijven of zwemmen, het gebruik van luchtholtes in de bodem en het vermogen om complete inundatie van verschillende zoutgehaltes te tolereren (Boomsma en de Vries, 1980; van Wingerden *et al.*, 1981; Boomsma en Isaaks, 1982; Chelazzi *et al.*, 1983, Witteveen en Joesse, 1988).

Over de nodige aanpassingen aan verschillende zoutgehaltes wordt verschillend gedacht en is nog niet veel onderzocht (Mac Lachlan, 1991). In ieder geval moet het geen probleem zijn voor vertebraten of insecten om een overschot aan zout te elimineren omdat zij hyperosmotische excretia kunnen produceren (Mac Lachlan, 1991). Dit vergt wel extra energie en verlaagt daardoor beschikbare energie voor reproductie, foerageren, enz. Schaaldieren echter lopen wel tegen osmotische problemen aan, tenzij zij voldoende vocht tot hun beschikking hebben (Mac Lachlan, 1991).

Desalniettemin wordt indirect de 'zouttolerantie' wel gebruikt om soorten van kustregio's in te delen, maar deze tolerantie is gebaseerd op de verspreiding van soorten in een zoutgradiënt en niet op basis van ecofysiologisch onderzoek. Van Heerdt en Morzer Bruyns (1960) hebben soorten van en strand tot kwelder in 6 verschillende groepen ingedeeld. Er zijn (1) halobionten, die alleen direct langs de kust gevonden worden, (2) halopsammophilen, zouttolerante soorten, die ook op zandige bodems ergens anders in de kustregio kunnen voorkomen, (3) psammophilen die altijd op zandige bodem te vinden zijn maar niet tolerant zijn tegen hogere zout gehalten, (4) ubiquisten die geen speciale habitat binding hebben, (5) vliegende insecten die overal gevonden worden en (6) sociale mieren (formicidae).

4.4 Diersoorten die gebonden zijn aan plantensoorten van zoet-zoutgradiënten

In deze paragraaf wordt een overzicht gegeven van diersoorten die behoren tot de categorie 1) Soorten die zijn gebonden aan plantensoorten die (vrijwel) alleen voorkomen in een zoet-zoutgradiënt, en enkele soorten van categorie 2) Soorten die zijn gebonden aan unieke vegetatiecondities die alleen in een zoet-zoutgradiënt in voldoende mate of gedurende langere perioden voorkomen. Hierbij gaat het dan met name om een grootschalig aanbod van voedselplanten in combinatie met (vaak hogeren droog gelegen) nestplaatsen.

Hieronder worden alle plantensoorten behandeld die thuishoren in de Knopbiesgemeenschap en groeiplaatsen van Groenknolorchis. Tenzij anders vermeld is de informatie afkomstig uit Weeda et al. (1985-1994).

4.4.1 Soorten van de Knopbiesgemeenschap

***Liparis loeselii* - Groenknolorchis**

Deze plant kent zelfbestuiving (door wind en regen). Er zijn geen diersoorten bekend die aan deze plantensoort zijn gebonden.

***Schoenus nigricans* – Knopbies:**

Het Knopbiesmotje *Glyphiterix schoenicolella* is een op Knopbies gespecialiseerd motvlindertje, waarvan de rups leeft van de bloeiwijze en vruchten (Ernst 2009).

De Knopbiesprachtvlieg *Hernia palustris* is op de Waddeneilanden als larve in de stengel van Knopbies aangetroffen. De soort is echter niet strikt gebonden aan deze soort en heeft daarmee geen sterke binding met Knopbies.

***Parnassia palustris* – Parnassia, *Hydrocotyle vulgaris* – Waternavel, *Sagina nodosa* – Sierlijke vetmuur, *Centaurium littorale* – Strandduizendguldenkruid en *Linum catharticum* – Geelhartje:**

Er zijn geen diersoorten bekend die aan deze plantensoort zijn gebonden.

***Pedicularis palustris* - Moeraskartelblad:**

Er zijn geen diersoorten bekend die strikt aan deze plantensoort zijn gebonden, maar de plant wordt veelvuldig bezocht door – met name

langtongige – hommels en vlinders.

***Mentha aquatica* – Watermunt:**

De snuitkever *Apion vicinum* leeft in stengels van watermunt en vormt een spoelvormige opzwellende meestal vlak boven een stengelknoop. Daarnaast leven verschillende soorten bladhaantjes en de galmijt *Aceria megacera* veel op Watermunt, maar zijn hier niet strikt aan gebonden.

***Salix repens* – Kruiwilg**

Op deze plantensoort leven enkele kenmerkende keversoorten zoals haantjes (3 soorten) en snuitkevers. De Moeraswilgensnuitkever *Lepyrus palustris* is een bewoner van kruiwilgen in vochtige duinvalleien.

***Aster tripolium* – Zulte of Zeeaster:**

De Schorzijdebij *Colletes halophilus* is voor het larvenvoedsel gebonden aan deze plantensoort. Meer dan 20 andere soorten bloembezoekers maken gebruik van deze plantensoort, waarvan er 10 uitsluitend op Zulte zijn aangewezen. In bloemhoofdjes van Zulte leeft de larve van de vliegensoort *Campiglossa plantaginis* (Smit, 2010).

***Euphrasia stricta* – Stijve ogentroost**

De spanner *Perizoma blandiata* leeft van deze plantensoort, maar is hier waarschijnlijk niet strikt aan gebonden.

***Leontodon saxatile* – Kleine leeuwentand:**

De boorvlieg *Campiglossa producta* leeft als larve in bloemhoofdjes van deze plantensoort. Voor het geslacht *Leontodon* wordt ook de boorvlieg *Tephritis leontodontis* als bewoner genoemd, maar deze soort is in Nederland vooralsnog alleen in Vertakte en Ruige leeuwentand aangetroffen (Smit 2010).

***Potentilla anserina* - Zilverschoon**

De Aardbeivlinder *Pyrgus malvae* leeft als larve op deze plantensoort, maar is hier niet strikt aan gebonden. In de vastelandsduinen maakt deze vlindersoort bijvoorbeeld gebruik van Dauwbraam (*Rubus caesius*). Zilverschoon wordt verder gebruikt door verschillende soorten maskerbijen (*Hylaeus sp.*) en enige galwespsorten (Cynipoidea).

4.4.2 Enkele soorten nader bekeken

Van vier soorten ongewervelden wordt de binding aan de zoet-zoutgradiënt verder uitgewerkt. Het betreft het Zanddoortje (*Tetrix ceperoi*), het Knopbiesmotje (*Glyphipterix schoenicolella*), de Moshommel (*Bombus muscorum*) en de Schorzijdebij (*Colletes halophilus*).

Zanddoortje (*Tetrix ceperoi*)

Het Zanddoortje is een pioniersoort van dynamische uiterwaarden en natte delen van kustduinen. Het voorkomen in Noordwest Europa beperkt zich tot vochtig-warme habitats zoals natte duinvalleien en daarnaast zand- en kleigroeven of oevers van heidevennen (Ingrisch et al. 1988 ; Marshall & Haes 1988; Kruener 1993; Detz et al., 1998; Groening et al. 2005). In Nederland is de soort grotendeels gebonden aan kusthabitats (Kleukers et al. 1997). Het Zanddoortje leeft op de bodem en foerageert op algen, mossen, kleine planten en detritus (Paranjape et al. 1987; Hochkirch et al. 2000; Bastow et al. 2002). De soort maakt vooral op basis van zoninstraling, open grond en temperatuur een habitatkeuze en niet op basis van vegetatiekenmerken (Gröning et al. 2007). Hij heeft een voorkeur voor plekken met open grond, die een vochtig en warm microklimaat hebben (Gröning et al 2007 voor Oostfriese eilanden, maar ook bijv. Zuid-Duitsland (Ingrisch et al. 1988; Detzel 1988), Nederland (Kleukers et al 1997) of Engeland (Marshall en Haes

1988). De vegetatiebedekking is vaak minder dan 30% (Detzel et al. 1988). Deze open situaties zijn essentieel voor het Zanddoortje, zowel om makkelijk te foerageren (Koen 1996), vanwege het warme microklimaat (Chappel and Whitman 1990), baltsplaatsen (Hochkirch et al. 2006) en substraat voor eiafzet (Detzel et al. 1998). De soort gebruikt wel de dichtere vegetatiebedekking in de omgeving om te rusten en te schuilen. Habitats met een grotere hoeveelheid open grond, algen matten en sterk fluctuerend waterpeil zijn geschikt. Dichter begroeide duinvalleien met weinig open plekken zijn suboptimaal. Het Zanddoortje overwinterd als volwassen dier en kan zeer goed zwemmen (Kleukers et al. 1997), waardoor hij mogelijke overstromingen kan ontvluchten. Het Zanddoortje kan worden gezien als een gebonden soort uit categorie 2: Soorten die zijn gebonden aan unieke bodem- of vegetatiecondities die alleen in een zoet-zoutgradiënt in voldoende mate of gedurende langere perioden voorkomen.

Knopbiesmotje (*Glyphipterix schoenicolella*)

Het Knopbiesmotje (*Glyphipterix schoenicolella*) is een specialist, die in verschillende levensstadia aangewezen is op Knopbies (*Schoenus nigricans*) (Ernst, 2009). De rupsen van dit motje hebben zich gespecialiseerd op de vruchtdragende bloeiwijzen van de Knopbies, waar zij zowel leven van de nootjes (Waters 1928; Diakonoff 1976) als van andere delen in de zich ontwikkelende vruchtdragende hoofdjes. De vrouwtjes van het Knopbiesmotje leggen de eieren in juli en augustus op jonge stengels aan de basis van de Knopbiespollen (Ernst, 2009). De eieren staan gedurende de winter aan zeer wisselende milieumomstandigheden bloot: droogte, vorst en ijs, en/of vanaf oktober tot maximaal juni aan korte tot lange perioden van overstroming. Na het droogvallen van de Knopbiespol komt de rups – afhankelijk van de temperatuur - eind maart tot begin mei uit het eitje. De rups moet langs de 12 tot 36 cm lange stengel naar de bloeiwijze kruipen om in de aartjes binnen te dringen. Aan vitale Knopbiesplanten ontwikkelen zich op de as van ieder aartje tussen maart en eind mei vier nootjes. Door dit lage voedselaanbod binnen één aartje moet de rups de schutbladen doorboren om in alle 10 tot 20 aren binnen één bloeiwijze aan voedsel te komen. De ongelijke ontwikkeling van de aren binnen een bloeiwijze garandeert voor een maand voldoende jonge nootjes. Vooral in de hoofdjes met minder dan tien aartjes is de mortaliteit van rupsen hoog en kan oplopen tot 50%. In één hoofdje ontwikkelt zich meestal één rups tot pop. Na een popstadium van 7-14 dagen verlaten de motjes de hoofdjes. De vliegtijd van de volwassen motjes loopt van begin juni tot eind augustus.

Wanneer Knopbiespopulaties in duinvalleien met een te lage waterstand staan, ontwikkelen zij slechts nootjes op positie 1 óf op posities 1 en 2, maar nooit op posities 3 en 4. Het verlies aan vitaliteit van de Knopbiespopulaties in de Amsterdamse Waterleidingduinen (Ernst & Van Til 2004) is waarschijnlijk de oorzaak voor het verdwijnen van het Knopbiesmotje in dit duingebied. In de Koegelwieck op Terschelling is de Knopbiespopulatie door bodemverzuring sterk achteruitgegaan (Sýkora *et al.* 2004) waardoor ook het Knopbiesmotje is verdwenen. Door overbeweiding van de Knopbiesvegetatie in de Middelduinen bij Oudorp kamen tot 2004 te weinig planten tot bloei, resulterend in een zeer kleine populatie van het Knopbiesmotje. Het voorkomen van grotere populaties Knopbiesmotjes blijkt dus samen te gaan met vitale, zich verjongende Knopbiesbestanden in duinvalleien. Het Knopbiesmotje is een gebonden soort uit categorie 1: Soorten die zijn gebonden aan plantensoorten die (vrijwel) alleen voorkomen in een zoet-zoutgradiënt.

Moshommel (*Bombus muscorum*)

De Moshommel (*Bombus muscorum*) is een soort van het kustgebied maar ook het agrarisch landschap. De soort is echter juist in de agrarische gebieden zeer sterk achteruitgegaan in Nederland. De exacte reden is onbekend, maar heeft waarschijnlijk te maken met de afname van een groot bloemaanbod (gedurende meerdere maanden in voorjaar en zomer) en open plekken om te nestelen (Roos en Remer, 2009). De Moshommel vliegt van maart tot in oktober. Koninginnen verschijnen na overwintering in het vroege voorjaar en werksters vanaf begin mei. Jonge koninginnen en mannetjes verschijnen vanaf begin juli (Peeters et al. 1999). Moshommels leven sociaal in volken van 40 tot 120 individuen. Ze bouwen hun nest meestal bovengronds in bijvoorbeeld graspollen, onder mos, of in boomholten. Moshommels verzamelen stuifmeel op de bloemen van uiteenlopende plantensoorten. Vuyck (1923) noemt 33 plantensoorten die door moshommels worden bezocht. Met name lip- en vlinderbloemen zijn in trek, zoals klavers en wikke (Diekötter et al. 2006). Ze doen dit op een afstand van maximaal 500 meter van hun nest, vaak zelfs op minder dan 100 meter afstand (Goulson 2003, Wallter-Hellwig & Frankl 2000). De Moshommel komt bijna alleen nog maar voor op enkele Waddeneilanden en in Zeeland. Tijdens een intensieve monitoring in de laatste jaren in Zeeland en Zuid-Holland zijn geen vondsten gedaan op de Veermansplaat (onderzoekslocatie binnen dit project), maar wel op enkele andere platen en de vaste landkust in de omgeving (Roos & Remer, 2009). Waarschijnlijk zorgt de zoutinvloed (overstroming en seaspray) en wellicht een lage overstuiving met vers zand hier voor een vrij open blijvende vegetatie met een groot aanbod van klavers en rolklavers. De Moshommel kan derhalve worden gezien als een gebonden soort uit categorie 2: Soorten die zijn gebonden aan unieke vegetatiecondities die alleen in een zoet-zoutgradiënt in voldoende mate of gedurende langere perioden voorkomen.

Schorzijdebij (*Colletus halophilus*)

De kern van het voorkomen van de Schorzijdebij (*Colletus halophilus*) ligt in de kustgebieden van de zuidelijke Noordzee, vooral het Zeeuwse en zuid-Hollandse Deltagebied (Baaijens, 2012). Een van haar koekoeksbijen, de Schorvildbij (*Epeolus tarsalis*) is tot nu toe nergens anders in de wereld aangetroffen dan in Nederland. De Schorzijdebij is gespecialiseerd op planten van de composietenfamilie, in Nederland bijna uitsluitend op Zeeaster (*Aster tripolium*), maar eet ook van Zeemelkdistel (*Sonchus arvensis*), Kleine leeuwentand (*Leontodon saxatilis*.) en Herfstleeuwentand (*Leontodon autumnalis*). Van deze planten wordt pollen en nectar voor de larven verzameld. Voor de eigen energiebehoeften kunnen enkele tientallen plantensoorten gebukt worden, bijvoorbeeld akkerdistel (*Cirsium arvense*) en zeeraket (*Cakile maritima*).

Alleen in directe nabijheid van Zeeastervelden kunnen grote kolonies van duizenden Schorzijdebijen ontstaan. Daarbij is een belangrijke voorwaarde dat er geschikte nestmogelijkheden in de buurt aanwezig zijn. Dat moeten schaars begroeide zandige plekken zijn, zoals kleine duintjes tussen de schorren, en bovendien mag de afstand tussen de nesten en de zeeasters hooguit duizend meter zijn (Baaijens, 2012). De grootste concentraties van nesten van het zuidwestelijke Deltagebied, met vele tienduizenden individuen, liggen in Het Verdrongen Land van Saefthinge, De Hooge Platen (beide in Westerschelde) en op de Kwade Hoek op Goeree, pal aan de kust. De populatie van beide bijen blijkt sterk te kunnen fluctueren wat typisch is voor bewoners van een dynamisch milieu (Baaijens, 2012).

De Schorzijdebij is een gebonden soort uit categorie 1: Soorten die zijn gebonden aan plantensoorten die (vrijwel) alleen voorkomen in een zoet-zoutgradiënt.

4.5 Verspreiding van diersoorten binnen de zoet-zoutgradiënt

Er bestaat vrij veel literatuur waarin overzichten worden gegeven van de verspreiding van diersoorten in de in de Inleiding Natura2000 habitattypen (embryonale duinen, Witte duinen, duinvalleien, kwelders etc. De relatie van deze soorten met een zoet-zoutgradiënt zijn vaak onbekend. Van de in de bijlage (Bijlage 1) beschreven soorten wordt vaak geen autecologische en ecofysiologische achtergronden gegeven, waardoor de causale relatie van deze diersoorten met de terreincondities niet duidelijk zijn. In de bijlage wordt een samenvatting gegeven van de verspreiding van diersoorten die als typisch/karakteristiek worden aangeduid voor de bovengenoemde habitattypen. Hierbij zijn op basis van 'expert judgement' soorten geselecteerd die mogelijk een relatie tot de zoet-zoutgradiënt hebben. In sommige gevallen zijn bijvoorbeeld ook soorten van lagere kwelders weergegeven, maar alleen indien wordt verwacht dat deze soorten ook voorkomen op het meest zoute deel van de zoet-zoutgradiënt zoals in deze literatuurstudie is gedefinieerd. Voor een lijst van microlepidoptera en specifieke binding aan planten zie Kleinekuhle & Niedringhaus (2008), p. 334 voor kwelder- en duinsoorten (in totaal 22 soorten). Meer zouttolerante soorten zijn te vinden in Kleinekuhle 2008, p. 321.

4.6 Resultaten veldinventarisaties

4.6.1 Soortenrijkdom en dichtheden

Met de slagnetmethode zijn in totaal 9582 ongewervelden gevangen, verdeeld over 16 ordes. Daarnaast zijn er 821 ongewervelden geteld in de proefvlakken, verdeeld over 6 ordes (Bijlage 2). Bij de slagnetbemonstering werden de hoogste aantallen dieren gevangen op Schiermonnikoog in de brakke zone met een dynamische kust, terwijl de laagste aantallen werden gevangen in het zoete deel van de niet dynamische kust. Zowel op de Veermansplaat als op Schiermonnikoog zijn er minder dieren gevangen in de zoete delen van de gradiënt dan in de brakke delen. Op Texel is dit patroon niet te zien en zijn juist in de overgangszone van de gradiënt de laagste aantallen gevangen. Dit patroon is deels te verklaren door de combinatie van de slagnetmethode en de aanwezig vegetatiestructuur. In dichte en hoge vegetatie werkt de slagnetmethode minder efficiënt dan in lage, open vegetaties, waar beter door de planten heen geslagen kan worden. Hoge vegetatie is met name aanwezig op de niet dynamische locatie op Schiermonnikoog in de vorm van riet. De overige locaties verschillen echter minder sterk in vegetatiestructuur, onder meer door het maaibeheer op Texel en Veermansplaat. Bovendien zijn de verschillen tussen de gevangen aantallen dusdanig groot dat dit zeer waarschijnlijk ook daadwerkelijke verschillen in dichtheid voor de ongewervelde fauna betreft.

Er zijn geen verschillen in aantal ordes en aantal families gevonden tussen de verschillende locaties, met uitzondering van de lage aantallen in het zoete deel van de gradiënt in het niet dynamische deel van Schiermonnikoog.

In figuur 4.1 is het aantal soorten en het aantal individuen van de wapenvliegen, wantsen en sprinkhanen weergegeven. De wapenvliegen zijn naast de dynamische locaties alleen aangetroffen in de brakke locaties van de dynamische zone op Schiermonnikoog. Zowel de wapenvliegen als de wantsen bereiken de hoogste dichtheden op de dynamische locaties, waarbij opgemerkt moet worden dat het beeld op Veermansplaat vrijwel geheel door

wantsensoort *Agramma laetum* wordt bepaald. Sprinkhanen komen overal voor met slechts 1 of 2 soorten, maar bereiken juist hoge dichtheden in de zoete delen van de gradiënt.



*Figuur 4.1. Aantal soorten (boven) en aantal individuen (onder) van wapenvliegen, wantsen en sprinkhanen in de slagnetmonsters op Schiermonnikoog (links), Texel (midden) en Veermansplaat (rechts). De locaties zijn van links naar rechts gerangschikt van brak naar zoet en van 'dynamisch' (D) naar 'niet dynamisch' (ND). De zeer hoge dichtheid aan wantsen op de Veermansplaat (rechtsonder) wordt veroorzaakt door de soort *Agramma laetum*.*

Figure 4.1. Number of species (upper row of graphs) and number of individuals (lower row of graphs) of (groups) of insect species, sampled in nets on the selected research areas on Schiermonnikoog, Texel and Veermansplaat (VMP).

Uit de vlakdekkende tellingen komt voor Schiermonnikoog hetzelfde beeld naar voren als uit de bemonstering met slagnetten (Figuur 4.2). De hoogste dichtheden en aantal soorten ongewervelden zijn aangetroffen in de dynamische en brakke zones, de laagste dichtheden op overgang en zoete zone van de niet dynamische locatie op Schiermonnikoog. Op Texel zijn er geen duidelijke verschillen in dichtheden en aantal soorten gevonden tussen de locaties, wat ook overeenkomt met de resultaten uit de slagnetbemonstering. Op de Veermansplaat is het patroon anders dan met slagnetbemonsteringen en komen de meeste soorten en hoogste dichtheden juist voor op de zoete locaties. Ook in de tellingen zijn de wapenvliegen alleen aangetroffen in de brakke en overgangszones en ontbreken vrijwel geheel in de niet dynamische zoete zones op Schiermonnikoog en Texel. Op Veermansplaat bereiken ze juist opvallend hoge dichtheden in de zoete zone, die toch als weinig dynamisch is te kenschetsen.

4.6.2 Karakteristieke soorten

Er zijn drie ongewervelde soorten aangetroffen die uit de literatuurstudie naar voren kwamen als karakteristiek voor (een onderdeel van) zoet-zoutgradiënten. Daarnaast zijn er enkele andere soorten vliegen en wantsen aangetroffen met een duidelijk patroon in de onderzochte gradiënten.

Wapenvlieg *Nemotelus uliginosus*

De wapenvlieg *Nemotelus uliginosus* is een soort waarvan de larve leeft in water en bestand is tegen brakke omstandigheden. In dit onderzoek zijn 156 exemplaren aangetroffen met de sleepnetmethode en 174 exemplaren waargenomen tijdens de tellingen (figuur 4.3). Opvallend is dat de soort op de licht dynamische Veermansplaat de zoete zone lijkt te prefereren, terwijl op Schiermonnikoog de brakke zone op de dynamische locatie de hoogste dichtheden oplevert.



Figuur 4.2. Aantal soorten (boven) en aantal individuen (onder) van vlinders, zweefvliegen, wapenvliegen en bijen tijdens de tellingen op Schiermonnikoog (links), Texel (midden) en Veermansplaat (rechts). De locaties zijn van links naar rechts gerangschikt van brak naar zoet en van 'dynamisch' (D) naar 'niet dynamisch' (ND).

Figure 4.2. Number of species (upper row of graphs) and number of individuals (lower row of graphs) of (groups) of insect species, counted on the selected research areas on Schiermonnikoog, Texel and Veermansplaat (VMP).

Kleine moeraswapenvlieg

De Kleine moeraswapenvlieg (*Oplodontha viridula*) is enkel aangetroffen op Texel, zowel op het brakke deel als de overgangsfase van de gradiënt (figuur 5). Op de zoete locaties ontbreekt de soort in de bemonsteringen. De soort komt lokaal algemeen voor in natte voedselrijkere terreinen in Nederland en is bestand tegen brakke omstandigheden.

Zanddoortje

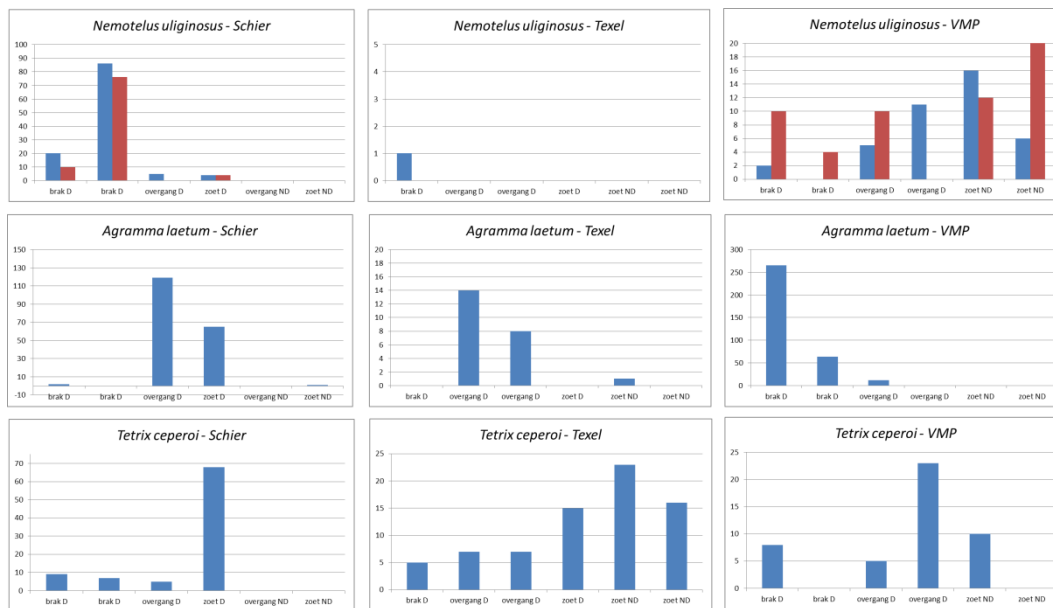
Het Zanddoortje (*Tetrix ceperoi*) leeft op plekken met een warm en vochtig microklimaat in de bodem, vaak met een plantbedekking van minder dan 30%. Het is een echte pioniersoort die goed kan vliegen en leeft van op algen, mossen, kleine planten en detritus. Bovendien kan de soort goed zwemmen en overwintert als mobiele adult, waarmee hogere waterstanden worden overleefd. Het Zanddoortje heeft een duidelijke preferentie voor de overgangszone en zoete zone van de gradiënt (Figuur 4) In de niet dynamische locatie van Schiermonnikoog ontbreekt de soort echter in deze zones, waarschijnlijk omdat de vegetatiestructuur te hoog en dicht is. In dit onderzoek zijn 68 volwassen individuen aangetroffen en 179 juveniele individuen.

Moshommel

De Moshommel (*Bombus muscorum*) is slechts één maal waargenomen in zone 'zoet dynamisch' op Texel. Opmerkelijk is het ontbreken van deze soort in de tellingen op de Veermansplaat, aangezien de soort daar relatief veel voorkomt (Roos & Reemer 2009). De Moshommel is een soort met een relatief kleine homerange en komt meestal in vrij lage dichtheden voor (Diekotter et al. 2006). Nestgelegenheid en een groot bloemaanbod moet dicht bij elkaar aanwezig zijn. Met name Texel en de Veermansplaat lijken aan deze voorwaarden te voldoen.

Wantsen

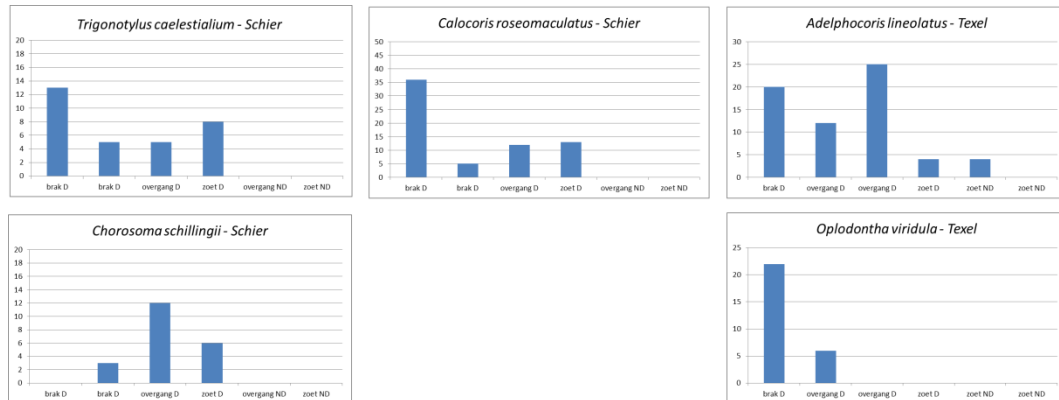
De wants *Agramma laetum* is een kleine soort (2,5 mm), waarvan 551 individuen zijn aangetroffen met de slagnetmethode verspreid over alle 3 de onderzoeksgebieden (figuur 4.3). De hoogste dichtheden worden aangetroffen in de brakke zone van de licht dynamische Veermansplaat en de dynamische overgangszones op Schiermonnikoog en Texel.



Figuur 4.3. Aantal individuen in slagnetten (blauw) en tellingen (rood) van de karakteristieke soorten *Nemotelus uliginosus*, *Agramma laetum* en *Tetrix ceperoi* op Schiermonnikoog (links), Texel (midden) en Veermansplaat (rechts). De locaties zijn van links naar rechts gerangschikt van brak naar zoet en van 'dynamisch' (D) naar 'niet dynamisch' (ND).

Figure 4.3. Number of individuals of characteristic species sampled in nets (blue) and counted (brown) in selected research areas on Schiermonnikoog, Texel and Veermansplaat (VMP).

Agramma laetum leeft fytofaag in min of meer vochtige biotopen op en aan de voet van russen, onder andere Veldbies en Zilte rus, en cypergrassen zoals Wollegras en zeggen.



Figuur 4.4. Aantal individuen in slagnetten van de wantsen *Trigonotylus caelestialium*, *Chorsoma schillingii*, *Calocoris roseomaculatus* en *Adelphocoris lineolatus* en de wapenvlieg *Oplodontha viridula* op Schiermonnikoog (links en midden) en Texel (rechts). Op Veermansplaat zijn geen soorten aangetroffen met een duidelijk verspreidingspatroon binnen de zoet-zout gradiënt. De locaties zijn van links naar rechts gerangschikt van brak naar zoet en van 'dynamisch' (D) naar 'niet dynamisch' (ND).

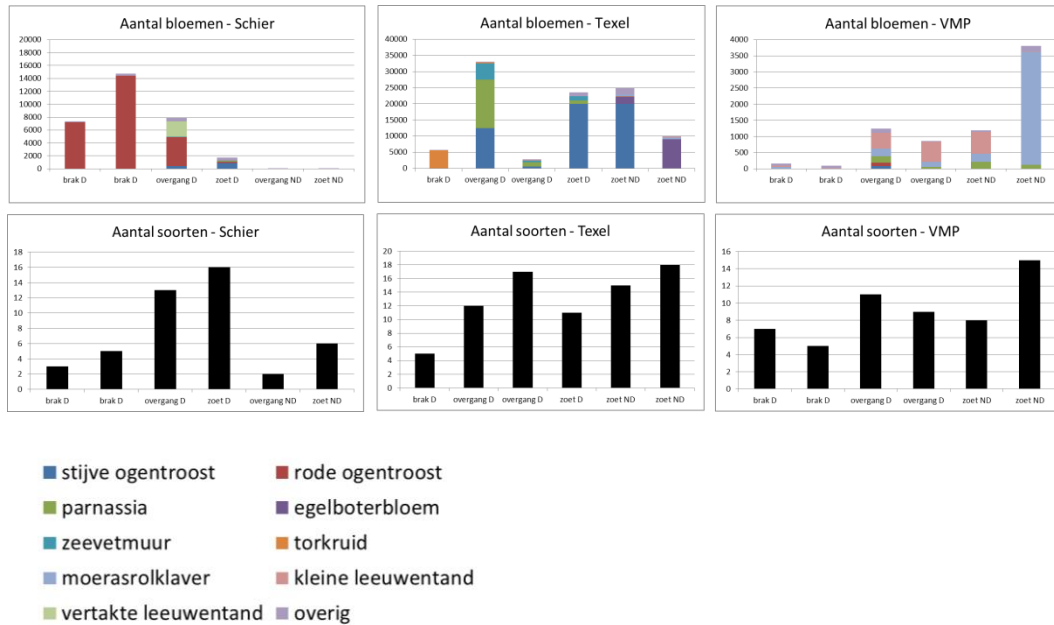
Figure 4.4. Number of individuals of some insect species in areas with dynamic (brackish) sites to non-dynamic (freshwater) sites.

Volgens Aukema & Hermes (2013) komt de soort voor in de duinen, in zilte biotopen langs de kust en in het binnenland op de hogere zandgronden. Ze heeft één generatie per jaar en adulten overwinteren. Larven zijn waargenomen van eind juni tot in september en adulten in alle maanden van het jaar. De wantsen *Trigonotylus caelestialium*, *Chorsoma schillingii*, *Calocoris roseomaculatus* en *Adelphocoris lineolatus* zijn aangetroffen op Schiermonnikoog en Texel (figuur 4.4). Voor alle vier de soorten geldt dat de hoogste dichtheden zijn aangetroffen in de dynamische en brakke locaties; op de niet-dynamische zoete locaties zijn deze soorten vrijwel niet aangetroffen. De eerste twee soorten hebben verschillende soorten grassen als waardplant (Nagasawa et al., 2012). De soort *A. lineolatus* is polyfaag en leeft zowel van kruiden als van grassen. *C. roseomaculatus* heeft diverse composieten als waardplant. Geen van deze soorten is echter aan de zoet-zoutgradiënt gebonden.

4.6.3 Bloemaanbod

In figuur 4.5 is het aantal bloeiende plantensoorten per vlak van 15x15 meter weergegeven en alsook het aantal bloeiende bloemen op het moment van de faunatelling.

