



De volgende drie hoofdstukken worden gewijd aan ongewervelden van respectievelijk het zoetwater-, het land- en het zeemilieu. Er wordt lustig met cijfers gestrooid en er komen enkele kaartjes voorbij over soortenrijkdom, endemisme en bedreigde soorten. Ook wordt telkens aan de hand van voorbeel-

den duidelijk gemaakt welk nut verscheidene soorten hebben en welke soorten er (waarschijnlijk) zijn uitgestorven. De diergroepen die door IUCN onder de loep zijn genomen en waarvan een rode lijst is gemaakt, worden uitgebreid besproken om te illustreren welk aandeel bedreigd wordt. Een conclusie is dat zoetwaterfauna sterker bedreigd wordt dan de terrestrische en mariene tegenhangers. Voor soorten van zoet water worden de problemen vooral veroorzaakt door vermeting, vervuiling, irrigatie en de constructie van dammen. Terrestrische soorten hebben vooral last van habitatvernietiging en exoten en de mariene dieren leiden vooral onder verstoring, vangst en klimaatverandering.

Hierna volgt een hoofdstuk waarin nogmaals de waarde van ongewervelden en de status en bescherming van deze dieren specifiek in Europa worden behandeld. De boodschap is dat, gezien het belang van ongewervelden in ecosystemen en voor de mens, er te weinig onderzoek aan trends wordt gedaan. Het maken van meer rode lijsten zou de basis moeten zijn om tot meer en betere bescherming te komen (de drie eerste auteurs zijn dan ook van IUCN). Of dat te realiseren is en of een veelheid aan rode lijsten echt leidt tot meer bescherming weet ik zo net nog niet. Het laatste hoofd-

stuk gaat gelukkig wat pragmatischer om met de ongewerveldenbescherming. Hierin wordt uitgelegd hoe moeilijk deze tak van sport eigenlijk is en welke problemen er allemaal om de hoek komen kijken. Een stel algemeen geldende richtlijnen voor de inrichting en bescherming van het landschap illustreren hoe bescherming van biodiversiteit zou moeten werken. Met de beschrijving van enkele succesverhalen over het herstel van populaties van een libel-, een miljoenpoot- en een wetasoort sluit de publicatie positief af.

Het rapport staat vol mooie foto's (overigens niet altijd met correcte soortnaam) en overzichtelijke diagrammen. Feitelijk brengt het niet veel verrassende zaken. Deze populaire uitgave van nog geen negentig pagina's moet het hebben van hapklare brokken: duidelijke cijfers en begrijpbare voorbeelden. Het is echter een zeer informatieve bron voor educatie, beleid en natuurbeheer. Het is dan ook te hopen dat het werk zijn weg vindt onder mensen uit deze disciplines. Het feit dat de publicatie gewoon te downloaden is, is dan ook een goede keus geweest van de makers.

