

Ecosysteemvisie bos: Natuurbosreferenties

De eerste vraag die gesteld wordt bij het opstellen van de ecosysteemvisie is: 'Welke natuur willen we eigenlijk?'
De criteria natuurlijkheid, kenmerkendheid en verscheidenheid van het Natuurbeleidsplan vormden bij het beantwoorden van deze vraag het uitgangspunt.
Verscheidenheid heeft betrekking op diversiteit en zeldzaamheid van soorten en levensgemeenschappen. De bosoppervlakte, de bosstructuur, open plekken en de overgangen van het bos naar het omringende landschap zijn belangrijke variabelen die de verscheidenheid bepalen. Natuurlijkheid verdient in bossen speciale aandacht, omdat bos in Nederland het eindstadium van de successie is. Samen met kustvegetaties en hoogvenen behoren bossen tot de natuurlijke vegetatietypen die zich zonder menselijk ingrijpen in stand houden. Kenmerkend voor het Nederlandse landschap is een aantal inheemse bosgemeenschappen, waarvan de soortensamenstelling en de bosstructuur bepaald wordt door de groeiplaats.

Bij de invulling van de na te streven typen natuur kunnen de drie hoofdcriteria verschillend gewicht krijgen en kan de mate waarin er ruimte is voor de afwikkeling van sleutelprocessen van het ecosysteemtype bos ver-

Summary

Before making plans for nature conservation or habitat creation in forests the question "What kind of nature we want?" has to be answered. By describing different types of nature to strive for, the criteria naturalness, diversity and characteristicity can have different weight. The room created for key processes such as succession, patch dynamics, herbivory and predation to unfold can differ. Two series of desirable types of nature have been formulated using reference forest systems abroad as a model. In the sequence the forest ecosystem integrity increases in terms of a more complete participation of all key processes. Criteria naturalness and characteristicity of the ecosystem for a site prevail. Least natural is the natural forest community such as in the forest reserve of Fontainebleau in France. Although not managed for 600 years its fauna is dictated by chase and forestry. A forest landscape with big grazers without top predators such as the forest reserve of Bialowieza follows. Although more complete in its fauna, densities of herbivores and predators are regulated by man. Last in this sequence in a forest landscape big grazers and top predators are in balance with the food supply of the forest such as is the case in the forest reserve of Perucica in Bosnia.

The second sequence contains half natural park landscapes such as the New Forest, natural forest replacing communities such as coppice and coppice with standards and at last multiple use forests in which nature conservation plays a role beside other functions to be fulfilled. In this sequence diversity prevails over naturalness and active management is necessary to develop and maintain this kind of nature.

schillen. Bij de uiteindelijke keuze van de gewenste typen natuur hebben referentiebossen in binnen- en buitenland model gestaan.

In dit artikel wordt de uitwerking van de gemaakte keuze verantwoord en met de beschrijving en de illustraties van een aantal referentiebossen verduidelijkt.

Bosecosystemen

Groeiplaatsverschillen

Om lijn te brengen in ontwikkelingsmogelijkheden van eindeloos veel actuele verschijningsvormen van bossen is de

bosgemeenschap omschreven als de PNV (=Potentieel Natuurlijke Vegetatie) (Kalkhoven & Van der Werf 1988), voor Nederland uitgewerkt door Van der Werf (1992).

Door vergelijking van actuele vegetaties in tijd en ruimte kan op grond van de waargenomen genetische samenhang van verschillende verschijningsvormen van de vegetatie op een zelfde groeiplaats een ontwikkelingsreeks worden opgesteld. De naam van het vegetatietype dat aan het einde van zo'n ontwikkeling staat wordt naamgevend voor de reeks. Daarmee worden

■ *Figuur 1: Het bosreservaat La Tillaie in het bos van Fontainebleau dat sinds een gedocumenteerde kaalkap in 1372 niet meer bosbouwkundig is beheerd.*

alle voorlopers of afgeleiden gerangschikt in een reeks van de PNV. Omdat het aantal ontwikkelingsmogelijkheden ofwel vervangingsgemeenschappen binnen de reeks van één PNV beperkt is, en afhankelijk van het gevoerde bosbeheer voorspelbaar, is dit concept geschikt voor natuurbeheer en -ontwikkeling.

Afhankelijk van geomorfologische, bodemkundige en hydrologische groeiplaatsverschillen in het landschap vinden we per regio kenmerkende mozaïeken van verschillende bosgemeenschappen (z.g. boscomplexen) (Van der Werf 1991). Zo'n mozaïek bestaat niet uit losse componenten, maar vele onderlinge afhankelijkheidsrelaties maken het tot een eenheid. Deze verwevenheid bestaat o.a. uit hydrologische relaties maar tevens uit biotische relaties. Dieren, met name de grotere dieren, hebben het complex van verschillende bosgemeenschappen nodig voor het vinden van alle habitats die nodig zijn voor hun overleven.