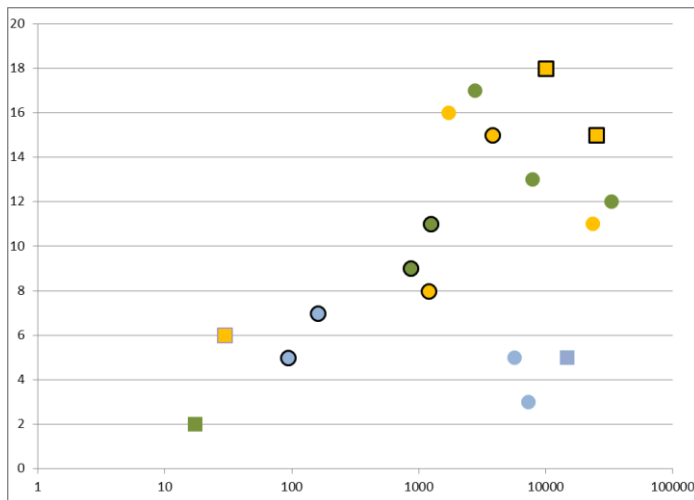
Er bestaan grote verschillen in bloemdichtheid tussen en binnen de drie onderzochte terreinen, terwijl de variatie in bloeiende plantensoorten tussen terreinen gering is. Op Veermansplaat zijn de dichtheden aan bloeiende planten een factor 10 tot 20 lager in vergelijking met de andere terreinen. Hierbij moet worden opgemerkt dat alle locaties hier gemaaid worden. Er is een toename van het aantal bloeiende planten van brak naar zoet, waarbij Kleine Leeuwetand en Moerasrolklaver de belangrijkste soorten vormen. Op Schiermonnikoog is de dichtheid aan bloeiende planten hoger dan op Veermansplaat, maar lager dan op Texel. Hier valt op dat de dynamische en brakke locaties een hogere bloemdichtheid hebben dan de zoete niet-dynamische locaties. Belangrijkste plantensoort is hier Rode Ogentroost.



Figuur 4.5. Aantal bloeiend bloemen en aantal plantsoorten dat in bloei staat geteld in 15x15 vlakken op Schiermonnikoog (links), Texel (midden) en Veermansplaat (rechts). Let op de verschillende schalen op de assen. De locaties zijn van links naar rechts gerangschikt van brak naar zoet en van 'dynamisch' (D) naar 'niet dynamisch' (ND).

Figure 4.5. Number of iflowering plants counted in the fauna sample plots in areas with dynamic (brackish) sites to non-dynamic (freshwater) sites.

De bloemdichtheden op Texel zijn zeer hoog, maar sterk wisselend tussen locaties. Stijve Ogentroost is de meest voorkomende bloeiende plantensoort in de overgangssituaties en de zoete delen van de gradiënt. In de dynamische delen komt ook veel Parnassia voor.



Figuur 4.6. Relatie tussen aantal plantensoorten en totaal bloemaanbod voor de brakke (blauw), overgang (groen) en zoete (geel) locaties, zowel in dynamische (rondjes) als niet-dynamische terreindelen. Symbolen met zwarte randen geven maaibeheer aan.

Figure. 4.6. Relation between number of plant species and total number of flowers in brackish (blue), and freshwater (yellow) environments. Intermediate environments are indicated in green. Symbols with black lining have been mown.

Wanneer de relatie tussen aantal plantensoorten en aantal bloeiende planten wordt uitgezet (Figuur 4.6) dan lijkt er een trend te zijn dat er op brakke locaties – ten opzichte van de overgangs- en zoete locaties – hoge dichtheden van bloemen zijn van een beperkt aantal soorten, waarbij de bloemdichtheid sterk afneemt bij maaibeheer. Op de dynamische overgangen tussen zoet en zout lijkt maaibeheer een licht negatieve werking te hebben op aantal plantensoorten en bloemdichtheid, maar de enige overgangszone in een niet-dynamisch terrein scoort hier nog vele malen lager. Voor de zoete zone van de gradient lijkt de afname van dynamische invloed funest voor het aantal bloeiende plantensoorten en de bloemdichtheid, maar kan maaibeheer een zeer positief effect hebben.

4.7 Discussie veldinventarisaties fauna

Zowel binnen als tussen Schiermonnikoog, Texel en de Veermansplaat zijn patronen te zien in de verspreiding van diersoorten en groepen. De sturende factoren achter deze patronen zijn de zout-gradiënt, de vegetatiestructuur (van laag en open naar hoog en dicht) en het aanvullende maaibeheer wat lokaal plaatsvindt. Deze factoren zijn echter sterk met elkaar verweven en de interpretatie van de resultaten is dan ook niet eenvoudig.

Het meest heldere verspreidingspatroon wordt gevormd door de wapenvliegen (met name de soorten *Nemotelus uliginosus* en *Oplodontha viridula*) die voornamelijk zijn aangetroffen op door zout water beïnvloede delen van de gradiënten. Het betreft hier alle bemonsteringslocaties op dynamische plekken én de brakke zones van de niet-dynamische plekken. In de andere zones zijn wapenvliegen, op enkele exemplaren na, afwezig. De reden voor deze verspreiding is zeer waarschijnlijk dat de aquatische larven – anders dan veel andere ongewervelde soorten – bestand zijn tegen brakke omstandigheden. Hierdoor ontwijken de wapenvliegen concurrentie (zie § 4.2 : ecologische binding type 3). Het feit dat de wapenvliegen weliswaar voorkeur hebben voor brakke plekken, maar hier niet aan gebonden zijn, blijkt uit de hoge dichtheden in de dynamische zoete zone van de Veermansplaat. Ook een vijftal wantsensoorten is vrijwel alleen aangetroffen op de brakke en door dynamiek beïnvloede onderzoek locaties. De sturende factoren hierachter zijn echter onduidelijk. Alle vijf de soorten zijn herbivoor, waarbij er drie afhankelijk zijn van grassen en twee van kruidachtigen. De eitjes worden afgezet op de waardplanten, maar dit betreft geen plantensoorten die enkel in brakke of zoute omstandigheden voorkomen. Daarnaast is het onwaarschijnlijk dat deze wantsensoorten gestuurd worden door de vegetatiestructuur, aangezien deze gelijk is tussen verschillende locaties waar de soorten al dan niet zijn aangetroffen. Wellicht speelt hier zout-resistentie van de eieren een rol, maar hierover is voor deze soorten niets in de literatuur te vinden.

Een soortengroep met een voorkeur voor de zoete delen van de onderzochte gradiënten zijn sprinkhanen, waarbij het Zanddoortje (*Tetrix ceperoi*) domineert. Het Zanddoortje is gebonden aan een bodem met een warm en vochtig microklimaat. De soort komt steeds meer in het binnenland voor op plekken waar de bodem is afgegraven. Deze plekken zijn als de successie op gang komt echter slechts tijdelijk geschikt, terwijl geschikte bodem- en vegetatiecondities in een zoet-zoutgradiënt op grote oppervlakte en gedurende langere perioden voorkomen (zie § 4.2: ecologische binding type 2). Op het moment dat de zoute invloed wordt afgesneden door een dijk en de vegetatie verruigd dan verdwijnt de soort. Als echte op deze plekken wordt

gemaaid (zoals op Texel) en de vegetatie blijft laag dan kunnen dichtheden van het Zanddoorntje vrij hoog zijn.

In deze bemonsteringsronde zijn geen soorten gevonden die zijn gebonden aan plantensoorten of ander diersoorten die (vrijwel) alleen voorkomen in een zoet-zoutgradiënt (zie § 4.2: ecologische binding type 1), zoals bijvoorbeeld het Knopbiesmotje (Ernst 2009). Wel is het bloemaanbod duidelijk afhankelijk van de invloed van zout en lokaal maaibeheer. Hierbij lijkt een dynamische gradiënt van brak naar zoet zowel een hoge diversiteit aan bloeiende plantensoorten als een hoge bloemdichtheid op te kunnen leveren. Op plekken zonder dynamiek is het bloemaanbod in de zoete delen erg laag, tenzij er aanvullend maaibeheer plaatsvindt. Op brakke locaties lijkt aanvullend maaibeheer eerder tot een afname van het bloemaanbod te leiden.

Samenvattend kan worden gesteld dat wanneer in een zoet-zout gradiënt de zoute invloed wordt geweerd, de kans groot is dat er een verarming optreedt van de karakteristieke fauna. Een groot deel van die achteruitgang is te wijten aan de verzuiving die optreedt in de overgangs- en zoete zones. Dit effect kan deels worden gemitigeerd door aanvullend maaibeheer, maar de dichtheid van ongewervelden lijkt in deze habitat lager te zijn dan in de natuurlijke dynamische habitat met een intacte zoet-zoutgradiënt. Indien de zoute invloed in een gradiënt wordt afgesneden, is de kans groot dat een deel van de diersoorten die aan deze brakke habitats gebonden zijn sterk afnemen. Dit geldt waarschijnlijk vooral voor de soorten die resistent zijn tegen brakke omstandigheden en van deze habitats gebruik maken om concurrentie te vermijden.

Indien een intacte dynamische gradiënt van brak naar zoet een grotere variatie én hogere dichtheden van zowel bloemaanbod als ongewervelden met zich meebrengt, is dat van grote betekenis voor de gewervelde fauna (vnl. amfibieën en vogels) die voor hun voedsel van deze ongewervelden afhankelijk zijn. Aanvullend onderzoek naar deze patronen en het onderliggende mechanisme is zeer gewenst.

5 Resultaten Groenknolorchis

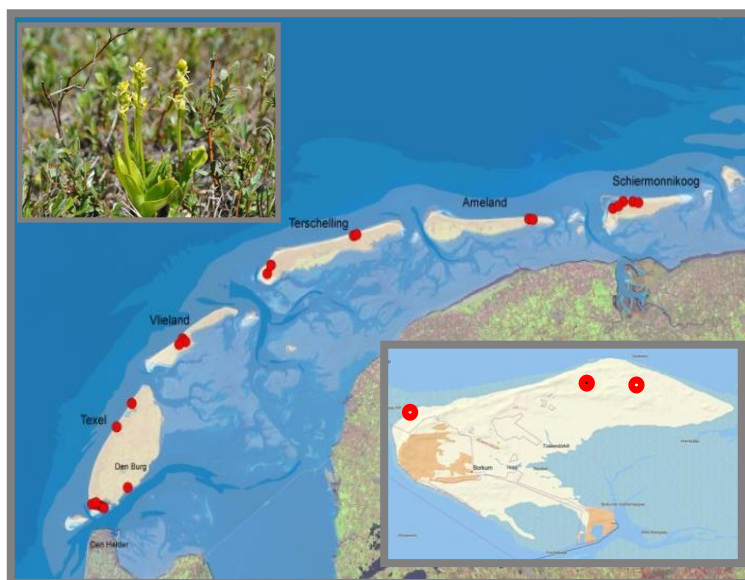
A.P. Grootjans

met medewerking van: Gerard Oostermeijer, Jörg Petersen, Rohani Shahrudin, Annemieke Kooijman, Pieter de Hoop

5.1 Populatieontwikkeling van Groenknolorchis

5.1.1. Algemeen

De Groenknolorchis is in ons kustgebied gebonden aan standplaatsen die onder invloed staan van basenrijk grondwater. De bodem van valleien met Groenknolorchis bestaat uit humeus, kalkhoudend zand of vaak ook uit kalkloos zand dat beïnvloed wordt door kalkrijk grondwater. 's Winters staan de groeiplaatsen van Groenknolorchis vaak langere tijd onder water. Inundaties in het begin van het groeiseizoen zijn echter zeer nadelig voor de overleving van de soort (Hartman & Oostermeijer 2004).



Figuur 5.1. Het voorkomen van Groenknolorchis op de Nederlandse Waddenzee eilanden en op Borkum (uit: Petersen 2011).

Figure 5.1. Occurrence of *Liparis loeselii* on the Dutch Wadden Sea islands and on the German island of Borkum.

Onderzoek laat zien dat Groenknolorchis op Schiermonnikoog in gradiëntsituaties op de overgang van land naar zee te lijden hebben van stabilisatie van de het kustlandschap waarbij in oudere valleien en voormalige

washoervlaktes veel organische stof wordt opgebouwd (Everts et al. 2005; Grootjans & Woudwijk 2011). Soms kan deze ontwikkeling worden tegengegaan met aanvullend beheer (maaieren of plaggen; Grootjans et al. 2002). Re-dynamisering van de kust zou voor een goede ontwikkeling van Groenknolorchis populaties waarschijnlijk goed perspectieven bieden. Een overzicht van het voorkomen van populaties van de Groenknolorchis (*Liparis loeselii*) op de Duitse en Nederlandse Waddeneilanden wordt gepresenteerd in figuur 5.1.

In Nederland kwamen in 2010 de meeste Groenknolorchissen voor op Texel (± 3.754 ; met name in de Valleien rond de Horsmeertjes; zie Tabel 5.1).

Nr.	Eiland	Duinvallei	Populatie	Leeftijd
1	Texel	North of the Kreeftenpolder	± 460	1-5
2	Texel	Grauwe Ganzen Vallei	± 230	18
3	Texel	Kreeftenpolder	± 1350	8-15
4	Texel	Kreeftenpolder-oost	± 1120	5-10
5	Texel	Oostelijk van Kreeftenpolder	± 200	1-5
6	Texel	Zoute Vallei	± 200	1-5
7	Texel	Ceres	25	>>10
8	Texel	Buiten Muy	9	>>10
9	Texel	Lange Dam	± 160	>>10
Texel: ± 3.754 Individuen				
10	Vlieland	De Hors	66	5-10
11	Vlieland	1e Kroonspolder	± 230	>80
12	Vlieland	4e Kroonspolder	16	>20
Vlieland: ± 312 Individuen				
13	Terschelling	Noordvaarder 1	± 670	1-5
14	Terschelling	Noordvaarder 2	± 770	>10
15	Terschelling	Boschplaat 1	2	>10
16	Terschelling	Boschplaat 2	1	5-10
Terschelling: ± 1.443 Individuen				
17	Ameland	Ameland 1	± 210	5-10
18	Ameland	Ameland 2	34	>10
Ameland: ± 244 Individuen				
19	Schiermonnikoog	Primaire vallei	± 250	17-20
20	Schiermonnikoog	Kapenglop	33	1-5
21	Schiermonnikoog	Groene Strand 2	± 300	1-5
22	Schiermonnikoog	Groene Strand 1	± 300	1-5
23	Schiermonnikoog	Stuifdijk	6	ca. 40
Schiermonnikoog: ± 889 Individuen				
	Borkum	Washover Borkum	2980	>25
Borkum: ± 3000 Individuen				

Tabel 5.1: Het voorkomen en de populatieomvang van Groenknolorchis (*Liparis loeselii*) in duinvalleien van de Nederlandse Waddeneilanden en op Borkum (uit Petersen 2011; data van IBED/RUG en J. Petersen).

Table 5.1. Number of individuals of *Liparis loeselii* counted in 2010 in various dune slacks on the Dutch Wadden Sea islands and on Borkum.

Daarna volgen Terschelling (± 1.443 ; met name in de Noordvaarder) en op Schiermonnikoog (± 889 ; met name op het nieuw gevormde Groen Strand). Op Vlieland (in en rondom de Kroon's Polders) en Ameland (rond de NAM vallei) komen veel minder Groenknolorchissen voor. In 2010 werden op de Nederlandse Waddeneilanden ca. 6600 individuen van Groenknolorchis gevonden.

5.1.2 Borkum

Op Borkum werden in 2010 meer dan 3000 exemplaren geteld, het overgrote deel (2980) in de washoevervlakte aan de oostkant van Borkum. Uit tabel 5.2 komt naar voren dat het aantal individuen van jaar op jaar heel erg sterk kan variëren. In 2006 groeiden er meer dan 11.000 planten, maar in 2008 stortte de populatie in. In 2009 werden er minder dan 1000 individuen geteld. In 2010 werd het niveau van 2003 weer gehaald.

Jaar.	2000	2003	2006	2009	2010
Aantallen Groenknolorchis op de Oostkant van Borkum	2.541	3.167	11.317	759	2.980

Tabel 5.2: Ontwikkeling van de populatieomvang van Groenknolorchis tussen 2000 en 2010 op de Oostkant van Borkum (uit: Petersen 2011).

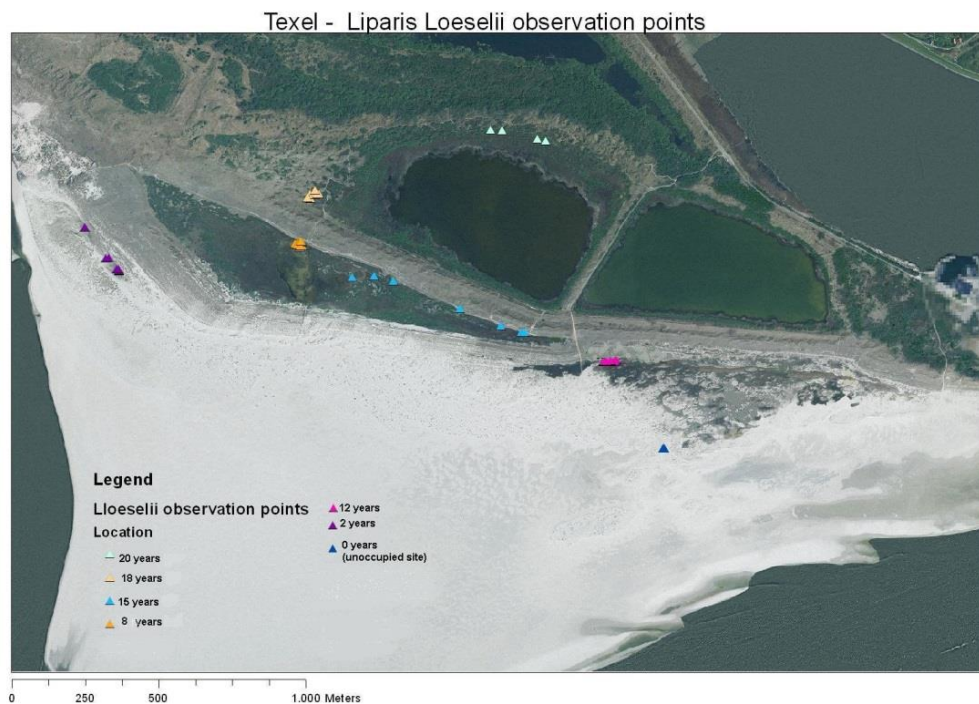
*Table 5.2. Number of individuals of *Liparis loeselii* in the washover plain of Borkum between 2000 and 2010.*

Groenknolorchis is globaal gebonden is aan de flanken van de grotere duinsystemen. Van jaar op jaar overlappen de verspreidingspatronen sterk, maar er zijn ook plekken waar de soort lokaal verdwijnt en er zijn plekken waar nieuwe vestigingen plaats vinden, bijvoorbeeld in het meest noordelijke gebied in 2010. De populatie van Groenknolorchis werd hier aan de oostkant van Borkum al in 1985 beschreven (Petersen 2011). De populatie als geheel houdt hier al dus al naar schatting ten minste 30 jaar oud.

5.1.3 De Hors (Texel)

Op Texel richt het onderzoek zich met name op de reeks valleien van verschillende ouderdom op de Hors en omliggende gebieden (Fig. 5.2). De Hors is een uitgestrekte strandvlakte op de zuidpunt van Texel ($52^{\circ}59'N$,

4°44'E).



Figuur 5.2. Ligging onderzoeksgebieden op de Hors van Texel met geschatte leeftijd van de valleien waarin Groenknolorchis voorkomt of ooit is voorgekomen.

*Figure 5.2. Position of research sites in the Hors area of Texel. Different symbols indicate different populations of *Liparis loeselii*. The estimated age of the dune slacks has been indicated in the legend.*

Dank zij de 'aanlanding' van verschillende grote zandplaten vanuit de Noordzee groeit de kust hier aan en liggen er achter strandvlakte een hele reeks duinruggen van verschillende leeftijd (Oost et al. 2004, Ballarini et al. 2003) met daartussen primaire duinvalleien. In vier van deze valleien werd van populaties van Groenknolorchis de leeftijdsopbouw vastgesteld, bodemonsters geanalyseerd en ook de genetische variatie vastgesteld (van der Craats 2010, Shahrudin 2014). Tevens werden metingen gedaan in een oude vallei waar de Groenknolorchis inmiddels is verdwenen en ook in een heel jonge vallei (2 jaar oud, maar met uitredend grondwater, waar Groenknolorchis binnenkort te verwachten is). Uit dit onderzoek kwam naar voren dat de tijdsspanne die een Groenknolorchis populatie heeft om zich te vestigen en uit te breiden in een natuurlijke successiereeks op de Waddeneilanden heel beperkt is. Dit onderzoek werd uitgevoerd in 2010 en 2011 in een reeks van vrijwel natuurlijke duinvalleien op de Hors van Texel. In dit onderzoek werden vier verschillende populaties van de Groenknolorchis beschreven in verschillende valleien (Fig. 5.2). De aantallen en ook de leeftijdsopbouw werd vastgesteld per vallei. Daarnaast werden bodemonsters geanalyseerd en de grondwaterstand in de vallei gemeten.

Er waren zowel jonge als volwassen planten. In de 12 jaar oude populatie in de natuurlijke valleien waren de aantallen veel hoger en ook waren de leeftijdsklassen goed verdeeld (veel jonge en oude planten). In de 15 jaar oude populatie waren relatief meer oude planten. In de gemaaide Grauwe ganzen Vallei (18 jaar) waren zowel jonge als oude planten, maar de aantallen waren gering per plot.

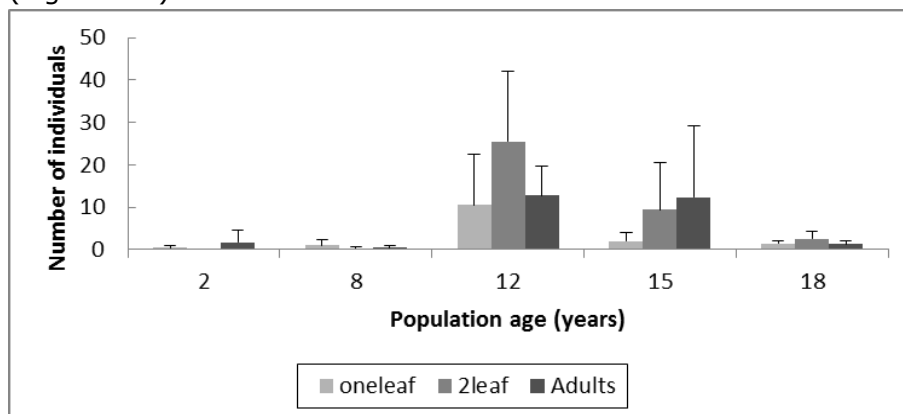
Tabel 5.3. Geschatte leeftijden van de duinen, de valleien en de populaties van Groenknolorchis (van der Craats 2012 en Shahrudin 2014). Valleien in rose worden gemaaid, die in het blauw worden niet beheerd.

Table 5.3. Summary of sites used to estimate stage of dune slack development and age of *Liparis loeselii* populations (last column). Redish colour means that the dune slacks are regularly mown.

Lokatie	X-Coordinaat	Y-Coordinaat	Leeftijd duinen volgens historische kaarten (jaren)#	Leeftijd duinen volgens OSL (jaren)#	Leeftijd van de vallei (jaren)	Leeftijd Groenknolorchis (<i>L. loeselii</i>) populatie in 2010 (jaren)
Valleien langs de Hors meertjes	111498	557847	57	69±4	Onbekend	34*
Grauwe Gansen Vallei	110906	557659	57	Niet gemeten	24	18
Kreeft Polder-Oost	111054	557381	31	Niet gemeten	16	15
Hors valleitjes	111930	557107	46	24±3	12	12
Kreeft Polder-Centrum	110852	557460	31	26±1	16	8
Recent gevormde valleien in Hors-West	110141	557493	10	20±2	7	2
Toekomstige vallei op het strand	112110	556759	5	13±2	1	0

= gegevens van Ballarini et al. (2003) en Oost et al. (2003). * = leeftijd geschat op basis van het verschijnen van vegetatie in de vallei.

In 2010 waren de aantallen van de soort nog gering in de jongste valleien (Figuur 5.3).



Figuur 5.3. Aantallen en populatiestructuur van de Groenknolorchis in valleien van verschillende leeftijd. Aantallen werden geteld in vakken van 1x1 meter. Planten met 1 of 2 bladeren zijn jonge planten die nog niet bloeien. Volwassen planten bloeien wel (uit: Shahrudin 2014).

Figure 5.3. Population structure of *L. loeselii* according to age of population on the Hors, Texel.

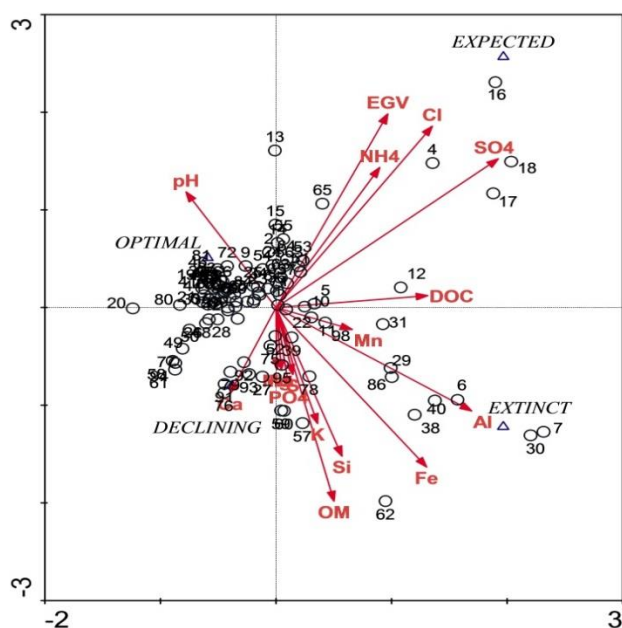
5.1.4 Veermansplaat (Grevelingen)

Op de Veermansplaat in de Grevelingen (Zeeland) komt de Groenknolorchis voor met duizenden exemplaren en breidt zich uit (de Kraker 2005). In het noordelijk deel van de Veermansplaat (ons onderzoeksgebied) kwam de soort in 2005 nog niet voor. In 2012 werden ca. 5000 exemplaren aangetroffen. Dus deze populatie in ons onderzoeksgebied is minder dan 7 jaar oud.

5.2 Bodemchemie van standplaatsen van Groenknolorchis

In 2012 zijn 142 bodemmonsters genomen op plekken waar Groenknolorchis voorkomt, achteruitgaat, verdwenen is, of waar hij binnenkort verwacht zou kunnen worden. Elke plek is in 3-7-voud bemonsterd. De bodemmonsters zijn geanalyseerd in het bodemchemisch laboratorium van IBED (Universiteit van Amsterdam). Van een deel van de monsters is alleen het gehalte aan organische stof en de bodem pH bepaald in het chemisch laboratorium van (COCON, Universiteit Groningen).

Uit de CCA (Fig. 5.4) komt naar voren dat het gehalte aan organische stof (OM) in de bodem, de pH, alsmede het gehalte aan aluminium, en chloride in het bodemextract belangrijke milieufactoren zijn die het voorkomen van Groenknolorchis bepalen. Standplaatsen waar de orchis voorkomt, soms met hoge aantallen, worden gekenmerkt door een hoge pH, een laag gehalte aan organische stof en lage concentratie ijzer in de bodemextracten. Standplaatsen waar de soort is uitgestorven worden gekenmerkt door een lage pH en hoge concentraties aluminium (en ijzer).



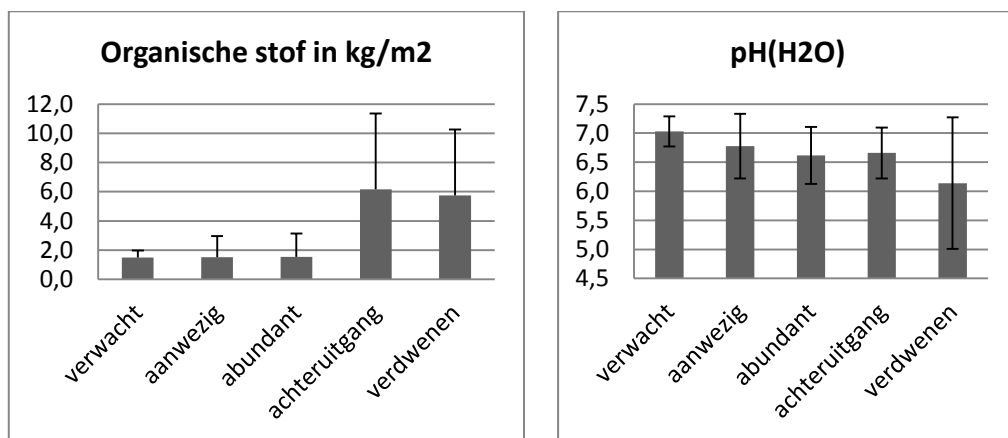
Figuur 5.4. Resultaten van een Canonieke Correspondentie Analyse (CCA) waarbij gemeten milieufactoren worden vergeleken met het voorkomen van Groenknolorchis populaties op de Nederlandse Waddenzee eilanden en het Duitse eiland Borkum. Onderscheiden zijn standplaatsen met goed ontwikkelde populaties van Groenknolorchis, standplaatsen met een afnemende populatie, standplaatsen waar de Groenknolorchis is verdwenen en waar de Groenknolorchis binnenkort wordt verwacht.

Figure 5.4. A CCA-biplot of site explaining the occurrence of *Liparis* (expected, extinct, declining, optimal) and environmental variables.

Standplaatsen waar de Groenknolorchis (nog) niet voorkomt, maar waar de plant binnenkort wel wordt verwacht worden gekenmerkt door een hoge concentratie chloride, ammonium en sulfaat in het bodemextract. Dit zijn

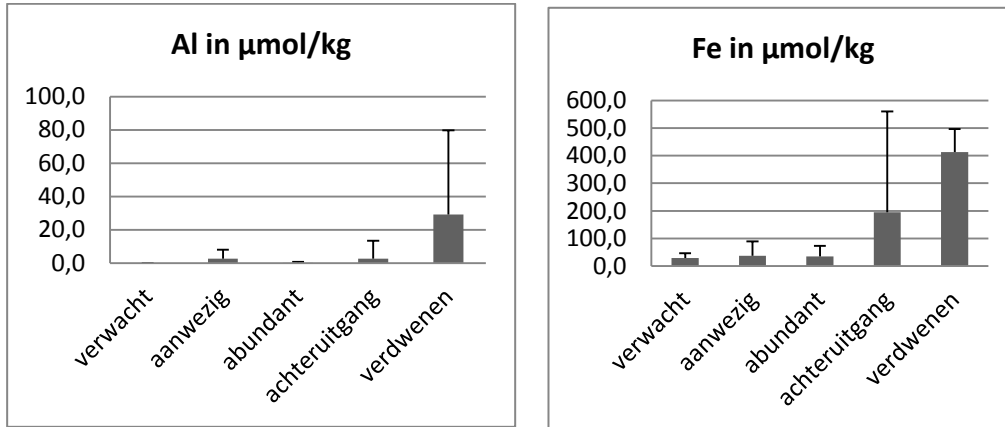
relatief brakke standplaatsen die nog iets jonger zijn dan de nabijgelegen plekken waar Groenknolorchis zich recent heeft gevestigd.

Een nader analyse naar afzonderlijke factoren die belangrijk zijn voor het voorkomen van Groenknolorchis, laat zien dat goed ontwikkelde populaties voor bij lage hoeveelheden organische stof in de bodem (ca 1.5 +- 0,5) en een hoge pH ($H_2O > 6,5$; Fig. 5.5). Bij hoger organische stof gehalten in de bodem neemt de pH in duinvalleien doorgaans af. Plekken waar de soort is verdwenen hebben een pH lager dan 6,5, soms zelf lager dan 5 en een hoeveelheid organische stof tussen de 5 en 6 kg per m^2 . Plekken waar de Groenknolorchis is verdwenen hebben significant hogere aluminium gehalten in het bodemextract. Ook de ijzer concentraties in de extracten, waar de Groenknolorchis achteruitgaat of is verdwenen zijn hoog (Fig. 5.6), maar de relatie is niet significant. De variatie in ijzergehaltes is erg groot. De waarden zijn vooral hoog in laaggelegen oudere gebieden waar de zee het oppervlak regelmatig kan overstromen (Fig.5.7). Deze (positieve) relatie van ijzer met organische stof hoeveelheid lijkt te wijzen op een relatie met ouderdom, maar gaat niet gepaard met een daling van de pH (resultaten niet weergegeven). Op de oostkant van Borkum is het ijzergehalte op plekken waar de Groenknolorchis recentelijk verdwenen is erg hoog, evenals in sommige delen van de 4^e Kroon's Polder op Vlieland, waar Groenknolorchis sterk op zijn retour is. Het lijkt erop dat die hogere ijzergehaltes in deze verouderende stadia een gevolg is van langjarige afzetting van ijzeroer.



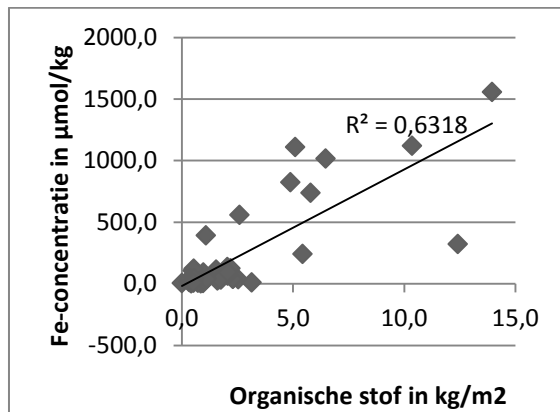
Figuur 5.5. Het voorkomen van Groenknolorchispopulaties in relatie tot organische stof in de bodem en de pH van de toplaag. Onderscheiden zijn standplaatsen met goed ontwikkelde populaties van Groenknolorchis (aanwezig en abundant (> 4 individuen per m^2)), standplaatsen met een afnemende populatie, standplaatsen waar de Groenknolorchis is verdwenen en ook waar de de soort binnenkort kan worden verwacht.

Figure 5.5. Occurrence of *Liparis loeselii* in relation to amount of organic matter and pH of the top soil (0-10cm). Five categories have been distinguished; expected occurrence of *Liparis*, *Liparis* present. *Liparis* is abundant (> 4 indiv per m^2), population is decreasing and population is extinct.



