

Alternatieve boomsoortkeuze verhoogt ecologische en recreatieve waarde van bossen op verzuringsgevoelige gronden

Terug naar het lindenwoud?

Traditioneel laten bosbeheerders zich bij de boomsoortkeuze leiden door economische overwegingen en door de chemische en fysische eigenschappen van de bosbodem. Wanneer er al aandacht bestaat voor de spontane vegetatie is dit vaak alleen te danken aan de informatie die de ondergroei kan verschaffen over de mogelijkheden en beperkingen van de groeiplaats voor de houtteelt. Omgekeerd lijken Nederlandse vegetatiekundigen niet zelden behept met een opvallende blinde vlek voor het verschijnsel boomlaag, als onderdeel van de vegetatie én als verklarende milieufactor voor de ondergroei. Ten onrechte: de boomlaag blijkt wel degelijk van groot belang voor de soortensamenstelling van de ondergroei. Met name op matig voedselrijke, verzuringsgevoelige groeiplaatsen bevordert de aanplant van boomsoorten met een goed verterend strooisel de ontwikkeling van een recreatief aantrekkelijk en ecologisch waardevol 'rijk' bos met o.a. veel voorjaarsbloeiers. Vooral de reïntroductie van de linde, eens een dominante verschijning in onze bossen en thans nagenoeg verdwenen, biedt in dit

"The scented limewoods in July, heavy with blossom and humming with bees, with their pale bluish leaves and yellow bracts, are an astonishing and glorious sight; but they hide down obscure lanes and nobody celebrates them."

Oliver Rackham, Ancient woodland, 1980

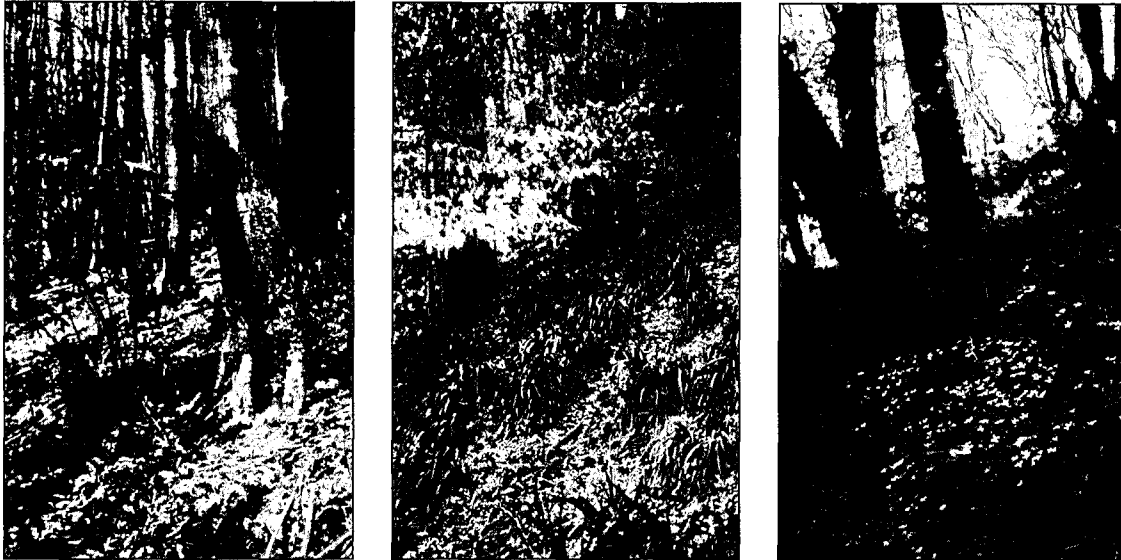
opzicht interessante perspectieven.

Boomsoort en bostype: een bron van verwarring

Vegetatiekundige indelingen van het Nederlandse bos zijn primair gebaseerd op verschillen in floristische samenstelling van de struik- en kruidlaag, in samenhang met verschillen in milieu. De al dan niet aangeplante boomsoort speelt als onderdeel van de vegetatie voor de indeling nauwelijks een rol, met name waar het de loofbossen op minerale bodems betreft. Verwarrend voor de 'niet-ingewijde' is dat in de benaming van de verschillende bostypen de boomsoorten wel prominent aanwezig zijn: Berken-Eikenbos, Wintereiken-Beukenbos, Eiken-Haagbeukenbos etc. De bostypen zijn namelijk vernoemd naar de dominante boomsoort van natuurlijke, ongestoorde bossen met een vergelijkbare ondergroei, waarbij veelal buitenlandse situaties als referentie worden gebruikt. Voor de dagelijkse praktijk van een Nederlandse bosbeheerder zijn de namen van de bostypen daarmee niet meer dan code-woorden, 'ongeveer zoals de naam Bakker geenszins waarborgt, dat een persoon die deze naam draagt in staat is u kadetjes te leveren'

(Westhoff et al., 1973).

De boomlaag is echter niet alleen een (al dan niet miskend) onderdeel van de bosvegetatie, zij is ook een belangrijke verklarende milieufactor, waarbij men kan denken aan lichtklimaat, strooisel en wortelconcurrentie. In de gangbare overzichtswerken (Westhoff & Den Held, 1969; Van der Werf, 1991; Stortelder et al., 1999) speelt de boomlaag echter als verklarende factor voor de soortensamenstelling van de ondergroei een duidelijk ondergeschikte rol. Alleen voor de aangeplante naaldbossen en bij laatst genoemde auteurs ook voor de oude beukenbossen wordt de dominante boomsoort als verklarende milieufactor erkend. In het algemeen echter worden verschillen in bostype (in feite dus in soortensamenstelling van de ondergroei) primair verklaard vanuit verschillen in groeiplaats, waarbij verschillen in ouderdom, verstoring, beheer én aanplant impliciet als nuanceringen binnen het almachtige kader van de groeiplaats worden gezien. De geïntegreerde ecosysteembenadering zoals uitgewerkt voor de bossen van de Utrechtse Heuvelrug (Stortelder & Hommel, 1990), waarbij ook de boomsoort als gelijkwaardige verklarende



Figuur 1. Drie opstanden van verschillende hoofdboomsoorten met zeer verschillende ondergroei op een vergelijkbare ondergrond ('Buntsandstein') in het Pfälzerwald bij Neustadt (Rheinland-Pfalz, Duitsland). Links: vrijwel ondergroeieloos hakhout van tamme kastanje met enige exemplaren van Bochtige smele, Pijpestrootje en Blauwe bosbes. Midden: het 'normale' bosstype op deze groeiplaats, een opgaand beukenbos met Blauwe bosbes en verschillende Veldbies-soorten. Rechts: bloemrijk lindenakhout met Grote muur, Overjarig bingelkruid en Eenbloemig parelgras.

factor expliciet is onderzocht, heeft tot op heden nauwelijks navolging gevonden.