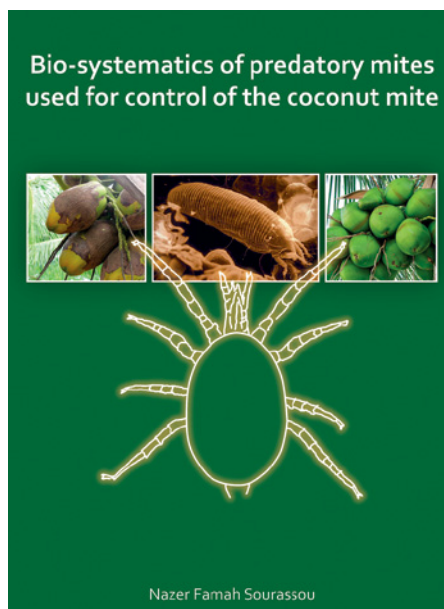
Jinze Noordijk
EIS-Nederland

Promoties

Bio-systematics of predatory mites used for control of the coconut mite

Nazer Famah Sourassou, Universiteit van Amsterdam, promotiedatum 26 oktober 2012

Sinds zijn ontdekking in 1965 als plaag van kokospalm in Mexico, is de kokosnootmijt *Aceria guerreronis* Keifer gemeld van andere landen, eerst in Zuid-Amerika, toen in Afrika en ten slotte ook in Azië. Met als doel de biologische bestrijding van deze plaagmijt is gezocht in verscheidene landen op elk van de drie continenten naar natuurlijke vijanden die samen met deze plaagmijt voorkomen. Voorafgaand aan het werk dat beschreven staat in dit proefschrift waren twee roofmijtsoorten (Acari: Phytoseiidae) gevonden in Brazilië, Tanzania, Benin en Sri Lanka – op basis van alleen morfologische kenmerken zijn deze roofmijten geïdentificeerd als *Neoseiulus paspalivorus* DeLeon and *N. baraki* Athias-Henriot. Omdat deze soorten voorkomen in zeer verschillende geografische gebieden zou er wel eens genetische variatie kunnen bestaan tussen geografische populaties, die van belang kan zijn voor verbetering van de effectiviteit van biolo-



gische bestrijding. Doel van het werk beschreven in dit proefschrift is het bepalen van de genetische eenheden (o.a. biotypes, cryptische soorten, ondersoorten, 'echte' soorten) die relevant zijn binnen de context van biologische bestrijding. Daarom beslaat dit proefschrift in de eerste plaats een biosystematische studie –

bestaande uit een combinatie van morfologische metingen, kruisingsproeven en moleculaire analyse – die als basis kan dienen voor toekomstig werk aan biologische bestrijding.

Geografische populaties van *N. paspalivorus* bleken weliswaar morfologisch eender, maar reproductief incompatibel: vrouwtjes van elke populatie waren in staat om te paren met mannetjes van de andere populaties, maar ze legden daarna minder eieren, die in meerderheid verschrompelden. Genetisch – op basis van mitochondriale CO1 sequenties – bleken de populaties identiek. Vervolgens zijn de drie populaties met behulp van 16S rDNA primers onderzocht op het voorkomen van twee endosymbiontische bacteriën, te weten *Wolbachia* en *Cardinium*, waarvan bekend is dat ze reproductieve abnormaliteiten bij hun gastheren kunnen veroorzaken. Ook zijn de fylogenetische relaties geanalyseerd. Diverse *Wolbachia*-stammen werden gevonden in de populaties uit Benin en Brazilië, terwijl een populatie uit Ghana alleen *Cardinium*-symbionten bleek te bevatten. Uitschakeling van de symbionten door middel van antibiotica maakte vrouwtjes van elke populatie incompatibel met mannetjes van de eigen populatie (dat

wil zeggen: paring van vrouwtjes en mannetjes leidde niet tot nakomelingen). Bovendien bleek dat met deze proeven de compatibiliteit tussen populaties uit Benin en Brazilië hersteld werd in een richting, maar niet in de reciproke richting (dus wel succesvolle paring tussen vrouwtjes van de ene en mannetjes van de andere, maar niet tussen mannetjes van de ene en vrouwtjes van de andere populatie). Een dergelijke uitkomst wijst erop dat de incompatibiliteit het gevolg is van de wisselwerking tussen genen uit de kern en genen uit het cytoplasma. Met antibiotica behandelde vrouwtjes van de Ghanese populatie produceerden nauwelijks nakomelingen, zodat we geen *Cardinium*-vrije lijn van mijten konden kruisen met andere populaties. De met de symbionten samenhangende reproductieve isolatie geeft aan dat genetische differentiatie tussen de drie populaties mogelijk is en dat het de moeite waard blijft om verschillen in eigenschappen te onderzoeken die van belang zijn voor de biologische bestrijding. Wij concluderen echter dat de drie populaties behoren tot een enkele soort.

Op een eendere wijze hebben we gevonden dat geografische populaties van de roofmijt *N. baraki* reproductief incompatibel zijn en genetisch verschillen op basis van mt-CO1 sequenties en enkele morfologische eigenschappen (zoals het aantal tanden op de onbeweeglijke helft [fixed digit] van de vrouwelijke monddelen [chelicera]) – deze populaties behoren daarom niet tot een enkele soort. Vooral de Beninese populatie week af van de andere populaties (uit Brazilië, Tanzania en mogelijk ook Sri Lanka) en zou wel eens een cryptische soort kunnen vormen. Omdat bestudering van het holotype niet mogelijk was, kunnen we niet beslissen welke van de twee cryptische soorten de echte *N. baraki* is. Hoe dan ook, deze twee genetische eenheden lijken relevant voor vervolgonderzoek naar verschillen in eigenschappen die van belang zijn voor de biologische bestrijding.