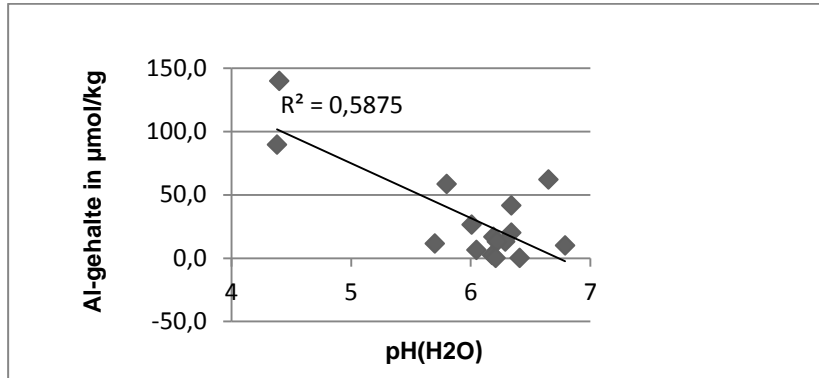
Figuur 5.6. Het voorkomen van Groenknolorchispopulaties in relatie tot aluminium en ijzergehalten in bodemextracten. Onderscheiden zijn standplaatsen met goed ontwikkelde populaties van Groenknolorchis; aanwezig en abundant (> 4 individuen per m²), standplaatsen met een afnemende populatie, standplaatsen waar de Groenknolorchis is verdwenen en ook waar de soort binnenkort kan worden verwacht.

Figure 5.6. Occurrence of *Liparis loeselii* in relation to concentration of Al and Fe in pore water (0-10cm. Five categories have been distinguished; expected occurrence of *Liparis*, *Liparis* present. *Liparis* is abundant (> 4 indiv per m²), population is decreasing and population is extinct.



Figuur 5.7. Relatie tussen organische stof hoeveelheden in de bodem en het ijzergehalte in bodemextracten. Deze relatie is positief en significant, maar doet zich alleen voor in laaggelegen gebieden die regelmatig door de zee worden overstroomd.

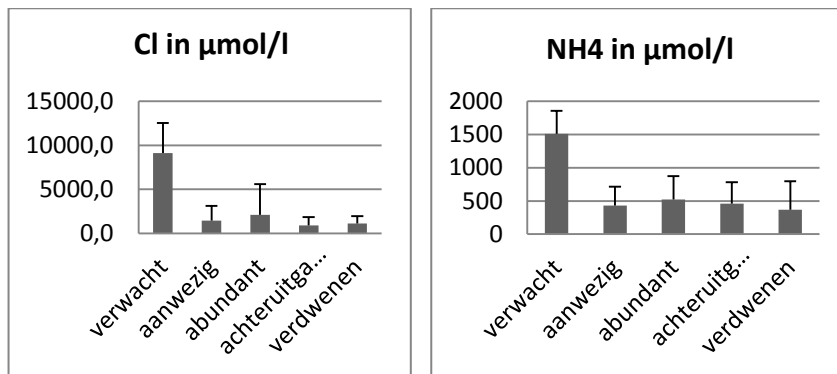
Figure 5.7. Relation between iron concentration in the pore water and amount of organic matter in the top soil. Only flooded areas have been considered.



Figuur 5.8. Relatie tussen pH en het aluminiumgehalte in bodemextracten. Deze relatie is negatief en significant. Hoge aluminiumgehalten in het bodemextract worden vooral gevonden bij heel oude, zure valleien (Dazenplak) waar Groenknolorchis nooit is gevonden. Lagere waarden worden gevonden in matig zure valleien, waar Groenknolorchis is verdund of op zijn retour is. In valleien met zeer veel Groenknolorchis ($> 4/m^2$) is het aluminiumgehalte doorgaans 0 en de $pH > 6.5$.

Figure 5.9. Relation between Al and pH in porewater. High Al concentrations in porewater are usually found in very old slack with a very low pH.

Valleien waar de Groenknolorchis verwacht zou kunnen worden (zeer jonge gebieden waar de vegetatie nog brak is) worden gekenmerkt door hoge chloride gehalten in het bodemextract (Fig. 5.9). Ook de ammonium- en sulfaat gehalten zijn hoog. Dit geeft aan dat het zeewater nog duidelijk zijn sporen nalaat in de chemische eigenschappen van de bodem.



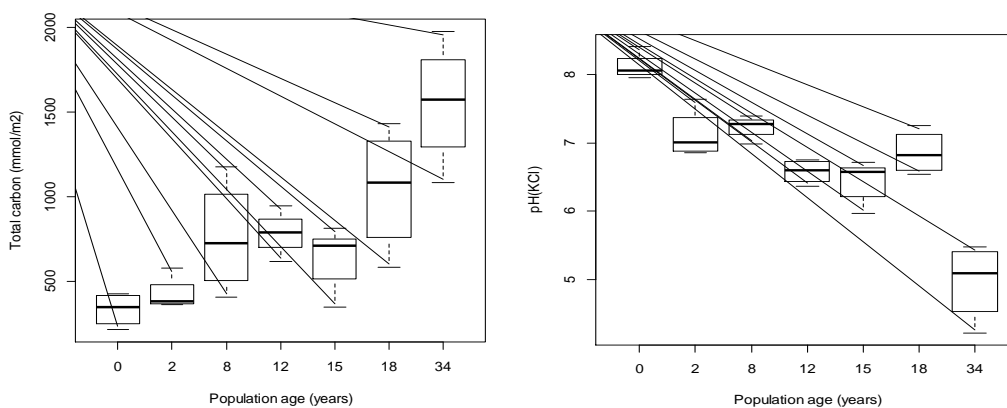
Figuur 5.9. Het voorkomen van populaties van Groenknolorchis in relatie tot chloride- en ammoniumgehalten van de bodemextracten. Onderscheiden zijn standplaatsen met goed ontwikkelde populaties van Groenknolorchis (aanwezig en abundant (> 4 individuen per m^2)), standplaatsen met een afnemende populatie, standplaatsen waar de Groenknolorchis is verdwenen en ook waar de Groenknolorchis binnenkort wordt verwacht.

Figure 5.9. Occurrence of *Liparis loeselii* in relation to concentration of Cl⁻ and NH₄⁺ porewater (0-10cm). Five categories have been distinguished; expected occurrence of *Liparis*, *Liparis* present, *Liparis* is abundant (> 4 indiv per m^2), population is decreasing and population is extinct. High values are only found in brackish areas where *Liparis* is not (yet) present.

Er zijn wel een aantal plaatsen met hoge chloridegehalten (5000-8000 $\mu\text{mol/l}$) waar Groenknolorchissen wel voorkomt. Op de Veermansplaat in de Grevelingen (Zeeland) komen Groenknolorchissen nog in relatief grote aantallen voor bij een chloridegehalte van 13360 $\mu\text{mol/l}$. Dus het lijkt erop dat de volwassen Groenknolorchissen niet door hoge zoutconcentraties in de bodem in hun groei worden geremd.

Hoge ammonium gehalten zouden de groei van Groenknolorchissen wel kunnen remmen. De hoogste ammoniumgehalten waar de Groenknolorchis nog voorkomt ligt tussen 700-800 $\mu\text{mol/l}$. Op Vlieland aan de voet van een jong duin met veel grondwatervoeding (de Vliehors) komt een goed ontwikkelde Groenknolorchis populatie voor bij een ammonium gehalte van 1014 $\mu\text{mol/l}$. De volwassen planten hebben dus kennelijk geen problemen met deze hoge ammonium gehalten. Maar uit de literatuur is bekend dat jonge planten erg gevoelig zijn voor hoge ammoniumgehalten bij een pH lager dan 6 (Dijk & Grootjans 1998). De reden waarom de populatie van groenknolorchis het in de jonge vallei met grondwatervoeding het zo goed doet hangt waarschijnlijk samen dat de bodem zeer goed gebufferd is tegen verzuring. De pH is hier erg hoog (7,7), wat erop wijst dat de bodem (nog) kalkhoudend is.

Net als uit het bodemkundig onderzoek op alle eilanden (en de Veermansplaat) van 2012, komt ook uit dit onderzoek op de Hors van Texel naar voren dat dat verschillen in organische stofopbouw (en de daarmee samenhangende milieufactoren) en de verschillen in zuurgraad de belangrijkste factoren waren die het voorkomen van de Groenknolorchis bepalen (Fig. 5.10). Opmerkelijk was dat verschillend in grondwaterstand in het onderzoeksgebied op Texel niet van belang waren voor het voorkomen van de Groenknolorchis (van der Craats 2012).



Figuur 5.10. Ontwikkeling van de hoeveelheid organische stof (uitgedrukt als C-elementair) en van de pH (KCl) in valleien met populaties van Groenknolorchis van verschillende leeftijd (uit: Shahrudin et al. 2014).

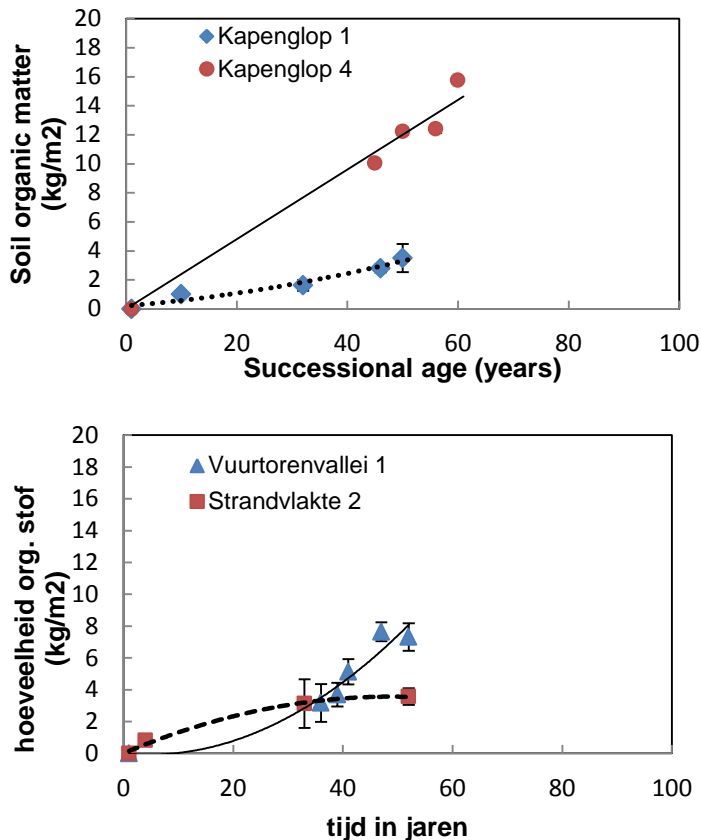
Figure 5.10. Increase in soil organic matter (SOM) and decrease in pH (KCl) at increasing age of dune slacks at the Hors area on Texel. Liparis is present are has been present in these dune slacks.

Dit onderzoek naar de natuurlijke ontwikkeling van Groenknolorchis populaties in zich opnieuw ontwikkelende duinvalleien laat zien dat de populaties in de natuurlijk gevormde valleien het beter doen dan in valleien die ouder zijn en nu gemaaid worden. Toch houden de populaties het op dezelfde standplaats, doorgaans niet langer dan 20 jaar vol, en dan ook alleen maar indien een aanvullend beheer van maaien wordt toegepast. Zonder zo'n beheer zouden de populaties het waarschijnlijk maar een jaar of 15 volhouden. Dit betekent dat nieuwvorming van valleien door afsnoering van de strandvlakte niet te lang op zich moet wachten, anders is de "window of opportunity" voorbij en sterft de orchis lokaal uit. Op Texel zien we dat de plek waar de Groenknolorchis verdwenen is, niet alleen veel organische stof in de bodem heeft, maar de pH(KCl) is ook ruim beneden de 6.

5.3 Stabiliteit van standplaatsen van Groenknolorchis

In natte duinvalleien is de snelheid van de opbouw van organische stof in de bodem veelal bepalend voor de snelheid waarmee de vegetatieontwikkeling naar meer productieve stadia verloopt en daarmee ook voor de instandhouding van typische duinvalleisoorten zoals Groenknolorchis en Knopbies, die gebonden zijn aan een lage beschikbaarheid van voedingstoffen en aan een hoge pH (Grootjans et al. 1995, Lammerts & Grootjans 1998).

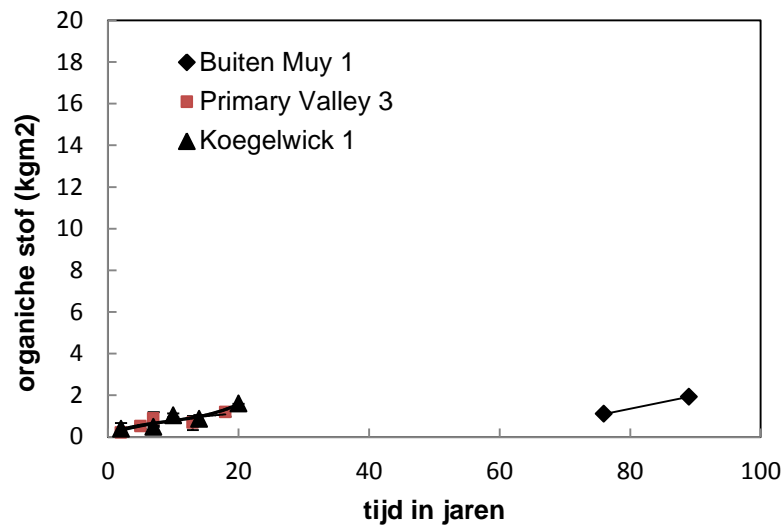
Een snelle toename van organische stof in de bodem betekent tevens dat de totale voorraad voedingstoffen van stikstof en fosfaat snel toeneemt, want meer dan 90% van de totale N en P voorraad in de bodem is vastgelegd in de organische stof laag. De snelheid van organische stofontwikkeling in de bodem is globaal afhankelijk van het klimaat, de hydrologische omstandigheden en van het bodem- en vegetatietype (Jones et al. 2008). De hoeveelheid organische stof die zich in een bodem ophoopt is de resultante van de hoeveelheid dood materiaal die door de vegetatie aan de bodem wordt toegevoegd (bladeren, wortels, stengels) en van de hoeveelheid organisch materiaal die door afbraak (mineralisatie) uit het systeem verdwijnt. Hoe hoger de productiviteit van een vegetatie, hoe hoger de productie van dood materiaal. De afbraaksnelheid van dit dode materiaal wordt onder meer bepaald door de grondwaterstand, de zuurgraad van de bodem, maar ook hoe goed het dode materiaal afbreekbaar is (van Breemen 1995).



Figuur 5.11. De snelheid waarmee organische stof zich in de bodem ophoopt verschilt tussen valleien, maar ook binnen één vallei kunnen grote verschillen optreden. De drogere delen stapelen veel sneller als gevolg van de snelle ontwikkeling van een berkenbosje na 1977 (uit: Shahrudin 2014).

Figure 5.11. Accumulation rate of Soil organic matter (SOM) in two different sites within the same dune slack (top figure), Site one is dominated by *Liorella uniflora*. Site 4 is dominated by *Betula pubescence*. The lower figure represent SOM accumulation rates in two different dune slacks dominated by *Schoenus nigricans*.

De snelheid waarmee organische stof zich in de bodem van een duinvallei ophoopt kan van locatie tot locatie heel veel verschillen, zelfs binnen één vallei (Fig 5.11). De plek Kapenglop 4 ligt laag en wordt langdurig overstroomd. De vegetatie werd tot 10 jaar geleden gedomineerd door Oeverkruid. De twee valleien in de onderste figuur hebben langere tijd Groenknolorchissen in de vegetatie gehad, maar zijn in beide valleien verdwenen. De hoeveelheid organische stof in de bodem van de Strandvlakte neemt de laatste 15 jaar niet meer toe, waarschijnlijk omdat de meeste organische stof nog in de grote Knopbies pollen zit.

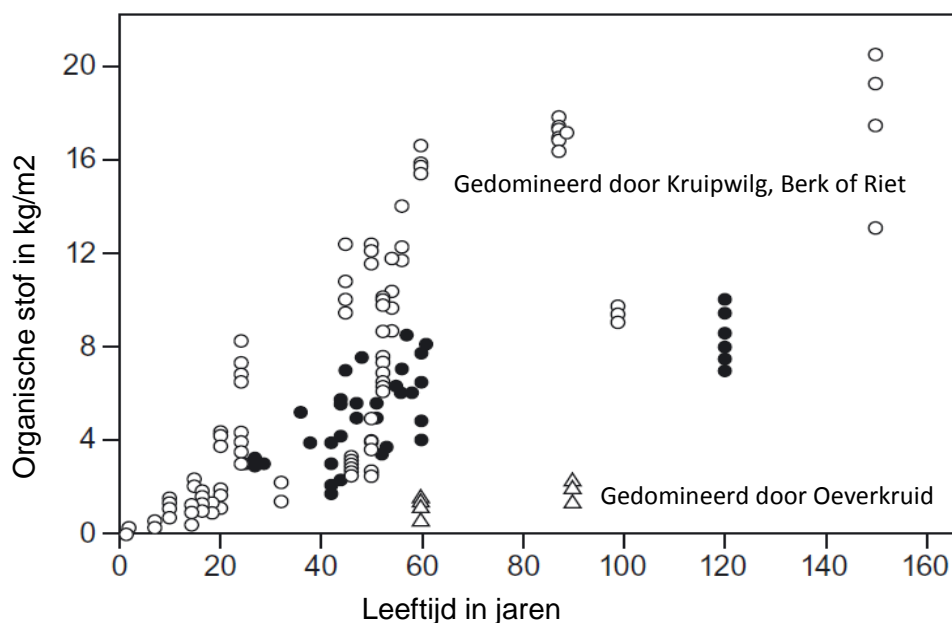


Figuur 5.12. Stapeling van organische stof in de bodem in valleien die door Oeverkruid worden gedomineerd. De opbouwsnelheid van organische stof is uitzonderlijk laag, in de Buiten Muy zelfs nog na 90 jaar (zie ook Adema et al 2002).

Figure 5.12. Accumulation rate of soil organic matter (SOM) in three sites dominated by *Liitorella uniflora*.

In verschillende grondwater-gevoede valleien op de Waddeneilanden is gemeten dat de snelheid van organische stof in door Oeverkruid gedomineerde vegetaties heel erg gering is (Fig. 5.12). Dit komt omdat Oeverkruid instaat is om bij voldoende aanvoer van zuurstofloos grondwater en bij langdurige inundaties met zoet oppervlaktewater, concurrenten 'buiten de deur' te houden. Met name snelgroeiende soorten met een hoge productiviteit, zoals hoogopgaande kruiden, grassen of struwelen, kunnen op zulke natte voedselarme plaatsen niet groeien. Bij een verminderde aanvoer van grondwater en minder sterke inundaties worden vegetaties van de Oeverkruid echter snel verdrongen, en dit gebeurt tegenwoordig, helaas in toenemende mate, ook mede als gevolg van de (te) hoge Stikstofdepositie uit de lucht.

Figuur 5.13 laat zien dat op de Waddeneilanden de ophopingsnelheid van organische stof in de bodem zowel veel hoger als veel lager zijn dan bijvoorbeeld studies in Engeland laten zien. Vooral de hele natte valleien verschillen sterk. Sommige zeer natte valleien die gedomineerd worden door Oeverkruid, stapelen vrijwel geen organische stof, anderen met een productieve vegetatie, zoals Riet, Berk of Kruidwilt stapelen juist veel meer dan de gemaaide en kalkrijke duinvalleien in Wales (uit: Shahrudin 2014).

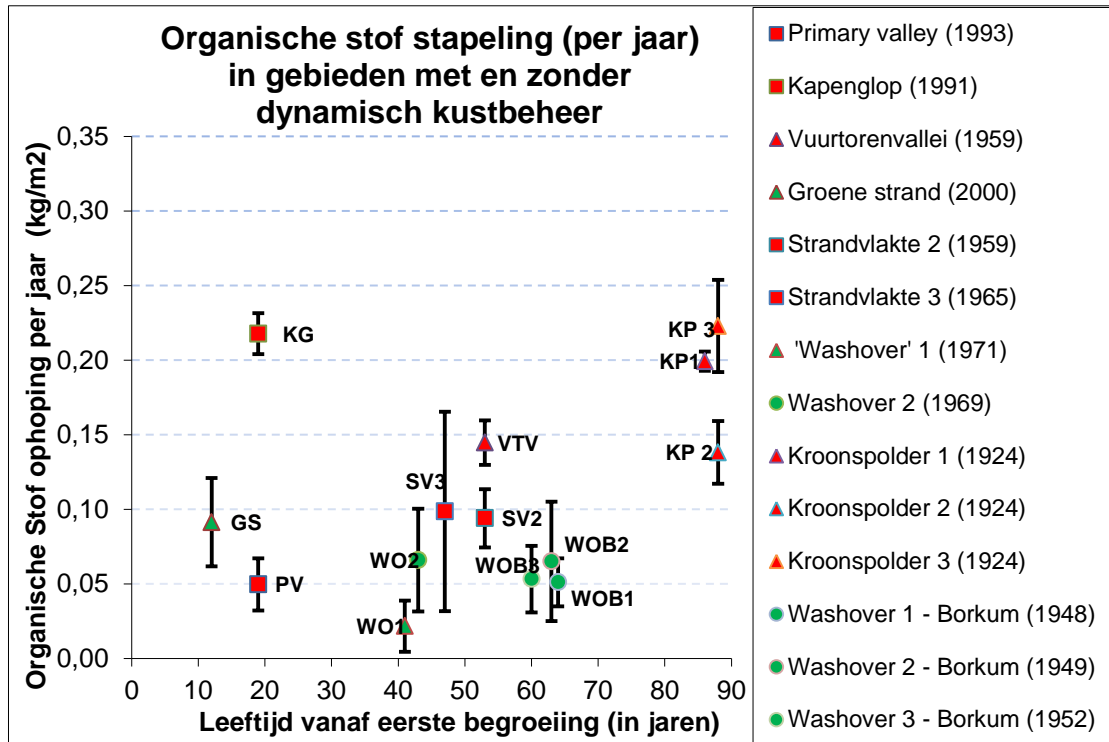


Figuur 5.13. Organische stof stapeling in valleien op de Waddeneilanden in vergelijking met duinvalleien in Wales (zwarte symbolen; Jones et al. 2008). Uit Shahrudin (2014).

Figure 5.13. Accumulation rate of Soil organic matter (SOM) in dune slacks of the Dutch Wadden Sea islands compared to research carried out in Wales (black dots) by Jones et al. 2004).

5.4 Bodemontwikkeling en productiviteit met en zonder dynamisch kustbeheer

Om te onderzoeken of de stabiliteit van standplaatsen van Groenknolorchis ook wordt beïnvloed door de ontwikkeling van washover systemen werd in de zomer van 2012 een onderzoek uitgevoerd naar snelheid waarmee organische stof zich ophoopt in de bodem in afhankelijkheid van de productiviteit van de vegetatie (gemeten als bovengrondse biomassa in Augustus), en de pH van de bodem. Het onderzoek werd uitgevoerd door een masterstudent van de Universiteit Groningen (IVEM). Hij heeft daarbij standplaatsen onderzocht die onder invloed staan van dynamisch kustbeheer (aanwezigheid van washover systemen) en standplaatsen die geïsoleerd zijn van de werking van dynamische processen (zee)water en wind). Een kort overzicht van zijn resultaten wordt hier gepresenteerd. Het meeste onderzoek werd uitgevoerd op Schiermonnikoog, een klein deel in de 4^e Kroon's Polder (Vlieland) en de Kwade Hoek (Zeeland; hier niet gepresenteerd).



Figuur 5.14. Snelheid van organische stof stapeling (per jaar) in relatie tot de leeftijd van de valleien vanaf de eerste vegetatiebegroeiing (de Hoop 2013).

Figure 5.14. Accumulation rate of Soil organic matter (SOM) in areas with and without Dynamic Coastal management. Symbols in red are sites without Dynamic Coastal Management. Symbols in green indicate sites with Dynamic Coastal Management (washovers).

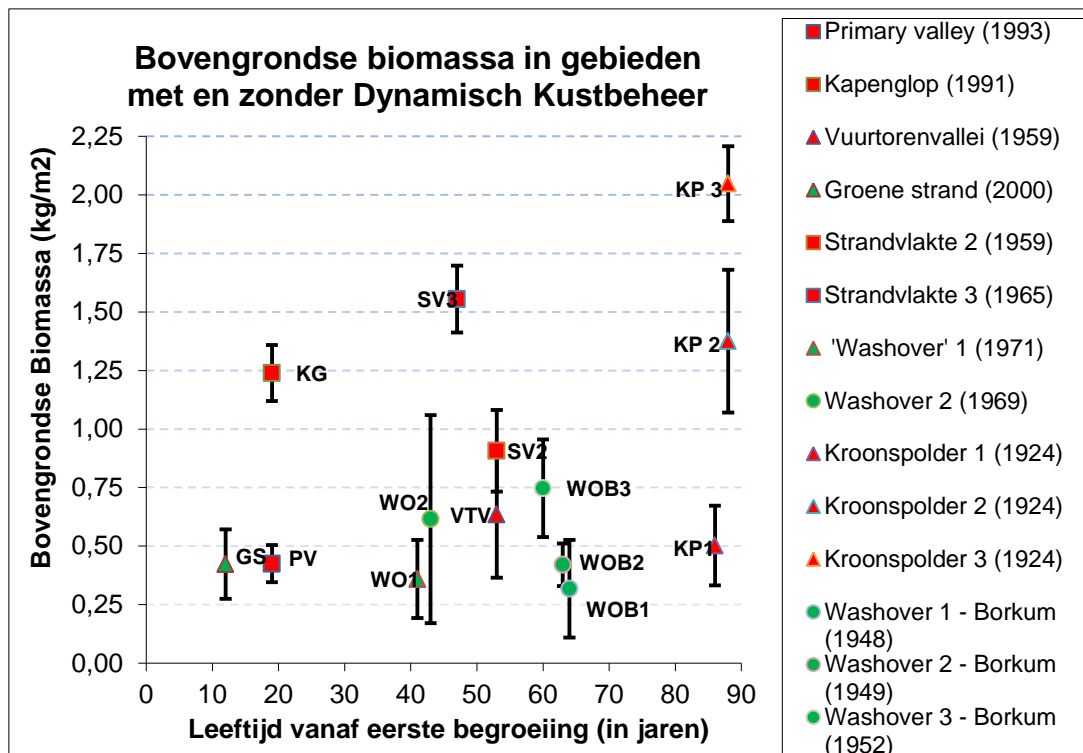
De snelheid van organische stof ophoping is laag in zeer jonge zoete valleien, zoals de primaire vallei op Schiermonnikoog, direct achter een stuifdijken ook op het jonge Groene Strand voor een oude stuifdijk (Fig. 5.14). In oudere valleien is een duidelijk onderscheid te zien in gebieden die onder invloed staan van Dynamisch Kustbeheer en gebieden die heel weinig dynamisch zijn. De gebieden met Dynamisch Kustbeheer (met washovers; op Borkum en Schiermonnikoog) hebben een lage snelheid in organische stofstapeling en de bovengrondse biomassa is er laag (Fig. 5.15).

De hoeveelheid organische stof die zich na verloop van tijd in de bodem ophoopt, lijkt dus in de meeste duinvalleien een nadelige invloed te hebben, maar dit is niet altijd het geval.

In de 4^e Kroon's Polder van Vlieland is de hoeveelheid organische stof in de bodem wel 10 keer zo groot als het gemiddelde van standplaatsen met Groenknolorchis en de leeftijd van de vallei is 87 jaar, ruim 4 keer de leeftijd die Groenknolorchissen op de Hors van Texel bereiken. In de 4^e Kroon's Polder wordt veen gevormd, maar de bodem wordt zo sterk door kalkrijk grondwater gevoed dat de pH altijd boven de 6 blijft. Niet alle oude valleien stapelen organische stof.

In de Buiten-Muy is een vallei die door Oeverkruid (*Littorella unifora*) wordt gedomineerd, die niet wordt gemaaid, maar toch een heel lage bovengrondse biomassa heeft. Door de extreem lange inundatieperiode (meer dan 7

maanden per jaar) kan Oeverkruid de vegetatie in een pioniersstadium houden (Adema et al. 2002, 2005).

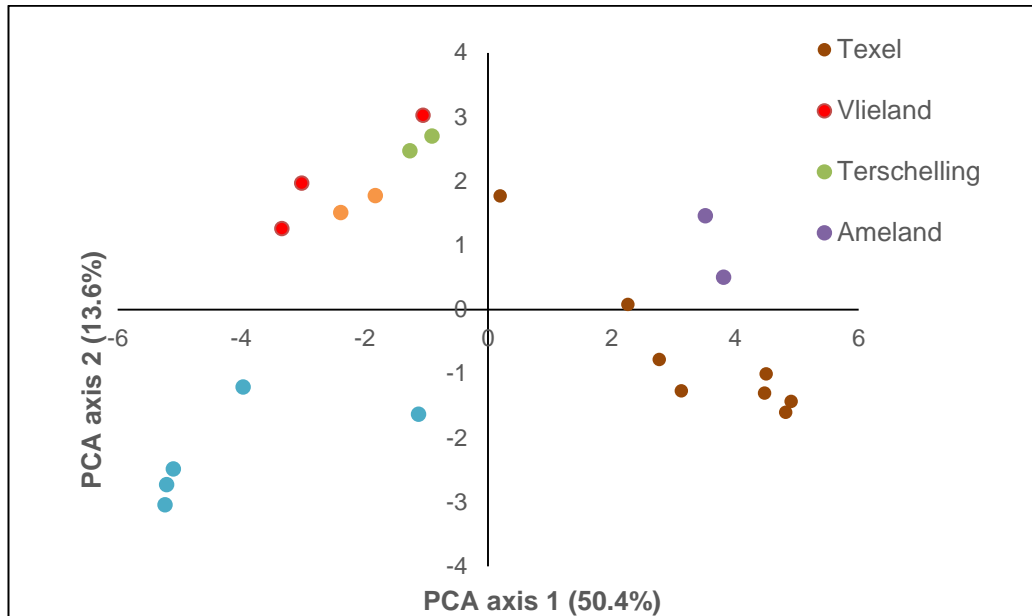


Figuur 5.15. Bovengrondse Biomassa (gemeten in Augustus 2102) in relatie tot de leeftijd van de valleien vanaf de eerste vegetatiebegroeiing (de Hoop 2013).

Figure 5.15. Above ground biomass in relation to age of the dune slacks. Symbols in red are sites without Dynamic coastal management. Symbols in green indicate sites with Dynamic Coastal Management (washovers).

5.5 Genetische verwantschap van Groenknolorchis-populaties

Een Principale Componenten Analyse van 22 populaties van Groenknolorchis op de Nederlandse Wadden eilanden en Borkum laat zien dat er veel genetische differentiatie is, zowel tussen de eilanden, maar ook binnen sommige eilanden (Fig. 5.16). De populaties van Schiermonnikoog en Texel verschillen het meest van elkaar. Binnen Nederland liggen die ook het verst uit elkaar. Men zou dan verwachten dat de populaties van Borkum het meest verwant zouden zijn met die van Schiermonnikoog, maar dat is niet het geval. Populaties van Borkum zijn verwant met die van Vlieland en Terschelling.



Figuur 5.16. Principale Componenten Analyse (PCA) van 21 populaties van Groenknolorchis met meer dan 4 individuen per populatie. De genetische variatie was zeer significant verschillend op de 1^e as ($F_{ST}=0.25$, $P=0.011$), maar niet significant verschillend op de 2^e as ($F_{ST}=0.07$, $P=0.63$; uit: Shahrudin 2014).

Figure 5.16. Principle Component Analysis of 21 populations of *L. loeselii* with population's labelling. The first axis shows a high significant in genetic differentiation ($F_{ST}=0.24$, $P=0.003$), while axis 2 shows no significant difference ($F_{ST}=0.065$, $P=0.62$).

Een 'assignment' test geeft op basis van de frequenties van de verschillende genetische merkers in alle bemonsterde populaties de meest waarschijnlijke herkomst van elk individu. Als we aannemen dat de Groenknolorchis een zelfbevruchter is (en alle biologische en ecologische waarnemingen wijzen daarop), dan geeft de test aan dat (op drie na) de meeste individuen uit hun eigen populatie afkomstig zijn. We hebben daarnaast een aparte test gedaan op de vrij recent (≤ 5 jaar geleden) gekoloniseerde populaties (Tabel 5.6) om te kijken wat de meest waarschijnlijke zaadbron was. Uit die analyse blijkt dat 88% (97 van de 110) van de zaadverspreiding tussen twee populaties op hetzelfde eiland plaatsvond (27 individuen van Vlie 2 naar Vlie 3, 25 van Tex 6 naar Tex 8, etc.), en slechts 12% (13 individuen) tussen verschillende eilanden (Tabel 5.6: 6 individuen van Borkum naar Vlieland, 2 individuen van Vlieland naar Borkum, 2 van Terschelling naar Borkum, 1 van Terschelling naar Schiermonnikoog en 2 van Texel naar Schier). Binnen de eilanden blijkt dat de zaadbron niet per sé de meest nabijgelegen populatie is. Zo is populatie Schier 5 het meest gekoloniseerd vanuit Schier 7 (3.8 km), terwijl Schier 1 dichterbij ligt (2.2 km) en even groot is.

In Figuur 5.16 is ook te zien dat er een populatie op Schiermonnikoog is die genetisch vrij sterk afwijkt van de overige populaties op het eiland. Deze afwijkende populatie bevindt zich op het nieuwe Groene Strand van Schiermonnikoog, vlak voor de stuifdijk bij paal 7. Dit is een hele jonge populatie van waarschijnlijk minder dan 5 jaar oud die ook heel geïsoleerd ligt van de andere populaties op het eiland. Uit de assignment test blijkt dat de meest waarschijnlijke zaadbron Terschelling is, en dat er zelfs aanwijzingen zijn voor immigratie vanaf Texel.