In dit artikel willen wij aangeven dat met name in het matig voedselrijke, verzuringsgevoelige traject van de minerale groeiplaatsen de boomsoort wel degelijk beslissend kan zijn voor de soortensamenstelling en -rijkdom van de ondergroei. Dit betekent dat beheerders van bossen op dergelijke groeiplaatsen via de boomsoortsamenstelling directe invloed kunnen uitoefenen op biodiversiteit en 'natuurwaarde'. De sturende mechanismen berusten hierbij vooral op verschillen in strooisel. Boomsoorten met een goed verterend strooisel als es, esdoorn en vooral linde bieden daarbij meer mogelijkheden dan notoire bodemverzuurders als eik, beuk en de meeste naaldhoutsoorten.

Arme en rijke bossen: twee verschillende werelden

Beperken wij ons tot de loofbos-

sen van de minerale gronden (buiten de invloed van de grote rivieren) dan worden in ons land twee hoofdgroepen van vegetatietypen onderscheiden: de bossen op voedselarme bodem (*Quercetea robori-petraeae*) en de bossen op voedselrijke bodem (*Querceto-Fagetetea*; zie o.a. Stortelder et al., 1999). Dit onderscheid wordt ondersteund door grote aantallen plantensoorten, die een (veelal strikte) voorkeur hebben voor één van beide klassen (zie tabel 1). In het algemeen geldt dat de rijke bossen worden gekenmerkt door het optreden van een uitbundig en zeer bloemrijk voorjaarsaspect, een hoge soortsdiversiteit en het optreden van diverse typische zogenaamde 'oud-bossoorten' (zie o.a. Honnay et al., 1999). Kenmerken van *Querceto-Fagetetea*-soorten zijn o.a. Bosanemoon, Gele anemoon, Daslook, Veelbloemige salomonszegel, Grote keverorchis en Gulden boterbloem. De *Quercetea*-bossen missen het bloemrijke

voorjaarsaspect en zijn gemiddeld beduidend soortenarmer, terwijl de meerderheid van de aanwezige soorten ook buiten het bos kunnen optreden of daar zelfs hun optimum hebben, bijvoorbeeld in bosranden en heidevegetaties. Voorbeelden van soorten die wij in de 'arme' bossen kunnen aantreffen zijn o.a. Blauwe bosbes, Bochtige smele en Adelaarsvaren. *Het is opvallend dat het onderscheid tussen arme en rijke bossen in soortensamenstelling zeer duidelijk en abrupt is, terwijl in het abiotisch milieu in de meeste landschappen sprake is van zeer geleidelijke overgangen.* Binnen dit abiotisch continuüm ligt het omslagpunt tussen 'rijk' en 'arm' bos grofweg bij een pH-KCl van 4.0 en een Ca-verzadiging van 30% in de bovengrond (bron: archief Project Bosesystemen van Nederland).

Overgangstypen tussen 'rijk' en 'arm' bos bestaan wel, maar zijn

Bostype:		'arm' bos				'rijk' bos		
		EB	BB	WB	WB +	EH -	EH	AI
Boomlaag:		eik/berk, eik/den of eik	beuk	eik/beuk of eik	eik/beuk of eik	es, kers, esdoorn en eik	es, kers, esdoorn en eik	Es, iep, esdoorn en eik
Soorten ondergroei :	OB							
Blauwe bosbes	+							
Dalkruid	+							
Gewone salomonszegel	+							
Witte klaverzuring	+							
Lelietje-van-dalen	+							
Bosanemoon	+							
Grote muur	+							
Gele dovenetel	+							
Knopig helmkruid	-							
Bleeksporig bosviooltje	+							
Speenkruid	-							
Groot heksenkruid	+							
Gevlekte aronskelk	+							
Muskuskruid	+							
Eenbes	+							
Slanke sleutelbloem	+							
Donkersporig bosviooltje	+							
Heelkruid	+							
Lievrouwewedstro	+							
Rapunzel	-							
Bergbasterdwederik	+							
Gulden boterbloem	+							
Aardbeigazerik	+							
Bloedzuring	-							
Bosbingelkruid	+							
Ruig klokje	+							
Grote keverorchis	-							
Daslook	+							
Gewone vogelmelk	-							
Vingerhelmbloem	-							
Wilde hyacinth	+							
Gewoon sneeuwkllokje	-							

Lijst van bossoorten naar Honnay et al. (1999); de mate van voorkomen wordt weergegeven in verschillende grijs tinten (overeenkomend met de presentie klassen 6-20%, 21-40%, 41-60%, 61-80% en 81-100%; naar Stortelder et al., 1999). OB: oud-bossoort (volgens Honnay et al., 1999); EB: eiken-berkenbos; BB: Bochtige smele-Beukenbos; WB: Wintereiken-Beukenbos; WB+: subassociatie van Lelietje-van-dalen (overgang naar 'rijke' bossen); EH: Eiken-Haagbeukenbos; EH-: subassociatie van Witte klaverzuring (overgang naar 'arme' bossen); AI: Abelen-lepenbos.

erg zeldzaam en gebonden aan heel specifieke milieu's: het Wintereiken-Beukenbos met Lelietje-dalen aan de arme, en het Eiken-Haagbeukenbos met Witte klaverzuring aan de rijke kant. Het contrast tussen 'rijk' en 'arm' bos wordt verder vergroot doordat in veel gevallen het bos aan

de arme kant van het omslagpunt opvallend soortenarm is en gevoelig voor overwoekering door Adelaarsvaren of braam.

De verklaring van het ogenschijnlijk merkwaardige fenomeen van contrasterende bostypen in een abiotisch continuüm is dat de

ontwikkeling van rijke dan wel arme bossen (in vegetatiekundige zin) berust op een tweetal fundamenteel verschillende processen in de ontwikkeling van de bosbodem. Beide processen hebben een zichzelf versterkend karakter, waardoor het na verloop van tijd steeds moeilijker wordt de in-

geslagen successie-weg te verlaten. Verschillen in 'humusvorm' spelen hierbij een doorslaggevende rol.

Humus als vliegwiel van de bosontwikkeling

De bosontwikkeling op uitgesproken voedselrijke groeiplaatsen wordt blijvend bepaald door 'onveranderlijke' factoren, zoals de basen- en voedselrijkdom van het moedermateriaal (De Waal, 1996). In een voedsel- en basenrijk milieu vindt namelijk een snelle strooiselvertering plaats en door het rijke bodemleven ontstaat een intensieve menging van humus en minerale bodemdeeltjes, waarbij een luchtige, 'milde' *inwendige* strooisellaag ontstaat (*mul*). Verzuring treedt hierbij nauwelijks op en zowel voedingsstoffen als basen blijven voor de kruidlaag beschikbaar.