In elk van de geografische gebieden komt *N. paspalivorus* voor samen met (de ene of de andere cryptische soort die nauw verwant is met) *N. baraki* en in Afrika ook met een tweede roofmijt, namelijk *N. neobaraki* – deze soorten kunnen samen voorkomen op een enkele palmboom. Ze worden echter vrijwel nooit samen gevonden op een enkele kokosnoot of een enkele tros kokosnoten. Dit ontbreken van coëxistentie op lokale schaal, maar wel samen voorkomen op een grotere ruimtelijke schaal, kan tot stand komen door voorrangseffecten (priority effects) binnen Lotka-Volterra-modellen voor competitie tussen twee

soorten om een 'resource', en in modellen voor wederkerige predatie binnen voedingsgilden (reciprocal intraguild predation). De paringsproeven beschreven in dit proefschrift brachten echter nog een ander mechanisme voor het tegengaan van plaatselijke coëxistentie aan het licht. Paringen tussen soorten toonden het bestaan aan van (intraguild) predatie door vrouwtjes van de ene roofmijtsoort op mannetjes en larven van de andere. Aangezien grootte bepalend is voor de rolverdeling tussen (intraguild) predator en prooi, was de grootste van de drie roofmijtsoorten (*N. neobaraki*) agressiever dan de kleinste soort (*N. paspalivorus*). Dergelijke 'intraguild' interacties kunnen leiden tot het verdwijnen van de (intraguild) prooi, niet alleen door sterfte als gevolg van de vraat maar ook door het verkleinen van de kans voor vrouwtjes van de (intraguild) prooi om een mannetje te vinden om mee te paren.

Het laatste deel van het proefschrift beslaat een actueel overzicht van alle soorten roofmijten die gevonden worden in de nauwe ruimte onder de huid van de kokosnoot. Van de in totaal 60 soorten behoren er 32 tot de familie Phytoseiidae (of te wel 53% van alle individuele roofmijten). Binnen de Phytoseiidae domineren drie soorten: *N. paspalivorus*, *N. baraki* en *N. neobaraki*. In de meeste gebieden overheerst van deze drie soorten *N. paspalivorus*, mogelijk omdat ie de kleinste is en dus het makkelijkst toegang heeft tot de nauwe ruimte onder de huid van de kokosnoten. In Tanzania overheerst echter *N. neobaraki*, de grootste van de drie roofmijtsoorten – de verklaring daarvoor is nog onduidelijk. Vrijwel in alle gevallen zijn de mijten van (de twee cryptische soorten nauw verwant aan) *N. baraki* zowel intermediair in grootte als in aantal. De biologische eigenschappen van de twee meest voorkomende roofmijtsoorten worden opgesomd, voor zover bekend uit de literatuur en uit eigen onderzoek. Dit overzicht laat zien dat *N. baraki* en *N. paspalivorus* uit Brazilië een hogere populatiegroeipotentie hebben op een dieet van kokosnootmijten dan dezelfde twee soorten uit Afrika. *Neoseiulus baraki* (dan wel de twee nauw aan *N. baraki* verwante soorten) uit Benin is echter beter in staat te overleven en zich voort te planten op een dieet van kokospalmstuifmeel dan die uit Brazilië. Vergeleken met (de twee soorten nauw verwant aan) *N. baraki* hebben populaties van *N. paspalivorus* een gelijke of grotere populatiegroeipotentie op een dieet van kokosnootmijten en ze variëren in de mate waarin ze zich kunnen voeden met kokospalmstuifmeel. De populaties uit Ghana en Brazilië (Aca-rau) kunnen verhoudingsgewijs goed

overweg met stuifmeel, terwijl de populatie uit Benin er naar verhouding slecht in is. Al met al lijkt het erop dat populaties een kleinere groeipotentie hebben op een dieet van kokosnootmijten naarmate ze beter overweg kunnen met stuifmeel. Welke combinatie van eigenschappen het beste is voor de biologische bestrijding van de kokosnootmijt valt nog te bezien.