Tabel 5.6. Overzicht van de Groenknolorchis-individuen die mogelijk tussen verschillende populaties op één eiland of van het ene eiland naar het andere zijn 'verhuisd'. Deze resultaten zijn verkregen met een 'assignment test', die op grond van de verschillen in de frequentie van genetische merkers (allelfrequenties) tussen alle populaties toetst wat de meest waarschijnlijke ouderpopulatie van elk individu in elke populatie is. Wanneer de combinatie van merkers van een individu meer overeenkomt met een andere populatie dan die waar hij in voorkomt, dan is het waarschijnlijk dat hij uit die andere populatie afkomstig is. Voor deze test maakt het heel erg uit of we aannemen dat de Groenknolorchis een zelf- of kruisbestuiver is. Voor deze test hebben we aangenomen dat de soort voornamelijk aan zelfbevruchting doet, hetgeen het aantal waarschijnlijke 'verhuizingen' aanzienlijk doet afnemen. Alleen de verhuizingen met $P \leq 0.01$ zijn hier getoond (uit: Shahrudin 2014).

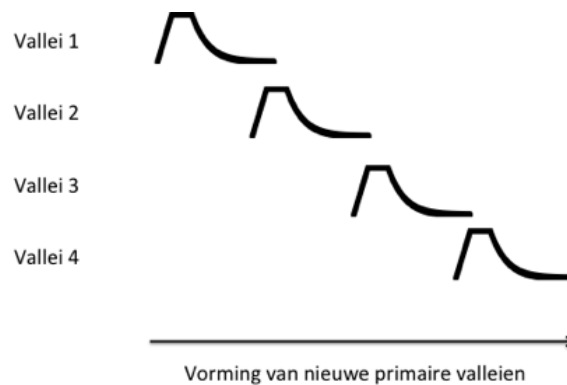
Table 5.6. Assignment of individuals from newly colonized populations to putative sources. Migrants that travelled less than 5 km are in bold.

Bron →	Bork 1	Sch 1	Sch 3	Sch 7	Ter s 3	Ter s 4	Tex 4	Tex 5	Tex 6	Tex 7	Vlie 2	Vlie 3
Bork 2	8					2					1	1
Sch 5		5	1	22	1		2					
Ters1					1	1						
Ters 2					1							
Tex 8								5	25	1		
Vlie 3	6										27	

5.6 Een metapopulatiemodel van de Groenknolorchis

5.6.1 Basis van het model

Voor alle populaties van de Groenknolorchis op de Waddeneilanden tezamen (de metapopulatie van de Groenknolorchis) is een enigszins gesimplificeerd demografisch-genetisch model opgesteld. Dit model omvat vijf eilanden met onderlinge afstanden die gebaseerd zijn op de eilanden Texel tot en met Schiermonnikoog. Op elk van de eilanden bevinden zich successie-complexen van vier primaire duinvalleien die steeds opnieuw gevormd worden en vervolgens in 10-20 jaar weer ongeschikt worden voor de soort. De successie in elke vallei verloopt volgens een korte opbouwfase (3-5 jr), een stabiele piek-fase (2-3 jr) en een geleidelijke fase van afname tot extinctie (6-15 jr, Figuur 5.17). De lengte van de fases in de successie is gebaseerd op het hierboven beschreven onderzoek, aangevuld met een analyse van de levensduur van Groenknolorchis-populaties op grond van presentie-data in een bestaande database (Florbase; Hartman & Oostermeijer, 2007). Uit laatstgenoemde analyse kwam reeds naar voren dat de meeste populaties tussen de 5 en 10 jaar op een locatie worden waargenomen, met (zeldzame) gevallen met een levensduur van 30 jaar op locaties met permanente aanvoer van basen- of kalkrijk grondwater. In Figuur 5.17 is ook te zien dat er overlap is in de aanwezigheid van de Groenknolorchis in valleien die tot dezelfde keten behoren. Deze overlap is gebaseerd op de genetische analyse van de herkomst van individuen in de jongste valleien. Daaruit bleek dat >88% van deze individuen afkomstig zijn van hetzelfde eiland.



Figuur 5.17. Gesimplificeerde successiereeks in de keten van vier primaire duinvalleien die in het metapopulatiemodel op elk Waddeneiland aanwezig is.

*Figure 5.17. Conceptual model of population development of *Liparis* in a sequence of different dune slacks that develop by natural processes in time.*

In het model is in alle fasen van de successie de factor toeval (stochasticiteit) ingebouwd, zodat er toevalsvariatie in de duur van de successie ontstaat, zowel in ruimte als in tijd. Ook is er variatie in de overlap in habitatgeschiktheid tussen valleien onderling. Hetzelfde geldt voor de draagkracht (carrying capacity, K) van elk van de valleien: de populaties kunnen tussen de honderden en duizenden individuen groot worden, afhankelijk van de toevallige samenloop van (milieu)omstandigheden. In principe is de gemiddelde populatiegroeisnelheid hoog genoeg om de populaties in het model de beschikbare habitat snel te kunnen laten opvullen. Ook hier is weer sprake van stochasticiteit (toevalsvariatie), zodat dit niet altijd zal lukken.

Het beheer in primaire duinvalleien bestaat vooral uit het verlengen van de duur van de afname-fase van een populatie (zoals in werkelijkheid gebeurt door maaien en incidenteel door afplaggen). De effecten van dit beheer op de levensvatbaarheid van de hele metapopulatie is gesimuleerd door de afname-fase langer te maken.

Op grond van de populatiegenetische studie is verspreiding (dispersie) door zaden in het metapopulatiemodel gemodelleerd als vooral dispersie binnen eilanden en een lange "staart" in de dispersiecurve die voor incidentele dispersie tussen eilanden zorgt.

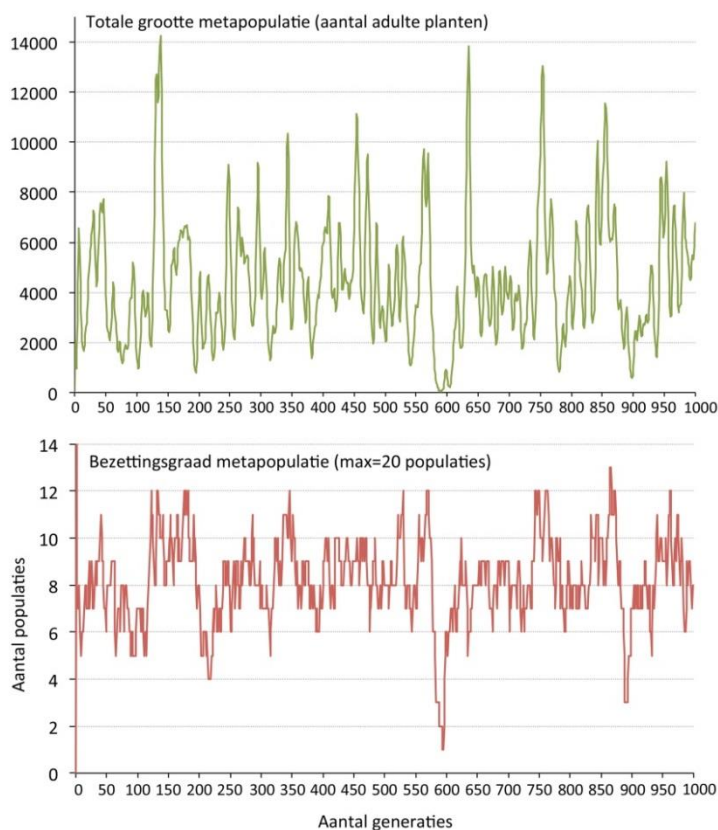
De genetische dynamiek in de metapopulatie ontstaat door individuen zich vooral zelf te laten bestuiven, zoals karakteristiek is voor de Groenknolorchis. Dit heeft tot gevolg dat het stuifmeel binnen de populatie blijft. Genenuitwisseling gebeurt daarom vrijwel uitsluitend door dispersie van zaden tussen de populaties (zie hierboven). Om de genetische dynamiek te volgen heeft elk individu een set neutrale (d.w.z. niet aan natuurlijke selectie deelnemende) merkers, vergelijkbaar aan de AFLP merkers die in het hiervoor besproken genetische onderzoek zijn gebruikt. Daarnaast is ook een genetisch bepaalde eigenschap ingevoerd met vijf genen die wel onder selectie staan, en die zo geprogrammeerd zijn dat ze aanpassing aan elk van de vijf gemodelleerde eilanden veroorzaken. Gen 1 leidt tot betere prestaties op Texel, Gen 2 op Vlieland, enzovoorts. Met de neutrale merkers kunnen we de genetische structuur die in het model ontstaat vergelijken met de resultaten van ons eigen onderzoek aan de Waddeneilanden. Met de aan evolutie blootgestelde vijf genen kunnen we kijken of er ondanks de uitwisseling van genen tussen eilanden toch evolutionaire aanpassing aan de specifieke

omstandigheden van elk eiland mogelijk is. Normaal gesproken zorgt zelfbevruuchting ervoor dat aanpassing snel kan gebeuren, maar die aanpassing wordt weer tegengewerkt als er veel uitwisseling van genen plaatsvindt. Omdat in de Groenknolorchis beide processen – zelfbevruuchting en veel uitwisseling – plaatsvinden is de uitkomst hiervan niet voor de hand liggend. Omdat Groenknolorchis een zelfbestuiver is hebben we aangenomen dat de soort aan inteelt is aangepast, en dat inteeltdepressie (afname van overleving en groei- en bloei-prestaties door inteelt) niet voorkomt.

5.6.2 Resultaten

Demografie

In de metapopulatie zijn in principe op elk van de vijf eilanden vier duinvaleien (dus totaal 20) beschikbaar voor kolonisatie. De totale grootte en bezettingsgraad van de metapopulatie fluctueert door de kortdurende geschiktheid van elke vallei en de rol van het toeval sterk (Figuur 5.18).



Figuur 5.18 Demografische dynamiek van de gesimuleerde metapopulatie van de Groenknolorchis op de Waddeneilanden. De bovenste grafiek geeft de totale grootte van de metapopulatie in aantal adulte planten gedurende 1000 generaties, en de onderste geeft de bezettingsgraad (metapopulation occupancy), d.w.z. het aantal habitatplekken dat per generatie bezet is. Het maximale aantal populaties is 5 eilanden x 4 duinvaleien = 20, maar die zijn dus nooit allemaal tegelijk bezet.

*Figure 5.18. Dynamics of simulated metapopulation of *Liparis loeselii* (1000 generations) on the Dutch Wadden Sea islands (green) and metapopulation occupancy per generation (red).*

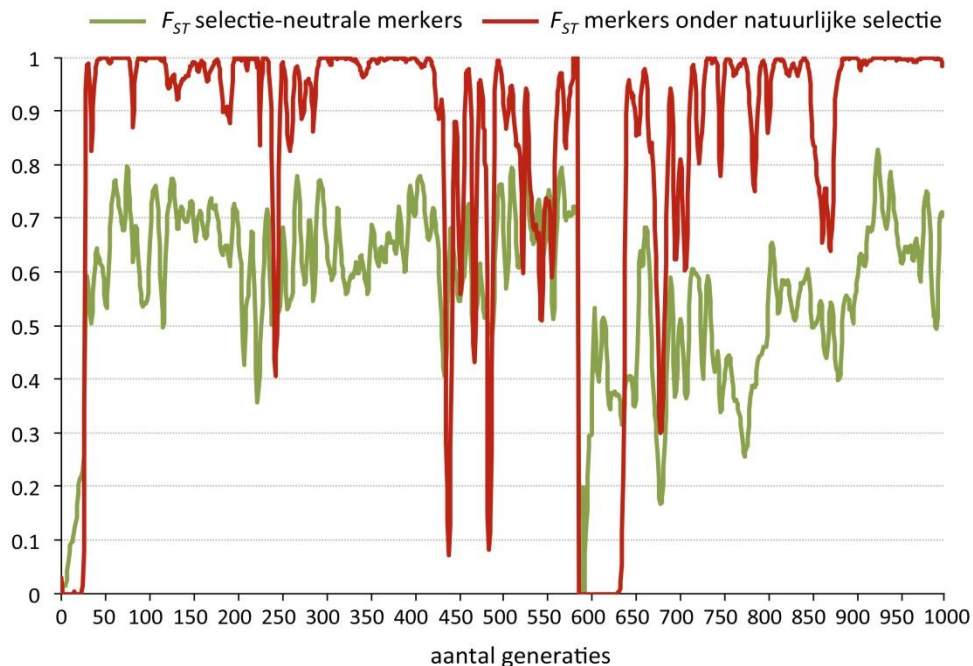
Het aantal door de Groenknolorchis bezette duinvaleien is gemiddeld 8 en varieert tussen de 6 en 12. Gemiddeld is er dus slechts 40% (8/20) van de

maximaal beschikbare habitat bezet. Af en toe gaat de metapopulatie door toevallige samenloop van omstandigheden door een flinke dip. Eénmaal (in generatie 590) sterft de hele metapopulatie van de (gesimuleerde) Waddeneilanden zelfs op een haar na uit. Op dat moment zijn er nog maar 46 planten (in één vallei) over, terwijl het maximum aantal dat na 150 generaties werd bereikt boven de 14000 lag. Na bijna te zijn uitgestorven klimt de metapopulatie in ca. 45 jaar overigens meteen weer naar een nieuw maximum. Hij kan dus wel een stootje hebben. De gemiddelde omvang van de metapopulatie is 4400 bloeiende individuen.

Genetische structuur

De genetische structuur die na enige tijd in de metapopulatie van de Waddeneilanden wordt gevormd komt zeer goed overeen met de tijdens het genetische onderzoek waargenomen structuur.

De genetische differentiatie voor de neutrale merkers tussen populaties binnen en tussen eilanden varieert sterk (Fig. 5.19, groene lijn).



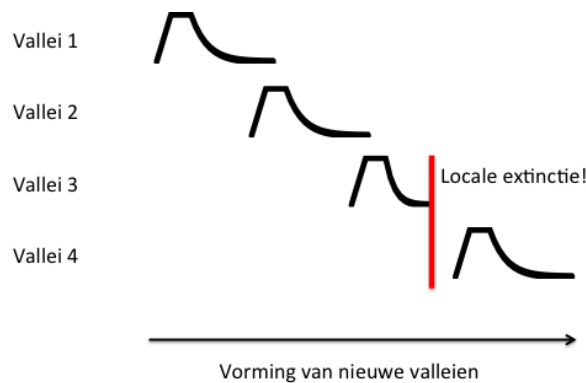
Figuur 5.19. Dynamiek van genetische differentiatie voor neutrale en adaptieve kenmerken in de metapopulatie van de Groenknolorchis op de Waddeneilanden. De genetische differentiatie wordt uitgedrukt als F_{ST} , die 0 is als populaties identiek zijn en 1 als ze genetisch geheel verschillend zijn. De blauwe lijn laat de differentiatie voor neutrale merkers zien, die ook in werkelijkheid is gemeten met AFLP merkers. De lijn varieert zeer sterk, maar over het algemeen is de F_{ST} hoog, tussen de 0,4 en 0,6. Dit correspondeert goed met de door ons in werkelijkheid gevonden waarde van 0,45. De F_{ST} voor de genen die aanpassing aan elk van de vijf eilanden regelen, en waarop dus natuurlijke selectie kan plaatsvinden (rode lijn) is veel hoger, en wordt soms zelfs 1. Zie de tekst voor uitleg daarvan.

Figure 5.19. Dynamics of genetic differentiation for neutral (green) and adaptive (red) characteristics in the metapopulation of *Liparis loeselii* on the Dutch Wadden Sea islands.

Dat komt door de hoge mate van dynamiek in de metapopulatie, met af en toe extinctie van de totale set populaties op één eiland of zelfs bijna algehele extinctie. De genetische differentiatie wordt uitgedrukt als de F_{ST} . Wanneer populaties genetisch identiek zijn is F_{ST} nul, wanneer ze totaal van elkaar verschillen is F_{ST} één. De genetische verschillen tussen populaties zijn over het algemeen vrij hoog (F_{ST} ligt grofweg tussen 0.4 en 0.6). Je zou verwachten dat de hoge dispersie tussen populaties en tussen eilanden de genetische variatie sterk zou vermengen, waardoor alle populaties genetisch op elkaar zouden gaan lijken. Dat is dus niet het geval.

Dit wijst erop dat de zelfbestuiving (die juist leidt tot hoge genetische differentiatie tussen populaties) een duidelijker stempel drukt op de genetische structuur dan de hoge zaadverspreiding. De F_{ST} voor de onder selectie staande eigenschappen (Fig. 5.19, rode lijn) nóg hoger is, soms zelfs 1. Als de rode lijn 1 wordt betekent dit dat er volledige aanpassing aan de specifieke milieutypen op elk van de eilanden heeft plaatsgevonden. Op Texel komen dan alleen nog planten met de optimale Texel-eigenschap voor, op Vlieland alleen Vlieland-genotypen, etc.

Normaal gesproken werkt een hoge mate van genetische uitwisseling zulke aanpassing tegen. Daardoor worden immers regelmatig niet optimaal aangepaste genotypen tussen eilanden uitgewisseld. Omdat deze zich door de zelfbestuiving niet genetisch vermengen met de lokale populatie kunnen ze ook weer snel uit een populatie verdwijnen. Dit zorgt uiteindelijk voor lokale adaptatie. De kans hierop is op de Waddeneilanden door de relatief geringe verschillen in habitatfactoren tussen de eilanden niet zo groot. Natuurlijke selectie zou echter wel voor divergentie tussen duin- en laagveenpopulaties kunnen zorgen. Daar zijn uit ander onderzoek enige aanwijzingen voor (Wheeler et al. 1998; Pillon et al. 2010, Vanden Broeck et al. in review).



Figuur 5.20. Illustratie van extinctie van de metapopulatie op een eiland wanneer een populatie uitsterft voordat een volgende vallei geschikt is geworden voor (her)kolonisatie.

Figure 5.20. Illustration of how a metapopulation can become extinct when on an island a population becomes extinct because the development of a new dune slack is too late for successful establishment of a new population.

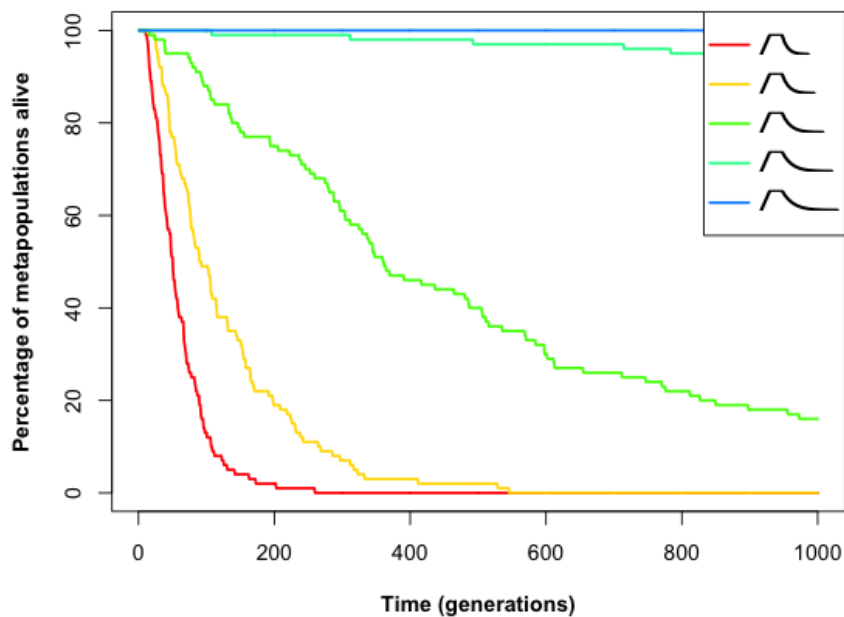
Wanneer er door toeval geen temporele overlap is in de aanwezigheid van de Groenknolorchis in verschillende valleien (successiestadia) op een eiland, dan kan er lokale extinctie van de soort op een eiland plaatsvinden. Op dat moment is de dispersie tussen eilanden van groot belang voor demografische en genetische redding ('rescue-effect', uitgebeeld in Figuur 5.20). Uit het genetische onderzoek blijkt dat dispersie tussen eilanden slechts incidenteel

optreedt. Overlap in aanwezigheid van de soort in verschillende successiestadia (leeftijden) van de valleien op een eiland lijkt dus een zeer belangrijke factor voor de levensvatbaarheid van de Groenknolorchis.

Het belang van lokaal beheer

Wanneer de levensduur van individuele populaties kort is (d.w.z. zonder beheer als maaien en plaggen) daalt het aantal bezette populaties in de metapopulatie snel (Figuur 5.21).

Naarmate het lokale beheer beter in staat is om de levensduur van een populatie te verlengen neemt ook de bezettingsgraad, en daarmee de levensvatbaarheid van de metapopulatie, toe. Ondanks dat de nadruk in de metapopulatiedynamiek van de Groenknolorchis op de vorming en het daarna ontkaalken en dichtgroeien van duinvalleien ligt laat deze grafiek goed zien dat lokaal beheer een onverwacht grote invloed kan hebben op de levensvatbaarheid van hele metapopulaties, een interessant resultaat ter ondersteuning van de activiteiten van terreinbeheerders. Hierbij moet wel opgemerkt worden dat op slecht gebufferde standplaatsen, dus bij niet geschikte hydrologische omstandigheden, de lokale populatie ondanks maaibeheer binnen 20 jaar uitsterft. Dit geldt met name voor ontkaalkte bodems, dus in gebieden die ouder zijn dan 100 jaar.



Figuur 5.21. De rol van lokaal beheer voor de bezettingsgraad van de gehele metapopulatie van de Waddeneilanden. De rode en gele lijn komen overeen met een zeer korte levensduur van individuele populaties, die vaak samengaat met niet-beheerde valleien. De blauwe lijnen corresponderen met een door maaibeheer of afplaggen verlengde levensduur van populaties.

Figure 5.21. The influence of nature management (mowing and top soil removal) on the metapopulation occupancy of the Wadden Sea islands. The red and yellow lines represent individual population with a very short life span. The blue and green lines represent population with a very prolonged life span due to continuous nature management.

6 Resultaten Hydrologisch onderzoek

P.J. Stuyfzand met medewerking van: Ivan Estrada de Wagt, Donovan Amatsat, Chantal van Bloemendal - Bland, Birgit Oskam, Danny van Loon, Henk Everts, Ab Grootjans.

6.1 Borkum

6.1.1 12 monsters van het ondiepe grondwater in de kwelzone van Ostland

In het Ostland, zijn eenmalig op 12 mei 2012, 12 ondiepe grondwatermonsters genomen met de spiraalboor (Fig. 6.1).



*Figuur 6.1. Grondwatermonsterpunten A-F op Borkum d.d. 12 mei 2012. Vegetatieopnames 1-5 door Kooijman d.d. 7-8 september 2010: Groen = *Liparis loeselii*; rood = geen *Liparis loeselii* (waarschijnlijk te zout en/of te nat).*

Figure 6.1. Sampling sites of shallow groundwater (A-F) and vegetation descriptions (1-5) in the washover plain on Borkum. Groundwater was sampled in May 2012.

De meetresultaten zijn gepresenteerd in het technische rapport over het hydrologisch deelonderzoek (Stuyfzand 2014). Op de locaties A, B en D waren in 2012 tekenen van voorkomen van de Groenknolorchis.

Vergelijking van de kwaliteit van het ondiepste grondwater ter plaatse, met (A1, B1, D1) en zonder groenknolorchis (C1, E1, F1), leert het volgende. De locaties met Groenknolorchis vertonen een lagere concentratie aan Cl (≤ 1500 mg/L), SO₄ (≤ 150 mg/L), PO₄ (≤ 0.4 mg/L), NH₄ (≤ 1.4 mg/L), B (≤ 550 µg/L), Br (≤ 5000 µg/L), Li (≤ 23 µg/L) en Sr (≤ 1000 µg/L). Deze locaties zijn gekenmerkt door licht brak, (bijna) kalkverzadigd, anoxisch grondwater met (zeer) hoge ijzer concentratie en geen tot geringe sulfaatreductie. De conditie voor chloride bepaalt ook die van SO₄, B, Br, Li en ten dele Sr, omdat deze parameters sterk verbonden zijn aan de zeewaterbijdrage.

6.2 Schiermonnikoog

6.2.1 Twee meetraaien loodrecht op het Groene Strand

Het onderzoek speelde zich vooral af op het Groene Strand, ongeveer 1 km ten oosten van De Marlijn, tussen strandpaal 7 en 9. Daar zijn 2 meetraaien ingericht en bemonsterd: AB in het westen (Fig. 6.2) langs peilbuizen PB2-PB5 waarvan PB2-PB4 elk uit 4 weggedrukte peilbuizen op resp. 5, 10, 15 en 20 m-MV bestaan en PB5 gepulst is tot ca. 5 m-MV; en CD in het oosten (Fig. 6.2) over peilbuis PB1 (zelfde karakteristieken PB2-PB4).



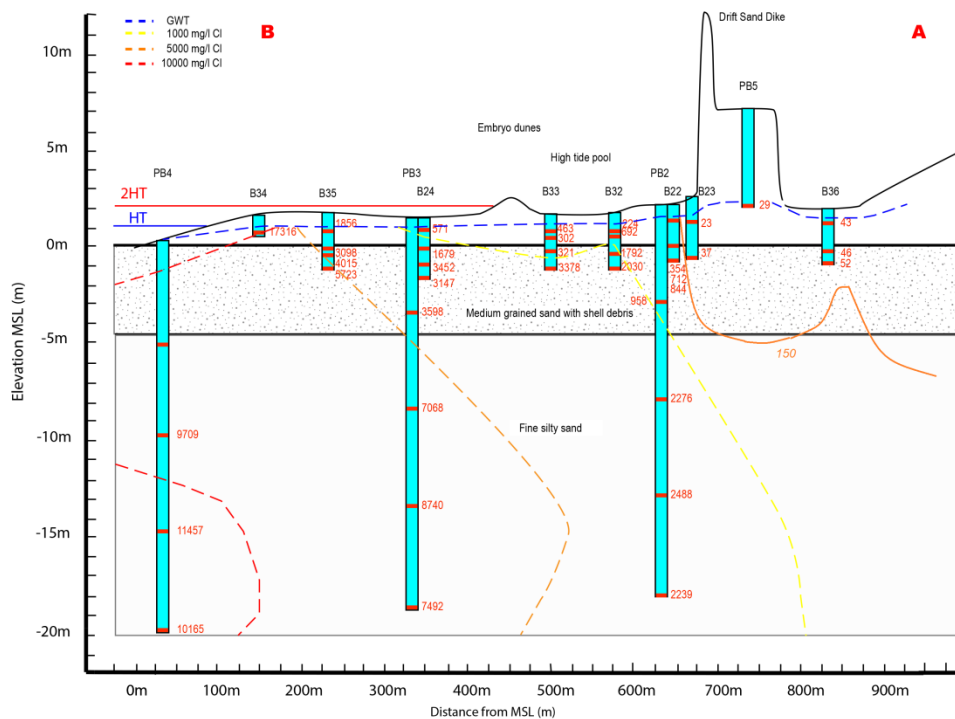
Figuur 6.2. Ligging van de meetraaien AB en CD, met de peilbuizen PB1-PB5 en een deel van de spiraalboorpunten B1-B36. De in november 2012 bemonsterde meetpunten staan in deze figuur.

Figure 6.2. Position of transects AB and CD, which were used to sample the shallow groundwater on the Green Beach of Schiermonnikoog.

Langs profiel AB zijn in totaal 22 spiraalboringen verricht en bemonsterd, waarvan 14 in oktober-november 2012 en 8 in juni 2013. Langs profiel CD zijn in totaal 7 spiraalboringen verricht en bemonsterd in juni 2013. De gestolen CTD Diver bevond zich ~40 m ten oosten van PB3, de MiniDiver en BaroDiver zaten in PB5.

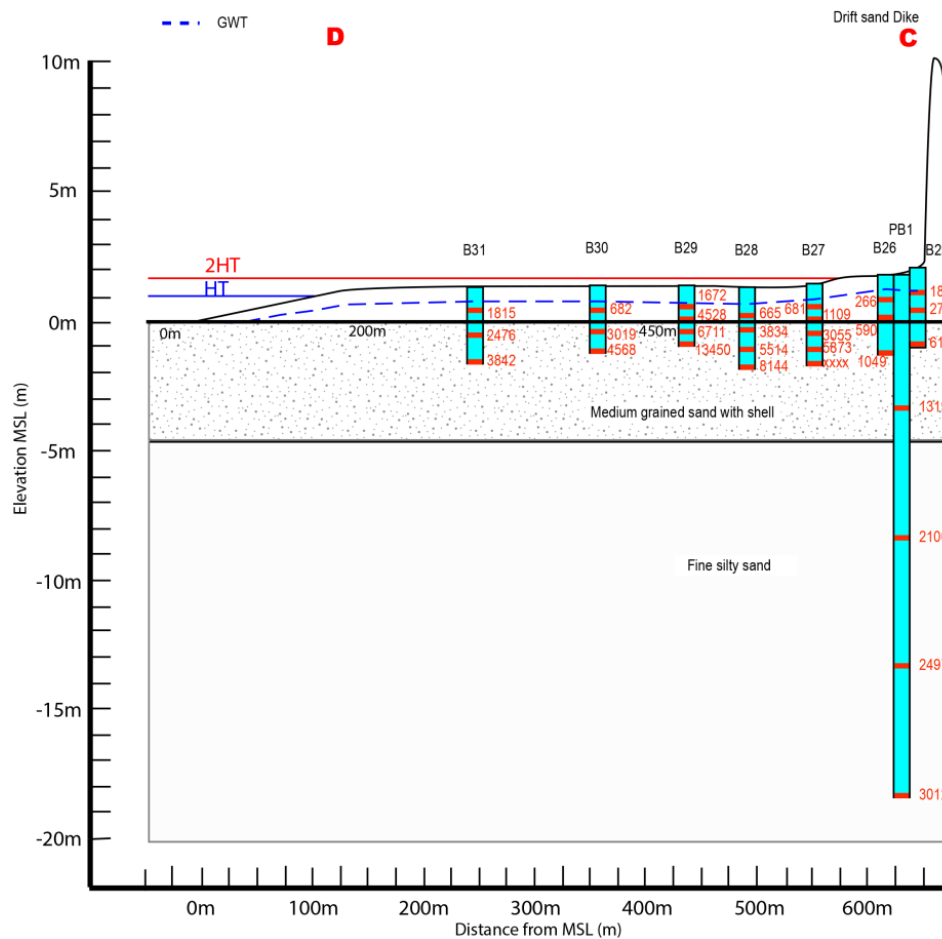
6.2.2 Zoet-zout kartering

De 4 geleidbaarheidssonderingen en waarnemingen met de ter plaatse geïnstalleerde peilbuizen en met de spiraalboringen hebben meer inzicht gegeven in de lokale ligging van het zoet-zout grensvlak (Fig.6.3 en 6.4). We zien in dit gebied op slechts 3 locaties zoetwaterlenzen die bovendien zeer dun zijn: In het zuiden waar de Kobbeduinen grenzen aan de afgesloten strandvlakte (<10 m), onder de stuifdijk (en langs de randen ervan; <8 m) en onder de hogere embryoduinen (<2 m). De zoetwaterlens onder de afgesloten strandvlakte, die deels gevoed wordt vanuit de Kobbeduinen, kent periodiek inputs van brak oppervlaktewater tijdens hoge zeestanden. Het grondwater onder de strandvlakte in het studiegebied is daardoor in de winter brak en in de zomer (bij gebrek aan inundaties) zoet (Fig.6.3).



Figuur 6.3. Ruimtelijke verdeling van de chloride concentratie langs transect AB (Groene Strand Schiermonnikoog) in juni 2013. Zwarte, blauwe, rode horizontale lijn = NAP, GHW (= gemiddeld hoog water) en 2xGHW (>5x/jaar).

Figure 6.3. Chloride concentrations in the groundwater measured in transect AB (Green Beach Schiermonnikoog) in June 2013. HT = High tide. Blue dashed line = groundwater table.



Figuur 6.4. Ruimtelijke verdeling van de chloride concentratie langs transect CD in juni 2013. Zwarte, blauwe, rode horizontale lijn = NAP, GHW en 2xGHW (GHW = gemiddeld hoog water).

Figure 6.4. Chloride concentrations in the groundwater measured in transect CD in June 2013. HT = High tide. Blue dashed line = groundwater table.

We zien tevens dat het brakke/zoute grondwater onder de zoetwaterlenzen noordwaarts zouter wordt t.g.v. frequentere overstroming. Raai CD (Fig. 6.4) vertoont geen zoetwaterlenzen onder de embryoduintjes, wel onder de stuifdijk, conform verwachting.

6.3 Patronen in grondwaterkwaliteit

6.3.1 Globaal overzicht

De grondwaterkwaliteit op de in 2013 bemonsterde meetpunten op het Groene Strand van Schiermonnikoog en in aangrenzend duingebied vertoont een enorme variatie, van oligohalien-zoet (Cl <30 mg/L) t/m zout (Cl 10.000-20.000 mg/L), van nitraathoudend ((sub)oxisch) t/m sulfaatloos (diep anoxisch; methanogeen), en van atroof (EPI <0.5) t/m eutroof (EPI 3,5-4,5). Het grondwater is vrijwel overal kalkrijk en kalk(over)verzadigd (SI-calciet >0). In veruit de meeste gevallen vertoont het grondwater verzoetingskenmerken, enerzijds door dominantie van regenwaterinfiltratie

over zeewaterinundatie in de meetperiode, en anderzijds door een geleidelijke verzoeting dankzij kustuitbreiding.