In bossen op uitgesproken voedselarme groeiplaatsen daarentegen wordt de invloed van de 'onveranderlijke' factoren geleidelijk minder groot en wordt de wederzijdse beïnvloeding van de 'veranderlijke' factoren als vegetatie (incl. boomlaag), bodem en humus steeds belangrijker. In een voedsel- en basenarm milieu berust de afbraak van het strooisel namelijk vooral op de aanwezigheid van langzaam werkende schimmels, terwijl de invloed van de bodemfauna gering is. Zowel de diversiteit als de aantallen bodemdieren zijn laag en doormenging van humus speelt nauwelijks een rol. Door de traagheid van de strooiselvertering en het ontbreken van doormenging ontstaat op het minerale bodemprofiel een *uitwendige* strooisellaag (*mor*; *moder*). Ondertussen is het belangrijkste bodemvormende proces in de minerale ondergrond uitspoeling van humus, basen, ijzer en aluminium waarbij een (micro)podzol ontstaat. Deze

ontwikkeling gaat gepaard met een gestage verzuring en verarming. Hierbij is duidelijk sprake van een zelfversterkend 'vliegwiel-effect': bij de omzetting van de uitwendige strooisellaag ontstaan namelijk organische zuren die het laatste restje van de buffercapaciteit in de minerale bovengrond verbruiken. Door de verzuring neemt de activiteit van de bodemfauna verder af, waardoor het strooisel nog trager verteert en er meer strooisel boven op de minerale bodem blijft liggen. Het resultaat is dat er weer meer organische zuren de bodem inspoelen, waardoor in steeds sneller tempo verzuring en verarming plaatsvindt (zie o.a. Kuiters, 1987).

In het overgangsgebied van een arm naar een rijk milieu is het op voorhand onzeker of het bos zich zal ontwikkelen in de richting van een 'rijk', dan wel een 'arm' ecosysteem. Juist in dit 'machtsvacuüm' blijkt de boomsoort de doorslag te geven (zie figuur 1).

Boomsoort bepaalt de bodemontwikkeling

Zoals gezegd beïnvloedt de boomsoort de ondergroei vooral via licht, wortelconcurrentie en strooisel. Waar de ontwikkeling naar een 'rijk' dan wel een 'arm' systeem niet a priori vaststaat is vooral de laatstgenoemde factor van belang (o.a. Miles, 1985). De chemische eigenschappen van het strooisel zijn namelijk afhankelijk van de boomsoort, al heeft ook de basenrijkdom van het moedermateriaal enige invloed. Zo is bekend dat de strooiselkwaliteit van eik op rijkere gronden iets beter is dan van eik op armere gronden (Muys, 1991). Op vergelijkbare groeiplaatsen treden echter grote verschillen in strooiselkwaliteit op tussen de verschillende boomsoorten, met name voor wat betreft het kalkge-

halte (Duvigneaud & Denaeayer-De Smet, 1973).

De kwaliteit van het strooisel (nutriënten- en basenrijkdom; zuurgraad) is vervolgens bepalend voor de activiteit van diverse soorten bodemdieren. Hoe groter de activiteit van de bodemfauna, des te sneller is de afbraak. Dit resulteert in grote verschillen in strooiselvertering. Heath et al. (1966) onderzochten op één en dezelfde bosgroeiplaats de mate van strooiselvertering onder verschillende boomsoorten met en zonder regenwormen. De strooiselvertering zonder regenwormen geeft in hun proefopzet een indicatie voor de situatie onder nog voedselarmere en zuurdere omstandigheden. De resultaten geven duidelijk aan dat de vertering onder linde, iep, es en berk veel sneller plaatsvindt dan onder eik en beuk, en dat de verschillen in de praktijk groter zijn naarmate de groeiplaats zuurder en armer is.

Een en ander leidt onvermijdelijk tot de conclusie dat op de bovengenoemde, voor wat betreft trofie- en zuurgraad intermediaire groeiplaatsen, de boomsoort bepalend is voor de basenhuishouding, zuurgraad en humusvorm van de bosbodem. Daarmee bepaalt de boomsoort of de ecosystemontwikkeling leidt in de richting van een 'rijk' bos (*Quercus-Fagetum*) dan wel in de richting van een 'arm' bos (*Quercetum*). Een duidelijke aanwijzing voor deze hypothese vinden wij in het werk van Rackham (1980) die voor Engelse bosgroeiplaatsen per boomsoort de zuurgraad geeft waarbij een omslag plaats vindt van inwendige naar uitwendige humus-profielen (tabel 2).

Uiteraard zijn de in tabel 2 gegeven grenswaarden vooral indicatief. De zuurgraad van de boven-

Tabel 2. Omslagpunt van inwendig naar uitwendig humusprofiel per boomsoort (incl. hazelaar) uitgedrukt in de zuurgraad van de bodem (naar Rackham, 1980).

Boomsoort	pH
Tamme kastanje	4.6 of hoger
Beuk	4.6
Eik	4.4 (ongeveer)
Haagbeur	4.4 (4.2-4.7)
Berk	4.2
Linde	4.1 (4.0-4.2)
Es	4.1 (3.7-4.4)
Hazelaar	4.0 (3.3-4.4)
Iep	3.9 (3.7-4.2)
Esdoorn	3.5 (3.4-4.3)

grond is namelijk geen vast gegeven, maar variabel zowel in de ruimte (met name vertikaal) als in de tijd. Desondanks blijkt uit deze tabel echter heel duidelijk dat gegeven een zuurgraad in het pH-traject tussen circa 3.5 en 4.5 de boomsoort mede-bepalend is voor de ontwikkeling van strooisellaag en humusvorm. Strooisellaag en humusvorm zijn echter op hun beurt weer bepalend voor de zuurgraad en basenbezetting middels de eerder genoemde zelf-versterkende processen (verzuring en verarming versus doormenging en buffering). In de praktijk kan dit leiden tot aanzienlijke verschillen in chemische kenmerken van de bovengrond onder verschillende boomsoorten op één zelfde groeiplaats (Sioen et al., 1994; tabel 3).

De resultaten van Sioen et al. (1994) geven ons de mogelijkheid de effectiviteit als 'bodembeteraar' dan wel 'bodemverzuurder' van de vijf onderzochte soorten in de praktijk te vergelijken. Een eerste conclusie is dat op deze rijke groeiplaats (met regenwormen!) het verschil tussen eik en es niet noemenswaard is. De belangrijkste conclusie is echter dat van alle onderzochte boomsoorten de linde verreweg de grootste capaciteit heeft de

pH en basenverzadiging van de bovengrond op peil te houden, dan wel te herstellen. Recent onderzoek in Denemarken (Kristiansen en Dalsgaard, 2000) wijst eveneens in deze richting.