The assembly of a salt marsh ecosystem; the interplay of green and brown webs

Maarten Schrama, Rijksuniversiteit Groningen, promotiedatum 29 juni 2012

De biologische processen rondom het fenomeen ecologische successie zijn ronduit fascinerend en hebben de afgelopen 150 jaar vele generaties onderzoekers beziggehouden. Successie komt voor op allerlei blootgelegde (verse) substraten. Na het waarnemen van de volgorde waarin veranderingen plaatsvinden volgt het uitzoeken. De onbedwingbare neiging van de onderzoeker om over een proces 'waarin alles in elkaar gezet lijkt te worden', generaliseerbare wetten te formuleren. De wetten waarnaar deze 'ecosystem assembly' zich schikt.

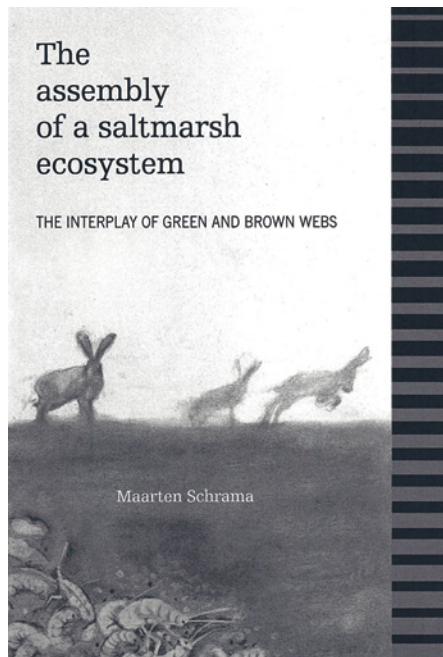
Vanuit de vegetatiekunde is dit onderwerp vooral via onderzoek aan vegetatiesuccessie benaderd, terwijl dierecologen vaak vooral naar gehele gemeenschappen van beesten gekeken hebben en niet of nauwelijks naar het verband met vegetatiesuccessie. Tot nu toe zijn er ontzettend weinig onderzoeken die hebben laten zien hoe het gezamenlijk proces van beide componenten verloopt: de successie van (on)gewervelden in combinatie en de successie van vegetatie. Om de mechanismen achter de veranderingen in vegetatiesuccessies te begrijpen heb ik getracht om deze vakgebieden te verbinden.

In veel chronosequenties (een opeenvolging van successiestadia van verschillende leeftijd) zijn veranderingen zeer lastig te onderzoeken. Vaak liggen deze chronosequenties op zich terugtrekkende gletsjermorenes of in vulkanische gebieden, waar het vaak tientallen jaren duurt voordat de eerste soorten zich vestigen en het vaak honderden jaren duurt voordat de laat-successionele gemeenschappen zich vestigen. Een chronosequentie die op Schiermonnikoog aanwezig is, is mede daarom zo geschikt voor deze studie: ze heeft slechts één vegetatielaag (geen onbereikbare boomkruinen in de latere stadia van successie), een relatief geringe diversiteit aan planten en dieren,

geen rotsige ondergrond en de successie is na 100 jaar nagenoeg tot een onveranderbaar stadium gekomen.

De eerste vraag die zich opdringt bij het integreren van voedselwebben en successie, is of het mogelijk is om een karakterisering van de verschillende configuraties van het voedselweb in de verschillende stadia te maken? Ik heb ervoor gekozen om alle aanwezige plant- en diersoorten in zeven onderzochte stadia van successie in te delen in verschillende trofische groepen. Vier van deze groepen behoren tot het herbivore deel van het voedselweb (het groene web): alle diersoorten die direct en indirect afhankelijk is van planten en vier groepen behoren tot het detritivore web (het bruine deel van het voedselweb) met daarin de fauna die direct en indirect afhankelijk is van dood organisch materiaal. Ik besef mij terdege dat een dergelijke simplificatie weer problemen oproept. Immers, menige diersoort is niet alleen herbivoor, carnivoor of detritivoor. In die gevallen is de dominante strategie per diersoort genomen. Deze simplificatie was nodig om de grote patronen zichtbaar te maken.