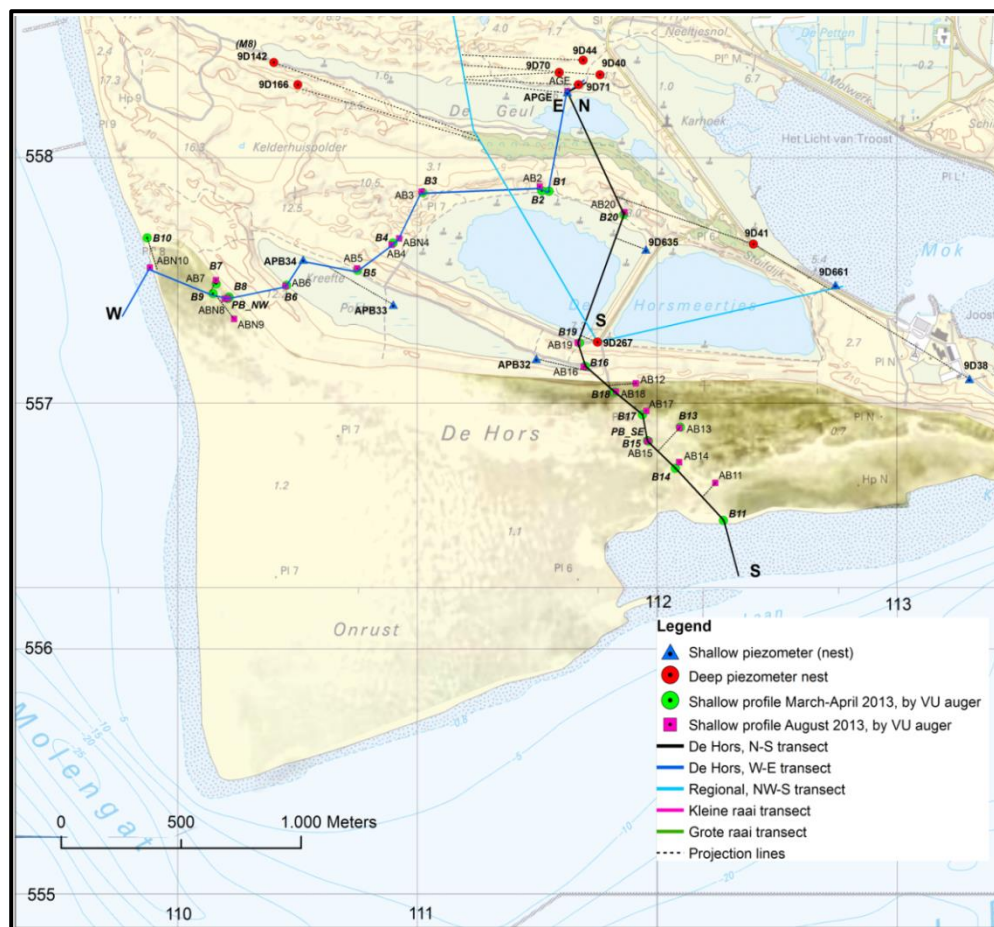
De laagste saliniteit troffen we aan ondiep onder de embryoduin van de 2^e generatie op zekere afstand van de hoogwaterlijn, waar overspoeling zelden of nooit optreedt en de invang van sea spray beperkt is, en wanneer er tevoren veel regen/sneeuw gevallen is met weinig zeezout (zoals in de winter van 2013). De hoogste saliniteit is te vinden onder de zeebodem, onder het natte strand en in het diepere grondwater onder de zoetwaterlens.

Het voorkomen van de Groenknolorchis is blijkens de hier verzamelde grondwatergegevens geassocieerd met locaties waar het bovenste grondwater zoet tot brak (Cl <2500 mg/L) is. Verdere hydrochemische kengetallen van de standplaats zijn: anoxisch (meestal geen SO₄-reductie, hoog Fe, geen NO₃), NH₄<0,3, hoog Ca en kalk(over)verzadigd.

6.4 Texel

6.4.1 Twee meettraaien bij de Hors

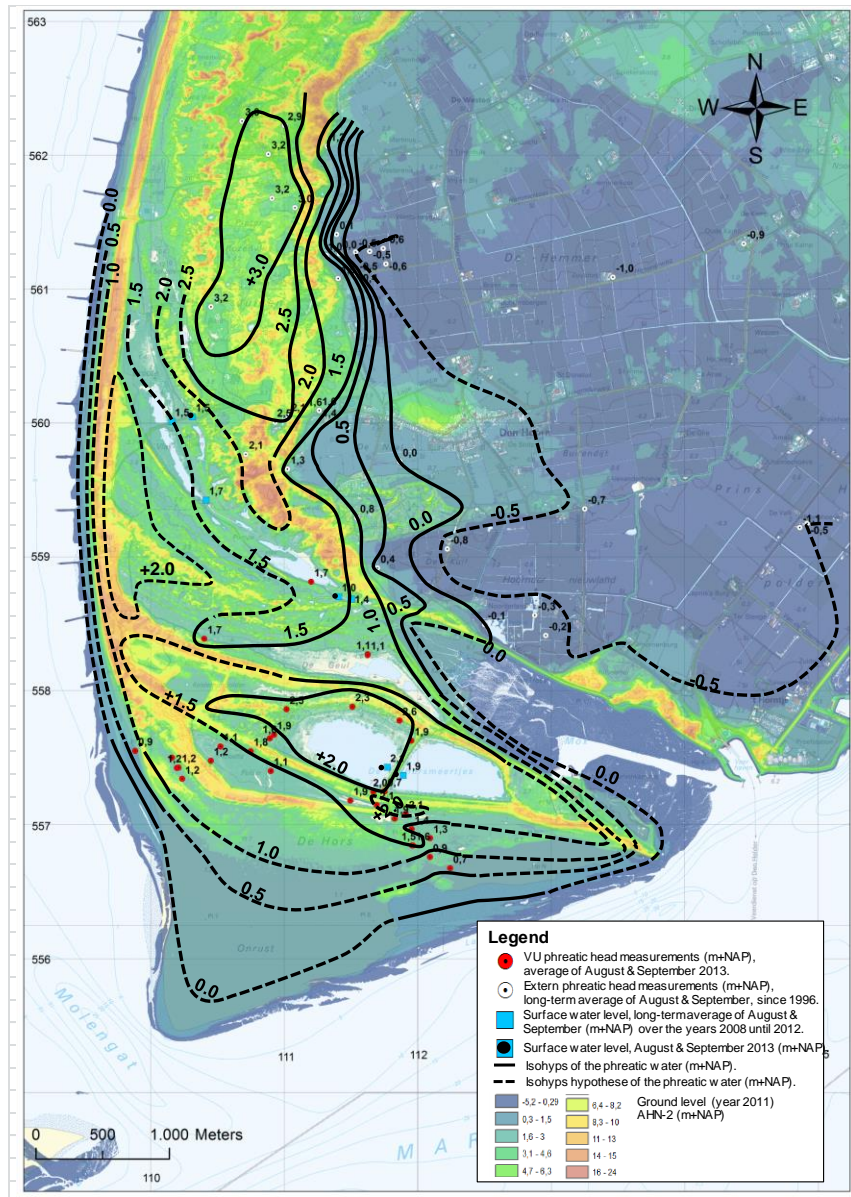
Het onderzoek speelde zich vooral af in de omgeving van de Hors en Horsmeertjes in het zuidwestelijke duin- en strandgebied van Texel.



Figuur 6.5. Locatiekaart van de spiraalboringen en bemonsterde peilbuizen in het gebied van De Hors op Texel, met de meettraaien N-S en E-W.

Figure 6.5. Map with locations of sites where shallow groundwater has been sampled using a spiral drill on the Hors area of Texel.

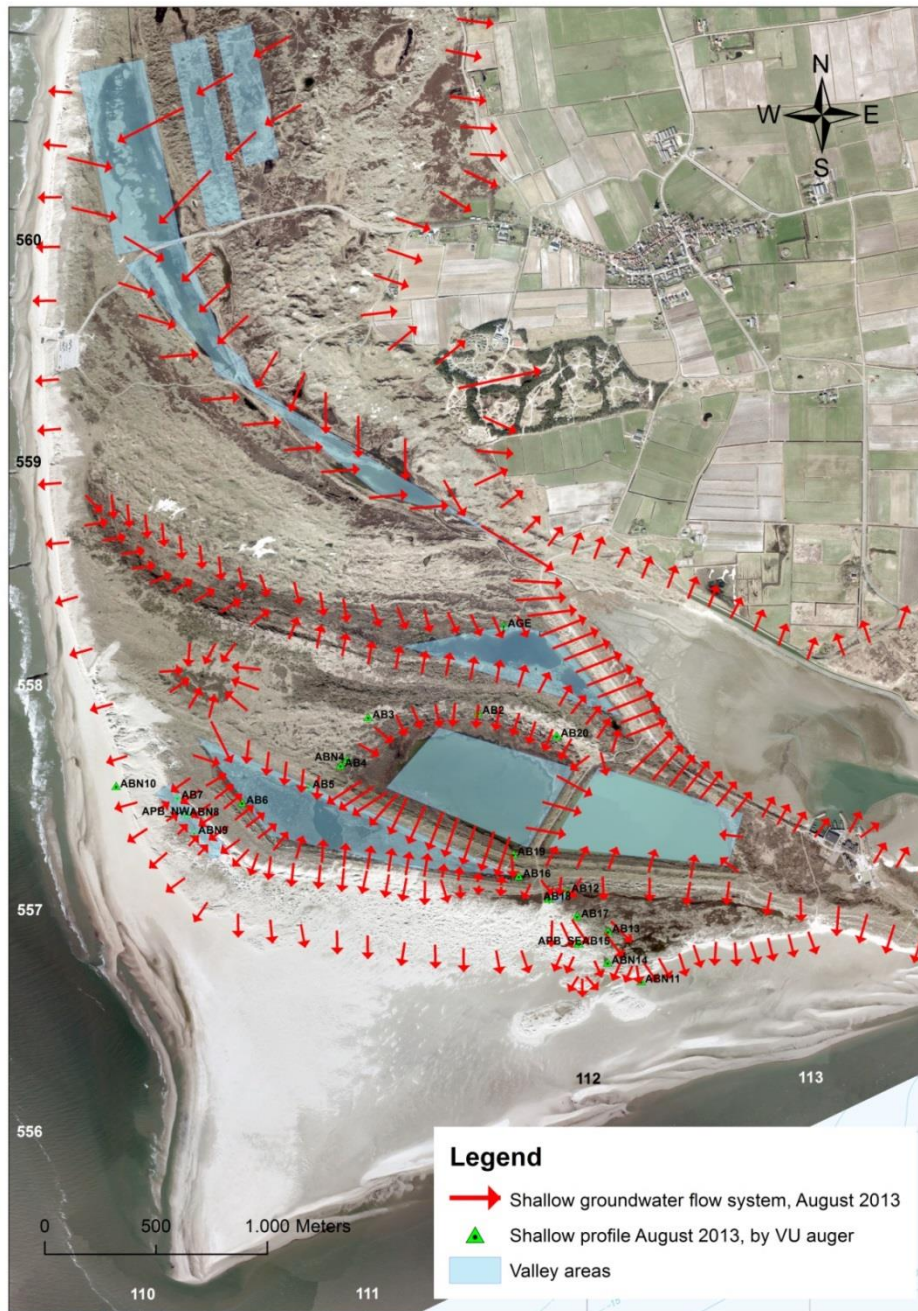
Daar zijn 2 meetraaien ingericht en bemonsterd: N-S in het oosten en W-E meer in het westen (Fig. 6.5).



Figuur 6.6. Isohypsens van de grondwaterstand in augustus-september 2013. Data van niet-VU meetpunten zijn gedownload van www.dinoloket.nl, met selectie op periode 2000-2012.

Figure 6.6.. Groundwater level contour lines in southern part of Texel measured in August-September 2013.

Uit het isohypsenpatroon van het ondiepe (freatische) grondwater blijkt dat de Horsmeertjes de top van een lokaal grondwatersysteem vormen. Figuur 6.7 geeft de grondwaterstroming weer die afgeleid kan worden uit dit isohypsenpatroon. Met name de valleien in de E-W raai maken deel uit van zgn doorstroomvalleien, waarbij het grondwater van de ene vallei naar de andere kan stromen. De valleien in de N-S raai hebben een klein infiltratiegebied, dat eigenlijk alleen bestaat uit de duinenrij tussen de Horsmeertjes en de De Mok.

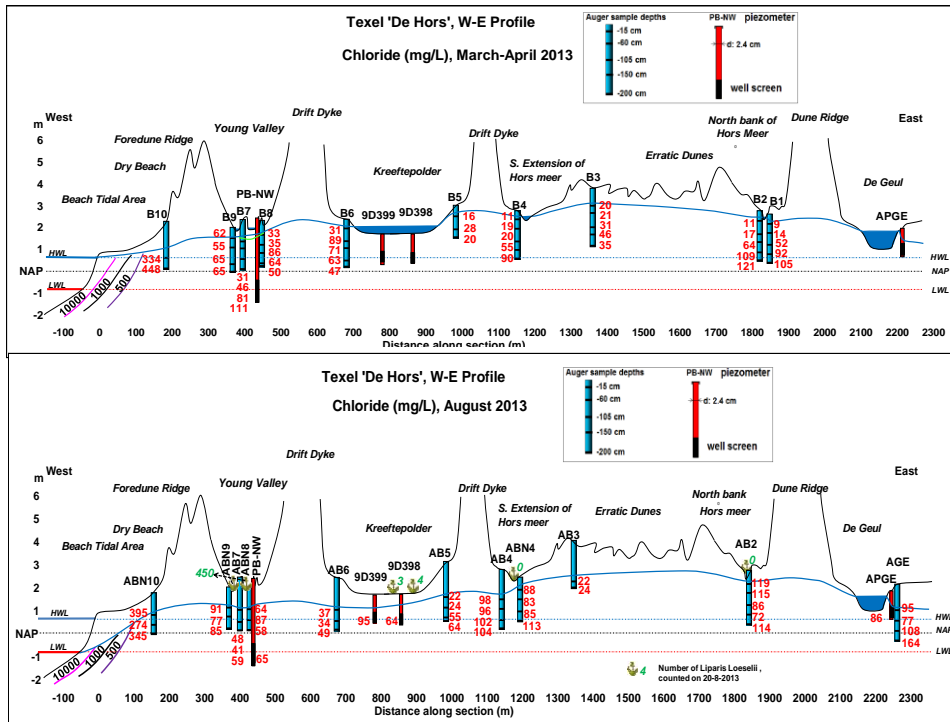


Figuur 6.7. Richting van grondwaterstroming in freatische pakket, met rekenschap van kwelplassen.

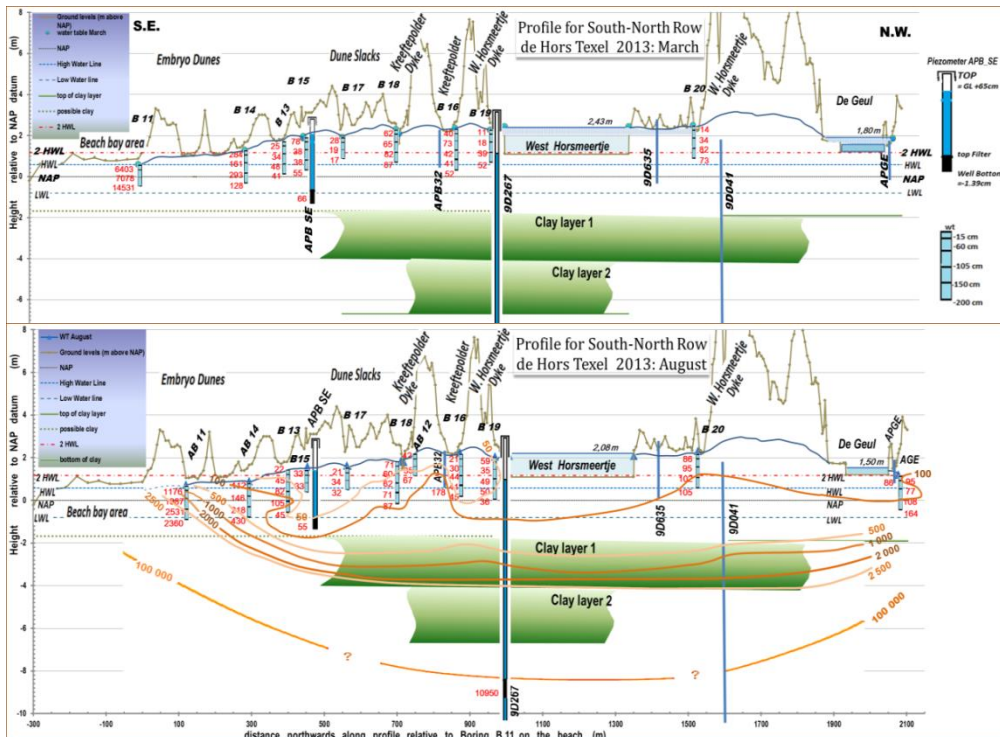
Figure 6.7. Direction of shallow groundwater flow in the Hors area on Texel.

6.4.2 Zoet-zout kartering

De Cl-concentraties zijn langs de ondiepe meetraaien geplot, voor zowel de winter- als zomerperiode: profiel W-E in Fig.6.8, en profiel NW-SE in Fig.6.9.



Figur 6.8. Cl concentraties langs de ondiepe meetraai W-E in winter en zomer 2013. Voor ligging meetraai zie Fig.6.5. NB: diver in PB-NW.
 Figure 6.8. Cl concentrations in the shallow groundwater in transect West to east on Texel, de Hors). Measured August 2013.



Figur 6.9. Cl concentraties langs de ondiepe meetraai NW-SE in winter en zomer 2013. Voor ligging meetraai zie Fig.6.5. NB: diver in APB-SE. NB: 100.000 isochloride lijn moet zijn 10.000 mg Cl/L.

Figure 6.9. Cl concentrations in the shallow groundwater in transect NW-SE on Texel, de Hors). Measured March and August 2013.

6.4.3. Patronen in grondwaterkwaliteit

De grondwaterkwaliteit op de in 2013 bemonsterde meetpunten op de Hors en in aangrenzend duingebied vertoont een enorme variatie, van oligohalien-zoet (Cl <30 mg/L) t/m zout (Cl 10.000-20.000 mg/L), van nitraathoudend ((sub)oxisch) t/m sulfaatloos (diep anoxisch; methanogeen), en van atroof (EPI <0.5) t/m hypertroof (EPI 5,5-6,5). Het grondwater is, behalve op enkele zeer ondiepe, landinwaartse locaties, overal kalkrijk en kalk(over)verzadigd (SI-calciet >0), en bevat tamelijk veel SiO₂ ten gevolge van het oplossen van vooral biogeen opaal (diatomeeën e.d.).

De laagste saliniteit treffen we ondiep aan op zekere afstand van de hoogwaterlijn, waar overspoeling zelden of nooit optreedt en de invang van sea spray beperkt is, en wanneer er tevoren veel regen/sneeuw gevallen is met weinig zeezout (zoals in de winter van 2013). De hoogste saliniteit is te vinden onder de zeebodem, onder het natte strand en in het diepere grondwater onder de zoetwaterlens.

Het voorkomen van de Groenknolorchis is geassocieerd met locaties waar het bovenste grondwater zoet tot licht brak (Cl <300 mg/L) is. Verdere hydrochemische kengetallen van de standplaats zijn: anoxisch (vrijwel geen SO₄-reductie, hoog Fe, geen NO₃), NH₄<0,2, hoog Ca en kalk(over)verzadigd.

6.5 Veermansplaat

6.5.1 Raaien en meetpunten op de noordkop

In totaal zijn tijdens het onderzoek 21 boringen met een spiraalboor gezet en 2 pulsboringen ter plaatsing van een ondiepe peilbuis. De spiraalboringen zijn verspreid over het noordelijke deel van de Veermansplaat, min of meer langs 3 meetraaien (Fig. 6.10). Daarnaast zijn ook enkele geïsoleerde boringen geplaatst.

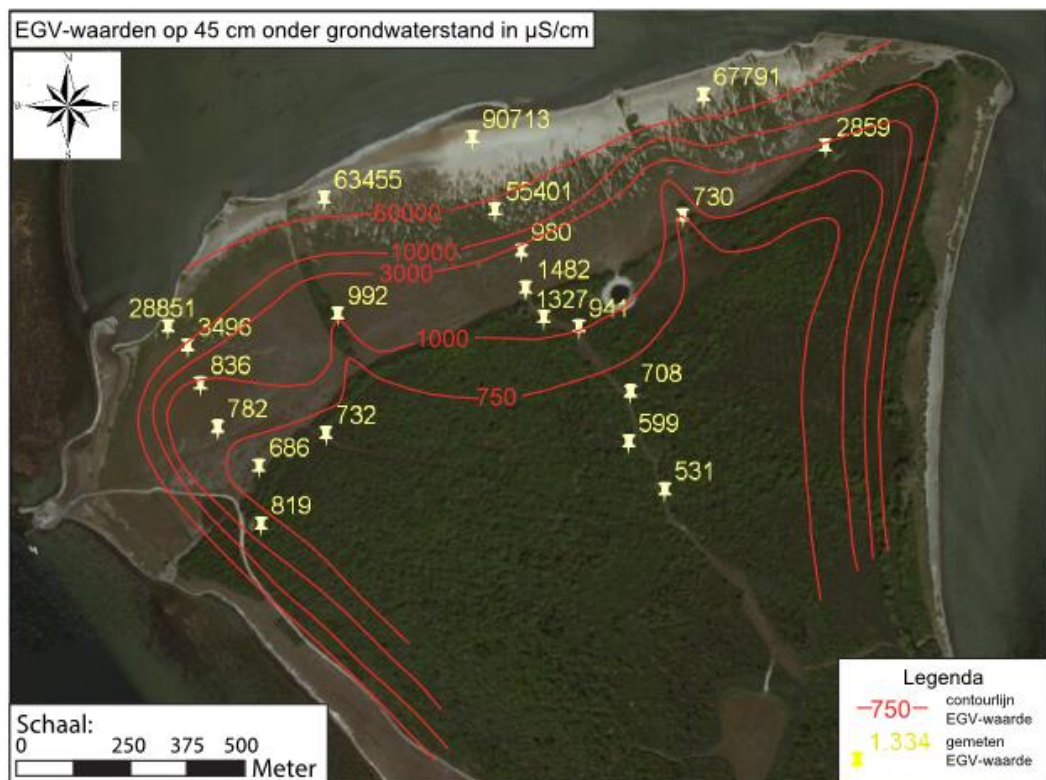


Figuur 6.10. Locatie van de 21 spiraalboringen op de Veermansplaat.

Figure 6.10. location of 21 groundwater sampling sites (with the spiral drill, see fig 3.5) on the Veermansplaat in Lake Grevelingen.

6.5.2 Zoet-zout kartering

Om de zoet-zout gradiënten van het grondwater via spiraalboringen te bepalen is van elk meetpunt op alle dieptes (7-10 vanaf grondwaterstand tot einddiepte van 1.5-2.2 m-MV) het EGV (en de hele anorganische chemie) bepaald. De metingen zijn in beeld gebracht via een bovenaanzicht op 45 cm onder de grondwaterstand (Fig.6.11), en via 2 profielen (Fig.6.12). We zien een duidelijke toename van het EGV met toenemende diepte en met afnemende afstand tot de kust. De waarden zijn het hoogst bij een diepte van 105 cm en het laagst bij een diepte van 15 cm. Deze toename met de diepte speelt aan de randen van het eiland een veel kleinere rol. Dit is goed te zien in profiel B bij boring 10 (Fig.6.12).

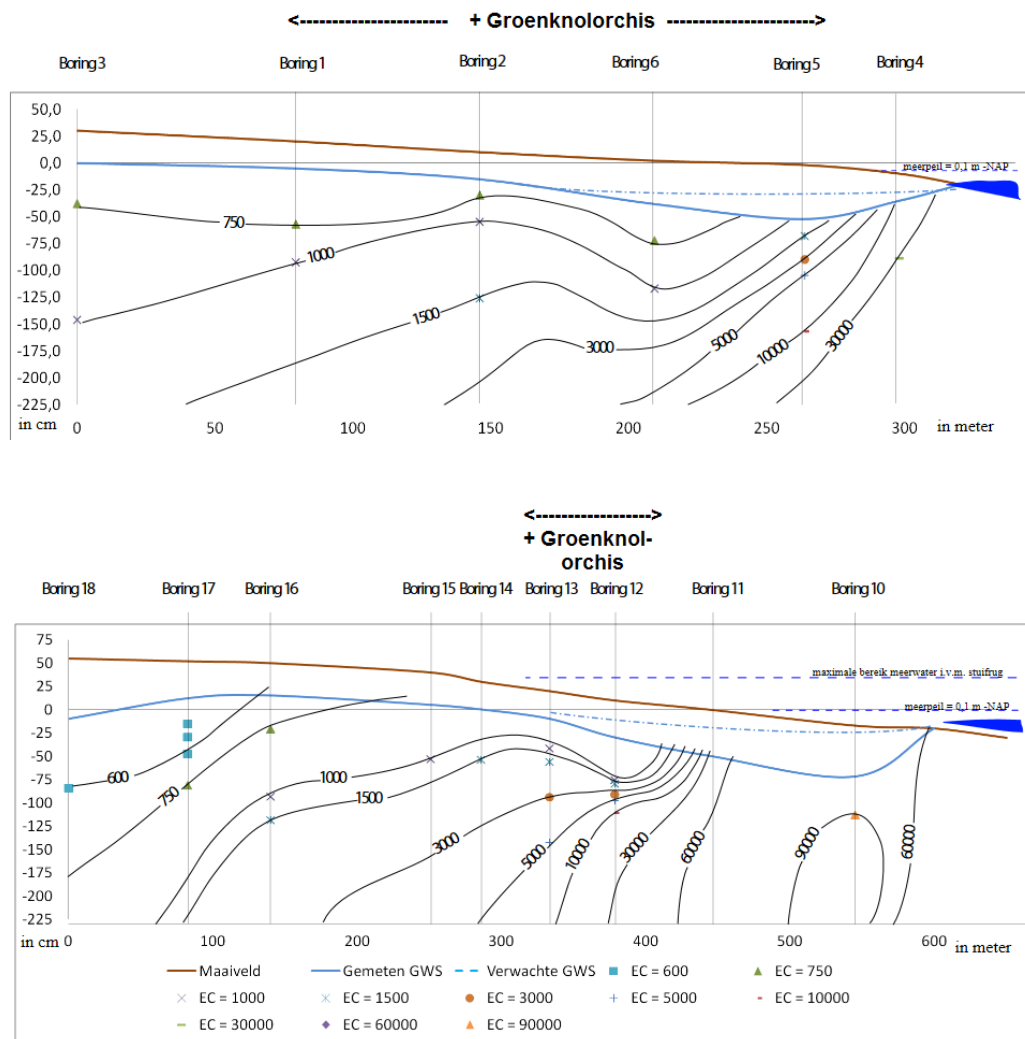


Figuur 6.11. EGV-contourenkaart op 45 cm onder de grondwaterstand in het onderzoeksgebied, met meetwaarden in $\mu\text{S}/\text{cm}$ bij 20°C . Opname datums: 19 maart t/m 17 april 2013.

Figure 6.11. EC (electrical conductivity)-contour map of the northern part of Veermansplaat (45 cm below the surface). Data from 19th March 2013 and 17th March 2013.

Het EGV bereikt dicht bij de oever waarden die maximaal 2.2x hoger zijn dan de waarden van gemiddeld zeeewater in de Grevelingen ($43.000 \mu\text{S}/\text{cm}$); een gevolg van verdamping van overspoeld Grevelingenwater. Bij de meetpunten 1, 2 en 6, aan de westkant van het onderzoeksgebied blijft het grondwater tot vrij dicht aan de kust redelijk zoet. Dit wordt veroorzaakt doordat hier minder periodieke inundatie plaatsvindt en de zoete kwel sterker is.

De invloed van microreliëf op de zoet-zout verdeling is zichtbaar bij boringen 6 en 12, waar tot iets grotere diepte lagere EGV-waarden zijn gemeten. Deze meetpunten lagen ten opzichte van hun zeer nabije omgeving <10 cm hoger.



Figuur 6.12. Profiel A (boven) en B (onder), met de EGV-waarden (in $\mu\text{S}/\text{cm}$ bij 20°C) van het grondwater. Opnamedatum: 10, 15 en 16 april 2013. NB: grondwaterstand is te diep bemeten t.g.v. trage toestroming in boorgat.

Figure 6.12 EC-values (Electrical Conductivity) measured in April 2013 in the soil profile in two transects in the northern part of Veermansplaat. A = upper profile. B = lower profile.

6.5.3 Patronen in grondwaterkwaliteit en Groenknolorchis

Voor de verspreiding van de Groenknolorchis is de saliniteit van het zeer ondiepe grondwater blijkbaar belangrijk. In Fig.6.12 is te zien waar de Groenknolorchis voornamelijk voorkomt en hoe dat zich verhoudt tot het EGV op 15 cm onder de grondwaterspiegel. De Groenknolorchis lijkt zich in het onderzoeksgebied voornamelijk te vestigen in gebieden met zoet tot licht brak grondwater. Dit zijn de locaties op de laag begroeide vlakte, vlak buiten de stuifrug die het grootste deel van het eiland omringt. In gebieden met (zeer) zout grondwater vestigt de plant zich niet. In het westelijk deel van het onderzoeksgebied is een verlaging van het EGV te zien ten opzichte van andere locaties op ongeveer gelijke afstand van de kust (Fig. 6.20). Dit is ook de locatie waar de Groenknolorchis veel voorkomt. In het leefgebied van de Groenknolorchis variëren de EGV waarden 600 tot 2.000 μS op 15 cm onder

de grondwaterstand. Deze waarden kunnen oplopen tot ca. 10.000 μS op één meter daaronder !

De grondwaterkwaliteit op de 21 ondiepe meetpunten ($\leq 2,2$ m-MV) op de noordkop van Veermansplaat in maart-april 2013 vertoont een enorme variatie, van oligohalien-zoet ($\text{Cl} < 30$ mg/L) t/m hypersalien ($\text{Cl} > 20.000$ mg/L), van nitraathoudend ((sub)oxisch) t/m sulfaatloos (methanogeen), en van atroof (EPI $< 0,5$) t/m sterk eutroof (EPI 4,5-5,5). Het grondwater is overal kalkrijk en kalk(over)verzadigd (SI-calciet > 0), en bevat relatief veel SiO_2 ten gevolge van het oplossen van vooral biogeen opaal (diatomeeën e.d.).

De Groenknolorchis komt voornamelijk voor waar het bovenste grondwater zoet tot licht brak ($\text{Cl} < 300$ mg/L) was in de winter. Karakteristiek voor Liparis standplaatsen is een relatief laag gehalte aan chloride, natrium, sulfaat en andere aan zeewater gerelateerde ionen (B, Br, Li, Sr). Verdere kengetallen van de standplaats zijn: anoxisch (geen SO_4 -reductie, hoog Fe, geen NO_3), $\text{NH}_4 < 0,2$, $\text{PO}_4 < 0,2$, $\text{SO}_4 < 150$, hoog Ca en kalk(over)verzadigd.

7 Modelling van de zoetwaterlens met HYDROLENS

Pieter J. Stuyfzand

7.1 HYDROLENS 3.2

Het model 'HYDROLENS 3.2' (Stuyfzand, 2009 met belangrijke updates in 2013 en 2014) is reeds in § 3.4 geïntroduceerd. Het is geprogrammeerd in MS EXCEL spreadsheet, met als doel om zeer snel en eenvoudig de hydrologische consequenties te berekenen van diverse scenario's voor kustduinsystemen of drooggevallen zandplaten met of zonder Sea Level Rise (SLR) of kusterosie, en met of zonder kustaangroei (b.v. door zandsuppleties). Het model is gebaseerd op analytische oplossingen die door Stuyfzand (1993, 2014) nader worden toegelicht.

Enkele mechanismen werken de voorspelde effecten volgens HYDROLENS tegen. Zo wordt b.v. de voorspelling van een sterke grondwaterstijging bij een zeespiegelstijging of zandsuppletie tegengewerkt door: (i) de ontwikkeling van meer begroeiing die meer verdampt, zodat de natuurlijke grondwateraanvulling afneemt; (ii) het ontstaan van (meer) open water, leidend tot meer verdamping en het zogenaamde open-water-effect (waterstand daalt omdat porositeit toeneemt tot 100%); en (iii) drainage van oppervlaktewater uit het gebied, naar zee of achterland.

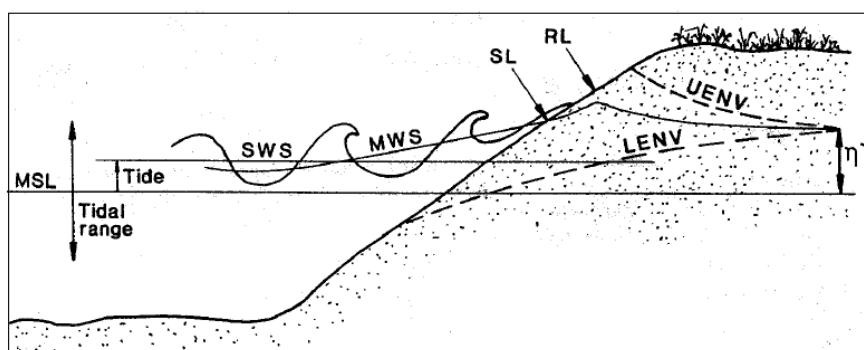
Deze mechanismen werken in omgekeerde richting ook een voorspelde grondwaterstandsverlaging tegen.

Een zeespiegelstijging kan ook tot kusterosie leiden hetgeen de effecten van inundatie versterkt, maar er kan ook sprake zijn van meer zandafzetting (kustuitbreiding) indien de zeestromingen en wind gunstig hiervoor zijn. Tektonische bewegingen en zettingen door compactie van klei en veen of zelfs ontkalking zijn doorgaans in het voordeel van de zeespiegelstijging.

7.2 Voorspelling in geval van periodieke zoutwater inundatie

Op stranden en lage zandplaten met periodieke overstroming met zeewater verschilt de situatie zeer aanzienlijk van die in een duinstrook achter een zeereep die tegen overstroming beschermt. HYDROLENS werkt daar dus niet of slechts in beperkte mate.

De eerste afwijking bestaat eruit dat de golfwerking en die van het getijde leiden tot een zekere opstuwing ('*overheight*') van de grondwaterspiegel (Fig.7.1). Tijdens overspoeling door een golf of een vloedperiode infiltreert het hoogstaande water op het strand en zakt met vertraging terug tijdens een golfdal en eb. Die vertraging veroorzaakt de opstuwing. De opstuwing laat zich niet makkelijk vangen in een empirische relatie met b.v. de getijde amplitude, strandhelling, grondwaterhelling richting strand vanuit achterland, golfhoogte en golflengte (Sous et al. 2013).