Bodemverbetering door rijk strooisel

Verbetering van de bodemvruchtbaarheid onder invloed van het bosstrooisel is een normaal fenomeen, onder andere bekend van heidebossingen. Hier treedt in de loop van de eerste generatie al enige verbetering op, terwijl de tweede generatie veelal een betere groei vertoont dan de eerste. Bij de ontginning van de 'woeste gronden' speelden dergelijke overwegingen al een rol. De commissie die zich eind van de negentiende eeuw bezighield met de oprichting van het Staatsbosbeheer voerde als één van de argumenten voor bebossing van heide-

gronden aan dat hiermee de bodemvruchtbaarheid van de arme zandgronden zou worden verhoogd. Zo zou een dubbel rendement worden gehaald: in eerste instantie zou hout worden geproduceerd en op termijn zou goede landbouwgrond beschikbaar komen (Buis et al., 1999).

Ook met de aanplant als 'bodembeteraars' van diverse boomsoorten met 'rijk' strooisel is in Nederland veel ervaring opgedaan. Van Schermbek plantte al rond 1900 loofboomsoorten tussen het naaldhout, voornamelijk eik, beuk en tamme kastanje. Ook het gebruik als 'vulhout' van els en esdoorn werd in die tijd aanbevolen, waarbij vooral Grauwe els hogelijk werd gewaardeerd. Nadat in de elzen het elzenhaantje een plaag ging vormen, kwam de aanplant van Amerikaanse vogelkers in zwang. Rond 1920 was dit een van de belangrijkste vulhoutsoorten in naaldhoutbossen geworden. De aanplant van Amerikaanse vogelkers ging door tot in de jaren-50, waarna onmiddellijk met de bestrijding werd begonnen.

De theoretische basis voor het gebruik van 'vulhoutsoorten' werd in de jaren dertig gelegd door Diemont. Hij koppelde bosbouwkundige kennis niet alleen aan plantensociologische inzichten, maar benadrukte ook het belang van natuurlijke processen voor de keuze van de boomsoor-

Tabel 3. Vergelijking van bodemkenmerken en vegetatie onder verschillende boomsoorten in 70 jaar oud bos op gelijke groeiplaats bij Halle, België (naar: Sioen et al., 1994)

Diepte (cm)	PH-H ₂ O			Basenverzadiging (%)		
	0-5	5-20	20-40	0-5	5-20	20-40
Linde	4,7	4,4	4,4	59,2	20,2	14,5
Esdoorn	3,9	4,1	4,3	50,4	15,2	7,9
Es	3,7	4,0	4,2	33,0	13,7	3,5
Eik	3,7	4,0	4,2	26,0	10,2	7,8
Beuk	3,6	4,0	4,2	21,5	8,3	7,3

Figuur 2. Uitbundige bloei van Bosanemoon in een restant oud lindhakhout op een diep humeuze zandbodem op het landgoed Hackfort bij Vorden. De ondergroei van het aangrenzend eikenbos wordt volledig gedomineerd door Adelaarsvaren.

ten en mengingen: *'Het is dan nodig de natuurlijke evenwichtstoestand van het bosch te kennen en te beseffen, dat deze door ingrijpen van de mensch gemakkelijk in ongunstigen zin (tendens tot 'Rohhumus-vorming', bodemverzuring enz.) verschoven kan worden.'* (Diemont, 1937). Concreet geeft hij bijvoorbeeld aan dat wanneer er een dennenbos op voedselarme bodem wordt geplant, men vooral niet moet onderplanten met beuk, fijnspar of zilverspar maar van nature aanwezige soorten als lijsterbes, vuilboom, hulst of berk moet gebruiken. Ook bij de bebossing van heide adviseert hij van deze soortencombinatie uit te gaan om zo een versnelling van de natuurlijke ontwikkeling te bewerkstelligen.

Het aanplanten van boomsoorten als linde, esdoorn, iep, es of berk met een 'rijk' strooisel sluit dus aan bij een lange bosbouwkundige traditie en met name bij het gedachtengoed van Diemont. In tegenstelling tot de vroegere benadering gaat het in dit artikel echter (1) niet zozeer om de aanplant van vulhout maar vooral om de hoofdboomsoort, (2) niet specifiek om de allerarmste gronden maar vooral om gronden met een intermediaire voedingstoestand en zuurgraad, en (3) niet primair om het verhogen van de bodemvruchtbaarheid maar om het verhogen van de biodiversiteit. Overigens is verbetering van de bodemvruchtbaarheid door aanplant van rijk-strooisel-producenten vanuit bosbouwkundig oogpunt ook op armere gronden natuurlijk nog steeds een aan-



trekkelijk optie. Recent onderzoek in Duitsland en Oostenrijk toont aan dat bodemvruchtbaarheid en humustype door verandering van boomsoort inderdaad op relatief korte termijn geheel of gedeeltelijk hersteld kunnen worden (o.a. Gerboth, 1998; Hruska & Kram, 2000).

Wat zijn verzuringsgevoelige groeiplaatsen?

Uit de in tabel 2 gepresenteerde cijfers blijkt dat de range van groeiplaatsen waarop de boomsoort primair bepalend is voor

de humus- en daarmee voor de vegetatie-ontwikkeling globaal overeenkomt met het pH-traject van 3.5 tot 4.5. Groeiplaatsen met een hogere pH zijn nagenoeg ongevoelig voor verzuring (*mull*), op gronden zuurder dan 3.5 leidt de ecosysteemontwikkeling onvermijdelijk tot een arm *moder*profiel en bij aanplant van de meeste naaldhoutsoorten zelfs tot *mor*. Op groeiplaatsen met een intermediaire zuurgraad is de boomsoort bepalend voor humusvorm en vegetatieontwikkeling. In het traject

4.0 – 4.5 bevorderen kastanje, beuk en eik de ontwikkeling van een 'arm', en berk, linde, es, iep en esdoorn de ontwikkeling van een 'rijk' bos; haagbeuk neemt een tussenpositie in. Bij pH-waarden van lager dan 4.0 lijken alleen es, iep en esdoorn in staat de degradatie van de bosbodem in meer of mindere mate tegen te houden.

De overgangsmilieus tussen zuur/arm en basisch/rijk kunnen uiteraard niet alleen gedefinieerd worden in termen van zuurgraad en humusprofiel, maar vooral ook in termen van basenrijkdom van de bovengrond. Dit is in feite de ecologisch belangrijkste, maar in het veld helaas niet eenduidig te bepalen factor. Ook de verhouding van de aan het bodemcomplex gebonden Ca^{2+} en H^+ is een goede maat. Bij een pH-KCl van 3.5 – 5 varieert de basenverzadiging van 20 tot 50% en de H/Ca-ratio van 1 tot 10. In dit traject kan een gering verlies aan basen al leiden tot een relatief sterke verzuring en spreken we van een verzuringsgevoelige bodem (De Waal, 1996).