Het eerste duidelijke resultaat van mijn proefschrift is dat er overtuigende patronen zichtbaar zijn in hoe de biomassa over de verschillende delen van het voedselweb verdeeld is. Interessant genoeg lijken deze patronen weerspiegeld te worden in de 'climax-stadia' van andere ecosystemen. In de allerjongste stadia van de kwelder, waar nog nauwelijks planten aanwezig zijn, blijkt het grootste deel van het voedselweb tot de bruine/detritivore deel van het voedselweb te behoren: grote aantallen vliegen (veel *Fucellia maritima*), spinnen (*Erigone dentipalpis*, *E. Atra*, *Oedothorax fuscus*), roofwantsen (*Chiloxanthus pilosus*) en potwormen (*Enchytraeidae* spp). Het grootste deel van de herbivoren in dit successiestadium bestaat uit algenetende kortschildkevers (o.a. *Bledius subniger*, *B. fergussoni*, *Diglotla mersa*, *D. sinuaticollis*). Dit stadium komt verrassend goed overeen met de beschrijvingen van woenstijneilanden in de Baya California (USA) waar het voedselweb sterk leunt op de inkomsten van nutriënten uit aanspoelsel uit zee. Ook op zandige (noordzee)stranden is het vaak een drukte van belang in het vloedmerk. Ook hier betreft het bijna altijd louter detritivoren of predatoren daarvan. Zodra op de kwelder deze allervroegste successiestadia begroeid raken met hogere planten, neemt de herbivoren-biomassa in het systeem sterk toe, zowel voor gewervelden (hazen, ganzen) als voor insecten (rupsen van microlepidoptera zoals *Goniodoma limo-*



niella, *Whiteiia retiella*), snuitkevers (*Mecinus collaris*, *Pelonomus zumpti*), cicaden (o.a. *Psammotettix puttoni*, *Aphrodes makarovi*) en wanten (o.a. *Europiella decolor*, *Orthotylys moncreaffi*). De biomassa van het bruine web neemt dan ook wel toe, maar minder sterk. Dit midden-stadium van successie lijkt – wat betreft de relatieve bijdrage van herbivoren – bijvoorbeeld sterk op de door grote herbivoren begraasde savannes zoals de beroemde Serengeti in Tanzania of prairie-restanten in Noord-Amerika: een grote biomassa in het groene web, een geringe plantenbiomassa van hoge kwaliteit en een relatief geringe biomassa in het bruine web. Naarmate de successie vordert daalt de biomassa van het groene web, maar neemt de biomassa van het bruine web juist extra sterk toe. Op enige larven van *Melieria picta* (boorvlieg op strandkweek) en het zwartsprietdikkopje (*Thymelicus lineola*) en de schuimcicade *Philaenus spumarius* na zijn er nauwelijks herbivore insecten te vinden. Niet alleen ongewervelden, ook gewervelde herbivoren zoals hazen en ganzen nemen richting de latere stadia van successie overduidelijk af. Bijna alle biomassa bevindt zich in het bruine web, en de vele carnivoren ongewervelden die in deze laat-successionele (saaie) vegetaties voorkomen (*Pardosa purbeckensis*, *Pachygnatha clercki*, *Baryphyma duffeyi*) voeden zich voornamelijk met detritivoren. Met name de detritivore *Orchestia gammarellus*, een vlokreeft-achtige die voornamelijk op het land leeft, is hier dominant. Ook dit lijkt een algemeenheid te zijn: veel laat-successionele ecosystemen met een hoge biomassa (zoals bijvoorbeeld