Figuur 7.1. Schematische voorstelling van de opstuwende werking van oceanische golven en getijde op de grondwaterstand in een kustaquifer (naar: Nielsen 1999).

Figure 7.1 Schematic presentation of the impact of wave action and tidal changes on the groundwater level in the dunes. MSL = Mean Sea Level, SWS = Still Water Surface, MWS = Mean Water Surface, SL = ShoreLine, RL = Runup Limit. LENV and UENV are the lower and upper bounds of the water table oscillation envelope. $\eta+$ = water table overheight above MSL generated by oceanic forcing.

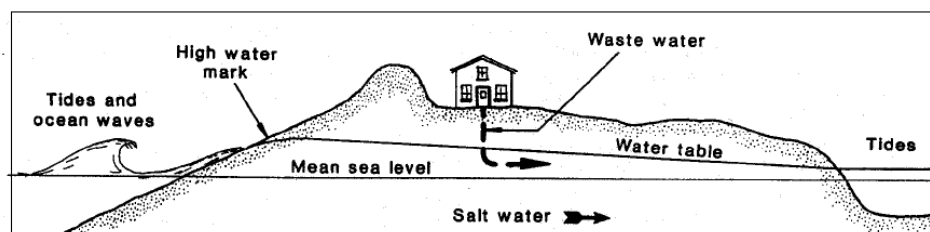
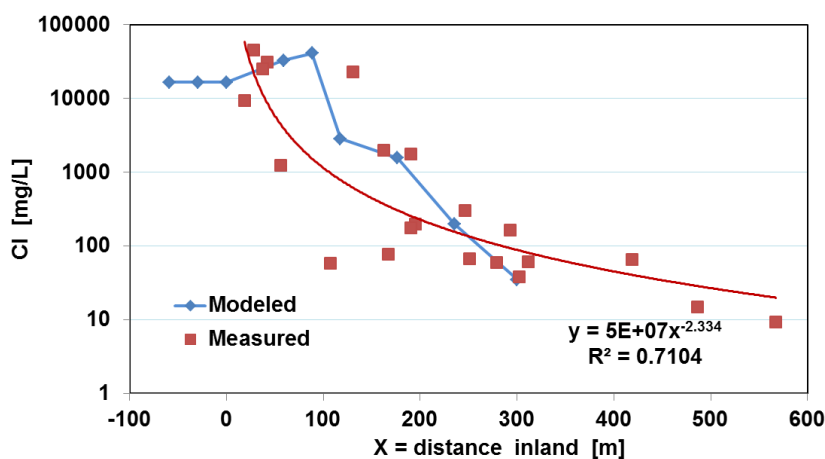


Figure 7.2. Illustration of the landward sloping water table and groundwater flow as a result of infiltration from wave run-up and tides at the exposed coast. From: Nielsen, 1999.

Maar de orde van grootte zou ca. 0,1-0,3 m bedragen (Nielsen 1999). Op smalle zandplaten of stranden met achterliggend zwin kan dat in extreme gevallen leiden tot scheefstelling van de grondwaterspiegel zoals aangegeven in Fig.7.2. Op stranden met brede duinen erachter en een strandwaarts steilhellende grondwaterspiegel is het effect gering en de exacte opstuwingsgrootte onduidelijk (De Groot, 2000; Pauw, 2009). Veel belangrijker dan het 'overheight-effect' is het chemische effect van zeewaterinundatie tijdens hetzij gewoon hoogwater (frequentie 12 uur en 25 minuten; dus 706x/jaar), hoogwater tijdens springtij (26x/jaar) en tijdens stormvloed met bepaalde herhalingstijd (return period), vooral op brede lage stranden, zandplaten en wash-overs. Op basis van de metingen op het Groene strand van Schiermonnikoog en op de Veermansplaat in het Grevelingenmeer is gezocht naar een eenvoudige, empirische benadering van het effect van zeewaterinundatie op de Cl-concentratie van het zeer ondiepe grondwater (<2 m-MV) zoals op veel lokaties aldaar gemeten. Het resultaat staat in Fig.7.3.



Figuur 7.3. Berekende en gemeten Cl-concentratie van de bovenste meter grondwater op de noordkop van de Veermansplaat, als functie van de afstand tot de zeewaterlijn (X-MSL). Regressieformule geldt voor meetwaarden.

Figure 7.3. Calculated and measured Cl-concentration in groundwater in the top meter of the soil profile in the Veermansplaat (northern part) in Lake Grevelingen.

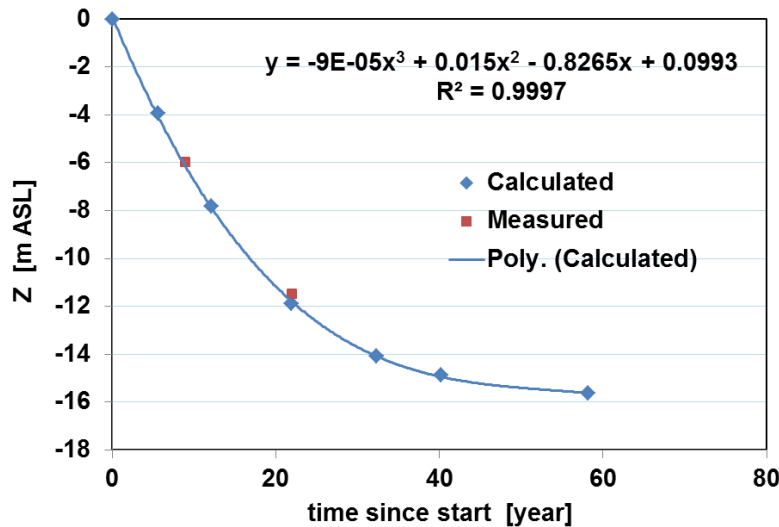
7.3 Veermansplaat in het Grevelingenmeer

In deze sectie worden de hydrologische consequenties van enkele scenario's voor de Veermansplaat doorgerekend met HYDROLENS, uitgaande van een langwerpig eiland met gemiddelde breedte van 475 m (waarbij niet inbegrepen de lage vlakke oevers waar kwel domineert in de winter). Aan de noordkop van het eiland wordt zodoende de zoetwaterlens iets onderschat, omdat de breedte daar aanzienlijk groter (ca. 750 m) is maar oneindige voortzetting mist. Vergelijking met een op het uiteinde toegepaste cirkelvorm met diameter 750 m (van Roon, 2013) leert dat we zodoende de lensomvang onderschatten met slechts 12%, wat voor het gestelde doel aanvaardbaar is. De overige modelparameters, zoals saliniteit van het zoete en zoute grondwater, grondwateraanvulling, permeabiliteit, porositeit en transversale dispersiviteit, zijn constant gehouden. Voor meer details verwijzen we naar het technische rapport (Stuijtzand 2014).

Er zijn 8 scenario's doorgerekend (A-H) voor de noordkop, waarbij onderscheid tussen de noord-, west- en oostzijde vanwege een verschillende helling van het maaiveld: A-B gering (0.0017), C-E matig (0.0041) en F-H steil (0.007). In de berekeningen gaan we er gemakshalve van uit dat deze hellingen dan uniform overal op de Veermansplaat aanwezig zijn. In werkelijkheid is dat dus geenszins het geval; de helling verschilt van plaats tot plaats. In de keuze van de stijging van het meerpeil baseren wij ons op de hoogwater niveaus van de getijdvarianten zoals voorgelegd door Van de Haterd et al. (2010): T50 (met gemiddeld peil van 10 cm-NAP, laagste peil van 35 cm-NAP en hoogste peil van 15 cm+NAP), T70 (met gemiddeld peil van 20 cm-NAP, laagste peil van 55 cm-NAP en hoogste peil van 15 cm+NAP) en T100 (met gemiddeld peil van 20 cm-NAP, laagste peil van 70 cm-NAP en hoogste peil van 30 cm+NAP). Daaraan is nog een extreme variant toegevoegd met max. 80 cm boven huidig peil.

Scenario A: huidige situatie op noordkop

Dit scenario vertegenwoordigt de huidige situatie op de Noordkop. De berekende groei van neerslaglens is in Fig.7.4. De overeenkomst met meetwaarden op meetpunt 42F0077 in 1980 en 1993 is frappant.



Figuur. 7.4. Berekende en gemeten groei van de zoetwaterlens op de Veermansplaat aan de Noordkop, sinds permanent droogvallen van de plaat in 1971. Berekening met HYDROLENS scenario A (huidige situatie).

Figure 7.4. Calculated and measured expansion of the fresh water lens in the northern part of the Veermansplaat in Lake Grevelingen.

Scenario B: noordzijde noordkop met SLR = 35 cm

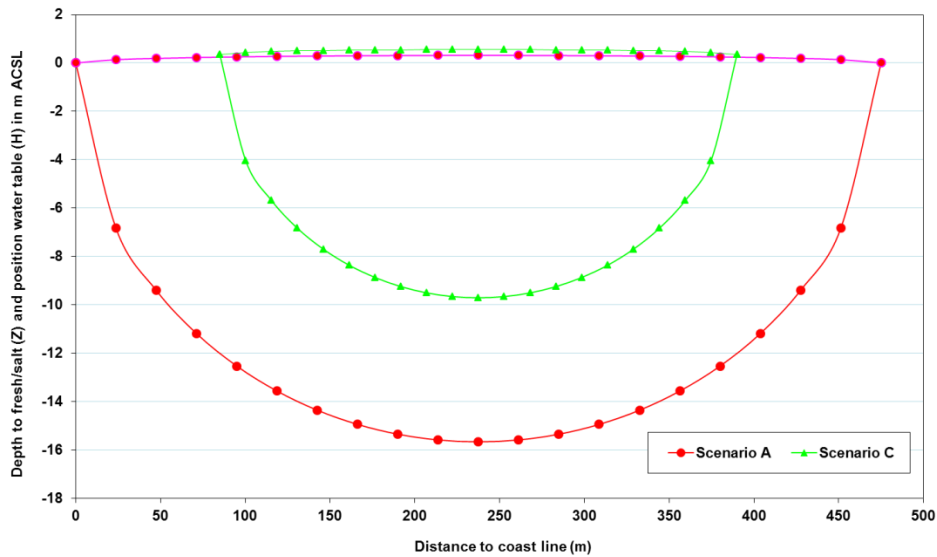
Ook dit scenario heeft betrekking op de noordzijde van de Noordkop waar het landoppervlak een geringe helling kent (0.0017 m/m), maar nu met een gecontroleerde zeespiegelrijzing (SLR) van 0,35 m boven huidig meerpeil van 0,2 m-NAP. De 0.35 m SLR komt overeen met de door Van de Haterd et al. (2010) genoemde getijvariant T50 met een max. 35 cm hoger peil dan het gemiddelde huidige peil.

Door de flauwe helling van het maaiveld wordt een zeer breed gebied overstroomd, zodat het infiltratiegebied van de zoetwaterlens zeer aanzienlijk slinkt (slechts ~10% blijft over) en daardoor ook de zoetwaterlens (vrijwel alle parameters ook naar ~10% van de huidige waarde). Het verschil met de oorspronkelijke toestand is extreem en niet realistisch maar wel illustratief voor bepaalde delen van het eiland).

De overige scenario's C-H

De overige scenario's hebben betrekking op de Noordkop waar het landoppervlak een relatief grote helling kent (0.0041-0.0070 t.o.v. 0.0017 m/m), maar nu met een gecontroleerde zeespiegelrijzing (SLR) van 0,35-0,80 m boven huidig meerpeil van 0,2 m-NAP.

Door de steilere helling van het maaiveld wordt een minder breed gebied overstroomd, zodat het infiltratiegebied van de zoetwaterlens minder slinkt en daardoor ook de zoetwaterlens. De resultaten voor scenario C (SLR = 0,35 m) zijn mogelijk het meest realistisch en representatief voor het hele eiland (Fig.7.5).



Figuur 7.5. Berekende vorm van de zoetwaterlens op de Noordkop van de Veermansplaat voor scenario A (= huidige situatie) en voor scenario C (met zeespiegelrijzing van 0,35 m), in een ZW-NO profiel (loodrecht op lengte-as van eiland).

Figure 7.5. Calculated form of the freshwater lens on the northern part of Veermansplaat in Lake Grevelingen for different scenarios. A = present situation (red). C = situation with sea level rise of 0.35 meter (Green).

7.4 De Waddeneilanden

7.4.1 Verschillende schalen: van embryoduin via stuifdijk tot eilandkern

Op de Waddeneilanden, in het bijzonder Schiermonnikoog en Texel, komen zoetwaterlensen in allerlei soorten en maten voor: van klein tot zeer groot (embryoduin versus hele duinboogcomplex of duinengordel), van cirkelvormig tot langwerpig, van tijdelijk tot semipermanent, van aangroeiend tot inkrimpend, van zeer zoet tot licht brak etc.

Embryoduintjes

Voor individuele, schraal begroeide embryoduintjes met grondwateraanvulling $R = 0,6$ m/j, een cirkelvorm en diameter van 5 m wordt zo een zoetwaterlens berekend van $1,155 \times 0,18 = 0,21$ m dikte met een opbolling van 0,5 cm. Het maakt veel uit hoe zout het onderliggende grondwater is. Een afnemend zoet/zout-contrast betekent een toenemende dikte van de zoetwaterlens, ongeveer met een factor $16500/(2,9 \text{ Cl})$, dus bij 2250 mg Cl/L met een factor 2,5.

Op de lagere delen van de Hors, die dagelijks overstroomd met zeewater, is het grondwater rond de geïsoleerd voorkomende embryodunnen zout (ca. 15000 mg Cl/L), zoals bij B11 (Fig.6.5). Op het Groene Strand van Schiermonnikoog is het grondwater onder de zoetwaterlensen van de embryodunnen van de 2^e generatie veel minder zout (ca. 2250-5000 mg Cl/L). De vormingstijd van de kleine zoetwaterlensen onder embryoduintjes is gering (<1 jaar), maar de stabiliteit is ook gering t.g.v. een grote kans op overstroming of erosie van het duintje. De berekeningen sluiten goed aan bij

de veldmetingen op Schiermonnikoog, waar in het gebied met embryoduintjes van de 2^e generatie alleen zeer ondiepe zoetwaterlenzen zijn aangetroffen (<2 m; Fig.6.4).

Wanneer embryoduinen aaneengroeien neemt de kans op overstroming en erosie af, zodat de zoetwaterlens kan doorgroeien, b.v. naar enkele meters dikte.

Stuifdijken

De meeste stuifdijken, waaronder die op Schiermonnikoog en op/achter de Hors van Texel zijn 50-120 m breed. Voor een 100 m brede stuifdijk met redelijk dichte begroeiing zoals die op Schiermonnikoog komen we uit op een 5-13 m dikke zoetwaterlens, afhankelijk van het zoutgehalte onder de lens en de weerstand van onderliggende doorstroomde grondlagen. De meetgegevens suggereren een Cl-concentratie van 2250 mg Cl/L op Schiermonnikoog, zodat een ~5 m dikke zoetwaterlens waarschijnlijk is. Daarbij hoort een smalle zone van kwel, met breedte vergelijkbaar met parameter L (orde 5-10 m). Door afzetting van slibhoudend materiaal aan de voet van de stuifdijk kan deze zoete kwelzone zich verbreden, waarbij tijdens hoge grondwaterstanden oppervlakkige afvoer van zoet kwelwater kan optreden.

7.4.2 Effecten van zeespiegelstijging, erosie en kustaanwas

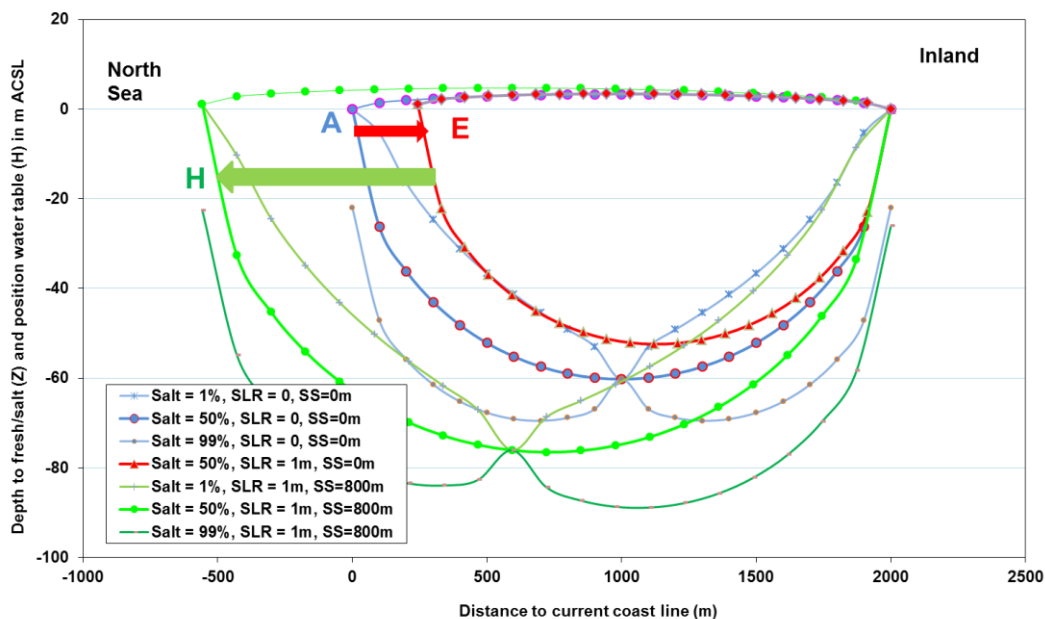
Wat de effecten zijn van zeespiegelstijging, kusterosie en kustaanwas laat zich illustreren aan de hand van berekeningen voor het duingebied ten noorden van de Hors, ongeveer ten noorden van Y=559 (dus ter hoogte van het Groote Vlak). We kunnen de duingordel daar opvatten als een langgerekt systeem, en de zoetwaterlens modelleren met de verzamelde en gemeten parameters. Met deze combinatie van invoergegevens komen we voor de huidige situatie (scenario A) goed uit: De berekende maximale diepte van 60 m-NAP en een maximale grondwaterstand van 3,2 m+NAP komen uitstekend overeen met de waarden die zijn gemeten.

Voor 8 scenario's met verschillen in zeespiegelstijging (SLR), maaiveldshelling (Slope) en kustuitbreiding door zandsuppletie (SS) zijn vervolgens de evenwichtsvorm, zoetwatervolume, groei en brakwaterzone berekend. Het resultaat is voor scenario A (= huidige situatie), scenario E (= 1 m zeespiegelrijzing zonder zandsuppletie en scenario H (= 1 m zeespiegelrijzing met 600 m zandsuppletie) gepresenteerd in Fig.7.6. We zien daarin dat 1 m zeespiegelstijging de zoetwaterlens flink doet inkrimpen, en dat een grootschalige zandsuppletie (600 m kustaanwas) voor een aanzienlijke expansie van de zoetwaterlens kan zorgen.

Klimaatverandering incl. zeespiegelstijging

Klimaatverandering bestaat o.a. uit een toename van de temperatuur en neerslag. Of de toename van de neerslag ook leidt tot een toename van de grondwateraanvulling is zeer onzeker omdat de begroeiing zowel kan toenemen als afnemen en dat heeft een (mede)beslissend effect op de grondwateraanvulling.

Als we uitgaan van alleen een temperatuurstijging van het zoete grondwater in de periode 1990-2100 van 9,8 tot 13,3 °C (KNMI-scenario W voor lucht), dan krimpt volgens het model HYDROLENS de zoetwaterlens met 10% (Z en t99) en blijven H en L vrijwel gelijk. Als we uitgaan van 13% meer regenval (KNMI-scenario W) en 13% meer grondwateraanvulling, in combinatie met genoemde temperatuurstijging, dan krimpen de zoetwaterlenzen minder (6% in plaats van 10%).



Figuur 7.6. Berekende vorm van de zoetwaterlens ter hoogte van het Grootte Vlak op Texel voor scenario A, E en H, in een W-O profiel. Voor scenario's A en H zijn naast het zoet/zout-grensvlak (50% salt) tevens de boven (1% salt) en onderzijde (99% salt) van de mengzone berekend. Scenario A = huidige situatie; Scenario E = 1 m zeespiegelrijzing (SLR= sea level rise) zonder zand suppletie (=SS); Scenario H = 1 m SLR met 600 m zandsuppletie (SS).

Figure 7.6. Calculated form of the freshwater lens on Texel (near dune slack 'Grootte Vlak') for different scenarios. A = present situation, E = situation with sea level rise of 1 meter, without sand nourishment (SS), H = situation with sea level rise of 1 meter, with sand nourishment (SS).

Een veel grotere impact heeft een zeespiegelstijging (SLR) wanneer deze niet wordt tegengewerkt door kustaangroei (hetzij natuurlijk dan wel door zandsuppleties). Zo wordt berekend dat een SLR van 0,35 en 1,00 m, bij een oneindig lange duinenrij van 2 km breedte met $R=0,45$ m/j, een helling van het land van 0,0041 en een dichtheidsverschil van 0,02 kg/L tussen zoet en zout grondwater, tot de volgende lensinkrimping leidt: terugwijking van de kust en dus versmalling van de lens met resp. 85 en 243 m, stijging van het zoet/zout grensvlak van 60.3 naar resp. 57,5 en 52.4 m-NAP, en een geringe toename van de maximale grondwaterstand van 3,25 naar resp. 3,29 en 3,35 m+NAP.

Kustuitbouw via zandsuppleties

Vergelijking van scenario's E t/m H levert het beeld op van een zeespiegelstijging van 1 m, zonder en met resp. 200, 400 en 800 m kustuitbouw dankzij zandsuppleties. De resulterende groei van de lens blijkt uit Fig.7.6.

8 Modelling van grondwaterkwaliteit en ontkalking met DUVELCHEM

Pieter J. Stuyfzand

8.1 Het model DUVELCHEM

Het model 'DUVELCHEM' (versie 1.5, Stuyfzand, 2010, 2014) is reeds in par. 3.4 geïntroduceerd. Het is geprogrammeerd in MS Excel spreadsheet, met als doel om zeer snel en eenvoudig de hydrogeochemische consequenties te berekenen van diverse scenario's voor relatief droge kustduinsystemen of drooggevallen zandplaten.

Het model kent twee met elkaar verbonden onderdelen, die verschillende output genereren en waarbij deel 1 de meeste input vergt. Deel 1 levert een voorspelling op van de 'actuele' chemische samenstelling van bodemvocht of ondiep grondwater, 1 maal de berekende reistijd na de geselecteerde datum van regenwaterinfiltratie, voor alle 11 locaties (begroeiingstypen). Hier dient de actuele ontkalkingsdiepte te worden ingevoerd omdat deze niet berekend wordt.

Deel 2 produceert een voorspelling van de hydrogeochemische evolutie op 1 van de 11 locaties. Deze omvat de chemische samenstelling van water en bodem op de gekozen observatiediepte, sinds de start van landschaps(de)formatie tot en met 5.000 – 20.000 jaar na Chr. (met inzoeming op b.v. de periode 1900-2100). Tevens wordt hun diepteprofiel (0,05-5 m-MV) geconstrueerd voor 2 te selecteren jaren (b.v. 2010 en 5.000 na Chr.). De actuele ontkalkingsdiepte wordt niet beschouwd in deel 2, omdat het ontkalkingsverloop in diepte en tijd berekend wordt.

8.2 Scenario's voor de Veermansplaat in het Grevelingenmeer

In deze sectie worden de hydrogeochemische consequenties gepresenteerd van enkele scenario's voor de Veermansplaat zoals doorgerekend met DUVELCHEM. Dit gebeurt voor de infiltratiezone aan de Noordkop binnen de ringvormige stuifrichel. Alleen daar overheerst infiltratie over exfiltratie, en ontstaat vooral in de zomerperiode een redelijk dikke onverzadigde zone die voorwaarde is voor toepassing van DUVELCHEM.

Gevolgen van veranderingen in begroeiingsdichtheid

Eerst is gekeken hoe vegetatieontwikkeling van invloed is op de grondwatersamenstelling op 1,5 m-MV. Uit de literatuur weten we dat de concentratie opgeloste stoffen van grondwater toeneemt volgens de vegetatieontwikkelingsreeks: kaal < mossen < grassen < duindoorn < eiken < dennen. Dit wordt verklaard door de toenemende verdampingsverliezen (evapoconcentratie), toenemende hoeveelheid interceptie van atmosferische aërosolen en gassen (meer sterke zuren), toenemende opslag van nutriënten in de biomassa (vooral N en P), en toenemende productie van CO₂, HCO₃ en DOC (Stuyfzand 1993, 2014).

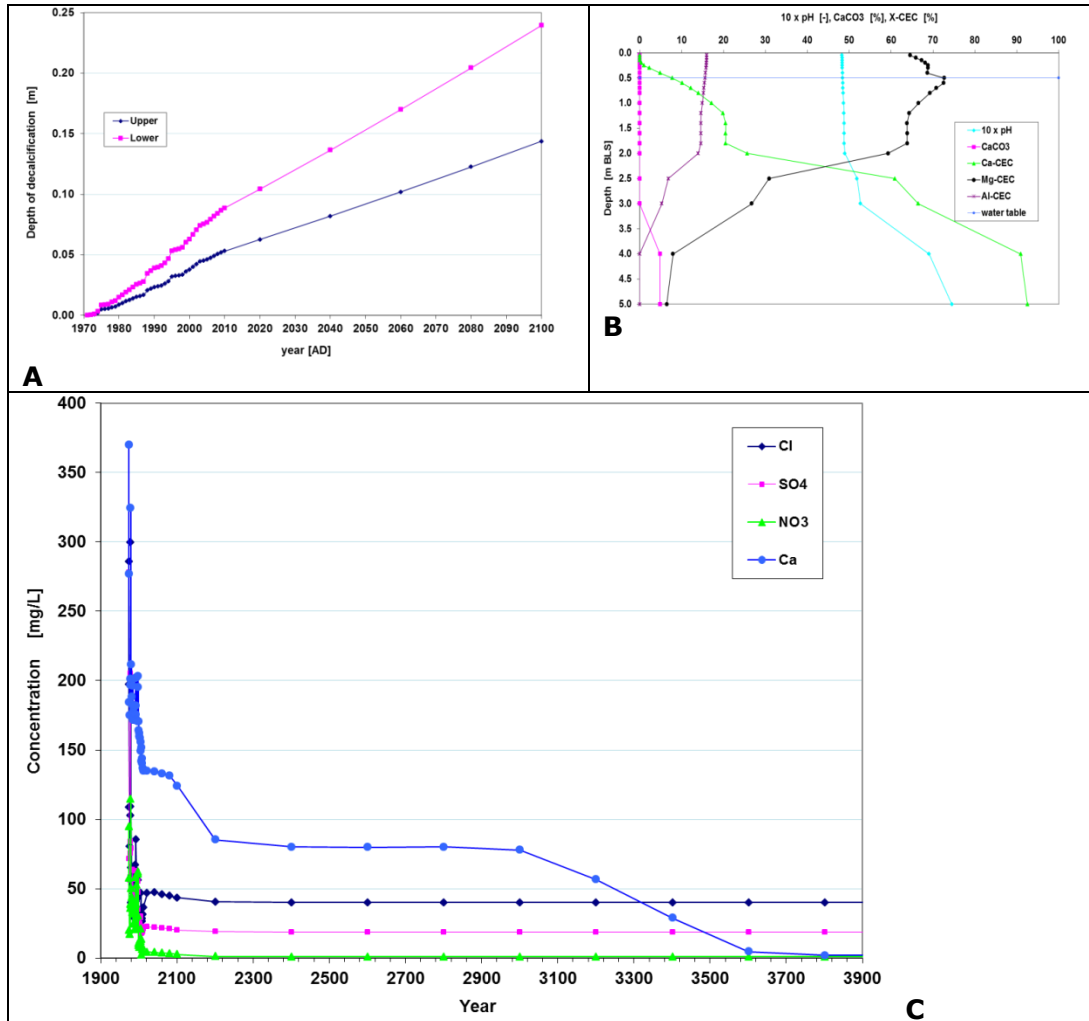
Op de Veermansplaat is sedert het droogvallen de begroeiing fors toegenomen van type 1 (kaal) naar type 4 (kruiden en grassen; sporadisch) tot type 8 (nat loofbos; dominant op de Noordkop). De meetresultaten onder deze 3 typen begroeiing wijken duidelijk af van de berekende hydrochemie voor die vegetatietypen. Die afwijkingen zijn significant en belangrijk genoeg voor een toelichting:

- De gemeten Ca concentraties zijn in 2 van 3 gevallen hoger dan berekend, ondanks een kunstgreep in DUVELCHEM om via extra CO₂ de oorspronkelijk berekende niveaus op te krikken. Die extra CO₂ was nodig om in DUVELCHEM niet-verdisconteerde processen als pyrietoxidatie en oxidatie van veel organische stof te simuleren.
- SO₄ is op grotere diepte (beneden 1-1,5 m-MV) zeer aanzienlijk toegenomen, ten teken van pyrietoxidatie. Pyrietoxidatie wordt in DUVELCHEM niet meegenomen maar treedt in werkelijkheid vanaf zekere diepte dus wel degelijk op. Pyriet oxideert vooral in de zomerperiode wanneer de grondwaterstand fors daalt en door verdamping ook de Cl-concentratie toeneemt. Door zuurvorming tijdens pyrietoxidatie lost er tevens meer kalk op, hetgeen de afwijkend hoge Ca concentratie verklaart.
- De gemeten concentraties HCO₃, Fe, Mn, NH₄ zijn ook hoger dan berekend, terwijl de gemeten concentraties NO₃ en O₂ nul zijn en aanzienlijk boven nul berekend. Dit getuigt van (diepe) anaërobie in het systeem t.g.v. een ondiepe grondwaterstand en onevenredig veel interactie met organische stof. Deze situatie druist in tegen de voorwaarden voor toepassing van DUVELCHEM.
- De gemeten concentraties SiO₂ en Mg zijn duidelijk hoger dan berekend. Dit wordt verklaard door het voorkomen van relatief veel biogeen opaal (o.a. diatomeeën) in de mariene plaatafzetting, en het mogelijke voorkomen van een geringe hoeveelheid dolomiet of dolomitische kalksteen.
- Ionen die hoofdzakelijk via seaspray worden aangerijkt (Na, K, Mg en Cl) zijn in 2 van de 3 gevallen iets hoger gemeten dan berekend. Dit houdt verband met (i) de afwijkende seaspray ontwikkeling op het Grevelingenmeer in vergelijking met die langs de Noordzeekust, en (ii) verzoetingsverschijnselen.

Ontkalking en bijkomende gevolgen

Hoewel DUVELCHEM volgens bovenstaande in een aantal opzichten niet voldoet, is de Ca-concentratie voldoende dichtbij de werkelijkheid (zoals in 2013 gemeten) om de ontkalkingsmodule wel toe te passen. Daarbij zij opgemerkt dat de Ca-concentratie in de periode 1971-2013 toegenomen moet zijn, maar dat de infiltratiesnelheid waarschijnlijk is afgenomen door de toegenomen begroeiing. In de toekomst zal de Ca-concentratie verder afnemen door uitloging van pyriet, zodat de extra zuurproductie hierdoor afneemt.

Het voorspelde ontkalkingsverloop, onder aanname dat de begroeiing niet (meer) verandert en de grondwaterstand evenmin, is weergegeven in Fig.8.2. Daarin zijn tevens getoond het geochemische diepteprofiel omstreeks 5.000 na Chr. (met de ontkalkingsdiepte en uitwisselbare kationen) en het verloop van de concentraties Cl, SO₄, NO₃ en Ca in grondwater op 1,5 m-MV van 1970-3900 na Chr.



Figuur 8.1. Het voorspelde ontkalkingsverloop op de Veermansplaat (A), met voor het jaar 5.000 na Chr. voorspelde geochemische profiel (B) en de hydrochemische veranderingen op 1,5 m onder maaiveld (C).

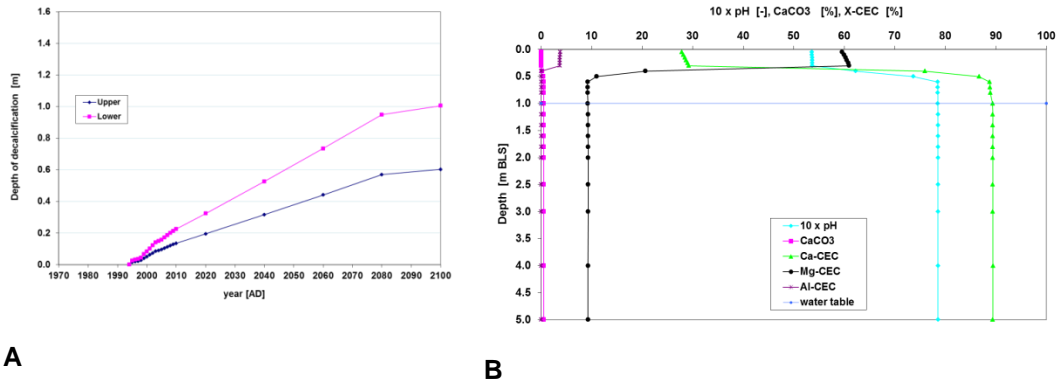
Het ontkalkingsverloop in A toont zowel boven- als onderzijde van de ontkalkingszone. Omstreeks 5.000 na Chr. (dus na ca. 3000 jaar bestaan van de plaat) bevindt de ontkalkingszone zich tussen 3 en 4 m-MV. De Ca-concentratie in het grondwater op 1,5 m-MV daalt in de loop der tijd sprongsgewijs tgv eerst een afnemende atmosferische input van sterke zuren, dan omstreeks 2100 tgv het dalen van het ontkalkingsfront onder de top van de vol-capillaire zone (overgang van open naar gesloten systeem), en vanaf 3.000 door ontkalking ter hoogte van het waarnemingsfilter op 1,5 m-MV.

Figure 8.1. Predicted decalcification rate of the soil profile on the Veermansplaat in Lake Grevelingen for this century (A), with predicted geochemistry around 5,000 after Chr. (B). Fig. 8.1 C shows predicted changes in hydrochemical parameters in the soil profile over a period of 2000 years.