Gedefinieerd naar textuur en kalkrijkdom betreft het bovengenoemde 'overgangstraject' van groeiplaatsen alle kalkloze of arme lemige zanden (leemgehalte > 22%), ontcalcite lemen (o.a. lössleem en oude terrasleem) en ondiep ontcalcite leemarme zandgronden (o.a. in de kustduinen) en kalkloze zanden met een ondergrond (binnen 1,5 m) van keileem of potklei. Dergelijke gronden vinden wij binnen zeer verschillende fysiografische eenheden: o.a. de kalkarme lössplateaus, grote delen van de keileemplateaus, de oude rivierterrassen, de binnenduinrand, grote delen van de stuwwallen en kwel-gevoede kalkarme, zandige beekdalen. In bodemkundige ter-

men betreft het moderpodzolen, vorstvaaggronden, lössleemgronden, keileem- en terrasleemgronden, een deel van de kalkarme beekerd- en vlakvaaggronden en ondiep ontcalcite duinvaaggronden. Het gaat dus om een substantieel deel van het kustduingebied en van de pleistocene zand- en kleigebieden van ons land.

Traditioneel wordt in het bosbeheer op al de hierboven genoemde groeiplaatsen gekozen voor soorten die verzuring en verarming bevorderen (eik, beuk en naaldhout) en in vrijwel alle gevallen bestaat de actuele vegetatie dan ook uit 'arm' bos, veelal met relatief lage natuurwaarde. Toch zijn op veel plaatsen, veelal op detail-schaal, voorbeelden aan te wijzen die bovengenoemde relatie tussen boomsoort, humus en ondergroei illustreren. Zo kunnen wij in het oosten van het land een rijke ondergroei van *Bosanemomen* aantreffen onder lindebomen, als solitair, laanbeplanting of hakhout aangeplant binnen landgoedbossen met een soortenarm 'Wintereiken-Beukenbos' (figuur 2). Een zelfde beeld zien we in de binnenduinrand op oude strandwalgronden. In de jonge, van oorsprong kalkrijke duinen raakt onder eikenhakhout de ontcalcite in een stroomversnelling ('Duineikenbos'), terwijl onder de restanten 'Abelen-lepenbos' (met es, iep en esdoorn; plaatselijk ook met linde) een bonte kalkgebonden voorjaarsflora standhoudt (met o.a. Maartse viool en Wilde hyacinth). Op veel grotere schaal kunnen wij dergelijke verschijnselen waarnemen op de zandige löss ten noorden van Sittard, waar onder tamme kastanje en eik een scharrige *Quercetea*-vegetatie, maar onder es een rijke begroeiing van *Bosanemomen* groeit; ook op de oude bosgronden van de Veluwe stuwwallen zijn interes-

sante referentieplekken aan te wijzen.

Interessant is dat ook buiten het meest kritische pH-traject (4.0 – 4.5) een zelfde relatie tussen boomsoort en ondergroei kan optreden, al is het effect dan doorgaans niet zo sterk dat een ander bostype (in vegetatiekundige zin) ontstaat. Zo hebben in de 'rijke' rivierbegeleidende bossen van het hardhout-oobos-type de meest kritische soorten (zoals Slangelook) een duidelijke voorkeur voor es en iep, terwijl onder eik de vegetatie veelal slecht ontwikkeld is. Ook in de 'rijke' delen van de landgoedbossen van de binnenduinrand (anthropogene vormen van het 'Abelen-lepenbos' dan wel het 'Essen-lepenbos') vinden wij veelal de grootste concentraties stinzenplanten onder linde en een opvallende soortenarmoede onder eik en beuk. Een derde voorbeeld binnen de 'rijke' bossen vinden wij in Zuid-Limburg, waar op de randen van de lössplateaus aanplant van eik en/of beuk de ontwikkeling van een soortenrijke ondergroei grondig kan frustreren en 'rijke' soorten in de ondergroei zich alleen onder hazelaarstruiken kunnen handhaven. Ook binnen de 'arme' bossen vinden wij vergelijkbare verschijnselen: een 'verdwaalde' es in een door eiken gedomineerde, doorgeschoten houtwal kan het systeem plaatselijk op een iets hoger trofieniveau brengen, waar soorten als Grote muur dankbaar van profiteren...

Deze voorbeelden hebben echter betrekking op losse veldwaarnemingen en zijn daarom nogal anekdotisch van karakter. Systematisch onderzoek naar verschillende vegetatie- en humustypen onder verschillende boomsoorten op één en de zelfde groeiplaats zijn voor de Nederlandse

Figuur 3. Monumentale oude winterlinde op een plateaurand bij Gulpen (Zuid-Limburg)

situatie nauwelijks voorhanden; voor meer voorbeelden zie Hommel et al. (in voorb.).

Een alternatieve boomsoortkeuze

Uit de verschillende geciteerde onderzoeken blijkt dat es, esdoorn, iep, berk en linde in staat zijn de basenvoorziening van de bovengrond op peil houden of mogelijk zelfs herstellen. Ook het gebruik van hazelaar in de ondergroei biedt goede perspectieven (zie tabel 2) en hetzelfde geldt waarschijnlijk voor populier (Hommel et al., in voorb.). Niet alle soorten zijn echter in alle situaties even bruikbaar. In de praktijk is de waarde van zowel berk en iep als 'bodemverbeteraar' beperkt: de berk speelt op de minerale gronden, met uitzondering van de meest voedselarme en zure situaties, alleen een rol van betekenis in de jeugdfase van het bos (van der Werf, 1991) en het bevorderen van de iep is momenteel nauwelijks een haalbare kaart in verband met de iepenziekte. Het effect van de es lijkt op relatief rijke groeiplaatsen weinig te verschillen van de eik, terwijl op armere en verdrogingsgevoelige groeiplaatsen de mogelijkheden voor deze soort waarschijnlijk beperkt zijn. Hetzelfde geldt voor uitheemse populierensoorten en cultivars waarvan het gebruik in de meeste gevallen bovendien strijdig is met een meer natuurlijke bosontwikkeling. Abelen daarentegen zijn inheemse populieren en minder gevoelig voor droogte, maar zij gedijen weer slecht onder kalkarme omstandigheden.

De esdoorn lijkt daarentegen met name op relatief arme en zure 'overgangs-groeiplaatsen' zeker perspectief te bieden. Een objec-



tieve herwaardering van de rol van deze vermeende plaagsoort in het Nederlandse bos lijkt dan ook zeker op zijn plaats. Door zijn vermogen tot zeer uitbundige verjonging en de vaak overdadige schaduwwerking, met name in de jeugdfase, is het gebruik van deze soort in veel situaties echter riskant.