eiken- en beukenbossen, maar ook tropische regenwouden) worden gedomineerd door het bruine web. Dit gaat vaak gepaard met een grote afname in vegetatiekwaliteit: de aanwezige biomassa heeft een relatief hogere koolstof: stikstof-ratio. Dat levert vooral problemen op voor planteneters, terwijl detrituseters daar veel minder problemen mee hebben, omdat de laatste vaak een handje geholpen worden door voorverteering door micro-organismen. Het is niet onwaarschijnlijk dat gedurende successie het voedselweb in andere ecosystemen ook deze bruin-groen-bruine verandering doormaken, maar dat sommige systemen in het groene stadium blijven hangen, onder invloed van bijvoorbeeld vuur (zoals in savannes). Andere systemen blijven wellicht in het eerste 'bruin-gedomineerde' stadium hangen, zoals eerdergenoemde woestijneilanden. Dat komt dan vaak omdat er niet of nauwelijks lokale productie van planten is, of dat deze van een dermate lage kwaliteit is dat planteneters er niets mee kunnen. Overigens worden de beschreven patronen ook in termen van soortendiversiteit gevonden: terwijl de diversiteit van de organismen in het bruine web gestaag toeneemt, vertoont die van de organismen in het groene web eerst een toename en daarna weer een sterke afname.

Hoe beïnvloeden dominante soorten in het groene en bruine deel van het voedselweb het verloop van successie? Welke representanten in het groene en bruine web hebben een sturende rol, zodanig dat door hun acties het verloop van successie beïnvloed wordt? En hoe zorgen deze soorten daarvoor? Successionele dynamiek wordt in veel systemen gekenmerkt door een toename van de primaire productie van vegetatie. Het ligt voor de hand dat deze beesten juist daarop een sterke invloed hebben.

Eén van mijn onderzoeken benaderde deze vraag vanuit de belangrijkste vertegenwoordiger van het bruine web, de kwelderspringer *Orchestia gammarellus*. Dit beest (grootte: 0.5 - 1.5 cm) kan in grote getale aanwezig zijn op kwelders, tot wel 4000 individuen per vierkante meter. Deze aantallen nemen sterk toe richting de latere stadia van successie, wat zou betekenen dat deze soort hier juist relatief belangrijk zou kunnen zijn. Dat maakt deze soort een goede kandidaat voor het beantwoorden van de vraag: speelt de kwelderspringer een belangrijke rol voor het sturen van de successie, en zo ja op welke manier? In veel ecosystemen zijn regenwormen dominante detritivoren, die door hun graafwerkzaamheden en strooiselconsumptie een belangrijke rol spelen

in het verhogen van bodemproductiviteit en het creëren van structuur in een bodem.

Ik vroeg mij af of kwelderspringers een soortgelijke invloed in kwelderecosystemen hebben; regenwormen komen (gek genoeg) niet voor op kwelders. Omdat ze dicht aan het oppervlak voorkomen zijn aantallen kwelderspringers eenvoudiger te manipuleren, wat het ook eenvoudiger maakt om ze te bestuderen. Daarom hebben we zowel een veldexperiment als een labexperiment gedaan. In het lab vonden we dat de activiteit van kwelderspringers voor een beter doorluchtte bodem zorgt, waarschijnlijk door een combinatie van graafgedrag en graasgedrag op algen. Hiermee wordt tevens allerlei habitat voor andere organismen gecreëerd, bijvoorbeeld voor de kleinere soorten spinnen, die de holletjes van kwelderspringers tijdens hoog water kunnen benutten. Ook springstaarten, mijten en andere bodemorganismen die baat hebben bij een betere doorluchting van de bodem kunnen door deze acties gefaciliteerd worden. In onze veldmetingen vonden we inderdaad ook hogere dichtheden springstaarten en mijten bij hogere dichtheden *Orchestia* die bovendien ook in de diepere lagen van de bodem actief waren.

Tevens leidt activiteit van kwelderspringers tot een hogere strooiselafbraak en een hogere nutriëntenmineralisatie. De invloed hiervan op de dynamiek van de successie is waarschijnlijk aanzienlijk: vooral de plantensoorten (strandkweek) van de late successie kunnen niet goed tegen slecht doorluchtte bodems en hebben veel nutriënten nodig om de concurrentie te overschaduwen. Zo lijkt de toename van deze detritivoren naar de latere successiestadia sterk gekoppeld aan de toename van met name laat-successionele grassen als strandkweek.