8.3 Ontkalking op de Waddeneilanden

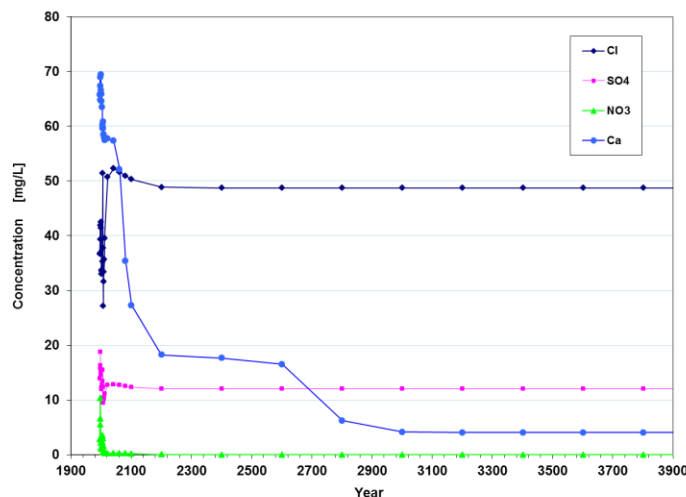
Vergelijking van de berekende en gemeten grondwaterkwaliteit leert dat de performance van DUVELCHEM hier veel beter is. Er hoefde dan ook weinig te gebeuren om een goede voorspelling te krijgen van het ontkalkingsverloop en verloop in de grondwaterkwaliteit en geochemie. Fig.8.2 toont de resultaten voor een arme droge begroeiing bestaande uit grassen, mossen en weinig kale plekken.

Het voorspelde ontcalcingsverloop, onder aanname dat de begroeiing niet verandert en de grondwaterstand evenmin, is weergegeven in Fig.8.2A. We zien derhalve een aanzienlijk snellere ontcalcingszone dan op de Veermansplaat, vooral omdat het (primaire) kalkgehalte zo laag is (0,5 versus ca. 5 %).



A

B



C

Figure. 8.2. Het voorspelde ontcalcingsverloop op Texel (A), met voorspelde geochemische veranderingen omstreeks 2050 na Chr (B) en hydrochemische veranderingen in de periode 1994-3900 na Chr. (C). Het ontcalcingsverloop in A toont zowel boven- als onderzijde van de ontcalcingszone. Volgens Fig.B bevond de ontcalcingszone zich op ca. 0.2 m -MV in 2013 na Chr. (dus na ca. 19 jaar bestaan van het embryoduin). Volgens Fig.C daalt de Ca-concentratie in de loop der tijd sprongsgewijs tgv eerst een afnemende atmosferische input van sterke zuren, dan omstreeks 2100 tgv het dalen van het ontcalcingsfront onder de top van de vol-capillaire zone (overgang van open naar gesloten systeem), en vanaf 2.600 door ontcalcings ter hoogte van het waarnemingsfilter op 2,5 m-MV.

Figure 8.2. Predicted decalcification rate of the soil profile on Texel (A), with predicted geochemistry around 2,050 after Chr. (B). Fig. 8.2 C shows predicted changes in hydrochemical parameters in the soil profile over a period of 2000 years.

9 Synthese ontwikkeling Groenknolorchis in zoet-zout gradiënten

9.1 Ontwikkeling van Groenknolorchis populaties in zoet-zoutgradiënten

In 2010 varieerden de populaties van Groenknolorchis in de westelijke Waddenzee eilanden (inclusief Borkum van 1 tot bijna 3000 individuen per afzonderlijke duinvallei of duinvalleicomplex).



Figuur 9.1. Alle valleien met Groenknolorchis hebben gemeen dat ze door kalkrijk- en ijzerrijk grondwater worden gevoed. De foto linksboven (de Hors, Texel) laat in de jonge vrijwel onbegroeide vallei zien dat er veel ijzeroerafzetting plaats vindt. Op de foto rechtsboven (eveneens de Horst: vallei is 12 jaar oud) is de vallei begroeid, maar geeft Parnassia nog goed aan waar het grondwater uittreedt. De foto linksonder is genomen langs de rand van de washover van Borkum, waar veel grondwater uittreedt. In de zonering met Parnassia staan ook honderden Groenknolorchissen. De foto rechtsonder is afkomstig van de 4^e Kroon's Polder op Vlieland. Ook deze standplaats wordt sterk door grondwater beïnvloed, terwijl de vallei al bijna 80 jaar oud is. De Groenknolorchis heeft zich hier heel recent (opnieuw?) gevestigd.

Figure 9.1. Some expressions of dune slacks of different ages where population of Liparis loeselii have established populations. Photo top left Texel, 5 years old. Top right 12 years old stage on Texel, with Parnassia, lower left 35 years old stage on Borkum, also with Parnassia, and stage dominated by Phragmites australis, Vlieland c. 100 years old.

De aantallen kunnen van jaar op jaar sterk variëren. De grootste populatie op Borkum in de oostelijke washoevervlakte telde in 2006 meer dan 10.000 exemplaren (Petersen 2010). In de gezamenlijke reeks van valleien op de Hors van Texel werden in juni 2011 meer dan 18.000 exemplaren geteld (Floron bericht maandag 20 juni 2011)). Op de Veermansplaat in de Grevelingen (Zeeland) komt de Groenknolorchis voor met duizenden exemplaren en breidt zich uit (de Kraker 2005). Op plekken waar in 2012 de bodem bemonsterd is, kwam de soort in 2005 nog niet voor. Dus deze populatie is minder dan 7 jaar oud. De populatie op het Groene Strand van Schiermonnikoog is bezig zich fors uit te breiden. Ook deze populatie is ongeveer 6-7 jaar oud (Bakker et al. 2005).

Voor een soort die Europees heel sterk bedreigd is, doet de Groenknolorchis het op de Wadden eilanden en ook in de Grevelingen dus erg goed de laatste 10 jaren. Dat is niet zozeer het gevolg van een toenemende beheers-
inspanning, maar een gevolg van (natuurlijke) nieuwvorming van duinvallei-
habitats gedurende de laatste 20 jaren. Instandhouding van de kleinere
populaties van de orchis is wel het resultaat van beheermaatregelen, zoals
plaggen en maaien.

Echter de ontwikkeling van nieuwe duinvalleien is beperkt en met name de
nieuwvorming van secundaire duinvalleien (stuifkuilen) is een langdurig
proces, waarbij lang niet altijd een geschikt duinvalleihabitat ontstaat. Indien
het proces van nieuwvorming van duinvalleien staakt, dan heeft de
Groenknolorchis maar beperkte tijd om een populatie te vestigen en te
handhaven. Op Texel is de 'window of opportunity' minder dan 20 jaar (van
der Craats 2012), zonder aanvullend beheer (maaien) waarschijnlijk minder
dan 15 jaar. Of deze korte leeftijdsverwachting representatief is voor alle
Waddeneilanden is twijfelachtig. Er bestaan duinvalleien waar, met maaien,
Groenknolorchissen zich langer dan 50 jaar kunnen handhaven.

Uit het bodemchemische onderzoek komt naar voren dat er in de gemeten
milieufactoren wel verschillen zijn in standplaatsen waar de groenknolorchis is
verdwenen en standplaatsen waar de soort binnenkort verwacht wordt.
Standplaatsen waar de groenknolorchis in geringe aantallen voorkomt
verschillen niet van standplaatsen met heel veel individuen. Dit geldt voor
vrijwel alle factoren. De belangrijkste die de variatie in voorkomen van
Groenknolorchis verklaren zijn hoeveelheid organische stof in de bodem, de
pH, aluminium en chloride in de bodem extracten. Naast chloride, indiceren
ammonium en sulfaat standplaatsen waar de knolorchis nog niet is
verschenen en die nog relatief brak zijn. Maar er zijn ook standplaatsen
gevonden met hogere waarden waar goed ontwikkelde Groenknolorchissen
worden gevonden. Deze factoren lijken de orchis dus niet in de groei te
belemmeren. Zij indiceren dus eigenlijk alleen het feit dat de vallei jong is en
nog onder invloed staat van overstromend zeewater.

In deze analyse is de nieuwe standplaats van Groenknolorchis in de 4^e Kroon's
Polder van Vlieland niet meegenomen. Deze populatie is in 2012 voor het
eerst ontdekt, en bestond uit enige tientallen volwassen en bloeiende planten.
In 2010 zijn deze planten niet gevonden op die plek. De vestiging lijkt dus
heel recent (< 5 jaar oud?). Belangwekkend is dat de bodem hier uit veen
bestaat (OM % > 80%); veendikte is ca. 20 cm. Veel organische stof in de

bodem is dus geen beletsel voor de Groenknolorchis (en ook voor Knopbies, Moerswespenorchis en Vleeskleurige orchis) om op venige standplaatsen te groeien, mits de pH maar boven de 6 ligt. Dit is ook uit de literatuur bekend (Dijk & Grootjans 1998). Uit het voorgaande is af te leiden dat van alle gemeten milieufactoren waarschijnlijk alleen de pH (en de daarmee samenhangende verzuring, mobilisatie van nutriënten, snelle groei van concurrerende soorten et.) een doorslaggevende rol speelt bij het verdwijnen van Groenknolorchis populaties.

De resultaten van onderzoek van Shahrudin (2014) naar de genetische verwantschap van populaties van Groenknolorchis werpen een ander beeld op de gangbare opinie dat deze orchis met zijn stoffijn zaad geen enkel probleem zal hebben met de verspreiding door de wind (Westhoff & van Oosten 1991) en dat de genetisch differentiatie zeer gering zal zijn. Uit het huidige onderzoek komt naar voren dat verspreiding tussen de eilanden waarschijnlijk op een andere manier gebeurt dan door de wind. We weten niet wat het precieze mechanisme is dat op sommige eilanden populaties voorkomen van verschillende oorsprong en dat soms grote afstanden moeten zijn overbrugd. Waarschijnlijk zijn de zaden meegelift met vogels of met mensen.

Wanneer er door toeval geen temporele overlap is in de aanwezigheid van de Groenknolorchis in verschillende valleien (successiestadia) op een eiland, dan kan er lokale extinctie van de soort op een eiland plaatsvinden. Op dat moment is verspreiding van de soort tussen eilanden van groot belang om eilanden waar de soorten is uitgestorven weer van nieuwe populaties te voorzien ('rescue-effect'). Uit het genetische onderzoek blijkt dat dispersie tussen eilanden slechts incidenteel optreedt. Overlap in aanwezigheid van de soort in verschillende successiestadia (leeftijden) van de valleien op een eiland lijkt dus een zeer belangrijke factor voor de levensvatbaarheid van de Groenknolorchis. Indien beheersmaatregelen en nieuwvorming van jonge valleien niet op tijd gebeuren, zoals in Engeland de laatste 20 jaar, dan wordt nieuwvestiging vanuit lokale populaties onmogelijk en is kunstmatige herintroductie noodzakelijk.

9.2 Fauna in zoet-zoutgradiënten

Wat betreft de fauna zijn de resultaten niet eenduidig. Er is niet overal eenzelfde preferentie voor zoete of brakke omstandigheden en niet altijd zijn dynamische situaties gunstiger voor de fauna dan niet dynamische omstandigheden. Zo blijkt, bijvoorbeeld op Schiermonnikoog, dat de hoogste dichtheden en het grootste aantal soorten ongewervelden werden aangetroffen in de dynamische en brakke zones. De laagste dichtheden kwamen voor in de zoete zone en op overgangen, en wel met name in de niet-dynamische locatie op Schiermonnikoog. Maar op Texel zijn er geen duidelijke verschillen in dichtheden en aantal soorten gevonden tussen de locaties. Op de Veermansplaat komen de meeste soorten en hoogste dichtheden voor op de zoete locaties.

Wat betreft de groep van Wapenvliegen, zien we dat de hoogste aantallen worden aangetroffen in de brakke en overgangszones van zowel Texel als Schiermonnikoog. In de zoete niet-dynamische zones ontbreken ze vrijwel helemaal. Op de Veermansplaat, echter bereiken ze opvallend hoge dichtheden in de niet-dynamische zoete zone.

In geen van de onderzoeksgebieden zijn soorten gevonden die zijn gebonden aan plantensoorten of andere diersoorten die (vrijwel) alleen voorkomen in een zoet-zoutgradiënt. Wel is het bloemaanbod duidelijk afhankelijk van de invloed van zout en lokaal maaibeheer. Hierbij lijkt een dynamische gradiënt van brak naar zoet zowel een hoge diversiteit aan bloeiende plantensoorten als een hoge bloemdichtheid op te kunnen leveren. Op plekken zonder dynamiek is het bloemaanbod in de zoete delen erg laag, tenzij er aanvullend maaibeheer plaatsvindt. Op brakke locaties lijkt aanvullend maaibeheer eerder tot een afname van het bloemaanbod te leiden.

9.3 Hydrologie van zoet-zoutgradiënten

Het hydrologische onderzoek aan zoet-zoutgradiënten op drie Waddeneilanden en op de Veermansplaat in de Grevelingen laat zien dat de ontwikkeling van een zoetwaterlichaam van cruciaal belang is om een populatie van Groenknolorchis te ontwikkelen. Soms zijn deze zoetwaterlichamen tientallen meters diep (Borkum, delen van Texel en Schiermonnikoog) maar soms ook heel ondiep (Groene Strand van Schiermonnikoog). De Veermansplaat neemt qua grootte van het zoetwaterlichaam een tussenpositie in.

In alle gebieden stroomt zoet grondwater naar de standplaatsen van Groenknolorchis. Sommige van die standplaatsen worden ook nog regelmatig door zout oppervlaktewater overstroomd, andere niet meer. De samenstelling van het grondwater kon op alle onderzochte locaties worden gekarakteriseerd als: relatief arm aan chloride, natrium, sulfaat en andere aan zeewater gerelateerde ionen, en anoxisch (geen O_2 , hoog Fe, geen NO_3 , maar ook geen SO_4 -reductie). Het redoxmilieu van de standplaats lijkt dus begrensd tot zuurstofloos en sulfideloos grondwater. De concentraties NH_4 en opgelost fosfaat zijn ook laag, terwijl die van calcium en bicarbonaat hoog zijn en het grondwater kalk(over)verzadigd is. Dit laatste maakt het mogelijk dat in hele jonge valleien, met weinig organische stof (en dus een lage productie van zuren tijdens de afbraak van de organische stof), dunne laagjes kalk kunnen worden afgezet. Dit is door verschillende onderzoekers reeds opgemerkt op standplaatsen waar Groenknolorchis voorkomt (Sival et al. 1997, Grootjans et al. 2002, van Kammen 2013).

Populaties van Groenknolorchis kunnen zich al ontwikkelen als het zoetwaterlichaam nog heel klein is, zoals op het Groene Strand van Schiermonnikoog. De zoetwaterlenzen ten noorden van de Stuifdijk zijn langs de randen van de stuifdijk minder dan 5-10 meter diep, terwijl ze onder de hogere embryoduinen minder dan twee meter diep zijn. De zoetwaterlens onder de afgesloten strandvlakte, die deels gevoed wordt vanuit de Kobbeduinen, is dieper (ca. 10m). Hier heeft ruim 40 jaar lang een vrij grote

Groenknolorchis populatie gestaan, die door verruiging van de vegetatie is verdwenen (Everts et al. 2013). De overstromingsfrequentie met zeewater is met name op het Groene Strand bepalend of Groenknolorchissen zich kunnen vestigen. Is die frequentie te hoog, dan kan zich geen permanent zoetwaterlichaam vormen. Ook de stuifdijk (of andere duinruggen) zijn heel bepalend. Hoe ouder en hoger het duin hoe groter de input van zoet grondwater. Meer jonge duinvorming op het strand voorkomt dat de standplaatsen frequent worden overstroomd, zodat zich een Groenknolorchis populatie sneller kan ontwikkelen. In verschillende gebieden was het grondwater alleen zoet in de bovenste halve meter, daaronder zat soms al zeer zout water. Zulke standplaatsen zijn dus heel kwetsbaar voor overstroming door zoutwater en voor lange droge perioden, waardoor zoet water verdwijnt. Standplaatsen met een sterke toestroming van zoet grondwater, zoals bijvoorbeeld op Borkum, zijn wat dat betreft veel beter beschermd. De invloed van sporadische overstromingen met zout oppervlaktewater heeft in zulke situaties waarschijnlijk een minimale invloed omdat de wortelzone in zulke kwelgebieden niet erg brak kan worden; het zoute water dring nauwelijks de grond in.

Het model 'HYDROLENS 3.2' was op basis van de gemeten parameters uitstekend in staat om de ontwikkeling van het zoetwaterlichaam op de zandplaat (Veermansplaat) te simuleren. Gemeten en voorspelde waarden in de tijd kwamen vrijwel perfect overeen. Het model liet zien dat bij een stijging van de zeespiegel, of bij een meer natuurlijk fluctuatiepatroon van het oppervlaktewater, de inundaties door zoet oppervlaktewater sterk toenemen en het zoetwaterlichaam inkrimpt. Hierdoor zal ook de opbolling van de grondwaterstand in de plaat iets afnemen en zal de toestroming van zuurstofloos grondwater vanuit de hoger gelegen delen van de plaat iets afnemen. Een consequentie hiervan is dat geschikte standplaatsen voor de Groenknolorchis (en andere orchideeën en Rode Lijstsoorten van de Knopbiesgemeenschap) zullen afnemen. Aan de lage kant door intensievere inundaties met zout oppervlaktewater en aan de bovenkant door een verminderde grondwatertoestroming. De zone waarin Groenknolorchis kan groeien zal dus smaller worden op de hoog-laag gradiënt.

Ook op de Waddeneilanden zal een verhoogde zeespiegelrijzing tot gevolg hebben dat de zoetwaterlichamen krimpen. De model 'HYDROLENS 3.2' liet echter zien dat dit proces kan worden tegengegaan door zandsuppleties voor de kust uit te voeren. Door te zorgen dat het strand zich uit kan breiden (of ten minste handhaven) wordt tevens gegarandeerd dat de grondwaterstanden in de aangrenzende duingebieden iets stijgen, waardoor de aanvoer van anaeroob grondwater ook 'op peil' blijft.

Uit de metingen op De Hors en omgeving en in het gebied van het Groene Strand van Schiermonnikoog komt naar voren dat lokale duinenrijen en ook aangelegde stuifdijken van enige omvang een groot effect hebben op de ontwikkeling van de zoetwaterlichamen en op de essentiële toestroming van zoet grondwater naar de duinvalleien. Dit betekent dat het geheel weghalen van bijvoorbeeld de stuifdijk van Schiermonnikoog een negatief effect zal hebben op de zoetwaterlichamen op het Groene Strand, aan de voet van de stuifdijk. Een afname van de breedte van het strand door een stijgende zeespiegel of afname van de aanvoer van zand, zal ook een toename van de

zoutwater inundaties tot gevolg hebben, waardoor de populaties van Groenknolorchis zich op het Groene Strand niet zullen kunnen handhaven.

Het model 'DUVELCHEM' dat de verandering in bodem- en grondwatersamenstelling in het profiel kan beschrijven bij veranderende milieumomstandigheden, was minder goed in staat om de samenstelling van het grondwater van de Veermansplaat te simuleren, omdat de onverzadigde zone te dun is en er processen plaats vinden in de bodem die het model niet meeneemt, zoals de oxidatie van pyriet. Belangrijke voorwaarde voor toepassing van het model is namelijk, dat de bodem een voldoende dikke onverzadigde zone heeft (>0,5 m) en geen pyriet bevat. Duin- of zandbodems in infiltratiegebieden voldoen normaliter wel aan deze voorwaarden. Pyriet is echter op een in zout milieu afgezette zandplaat onder anaërobe omstandigheden wel een belangrijk bodembestanddeel. Desondanks kon met een modelmatige kunstgreep (verhoging van de CO₂ spanning) de lange termijn ontwikkeling van de bodemontkalking en grondwaterkwaliteit goed beschreven worden. Hieruit blijkt dat de grondwatersamenstelling de komende 100 jaar niet sterk zal veranderen, voornamelijk omdat ontkalking van de bodem nog maar kortgeleden is ingezet en het primaire kalkgehalte bovendien hoog is. Het model voorspelt overigens wel redelijk goed de invloed van de in de loop der tijd sterk toegenomen begroeiing.

Voor de Waddeneilanden is 'DUVELCHEM' een veel geschikter model zolang de grondwaterstand maar diep genoeg zit en pyriethoudend zand of slib afwezig zijn. Deze omstandigheden gelden voor de infiltratiezone op een groot embryoduin of een stuifdijk. Alleen daar overheerst infiltratie over exfiltratie, en ontstaat vooral in de zomerperiode een redelijk dikke onverzadigde zone die nodig is voor toepassing van DUVELCHEM.

Het model voorspelt een aanzienlijk snellere ontkalking op Texel dan op de Veermansplaat, namelijk ca. 0,8 versus 0,15 m/eeuw. Dit is vooral het gevolg van het veel lagere (primaire) kalkgehalte op de Waddeneilanden. Dit betekent ook dat de standplaatsen op de Waddeneilanden wat kalk- en pH-voorwaarden betreft kwetsbaarder zijn dan die op zandplaten in de Grevelingen.

10 Consequenties voor het beheer

10.1 Groenknolorchis in zoet-zoutgradiënten

De Groenknolorchis is in Europa heel zeldzaam geworden, met name door ontwatering van veengebieden, maar ook door verminderde aanvoer van schoon grondwater en vervuiling van het oppervlaktewater. Op de Waddeneilanden en op de Veermansplaat breidt de soort zich de laatste decennia gelukkig uit. Op de Waddeneilanden vanwege het beheer en het (tijdelijk) sterk optreden van natuurlijke processen (nieuwvorming duinvalleien). Op de Veermansplaat is na de drooglegging door de vorming van een relatief groot zoetwaterlichaam in een nog vrijwel niet ontkalkte zandplaat en door het open blijven van de vegetatie, een voor de Groenknolorchis een heel geschikt milieu ontstaan.

Groenknolorchis is een zeer opportunistische soort die in een breed scala van milieus kan voorkomen, als deze maar heel voedselarm zijn en een hoge pH hebben. Wanneer de beschikbaarheid van voedingstoffen door natuurlijke successie en/of door verhoogde stikstof depositie uit de lucht sterk toeneemt dan worden Groenknolorchis en andere typische duinvalleisoorten verdrongen.

Wanneer de levensduur van individuele populaties kort is (d.w.z. zonder beheer als maaien en plaggen) dan kunnen lokale populaties gemakkelijk verdwijnen. Naarmate het lokale beheer beter in staat is om de levensduur van een populatie te verlengen, en voorkomen wordt dat lokale populaties uitsterven, dan wordt daarmee ook de levensvatbaarheid van een metapopulatie (op de eilanden als geheel) verhoogd. Het door ons ontwikkelde metapopulatie-model laat goed zien dat nieuwvorming van jonge duinvalleien heel essentieel is voor het voortbestaan van een goed ontwikkelde metapopulatie, maar het model laat tevens zien dat lokaal beheer een grote invloed kan hebben op de levensvatbaarheid van de metapopulatie als geheel. Dit is een interessant resultaat ter ondersteuning van de activiteiten van terreinbeheerders. Hierbij moet wel opgemerkt worden dat op slecht gebufferde standplaatsen, dus bij niet geschikte hydrologische omstandigheden, de lokale populatie ondanks maai-beheer binnen 20 jaar uitsterft. Dit geldt met name voor ontkalkte bodems, dus in gebieden die ouder zijn dan 20-100 jaar.

Maaien van verruigde zoet-zoutgradiënten, waar de invloed van de zoute en dus ook de brakke kant van de gradiënt wordt geweerd door de aanleg van stuifdijken is dus gunstig voor de overleving van Groenknolorchis populaties, maar niet in alle gevallen. Er zijn situaties zoals in de 4^e Kroon's polders maar ook langs de valleien langs de Bernardweg op Schiermonnikoog, waar

veenvorming optreedt, en die mede daardoor zo nat worden dat Riet minder vitaal wordt en Moeraskartelblad een kans krijgt Riet zodanig in groei te reduceren dat typische duinvalleisoorten zoals Vleeskleurige orchis, Moeraswespenorchis en Groenknolorchis, zich uit kunnen vestigen, zonder dat er gemaaid hoeft te worden.

10.2 Fauna in zoet-zoutgradiënten

Uit het onderzoek naar het voorkomen van ongewervelden in zoet-zoutgradiënten kwam naar voren dat het aanwezig zijn van met name de brakke kant van de zoet-zoutgradiënt belangrijk is voor het voorkomen van bepaalde faunagroepen en wel met name Wapenvliegen. Dit hangt waarschijnlijk samen met het feit dat in natuurlijke brakke omstandigheden het aanbod van bloemen voor de insecten hoog is.

Indien in een zoet-zoutgradiënt de zoute invloed geweerd wordt, door bijvoorbeeld de aanleg van een stuifdijk, dan is de kans groot dat er een verarming optreedt van de karakteristieke fauna. Een groot deel van zo'n achteruitgang is zeer waarschijnlijk te wijten aan de verzuivering die optreedt in de overgangs- en zoete zones. Dit effect kan deels worden voorkomen door een aanvullend maaibeheer, maar de dichtheid van ongewervelden lijkt in deze habitat dan lager te zijn dan in de natuurlijke dynamische habitats met een intacte zoet-zoutgradiënt. Dus, indien de zoute invloed in een gradiënt wordt afgesneden, is de kans groot dat een deel van de diersoorten die aan deze brakke habitats gebonden zijn sterk afnemen. Dit geldt waarschijnlijk vooral voor de soorten die resistent zijn tegen brakke omstandigheden en daar juist voorkomen omdat ze de concurrentie van zoete soorten vermijden.



Foto 10.1 Deze primaire vallei op Schiermonnikoog verkeert na 18 jaar nog in een pioniersfase. Oeverkruid domineert in de lage delen en Groenknolorchis heeft zich recent gevestigd op de rand van de laagte (ca. 5 jaar geleden). De laaggelegen gedeelten met Groenknolorchis, Moeraskartelblad, Moeraswespenorchis en Vleeskleurige orchis werden in het najaar van 2012 voor het eerst gemaaid.

*Photo 10.1. Young primary dune slack on Schiermonnikoog that after 18 years is still in a pioneer stage and where *Liparis loeselii* has established a population 5 years ago and where *Pedicularis palustris*, *Dactylorhiza incarnata* and *Epipactis palustris* are present in large numbers. The low-lying areas have been mown only recently.*

Wanneer het zo is dat een intacte, dynamische gradiënt van brak naar zoet een grotere variatie én hogere dichtheden van zowel bloemaanbod als ongewervelden met zich meebrengt, dan kan dit tevens van belang zijn voor de gewervelde fauna, bijvoorbeeld amfibieën en vogels, die voor hun voedsel van deze ongewervelden afhankelijk zijn. Aanvullend onderzoek naar deze patronen en het onderliggende mechanisme is dan ook zeer gewenst.

Dynamisch kustbeheer met natuurlijke zoet-zoutgradiënten lijkt dus gunstig te zijn voor met name de instandhouding van soorten van brakke omstandigheden. Het Bloemaanbod is daar relatief hoog. (Te) vroeg maaien in zo' n gradiënt om de orchideeën zo veel mogelijk een kans te geven aan de zoete kant van de gradiënt is dus voor de fauna waarschijnlijk ongunstig, omdat het bloemaanbod daardoor sterk achteruit gaat.

10.3 Hydrologie van zoet-zoutgradiënten

Het feit dat het zoetwaterlichaam op de Veermansplaat zich relatief snel ontwikkeld heeft, de bodem traag ontkalkt (ca. 0,15 m/eeuw) en het exfiltrerende grondwater nog honderden jaren kalkrijk zal blijven, betekent niet dat de standplaatsen voor Groenknolorchissen honderden jaren geschikt zullen blijven. Door stapeling van organische stof kunnen bestaande standplaatsen ongeschikt worden, vooral indien zich struweel of bos gaat ontwikkelen. Begrazen of maaien kan de standplaatsen nog langere tijd geschikt houden, maar na enige tientallenjaren zal het waarschijnlijk toch nodig zijn om de organische top laag te verwijderen.

Het herstellen van een meer natuurlijke dynamiek in de Grevelingen, zal er waarschijnlijk toe leiden dat de opbouw van organische stof in de laaggelegen (zoute) gebieden sterk wordt geremd. Wanneer (op de lange termijn) een cyclisch waterbeert met lange perioden van sterke inundaties gevolgd zou worden door een periode van minder sterke zoutwaterinundaties, dan kan dat tot gevolg hebben dat de ontwikkeling van de zout-zoutgradiënten met Groenknolorchis weer opnieuw begint, zonder de noodzaak tot grootschalig plaggen of intensieve begrazing. Hierbij mogen de periodieke vloedniveaus echter niet te hoog ingesteld worden, omdat de zoetwaterlens en zoetwater-exfiltratiezone daardoor te klein worden en de standplaats te zout.

Wat betreft het voortbestaan van de populaties van de Groenknolorchis op Schiermonnikoog heeft meer Dynamisch Kustbeheer momenteel geen haast. In de toekomst, bij afname van de aanvoer van zand naar het strand van Schiermonnikoog, lijkt het wel nodig om de stuifdijk te verwijderen, en de achterliggende oude strandvlakte in ere te herstellen. Hier is het zoetwaterlichaam van de Kobbbeduinen veel groter en dieper, en is de bodem nog niet diep ontkalkt. Verwijdering van de organische laag aldaar kan dus op termijn een situatie creëren die momenteel aanwezig is op het Oosterstrand van Borkum; veel Groenknolorchissen in de kwelzone met regelmatige inundaties van zeewater en zonder actief beheer. De onttrekking van drinkwater in het naastliggende duingebied betekent op termijn wel een bedreiging voor de populaties van Groenknolorchis aldaar.

De nieuwvorming van kalkrijke duinvalleien op De Hors van Texel, gaat momenteel heel voorspoedig en verschillende populaties van Groenknolorchis zijn sterk in opbouw. Maar deze situaties zijn kwetsbaar. Sommige zoetwaterlichamen zijn ook klein, en veranderingen in zandaanvoer kunnen er toe leiden dat de meeste nu gevormde valleien binnen enkele tientallen jaren niet meer geschikt zullen zijn. Op dat moment is actief beheer of een toename in zandsuppleties waarschijnlijk noodzakelijk om de lokale populaties in stand te houden.

11 Literatuur

- Achituv, Y. en Ziskind, M. (1985).** Adaptation of *Coenobita scaevola* (Forsk.) (Crustacea, Anomura) to terrestrial life in desert bordered shore line. *Marine Ecology Progress Series*, 25: 189- 197.
- Adema E.B., Grootjans A.P., Petersen J., & J. Grijpstra (2002).** Alternative stable states in a wet calcareous dune slack in the Netherlands. *Journal of Vegetation Science* 13:107-144.
- Adema, E.B., van de Koppel, J., Meyer, H.A.J. & A.P. Grootjans. (2005).** Enhanced nitrogen loss may explain alternative stable states in dune slack succession. *Oikos* 109: 374-386.
- Achituv, Y. en Ziskind, M. (1985).** Adaptation of *Coenobita scaevola* (Forsk.) (Crustacea, Anomura) to terrestrial life in desert bordered shore line. *Marine Ecology Progress Series*, 25: 189- 197.
- Almquist, S. (1973a).** Spider associations in coastal sand dunes. *Gikas*, 24: 444-457.
- Aukema, B., J.G.M. Cuppen, N. Nieser & D. Tempelman (2002).** Verspreidingsatlas Nederlandse wantsen (Hemiptera: Heteroptera). Deel i: Dipsocoromorpha, Nepomorpha, Gerromorpha en Leptopodomorpha. Eis-Nederland, Leiden.
- Aukema et al. (2004).** Wantsen van de Nederlandse Waddeneilanden, Nederlandse faunistische mededelingen 21, 2004
- Baaijens, A. (2012)** Schorzijdebij en schorviltbij – twee bijzondere wilde bijen van de kust. *De Duin*, jaargang 35, no. 3 p. 16-17
- Bakker, J.P., R.M. Veeneklaas, A. Jansen & A. Samwel (2005).** Een nieuw Groen Strand op Schiermonnikoog. *De Levende Natuur* 106: 151-155.
- Bastow JL, Sabo JL, Finlay JC, Power ME (2002).** A basal aquatic- terrestrial trophic link in rivers: algal subsidies via shore- dwelling grasshoppers. *Oecologia* 131:261-268
- BehBehani, M.I., Croker, R.A., (1982).** Ecology of beach wrack in northern New England with special reference to *Orchestia platensis*. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 15, 611-620.
- Bell James R., Alison J. Houghton, W. Rod Cullen and C. Philip Wheeler, (1998).** The zonation and ecology of a sand-dune spider community. P. A. Selden (ed.). *Proceedings of the 17th European Colloquium of Arachnology*, Edinburgh 1997.
- Bell, J. R. & Houghton, A. (1995).** Notes on the autecology of some sand dune spiders. *Newsl. Br. arachnol. Soc.* 73: 3-4.
- Boomsma, J. J. en van Loon, A. J. (1982).** Structure and diversity of ant communities in successive coastal dune valleys. *Journal of Animal Ecology*, 51: 957-974.
- Boomsma, J. J. en de Vries, A. (1980).** Ant species distribution in a sandy coastal plain. *Ecological Entomology*, 5: 189-204.
- Boomsma, J. J. en Isaaks, J. A. (1982).** Effects of inundation and salt on the survival of ants in a sandy coastal plain. *Ecological Entomology*, 7: 121-130.
- Bossuyt, B. en M. Hermy (2004).** Seed bank assembly follows vegetation succession in dune slacks. *J. Veg. Sci.* 15, 449-456.
- Bossuyt, B., O. Honnay en M. Hermy (2003).** An island biogeographical view of the successional pathway in wet dune slacks. *J. Veg. Sci.* 14, 781-788.
- Broering, U. (2008).** Die terrestrischen Wanzen der Ostfriesischen Inseln (Heteroptera) p. 155-164 in Niedringhaus, R., Haeseler, V., Janiesch, P. (2008) *Die Flora und Fauna der Ostfriesischen*

Inseln. Artenverzeichnisse und Auswertungen zur Biodiversität. Schriftenreihe Nationalpark Niedersächsisches Wattenmeer, Band 11, Wilhelmshaven.