Van alle genoemde soorten lijkt de linde het best in staat de pH en basenbezetting in de bovengrond op peil te houden en waar

mogelijk te herstellen. Daarbij speelt naast het vermogen van de linde kalk te accumuleren in het bladstrooisel waarschijnlijk ook het ontbreken van verzurende stoffen in de bladeren en de intensieve beworteling een rol (Kuiters, 1987; Sonn, 1960). Hierbij gaat het dan in de eerste plaats om de kleinbladige of winterlinde (figuur 3), een soort die voor wat betreft zijn standplaats-eisen tussen beuk (arm) en esdoorn (iets rijker) in staat (Rackham, 1998). De gebruiks-

mogelijkheden van de relatief veeleisende zomerlinde op matig voedselrijke groeiplaatsen zijn waarschijnlijk beperkt. Ook de mogelijkheden van de Hollandse linde, de grotendeels steriele bastaard van zomer- en winterlinde (figuur 4), zijn voor de natuurlijke bosontwikkeling beperkt. Wel is deze 'soort' dankzij de relatief geringe standplaatseisen (Hegi, 1925) geschikt om op een breed scala aan groeiplaatsen ook binnen bestaande bossen als laanbeplanting gebruikt te worden, bijvoorbeeld om de aan-

wezigheid van oude wegenpatronen te accentueren. De belangrijke betekenis van padranden voor bosplanten (zie Bijlsma et al., 2001) kan zo nog verder worden verhoogd.

Nieuwe kansen?

In de afgelopen decennia zijn naast de houtteelt andere functies van het bos steeds belangrijker geworden. Recreanten zijn een factor geworden waarmee rekening moet worden gehouden. Voor het publiek werd een 'mooi' bos het belangrijkste, met veel

verschillende soorten bomen, het liefst van alle leeftijden, en met open plekken met een mooi uitzicht (Buis et al., 1999). Ook nam de aandacht voor de natuurwaarde van de bossen toe en werden de eerste stappen gezet naar een integratie van economische, ecologische en cultuurhistorische functies in het beheer van bos, natuur en landschap. Na de zware stormen van begin jaren-70 werd de hegemonie van de monocultuur doorbroken en werden nieuwe ontwikkelingen als natuurvolgend en

De linde in het Nederlandse bos

De linde maakt al meer dan achtduizend jaar deel uit van de Noordwest-Europese flora. Met het warmer worden van het klimaat na de laatste ijstijd arriveerden allereerst berk en den in onze streken, later gevolgd door hazelaar, iep en eik. Linde was samen met els en es een relatieve laatkomer en bereikte pas rond 6500 v. Chr. de Noordwest-Europese laagvlakte. Eenmaal gearriveerd, verwierf ze zich echter al snel een belangrijke plaats in de toen aanwezige loofwouden. Het betreft hier steeds vooral winterlinde, maar ook zomerlinde was al aanwezig in deze Atlantische wouden (Janssen, 1960).

Op de drogere löss- en de zandgronden werd linde één van de meest dominante boomsoorten, plaatselijk zelfs dé dominante boomsoort. Met name op de lemige dekzandgronden, op de keileemgronden en op de rijkere stuwwalgronden kon linde eik volledig overvleugelen (Havinga, 1962). Op droge leemarme dekzandgronden groeiden in het Atlanticum eveneens gemengde loofbossen van linde en eik, maar de eik was hier vrij-

wel steeds dominant. Opmerkelijk is echter wel dat de linde zelfs in dekzandbodems met een extreem laag leemgehalte nog relatief hoge pollenpercentages kan bereiken, hetgeen men op basis van de huidige linde-standplaatsen niet zou verwachten (Spek et al., 1999). We moeten echter bedenken dat de bovengronden in het Atlanticum nog nauwelijks waren uitgeploegd. De bosbodem bestond in die tijd nog vrijwel overal uit bruine bosgronden (*mull/moder*) en was nog niet of nauwelijks gepodzoleerd. Ook op de oeverwallen en rivierduinen in het rivierengebied kwam linde voor, maar het niet zo talrijk als op de löss en op het zand (Janssen, 1960). Op vochtige en natte zandgronden was de linde nog minder algemeen. Alleen op vochtige leemarme zandgronden groeiden linden naast de dominante soorten els, berk en eik. Op vochtige, lemige zandgronden daarentegen domineerden iep, es en eik en kwam nauwelijks linde voor (Aaby, 1986).

Na ca 3000 v. Chr. zien we in de pollendiagrammen van grote delen van Noordwest-Europa een duidelijke teruggang van de

linde optreden. Soms gebeurde dit in een zeer geleidelijk tempo, waarbij de eik steeds meer de plaats van de linde innam; veel vaker zien we echter een relatief snel verlopende teruggang van de linde (Turner, 1962). De oorzaken voor deze 'linderval' zijn al meer dan een halve eeuw onderwerp van discussie. Vrijwel zeker gaat het om een samenspel van natuurlijke en antropogene factoren. Aanvankelijk werd de oorzaak gezocht in een verslechtering van het klimaat aan het einde van het Atlanticum (Godwin, 1956). Toen echter bleek dat de chronologie van de linderval regionaal vrij grote verschillen vertoont, was deze verklaring niet langer houdbaar. Een belangrijker factor is ongetwijfeld de sterke stijging van de zeespiegel die zich in de loop van het Holoceen heeft voorgedaan. Deze veroorzaakte een sterke stijging van de grondwaterstanden in de dekzandlandschappen van Noordwest-Europa. Alleen de hoogste dekzandruggen bleven buiten bereik van het grondwater, waardoor het voor linde geschikte areaal sterk slonk (Waller, 1994). Een belangrijke factor was ook de invloed van de

geïntegreerd bosbeheer gangbaar als bosbouwkundige methoden.

Met de meer natuurgerichte benadering van het bosbeheer komt er ook meer ruimte om te experimenteren. Het wordt ons inziens tijd de traditie van Diemont c.s. weer op te pakken en ons opnieuw te gaan richten op bodemvormende processen in het bos. Via een gerichte inbreng van soorten die een bijdrage kunnen leveren aan het ontstaan van 'rijke' humus hebben we de kans

om de ontwikkeling van een bosbodem te stimuleren die niet alleen goed groeiende bomen draagt, maar ook een ecologisch waardevolle en recreatief aantrekkelijke ondergroei. De grootste kansen voor deze benadering liggen voor wat betreft de groeiplaats op de matig voedselrijke, verzuringsgevoelige bodems en voor wat betreft de boomsoort bij de linde. Natuurlijk kleven er nog veel onzekerheden aan het gebruik van linde en andere 'strooisel-verbeters' voor het verhogen van de biodiversiteit,

bodemvruchtbaarheid en recreatieve waarde van het bos, te meer daar er met linde tot op heden in ons land nog nauwelijks enige bosbouwkundige ervaring is. De huidige boswet heeft dit in de hand gewerkt aangezien de linde hierin expliciet 'buiten de wet' is gesteld. Bij een (overigens ook om vele andere redenen noodzakelijke) herziening van de boswet zou de linde gewoon als normale boomsoort dienen te worden beschouwd. Er is duidelijk behoefte aan gericht onderzoek naar de bo-