Grote herbivoren (jonge koeien in het geval van Schiermonnikoog) lijken juist het tegenovergestelde effect op het ecosysteem te hebben. Terwijl de bodemfauna zorgt voor het losmaken van de structuur van de bodem – hiermee de zuur-

stofgraad verhogend en de nutriëntenkringloop versnellend – zorgt bodemcompactie door grote herbivoren juist voor het tegenovergestelde effect. Door het op de bodem stampen neemt het totale volume van lucht in de bodem af. Dat zorgt ervoor dat de bodem natter en zuurstoflozer wordt en dat zich op geringe diepte (tussen de 2 en 5 cm) waterstofsulfide vormt. Dit blijkt grote gevolgen te hebben voor de in de bodem aanwezige springstaarten en mijten: de grotere soorten verdwijnen grotendeels. Bovendien vertraagt de nutriëntenkringloop. Tezamen met de door compactie veroorzaakte lagere zuurstofbeschikbaarheid en hogere zoutgehaltes resulteert dit in een totaal verschillende bodemfauna en plantengroei. De plantensoort die zo kenmerkend is voor late stadia van successie, strandkweek, lijkt daarmee grotendeels uit het begraasde ecosysteem te verdwijnen, om plaats te maken voor een meer zoutminnende, soortenrijke flora die goed aangepast lijkt aan anoxia in de bodem. Deze lijkt overigens verrassend veel op jonge stadia van de kweldersuccessie. Dit is iets dat ook al eerder door andere onderzoekers werd opgemerkt, maar wat tot nu toe voornamelijk aan bovengrondse processen geweten werd, zoals lichtcompetitie tussen plantensoorten. Dit onderzoek laat zien dat het voor de hand ligt dat soortgelijke bodemomstandigheden (lage zuurstofbeschikbaarheid, hoge zoutgehaltes) zorgen voor een soortgelijke plantengroei.

De dominante detritivoren op de kwelder: kwelderspringers en de dominante herbivoren: koeien lijken een tegenovergestelde invloed het ecosysteem te hebben. Wanneer het systeem detritivoor-gedomineerd is resulteert dat in een hoog-productieve vegetatie met een relatief hoge koolstof:stikstof-ratio (lage vegetatiekwaliteit) op een goed doorluchtte bodem, gepaard gaand met een hoge diversiteit van het 'bruine deel van het voedselweb'. Wanneer daar grote grazers in worden toegelaten vind ik een vegetatie met een veel lagere productiviteit en een lagere koolstof:stikstof-ratio (hogere vegetatiekwaliteit) op een slecht door-

luchtte bodem. Ook dit lijkt gekoppeld aan een verandering van het voedselweb: een lagere diversiteit in het bruine web en een hogere diversiteit in het groene web.

In Nederland worden grazers vaak ingezet als natuurbeherende om natuurgebieden te beheren en of te verschrallen. De resultaten van dit onderzoek zijn daarom ook voor het op begrazing gericht natuurbeheer interessant. Naar aanleiding van ons hierboven beschreven onderzoek is een echte verarming van het ecosysteem alleen te verwachten als 1) de bodem al zo arm is dat snelgroeende grassen het verliezen van langzamer groeiende houtige gewassen (in droge grijze duinen of arme heidegronden), of 2) als de bodem zeer compacteerbaar is (dwz met een fijne textuur) en droog of juist heel nat, waardoor mineralisatie van stikstof door een overvloed aan vocht of juist een tekort aan vocht vertraagd wordt. In de meeste andere gevallen zullen grazers de nutriëntenkringloop vaak juist versnellen (door de hergroei te stimuleren en met uitwerpselen de snelheid van nutriëntencyclus nog verder op te stuwen), waardoor planten aangepast aan arme milieus juist versneld het onderspit zullen delven. Daarom is het te verwachten dat grote grazers in Nederland (waar het grootste deel van de bodems rijk is en niet extreem nat of droog) de stikstofkringloop eerder versnellen dan afremmen.

Deze studie aan de successie van de kwelder maakt duidelijk dat de verschillende componenten van het voedselweb nauw met elkaar samenhangen. Hiermee biedt het inzicht voor vele andere systemen die misschien minder makkelijk te ontleden zijn of waar geen uitgebreide successiereeksen zijn. Voor het bestuderen van al deze interacties is het van groot belang dat een ongestoorde kwelder als die van Schiermonnikoog behouden blijft en dat de universiteit daar de faciliteiten biedt om een dergelijk onderzoek te kunnen doen. Opdat deze plek in de toekomst nog veel mooie inzichten op mag leveren.