Broering, U. en Niedringhaus, R. (2008). Die Wanzen der suessen und brackigen Gewaesser der Ostfriesischen Inseln (Heteroptera:Nepo-, Gerromorpha) p. 165-169 in Niedringhaus, R., Haeseler, V., Janiesch, P. (2008) Die Flora und Fauna der Ostfriesischen Inseln. Artenverzeichnisse und Auswertungen zur Biodiversität. Schriftenreihe Nationalpark Niedersächsisches Wattenmeer, Band 11, Wilhelmshaven.

Bobbink, R., Braun, S., Nordin, A., Schütz, K., Weijters, M., Strengbom, J. & H. Tomassen (2010). Empirical N critical loads for natural and semi- natural ecosystems: 2010 update and review. B-WARE Research Centre, Nijmegen, The Netherlands, Institute for Applied Plant Biology, Schönenbuch, Switzerland, Swedish University of Agricultural Sciences, Uppsala & Umeå, Sweden.

Chappell MA, Whitman DW (1990). Grasshopper thermoregulation. In: Chapman RF, Joern A (eds) Biology of grasshoppers. Wiley, New York, pp 143-172

Chelazzi, G. & Ferrara, F. (1978). Research on the coast of Somalia. The shore and dune of Sar Uanle. 19. Zonation and activity of terrestrial isopods (Oniscoidea). *Monitore Zoologica Italiana (N.S.) (Suppl.)* 11: 189-219.

Colombini, I., Aloia, A., Fallaci, M., Pezzoli, G., Chelazzi, L., (2000). Temporal and spatial use of stranded wrack by the macrofauna of a tropical sandy beach. *Marine Biology* 136, 531-541.

De Leeuw, C.C., Grootjans, A.P., Lammerts, E.J., Esselink, P., Stuyfzand, P.J., Stal, L. & van Turnhout, C.C. (2008). Ecologische effecten van Duinboog- en Washoverherstel op de Waddeneilanden. Rapport IVEM (RU-Groningen), 130 pp.

De Kraker, K. (2005). Kartering Meetsoorten De Grevelingen. Uitgave Ecologisch adviesbureau Sandvicensis/SBB, 144 pp.

Desender, K., J.-P. Maelfait, J.-P. en Baert, L. (2007). Ground beetles as 'early warning-indicators' in restored salt marshes and dune slacks. *Restoration of Coastal Ecosystems Coastline Reports* 7, pp. 25 - 39.

Desender, K. (1989). Dispersievermogen en Ecologie van Loopkevers (Coleoptera, Carabidae) in België: een evolutionaire benadering. Koninklijk Belgisch Instituut voor Natuurwetenschappen, Brussel, 135 pp.

Desender, K., T. Backeljau, K. Delahaye, & L. Demeester (1998): Age and size of European salt marshes and the population genetic consequences for ground beetles. *Oecologia* 114, 503-513.

Detzel P (1998). Die Heuschrecken Baden-Württembergs. Ulmer, Stuttgart

Diakonoff, A. (1976). Aantekeningen over de Nederlandse Microlepidoptera. 3. Glyphipterigidae. *Entomologische Berichten* 36: 82-84.

Diekötter, T., K. Walther-Hellwig, M. Conradi, M. Suter en R. Frankl (2006). Effects of landscape elements on the distribution of the rare bumblebee species *Bombus muscorum* in an agricultural landscape. - *Biodiversity and Conservation* 15: 57-68.

Duffey, E. (1968). An ecological analysis of the spider fauna of sand dunes. *Journal of Animal Ecology*, 37: 641-674.

Dugan, J.E., Hubbard, D.M., McCrary, M.D., Pierson, M.O., (2003). The response of macrofauna communities and shorebirds to macrophyte wrack subsidies on exposed sandy beaches of southern California. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 58S, 25-40.

Dijk, E. & Grootjans, A.P. (1998). Performance of four *Dactylorhiza* species over a complex trophic gradient. *Acta Botanica Neerlandica* 47: 351-368.

Ellers, J., T.C. Dias, A.T.C. Berg, M.P. (2010). Interaction Milieu Explains Performance of Species in Simple Food Webs along an Environmental Gradient. *The Open Ecology Journal*, 2010, 3, 12-21

Ernst WHO en Van Til M (2004). Mogelijkheden voor autogene vestiging en introductie van Knopbies (*Schoenus nigricans*) in de Van Limburg Stirum-vallei (AWD). Vrije Universiteit Amsterdam & Gemeente Amsterdam Waterleidingbedrijf.

Ernst, W.O. (2009). Knobbiesmotje (*Glyphipterix schoenicolella*) en knobbies (*Schoenus nigricans*) (Lepidoptera: Glyphipterigidae). Entomologische Berichten 69(4): 142-149.

Esselink, P., W. Zijlstra, W.S. Dijkema en R. Van Diggelen (2000). The effects of decreased management on plant-species distribution patterns in a salt marsh nature reserve in the Wadden Sea. Biol. Conserv. 93, 61- 76.

Everts, F.H., A.P. Grootjans, N.P.J. de Vries (2005). Monitoring Anti-Verdrogingsmaatregelen Schiermonnikoog fase II. Eindrapportage 2005. Rapport EGG consult/ RUG.

Finch, O.D. (2008). Webspinnen, Weberknechte und Pseudoscorpione der Ostfriesischen Inseln (Arachnida: Araneae, Opiliona, Pseudoscorpionida) p. 103-112 in Niedringhaus, R., Haeseler, V., Janiesch, P. (2008) Die Flora und Fauna der Ostfriesischen Inseln. Artenverzeichnisse und Auswertungen zur Biodiversität. Schriftenreihe Nationalpark Niedersächsisches Wattenmeer, Band 11, Wilhelmshaven.

Goralczyk, K. (1998). Nematodes in a coastal dune succession: Indicators of soil properties? Applied Soil Ecology 9 465-469.

Goulson, D. (2003). Bumblebees. Behaviour and ecology. – Oxford University Press, Oxford.

Griffiths, C.L., Stenton-Dozey, J., (1981). The fauna and rate of degradation of stranded kelp. Estuarine, Coastal and Shelf Science 12, 645–653.

Griffiths, C.L., Stenton-Dozey, J.M.E., Koop, K., (1983). Kelp wrack and the flow of energy through a sandy beach ecosystem. In: McLachlan, A., Erasmus, T. (Eds.), Sandy Beaches as Ecosystems. Dr W. Junk Publishers, The Hague, pp. 547–556.

Gröning J, Kochmann K, Hochkirch A (2005). Ground-hoppers (Orthoptera, Tetrigidae) on the East Frisian Islands (Germany, Lower Saxony), with notes on their distribution, coexistence and ecology. Entomol Heute 17:47–63

Gröning, J., Krause, S. en A. Hochkirch (2007). Habitat preferences of an endangered insect species, Cepero's ground-hopper (*Tetrix ceperoi*), Ecological Research: 22: 767-773.

Grootjans, A.P., Lammerts, E.J. & Van Beusekom, F. (1995). Kalkrijke Duinvalleien op de Wadeneilanden; Ecologie en regeneratiemogelijkheden. KNNV, Utrecht, 176 pp.

Grootjans, A.P., de Jong, J.W & J.A.M. Janssen. (1999). Slufters en Rode Lijstsoorten op Schiermonnikoog. Rapport Laboratorium voor Plantenoecologie, Haren.

Grootjans A.P., Geelen L., Jansen A.J.M. & E.J. Lammerts (2002). Restoration of coastal dune slacks. Hydrobiologia 478: 181-203.

Grootjans, A.P. & W. Woudwijk (2011). Bodenvorming in duinvalleien op Ameland-Oost en referentiegebieden. In: Audit Effecten van bodemdaling als gevolg van Gaswinning op Ameland-Oost, Hoofdstuk 4.2, pp. 428-451 (with English summary).

Grootjans A.P., Dullo, B.W.Kooijman, A.M., Bekker, R.M. & C. Aggenbach (2013). Restoration of dune vegetation in the Netherlands. In. Martínez, M.L., Gallego-Fernández J.B. & Hesp, P.A. (eds). Chapter 15, Restoration of coastal dunes, pp 235-253. Springer, Berlin.

Haeseler, V. (2008). Ameisen, Wespen und Bienen der Ostfriesischen Inseln (Hymenoptera: Aculeata) in Niedringhaus, R., Haeseler, V., Janiesch, P. (2008) Die Flora und Fauna der Ostfriesischen Inseln. Artenverzeichnisse und Auswertungen zur Biodiversitaet. Schriftenreihe Nationalpark Niedersaechsisches Wattenmeer, Band 11, Wilhelmshaven.

Hartman, Y. & J.G.B. Oostermeijer (2007). Demographic structure and population life-span of *Liparis loeselii* (Orchidaceae) in relation to habitat and management. Report IBED, University of Amsterdam.

Hochkirch A, Gröning J, Loos T, Metzging C, Reichelt M (2000). Specialized diet and feeding habits as key factors for the habitat requirements of the grasshopper species *Tetrix subulata* (Orthoptera: Tetrigidae). Entomol Gen 25:39–51.

Hochkirch A, Deppermann J, Gröning J (2006). Visual communication behavior as a mechanism behind reproductive interference in three pygmy grasshoppers (genus *Tetrix*, Tetrigidae, Orthoptera). J Insect Behav. DOI 10.1007/s10905-006-9043-2.

Ince, R., Hyndes, G.A., Lavery, P.S., Vanderklift, M.A., (2007). Marine macrophytes directly enhance abundances of sandy beach fauna through provision of food and habitat. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 74, 77–86.

Inglis, G., (1989). The colonisation and degradation of stranded *Macrocystis pyrifera* (L.) C. Ag. by the macrofauna of a New Zealand sandy beach. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 125, 203–217.

Ingrisch S, Frye L, Grenz M, Simmat U (1988). Neue Funde von *Tetrix ceperoi* in Deutschland. *Dtsche Entomol Z* 35:24–29.

Jedrzejczak, M.F., (2002). Stranded *Zostera marina* L. vs wrack fauna community interactions on a Baltic sandy beach (Hel, Poland): a short-term pilot study. Part I. Driftline effects of fragmented detritivory, leaching and decay rates. *Oceanologia* 44, 273–286.

Kleukers R, v. Nieukerken E, Ode B, Willemsse L, v. Wingerden W (1997). De Sprinkhanen en Krekels van Nederland (Orthoptera). *Nederlandse Fauna I*. KNNV Uitgeverij and EIS-Nederland, Leiden.

Knight, M. G. T. en C. Clee, C. (2010). The importance of coastal sand dunes for terrestrial invertebrates in Wales and the UK, with particular reference to aculeate Hymenoptera (bees, wasps & ants); *Journal of Coastal conservation* 14: 91-102.

Koen L (1996). Ecologische studie over het activiteitenpatroon en de voeding van *Tetrix subulata* (L.). *Saltabel* 16:30–36.

Kooijman, A.M., Noordijk, E., van Hinsberg, A. & C. Cusell (2009). Stikstofdepositie in de duinen. Een analyse van N-depositie, kritische niveaus, ervaringen uit het verleden en stikstofefficiëntie in verschillende duinzones. Instituut voor Biodiversiteit en Ecosysteem Dynamica. Universiteit van Amsterdam, Amsterdam.

Krummen, H. (2008). Phytophage Käfer der Ostfriesischen Inseln: Bockkäfer (Cerambycidae), Blattkäfer (Chrysomelidae), Blattwickler (Rhynchitidae), Spitzmausrüssler (Apionidae) und Rüsselkäfer (Curculionidae) in Niedringhaus, R., Haeseler, V., Janiesch, P. (2008) *Die Flora und Fauna der Ostfriesischen Inseln. Artenverzeichnisse und Auswertungen zur Biodiversität. Schriftenreihe Nationalpark Niedersächsisches Wattenmeer, Band 11, Wilhelmshaven.*

Krüner U (1993). Die Heuschreckenfauna der Bergehalde Carolus Magnus, Übach-Palenberg im Kreis Heinsberg. *Natur Niederrhein* 8:73–76.

Lammerts, E.J., Petersen, J., & A. Hochkirch (2009). Beaches and Dunes. Thematic Report No. 15. In: Marencic, H. & Vlas, J. de (Eds), 2009. *Quality Status Report 2009. WaddenSea Ecosystem No. 25. Common Wadden Sea Secretariat, Trilateral Monitoring and Assessment Group, Wilhelmshaven, Germany.*

Lastra, M., Page, H.M., Dugan, J.E., Hubbard, D.M., Rodil, I.F. (2008). Processing of allochthonous macrophyte subsidies by sandy beach consumers: estimates of feeding rates and impacts on food resources. *Marine Biology* 154, 163–174.

Lill en Niedringhaus, R., (2008). Die Binnenmolusken der Ostfriesischen Inseln (Mollusca: Gastropoda, Bivalvia) in Niedringhaus, R., Haeseler, V., Janiesch, P. (2008) *Die Flora und Fauna der Ostfriesischen Inseln. Artenverzeichnisse und Auswertungen zur Biodiversität. Schriftenreihe Nationalpark Niedersächsisches Wattenmeer, Band 11, Wilhelmshaven.*

Löffler, M. de Leeuw, C.C., Ten Haaf, M.E., Verbeek, S.K., Oost, A.P., Grootjans, A.P., Lammerts, E.J. & Haring, R.M.K. (2011). Back to basics; natural dynamics and resilience on the Dutch Wadden Sea Barrier Islands. ERA Foundation, 95 pp.

Lowrie, D. C. (1948). The ecological succession of spiders of the Chicago area dunes, *Ecology*, 29: 334-351.

Mac Millan, M.R. en P. A. Quijón (2012). Wrack patches and their influence on upper-shore macrofaunal abundance in an Atlantic Canada sandy beach system. *Journal of Sea Research* 72 (2012) 28–37.

Marsden, I.D., (1991). Kelp–sandhopper interactions on a sand beach in New Zealand. I. Drift composition and distribution. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 152, 61–74.

Marshall JA, Haes ECM (1988). *Grasshoppers and allied insects of Great Britain and Ireland.* Harley Books, Colchester.

- McLachlan, A. (1991).** Ecology of coastal dune fauna. *Journal of Arid Environments* 21: 229-243.
- McLachlan, A., Brown, A., (2006).** *The Ecology of Sandy Shores*, 2nd edition, Academic Press, New York.
- Meyer, H. en Schleppegrell, M. (2008).** Langbei-, Tanz und Rennraubfliegen der ostfriesischen Düneninseln (Diptera: Empidoidea) in Niedringhaus, R., Haeseler, V., Janiesch, P. (2008) Die Flora und Fauna der Ostfriesischen Inseln. Artenverzeichnisse und Auswertungen zur Biodiversität. Schriftenreihe Nationalpark Niedersächsisches Wattenmeer, Band 11, Wilhelmshaven.
- Nagasawa, A., A. Takahashi & H. Higuchi, (2012).** Host plant use for oviposition by *Trigonotylus caelestialium* (Hemiptera: Miridae) and *Stenotus rubrovittatus* (Hemiptera: Miridae). *Applied Entomology and Zoology*, 47-4, pp 331-339.
- Niedringhaus, R. (2008).** Die Zikadenfauna der Ostfriesischen Insel (Hemiptera: Auchenorrhyncha) in Niedringhaus, R., Haeseler, V., Janiesch, P. (2008) Die Flora und Fauna der Ostfriesischen Inseln. Artenverzeichnisse und Auswertungen zur Biodiversität. Schriftenreihe Nationalpark Niedersächsisches Wattenmeer, Band 11, Wilhelmshaven.
- Niedringhaus, R., Haeseler, V., Janiesch, P. (2008).** Die Flora und Fauna der Ostfriesischen Inseln. Artenverzeichnisse und Auswertungen zur Biodiversität. Schriftenreihe Nationalpark Niedersächsisches Wattenmeer, Band 11, Wilhelmshaven.
- Paranjape SY, Bhalerao AM, Naidu NM (1987).** On etho-ecological characteristics and phylogeny of Tetrigidae. In: Bacetti BM (ed) *Evolutionary biology of orthopteroid insects*. Ellis Horwood, Chichester, pp 386–395.
- Peeters, T.M.J., I.P. Raemakers en J. Smit (1999).** Voorlopige atlas van de Nederlandse bijen (Apidae). – EIS-Nederland, Leiden.
- Petersen, J. (2000).** Die Dünenalvegetation der Wattenmeer-Inseln in der südlichen Nordsee. Eine pflanzensoziologische und ökologische Vergleichsuntersuchung unter Berücksichtigung von Nutzung und Naturschutz. 336 S., Husum.
- Petersen, J. (2011).** *Liparis loeselii* - Übersicht der Vorkommen am Borkum-Ostende in 2010 und auf den Westfriesischen Inseln. - Im Auftrag der Nationalparkverwaltung Niedersächsisches Wattenmeer. 23 pp.
- Pillon Y, Qamaruz-Zaman F, Fay MF, Hendoux F, Piquot Y (2007).** Genetic diversity and ecological differentiation in the endangered fen orchid (*Liparis loeselii*). *Conservation Genetics* 8, 177-184.
- Plaisier, F. en Stumpe, C. (2008).** Zur Besiedlung der Ostfriesischen Inseln durch Sandlaufkäfer und Laufkäfer (Coleoptera: Cincidelidae et Carabidae) in Niedringhaus, R., Haeseler, V., Janiesch, P. (2008) Die Flora und Fauna der Ostfriesischen Inseln. Artenverzeichnisse und Auswertungen zur Biodiversität. Schriftenreihe Nationalpark Niedersächsisches Wattenmeer, Band 11, Wilhelmshaven.
- Provoost, S, Laurence, M, Jones, M, and S.E. Edmondson (2009).** Changes in landscape and vegetation of coastal dunes in northwest Europe: a review. *J Coast Cons* doi:10.1007/s11852-009-0068-5.
- Ritzau, C. (2008).** Die Pflanzenwespen der Ostfriesischen Inseln (Hymenoptera: Symphyta) in Niedringhaus, R., Haeseler, V., Janiesch, P. (2008) Die Flora und Fauna der Ostfriesischen Inseln. Artenverzeichnisse und Auswertungen zur Biodiversität. Schriftenreihe Nationalpark Niedersächsisches Wattenmeer, Band 11, Wilhelmshaven.
- Roos, M & M Reemer, 2009.** De moshommel *Bombus muscorum* in Zuid-Holland. – EIS-Nederl. rapportnr. EIS2009-05, 26 pp.
- Rose, A. (2008).** Die Kurzflügler der Ostfriesischen Inseln (Coleoptera: Staphylinidae) in Niedringhaus, R., Haeseler, V., Janiesch, P. (2008) Die Flora und Fauna der Ostfriesischen Inseln. Artenverzeichnisse und Auswertungen zur Biodiversität. Schriftenreihe Nationalpark Niedersächsisches Wattenmeer, Band 11, Wilhelmshaven.
- Shahrudin, R. (2014).** Do we really need management to preserve pioneer stages in wet dune slacks? PhD thesis University of Groningen.104pp.

- Siemon, B., A.V. Christiansen and E. Auken (2009).** A review of helicopter-borne electromagnetic methods for groundwater exploration. *Near Surface Geophysics*, 2009 (7), 629-646.
- Sival, F.P. (1996).** Mesotrophic basiphilous communities affected by changes in soil properties in two dune slack chronosequences. *Acta Botanica Neerlandica* 45: 95-106.
- Sival, F.P., Múcher, H.J. & S.P.J. van Delft (1998).** Carbonate accumulation affected by hydrological conditions and their relevance for dune slack vegetation. *Journal of Coastal Conservation* 4:91-100.
- Smit, J.T. (2010).** Nederlandse boorvliegen (Tephritidae). *Entomologische Tabellen* 5.
- Stuyfzand, P.J. (1993).** Hydrochemistry and hydrology of the coastal dune area of the Western Netherlands. Ph.D Thesis Vrije Univ. Amsterdam, published by KIWA, 366 p.
- Stuyfzand, P.J. (2010).** Modelling kwaliteit ondiep (duin)grondwater en ontkalking, inclusief effecten van klimaatverandering en kustuitbreiding: DUVELCHEM. KWR-rapport BTO 2010.031(s), 86p.
- Stuyfzand, P.J. (2012).** Hydrogeochemical (HGC 2.1), for storage, management, control, correction and interpretation of water quality data in Excel (R) spread sheet. KWR Watercycle Research Institute, KWR-report BTO.2012.244(s), 76p.
- Stuyfzand, P.J. (2013).** Handleiding voor veldwerk met spiraalboor en water analyses in veld en lab. VU University Amsterdam, manual versie maart 2013, 6p.
- Stuyfzand, P.J., D. Amatirsat, I. Estrada de Wagt, C. van Bloemendal - Bland, B. Oskam, D. van Loon, H. Everts, A.P. Grootjans (2014).** Zoet-zout gradiënten op 4 eilanden in hydrologisch en hydrogeochemisch perspectief. Rapport Bosschap in prep.
- Sulzbacher, H., H. Wiederhold, B. Siemon, M. Grinat, J. Igel, T. Burschil, T. Günther, and K. Hinsby (2012).** Numerical modelling of climate change impacts on freshwater lenses on the North Sea Island of Borkum using hydrological and geophysical methods. *Hydrol. Earth Syst. Sci.*, 16, 3621–3643.
- Sýkora KV, Van den Bogert JCJM en Berendse F (2004).** Changes in soil and vegetation during dune slack succession. *Journal of Vegetation Science* 15: 209-218.
- Ten Harkel M.J., and F. Van der Meulen (1996).** Impact of grazing and atmospheric deposition on the vegetation of dry coastal dune grasslands. *Journal of Vegetation Science* 7:445–452.
- Thibaud, JM, Schulz, HJ & da Gama Assalino, MM (2004).** Synopsis on Palaeartic Collembola: Hypogastruridae. *Abhandlungen und Berichte Naturkundemuseum Görlitz*, 75, 1-287.
- Van Achterberg, K. (2008).** Zur Brackwespenfauna der Ostfriesischen Inseln (Hymenoptera: Braconidae) Kritisches Artenverzeichnis anhand von Literaturdaten. in Niedringhaus, R., Haeseler, V., Janiesch, P. (2008) Die Flora und Fauna der Ostfriesischen Inseln. Artenverzeichnisse und Auswertungen zur Biodiversität. Schriftenreihe Nationalpark Niedersächsisches Wattenmeer, Band 11, Wilhelmshaven.
- Van der Craats (2012),** Window of opportunity of *Liparis loeselii* in relation to dune slack development on Texel. M.Sc. thesis, IBED, University of Amsterdam.
- Van Kammen, M. (2013).** Can integrated water management co-exist with nature management on the Wadden Sea islands. MSc thesis IVEM, University of Groningen. EES 2013-184 T.
- Van der Maarel E., Boot R.G.A., Van Dorp D., & J. Rijntjes (1985).** Vegetation succession on the dunes near Oostvoorne, The Netherlands: a comparison of the vegetation in 1959 and 1980. *Vegetatio* 58:137–187.
- Vannini, M. (1976).** Research on the coast of Somalia. The shore and dune of Sar Vanle. 7. Field observations on the periodical transdunal migrations of the hermit crab *Ceponobita rugosus* Milne Edwards. *Monitore Zoologico Italiano*, 3: 145-185.
- Van Reerdt, P. F. en Morzer Bruyns, M. F. (1960).** A biocenological investigation in the yellow dune region of Terschelling. *Tijdschrift voor Entomologie*, 103: 225-275.
- Van Tooren, B.F., Schat, H. & ter Borg, S.J. (1983).** Succession and fluctuation in the vegetation of a Dutch beach plain. *Vegetation* 53: 139-151.

- Van Wingerden, W.K.R.E., Littel, A en Boomsma, J.J. (1981).** Strategies and population dynamics of arthropod species from coastal plains and green beaches. In: Smit, JC, den Hollander, JE, WKRE van Wingerden & Wolff, JE (Eds.) Terrestrial and freshwater fauna of the Wadden Sea., Wadden Sea Working Group Reports, No. 10: 101-125: Leiden.
- Vidal, S. (2008).** Die Erz- und Gallwespen der Ostfriesischen Inseln (Hymenoptera: Apocrita, Terebrantes, Chalcidoidea, Cynipoidea) Kritische Artenlisten anhand von Literaturdaten. in Niedringhaus, R., Haeseler, V., Janiesch, P. (2008) Die Flora und Fauna der Ostfriesischen Inseln. Artenverzeichnisse und Auswertungen zur Biodiversität. Schriftenreihe Nationalpark Niedersächsisches Wattenmeer, Band 11, Wilhelmshaven.
- Vuyck, L (1923).** Over de betrekkingen tusschen bloemen en hommels in Nederland. – Nederl. Kruidk. Archief 1922: 97-148.
- Wallther-Hellwig, K. en R. Frankl (2000).** Foraging distances of *Bombus muscorum*, *Bombus lapidarius*, and *Bombus terrestris* (Hymenoptera, Apidae). – Journal of Insect Behavior 13: 239-246.
- Westhoff, V. & M.F. van Oosten (1991).** De Plantengroei van de Waddeneilanden. Natuurhistorische bibliotheek van de KNNV nr 53, Utrecht.
- Wheeler B.D., Lambley P.W., Geeson J (1998).** *Liparis loeselii* (L.) Rich. in eastern England: constraints on distribution and population development. *Botanical Journal of the Linnean Society* 126, 141-158.
- Witteveen, J. & Joosse, E. N. G. (1988).** The effects of inundation on marine littoral Collembola. *Holarctic Ecology*, 11: 1-7.
- Wolters, M., A. Garbutt & J.P. Bakker (2005):** Plant colonization after managed realignment: The relative importance of diaspore dispersal. *J. Appl. Ecol.* 42, 770-777.
- Woudwijk, W. (2011).** Soil subsidence after gas abstraction on Ameland; effects on the accumulation rate of soil organic matter. Master thesis Institute for Energy and Environmental Studies (IVEM), University of Groningen.

Bijlage 1

- In totaal zijn er 60 soorten Staphylinidae die in de kustregio van Oost-Friese Waddeneilanden en de Weser-Ems kustregio voorkomen (zie p. 211 in Rose, 2008).
- Vooral de aanspoelzone herbergt een grote diversiteit aan Staphylinidae (Rose, 2008).
- Grijze duinen zijn het rijkst aan fauna, in de ecologisch extreme habitats zoals primaire duinen, witte duinen en kwelders worden slechts enkele Symphyta gevonden (Ritzau, 2008). Bovendien komen hier soorten van de xeroserie samen met hygrofiele en eurytope soorten (Plaisier & Stumpe 2008).
- Chalchidoidea hebben een hoog dispersievermogen en kunnen bovendien langere tijd in zout water drijvend overleven (Vidal, 2008).

Mollusca

Soort	Habitat	Literatuur
<i>Mysotella myosotis</i>	Lagere kwelder	Lill en Niedringhaus, 2008
<i>Assiminea grayana</i> , <i>Peringia ulvae</i>	Lage en hoge kwelder	Lill en Niedringhaus, 2008
<i>Pupilla muscorum</i> , <i>Cepea hortensis</i> , <i>Oxyloma elegans</i>	Overgang kwelder naar duin	Lill en Niedringhaus, 2008

Arachnida

Soort	Habitat	Literatuur
<i>Baryphyma duffei</i> , <i>B. maitimum</i> , <i>Philodromus duffei</i> , <i>Silometopus ambiguus</i>	Kust gebonden	Finch 2008
<i>Arctosa perita</i>	Voorduinen, open grond	Bell et al 1998; Bell & Haughton 1995
<i>Xerolycosa miniata</i> (C. L. Koch)	Vochtige duinvalleien, niet voorduinen	Bell et al 1998; Bell & Haughton 1995

Orthoptera

Soort	Habitat	Literatuur
<i>Tetrix ceperoi</i>	Open, vochtige duinvalleien, oevers, overgangen tussen duinen en kwelders; mijdt extreme zoutconcentraties	Gröning et al 2005 (zie boven)

Hemiptera

Soort	Habitat	Literatuur
<i>Gravesteiniella boldi</i>	Witte duin met helm	Niedringhaus 2008
<i>Kelisia sabulicola</i>	Grijze duin, heide op duin (allebei vooral met <i>Carex arenaria</i>)	Niedringhaus 2008
<i>Psammotettix maritimus</i>	In primaire en witte duin (<i>Elmus athericus</i> , <i>Ammophila arenaria</i>)	Niedringhaus 2008
<i>Psammotettix putoni</i>	Aan <i>Puccinellia maritima</i> op kwelders	Niedringhaus 2008
<i>Anoscopius limicola</i>	Hoge en lagere kwelders	Niedringhaus 2008
<i>Anoscopus albiger</i>	"halomorfe" grashabitat	Niedringhaus 2008
<i>Aphrodes aesturina</i>	"halomorfe" habitat	Niedringhaus 2008
<i>Eupteryx artemisiae</i>	op <i>Artemisia maritima</i> in kwelders	Niedringhaus 2008
<i>Marcosteles sordidipennis</i>	Hoge en lage kwelders	Niedringhaus 2008
<i>Paramesus obtusifrons</i>	Rietland in brak water	Niedringhaus 2008

Chiloxanthus pilosus Halosalda lateralis, Saldula palustris en Salda littoralis	Kust	Aukema et al. 2002; Aukema et al. 2004
--	------	---

Heteroptera

Soort	Habitat	Literatuur
Trigonotylus psammicolor	Secundaire duinen	Broering 2008
Lygus maritimus	Kustgebonden	Broering 2008
Monosynamma maritimum, Orthotylus moncreaffi	Kustgebonden	Broering 2008
Europiella decolor, E. artimisiae	Kustgebonden	Broering 2008
Sigara stagnalis, S. lateralis	Halofiel en strestolerant; hoge kwelder	Broering en Niedringhaus, 2008

Coleoptera

Soort	Habitat	Literatuur
Dyschirius impunctipennis, D. salinus, Bembidion maritimus	Vegetatievrije kust (strand) en primaire duinen	Plaisier & Stumpe 2008
Bembidion minimum, B. Normannum. Dicheirotichus gustavii, Pogonos chalceus	Halobionte-halofiele Carabidae van de kwelder	
Psylliodes marcida	Aan Cakile maritima (primaire duinen)	Krummen 2008
Chaetocnema sahlbergi	Kwelder	Krummen 2008
Chrysolina haemoptera, Ch. staphylea	Kwelder	Krummen 2008
Longitars. plantagomaritimus	Kwelder	Krummen 2008
Macrolepa mutica	Brakke plassen	Krummen 2008
Phaedon concinnus	Kwelder	Krummen 2008
Psylliodes marcida, Ceutorhynchus cakilis	Primaire duin, hoge kwelder	Krummen 2008
Mecinus collaris, Pelenomus zumpti, Ottiorhynchus frisius	Kwelder	Krummen 2008
Philopodon plagiatus	Duinen, hoge kwelder	Krummen 2008
Polydrusus pulchellus	Kwelder	Krummen 2008
Sitona cinerascens	Kust, aan Lotus spp.	Krummen 2008
Smichronyx rechi	Kwelder	Krummen 2008
Trichosirocalus thalhammeri	Primaire duin, hoge kwelder	Krummen 2008
Bembidion femoratum, B. quadri- maculatum	Pionier kwelder	Desender et al. 2007
Pogonos chalceus	Hoge, oudere kwelder	Desender et al. 2007
Dyschirius salinus	Kwelder met een hoog gehalte aan fijne klei, mijdt zandige bodems	Desender 1989, Turin 2000 in Desender et al. 2007
Omophron limbatum	Pionier situaties van zandige rivier of duinvallei habitats (randen van zoete of brakkige wateren zonder vegetatie)	Desender et al. 2007
Bembidion laterale, Dicheirotichus obsoletus	(hoge) Kwelders met zandige bodems	Desender 1989
Lepyrus palustris (moeraswilgensnuittor)	Snuitkever aan Salix repens in vochtige duinvalleien	Weeda et al. 1985-1994

Hymenoptera

Soort	Habitat	Literatuur
Pontania collactanea	Veroorzaakt gallen op blad van Salix repens	Ritzau 2008
Dolerus pachycerus	zout en brakke zeekleipolders ("Salz- und Brackmarschen") – larvale ontwikkeling aan Juncus geradii	Kontuniemi 1959 in Ritzau 2008

Agathis syngenesiae	Kustduinen – parasiet op vlinders in bloemhoofden van Eryngium maritimum	Van Achterberg 2008
Phaenocarpa tehodori	Kustduinen – parasiet op Dipteren	Van Achterberg 2008
Hygroplitis russatus	Zeekleipolders – parasiet op microlepidoptera (Pyralidae, Glyphiterigidae, Tortricidae)	Van Achterberg 2008
Colletus halophilus	Overgang tussen primaire duin en kwelder	U.a. Haeseler 2008
Crossocerus pullulus, Minumesa sibiricana	Overgang tussen primaire duin en kwelder	Haeseler 2008
Macrolepidoptera		
Soort	Habitat	Literatuur
Mythimna flavicolor	Kwelder (Noordzee, endemisch)	Kleinekuhle 2008
Agrotis ripae	Halotopofiele soort van de kustduinen	Kleinekuhle 2008
Diptera		
Soort	Habitat	Literatuur
Muscidideicus praetextatus, Sciapus maritimus, Chersodromia hirta, Ch. Incana, Crossopalpa setiger, Tachydromia sabulosa	Kustduinen	Meyer & Schleppegrell 2008
Dolichopus clavipes, D. diadema, D. latipennis, Hydophorus oceanus, Machaerium maritimae, Orthoceratium lacustre, Thinophilus flavipalpis, T. ruficornis, Hilara lundbecki, Chersodromia cursitans, Crossopalpus curvipes	Kwelders	Meyer & Schleppegrell 2008

Bijlage 2.

Aantal ordes, families en individuen in de slagnetmonsters op Schiermonnikoog (SMO), Texel en Veermansplaat (VMP). De locaties zijn van links naar rechts gerangschikt van brak naar zoet en van 'dynamisch' (D) naar 'niet dynamisch' (ND).