prehistorische mens. In talrijke pollendiagrammen is een direct verband waar te nemen tussen de toename van antropogeen bepaalde plantengemeenschappen en de teruggang van het lindenwoud (Turner, 1962). De invloed van de mens kan daarbij zowel direct als indirect optreden. Omdat de neolithische bevolking zijn nederzettingen, grafmonumenten en akkers bij voorkeur aanlegde op de goed ontwaterde löss- en zandgronden, is de lindenval deels veroorzaakt door directe biotoop-vernietiging (Spek, 1996). Een belangrijke directe factor was ook de intensivering van het bosgebruik tijdens het Neolithicum. Het is bekend dat de bladeren en twijgen van de linde – evenals overigens die van es en iep – in de prehistorie veelvuldig zijn gebruikt als wintervoer voor het vee (Brockmann-Jerosch, 1936; Rackham, 1980). Ook bosbe-grazing, houtwinning en gebruik van de bast voor de vervaardiging van touw, gordelriemen en matten zullen een rol hebben gespeeld.

De mens heeft ook op indirecte wijze bijgedragen aan de achteruitgang van het lindenbos. De

openlegging van de Atlantische wouden door de neolithische mens leidde namelijk tot belangrijke wijzigingen in de hydrologie en nutriëntenhuishouding van de bodem (Spek, 1996). Als gevolg hiervan zette zich een proces van bodemdegradatie in gang dat op zeker moment tot verzuring van de bovengrond leidde, later ook tot een zichtbare degradatie van de bruine bosbodems in de richting van podzolgronden. De linde heeft van deze bodemdegradatie vrijwel zeker sterk te lijden gehad: we zien dat de eik zich na het vertrek van de mens veel gemakkelijker kon herstellen dan de linde, met name op de lichtere zandgronden (Aaby, 1986). Interessant is echter wel dat in gebieden met geringe menselijke invloed het lindenbos zich nog zeer lang kon handhaven, soms zelfs tot op de dag van vandaag, en dan met name op de lemige zandgronden. Dit blijkt uit onderzoek van oude bosbodems op Jutland (Andersen, 1970). Ook na de komst van de beuk (ca 1500 v. Chr.) bleven hier tot ver in de historische tijd gemengde bossen van linde en eik bestaan waarin de beuk niet of nauwelijks heeft kunnen infil-

treren (Kristiansen & Dalsgaard, 2000).

In de IJzertijd en Romeinse tijd was de linde op onze zandgronden nog slechts spaarzaam aanwezig. Hetzelfde geldt vrijwel zeker voor de Middeleeuwen. De laatste refugia lagen op de keileemgronden van het Drents Plateau en de lemige dekzandgronden van Oost- en Zuid-Nederland. Dit leiden we af uit de bestaande kennis van middeleeuwse plaats- en veldnamen (o.a. Van der Werf, 1996). In historische tijd is het aandeel linde in het Nederlandse bos verder afgenomen vanwege de zeer geringe betekenis voor de op opgaand timmerhout gerichte moderne bosbouwpraktijk. Op dit moment zijn de perspectieven voor zowel Zomer- als Winterlinde in ons land ronduit slecht en beide soorten zijn zeker niet in staat om op eigen kracht hun natuurlijke plaats in het bos te heroveren. In de ons omringende landen vormen lindes nog wel een belangrijk onderdeel van de meer natuurlijke bossystemen, al zijn echte lindenbossen in heel Europa een grote zeldzaamheid geworden (Rackham, 1980).



Figuur 4. Hollandse linde bij Sambeek (N.Br.): waarschijnlijk de oudste linde van Nederland met een geschatte ouderdom van 450 jaar; de stamomtrek bedraagt ongeveer 8 meter.

demvormende processen onder linde, naar historische en geografische referentiesituaties en naar de implicaties voor de bosbouw-praktijk. Het lijkt echter niet verstandig te wachten tot (over hoeveel eeuwen?) elk aspect uitputtend is onderzocht. De zich opstapelende kennis over de complexe relaties tussen bodem, boomsoort, humus en vegetatie en, meer in het algemeen, de re-

cente ervaring met de regeneratie van bos- en natuurterreinen op grond van historische en geografische referentiesituaties rechtvaardigen een voortvarender aanpak. Wij stellen voor op de meest gunstige groeiplaatsen nu al te beginnen met de reïntroductie van de winterlinde, zoals eerder al is bepleit door Maes & van Vuure (1989). Uiteraard dient reïntroductie plaats te vinden met

respect voor de reeds aanwezige ecologische, cultuurhistorische en bosbouwkundige waarden, en zo mogelijk in aansluiting op bosfragmenten waar de gewenste soorten in de ondergroei (nog) aanwezig zijn. Alleen op bosstructuur gerichte omvorming van uit enkel eiken-, beuken- of naaldhout bestaande houtakkers, zonder aandacht voor de boomsoortensamenstelling, is een te smalle basis voor een optimale ontwikkeling van ecologische én recreatieve waarden.

Nawoord

Reacties op dit artikel zijn zeer welkom. Wij zijn met name geïnteresseerd in ervaringen vanuit de beheerspraktijk die de hier naar voren gebrachte ideeën bevestigen dan wel weerspreken. Ook zouden wij graag een beeld krijgen van waar, op welke schaal en met welk resultaat er her en der in het land al geëxperimenteerd wordt met de aanplant van linde binnen bestaande bossen (reacties graag t.a.v. Patrick Hommel, Alterra, Postbus 47, 6700 AA Wageningen; e-mail: p.w.f.m.hommel@alterra.wag-ur.nl).

Literatuur

- Aaby, B., 1986. Trees as anthropogenic indicators in regional pollen diagrams from eastern Denmark. In: Behre, K.-E. (ed.) *Anthropogenic Indicators in Pollen Diagrams*. A.A. Balkema, Rotterdam/Boston. p. 73-93.
- Andersen, S. Th., 1970. The relative pollen productivity and pollen representation of North-European trees, and correction factors for tree pollen spectra. Determined by surface pollen analyses from forests. *Geological Survey of Denmark, II. Series, No. 96*. Copenhagen.

- Bijlsma, R.J., H. van Blitterswijk, A.P.P.M. Clerx, J.J. de Jong, M.N. van Wijk & L.J. van Os, 2001. Bospaden voor bosplanten. Bospaden en -wegen als transportroute, vestigingsmilieu, refugium en uitvalsbasis voor bosplanten. Rapport 193. Alterra, Wageningen. 99 pp.
- Brockmann-Jerosch, H., 1936. Futterlaubebäume und Speiselaubebäume. Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft, Band 46: 594-613.
- Buls, J., J.P. Verkaik & F. Dijs, 1999. Staatsbosbeheer 100 jaar: werken aan groen Nederland. Matrix, Utrecht. 287 pp.
- Diemont, W.H., 1937. De betekenis van plantensociologie voor den Boschbouw, speciaal met het oog op exotische houtsoorten. NBT 3: 89-105.
- Duvigneaud & Denaeyer-De Smet, 1973. Biological Cycling of Minerals in Temperate Deciduous Forests. In: D.E. Reichle (red.). Analysis of Temperate Forest Ecosystems.
- Godwin, H., 1956. History of the British Flora. First edition. Cambridge University Press.
- Havinga, A.J., 1962. Een palynologisch onderzoek van in dekzand ontwikkelde bodemprofielen. Dissertatie Landbouw Hogeschool. Wageningen.
- Heath, G.W., M.K. Arnold & C.A. Edward, 1966. Studies in leaf litter breakdown. I. Breakdown rates of leaves of different species. *Pedobiologica*, Bd. 6: 1-12.
- Hegi, G., 1925. *Illustrierte Flora von Mitteleuropa*. Band V; 1. Teil. Hanser, München. 678 pp. (ongewijzigde herdruk 1965).
- Hommel P.W.F.M., Th. Spek & R.W. de Waal., in voorb. Boomsoort, humus en vegetatie op verzuringsgevoelige bodem. Rapport Alterra, Wageningen.
- Hruska, J. & P. Kram, 2000. Role of Norway spruce monocultures in soil and water acidification. In: H. Hagenauer (ed.). *Forest Ecosystems Restoration*. Proceedings of the International Conference held in Vienna, Austria.
- Gerboth, G., 1998. Änderungen von Humusformen im nördlichen Oberschwaben. *Schriftenreihe Freiburger Forstliche Forschung*. Band 3. Forstliche Versuchs- und Forschungsanstalt Baden-Württemberg, Afd. Botanik und Standortskunde. 163 pp.
- Janssen, C.R., 1960. On the Late-glacial and Postglacial vegetation of South Limburg (Netherlands). *Wentia* 4: 1-112.
- Kristiaansen, M. & K. Dalsgaard, 2000. Soil evolution in the remnants of natural forest vegetation: an example from an old oak-lime coppice wood in Denmark. *Danish Journal of Geography (Geografisk Tidsskrift)* 100: 27-36.
- Kuiters, A. T., 1987. Phenolic acids and plant growth in forest ecosystems. Proefschrift, Vrije Universiteit. Free University Press, Amsterdam.
- Maes, N. & T. van Vuure, 1989. De Linde in Nederland. Verspreiding, ecologie en toekomstmogelijkheden van de lindsorten in Nederland en aangrenzende gebieden. Stichting Kritisch Bosbeheer, Utrecht. 166 pp.
- Miles, J., 1985. The pedogenic effects of different species and vegetation types and the implications of succession. *J. Soil Science* 36: 571-584.
- Muys, B., 1991. Strooisel en humus: onbekend is onbemind. *Groene* band 83-84: 11-35. Gent.
- Odgaard, B.V., 1994. The Holocene vegetation history of northern West Jutland, Denmark. *Opera Botanica* 123. Copenhagen.
- Rackham, O., 1980. *Ancient Woodland; its history, vegetation and uses in England*. Edward Arnold, London. 402 pp.
- Rackham, O., 1998. *Trees and Woodland in the British Landscape; revised edition*. Phoenix, London. 234 pp.
- Sioen, G., J. Neiryck, D. Maddelein & B. Muys, 1991. Site classification in a mixed hardwood forest (Hallerbos, Belgium) with a homogeneous ground vegetation dominated by *Hyacinthoides non-scripta* (L.) Chouard ex Rothm. Paper gepresenteerd op IUFRO-congres. Clermont-Ferrand. 11 pp.
- Spek, Th., 1996. Die bodenkundliche und landschaftliche Lage von Siedlungen, Äckern und Gräberfeldern in Drenthe (Nördliche Niederlande). Eine Studie der Standortwahl in Vor- und Frühgeschichte (3400 v. Chr. - 1000 n. Chr.) *Siedlungsforschung* 14: 95-197.
- Spek, Th., E.B.A. Bisdorf & D.G. van Smeerdijk, 1999. Verdrongen dekzandgronden in Zuidelijk Flevoland (archeologische opgraving Hoge Vaart-A27). Een aanvullend bodemkundig en paleoecologisch onderzoek naar de landschapsvormende processen tijdens de laatste fase van de bewoning (Vroeg-Neolithicum). Rapport 472.2 DLO-Staring Centrum. Wageningen.
- Stortelder, A.H.F. & P.W.F.M. Hommel (red.), 1990. *De bossen van de Utrechtse Heuvelrug; classificatie van bosesystemen op basis van groeiplaats, boomsoort en ondergroei*. Rapport 615. De Dorschkamp, Wageningen. 144 pp.
- Stortelder, A.H.F., J.H.J. Schaminée & P.W.F.M. Hommel, 1999. *De vegetatie van Nederland. Deel 5. Plantengemeenschappen van ruigten, struwelen en bossen*. Opulus Press; Uppsala / Leiden. 376 pp.
- Turner, J., 1962. The Tilia decline: an anthropogenic interpretation. *New Phytologist* 61: 328-341.
- Waal, R.W. de, 1996. Dynamiek van strooisellagen in bosesystemen op de overgang van kalkrijk naar kalkarm. In: R.H. Kemmers (red.). *De dynamiek van strooisellagen*. Voordrachten gehouden tijdens een themamiddag op 6 oktober 1995. DLO-Staring Centrum, Wageningen.
- Waller, M., 1994. Paludification and pollen representation: the influence of wetland size on Tilia representation in pollen diagrams. *The Holocene* 4, 4: 430-434.
- Werf, S. van der, 1991. *Bosgemeenschappen*. Natuurbeheer in Nederland. Deel. 5. Pudoc, Wageningen. 375 pp.
- Werf, S. van der, 1996. De linde in naam en in werkelijkheid. Linden en linde-toponymen in de Achterhoek en omgeving. In: Stortelder, a. (red.) *Natuur en Landschap in Achterhoek en Liemers*, Jaarboek 1995/96: 103-115.
- Westhoff, V. & A.J. den Held, 1969. *Plantengemeenschappen in Nederland*. Thieme, Zutphen. 324 pp.
- Westhoff, V., P.A. Bakker, C.G. van Leeuwen, E.E. van der Voo & I.S. Zonneveld, 1973. *Wilde Planten; flora en vegetatie in onze natuurgebieden*. Deel 3: de hogere gronden. Vereniging tot behoud van natuurmonumenten in Nederland, 's Graveland. 359 pp.

NB. Voor een uitgebreidere literatuurlijst zie Hommel et al. (in voorb.)