Op grond van de criteria kenmerkendheid en verscheidenheid zouden alle voor een regio kenmerkende bosgemeenschappen (PNV's) en hun overgangen in complexen van meerdere bosgemeenschappen moeten worden behouden dan wel worden ontwikkeld.

Sleutelprocessen

Een aantal belangrijke kenmerken van natuurlijke boscossystemen, die als sleutelprocessen kunnen worden aangemerkt; dient als checklist voor de beoordeling van de natuurlijkgheidsgraad en compleetheid van het boscossysteem.



Successie

Het successieproces leidt afhankelijk van groeiplaatsfactoren tot het bereiken van een eindstadium van een PNV-reeks. Dit proces speelt vooral op jonge bosgroeiplaatsen of bosgroeiplaatsen die door overexploitatie zijn gedegradeerd en zich herstellen, een belangrijke rol.

Het successieproces wordt door verzuring, vermessing en verdroging verstoord. Eindstadia van voedselarme en grondwaterafhankelijke bosgemeenschappen kunnen daardoor niet meer ontstaan.

Patch-dynamiek

Als belangrijk sleutelproces geldt de z.g. Patch-dynamiek; het voortdurend en spontaan kleinschalig aftakelen en verjongen van het bosmozaïek (Koop 1981, Runkle 1982). De korrelgrootte van het bosmozaïek is afhankelijk van de frequentie en de mate van natuurlijke verstoring. Stormen vormen de belangrijkste natuurlijke verstoring in bossen in Nederland. Daarnaast spelen in oobossen (Schietwilgenbossen) overstroming en ijsgang en in spontane dennenbossen (Kusentjesmos- en Korstmos-Den-

nenbossen) mogelijk ook spontaan ontstane brand een rol.

De patch-dynamiek is de motor van de instandhouding van de soortendiversiteit. Specifieke planten en dieren zijn afhankelijk van dood hout, open plekken of juist de donkere vochtige gesloten boomfases. Vogels en veel insecten zijn afhankelijk van overgangen en randen tussen open plekken, jong en oud bos. Bomen hebben de kans uit te groeien tot woudreuzen. Het verteringsproces van dood hout en vooral van zeer dik dood hout is essentieel in de kringloop van mineralen en de habitat differentiering van het bos (o.a. Siepel 1992, Veerkamp 1992, Van Vuure 1985).

In de toestand van een natuurlijk bos zijn er jaar op jaar over korte afstand verspreid over het bosmozaïek geschikte levensvoorwaarden voor alle soorten te vinden. Juist omdat de dispersiecapaciteit van vele echte bossoorten zeer beperkt is, is de uitwijkmogelijkheid over korte afstand een noodzaak voor de ontwikkeling van levensvatbare populaties.

In reservaten kleiner dan het z.g. minimumstructuurareaal is de kans dat, door het dynamisch karakter van het bosmozaïek, niet



■ *Figuur 2: Het 5000 ha grote bosreservaat van Bialowieza, het meest natuurlijke Europese laaglandbos is geen maagdelijk woud meer. Dichtheden van predatoren en herbivoren waren in het verleden en zijn nog steeds door de jacht en bosbouwkundig beheer van het omringende bos bepaald.*

alle ontwikkelingsstadia en leeftijdsfasen voortdurend binnen het bos aanwezig zijn erg groot (Koop 1981, Korpel 1981). Daardoor is ook de kans groot dat soorten die aan een bepaalde ontwikkelingsfase zijn gebonden uitsterven.

Door vlaktegwijs bosaanplant en beheer zijn de processen van aftakeling en verjonging sterk in de tijd geconvergeerd. Een belangrijke voorwaarde voor het functioneren van het ecosysteem bos is het terugbrengen van de schaal en het ritme van natuurlijke aftakeling en verjonging in de door de mens gecultiveerde bossen.

Herbivorie

Herbivorie in een natuurlijk boslandschap differentieert de bosverjonging, doorbreekt verruigingsstadia en beïnvloedt daarmee het bosverjongingsproces (Van de Veen 1985). De dichtheden van herbivoren worden in een geheel natuurlijk bos bepaald door de wisselwerking van voedselaanbod en predatoren. Natuurlijke Europese laaglandbossen, waarin dichtheden van herbivoren in een dergelijk dynamisch evenwicht verkeren dat niet door de mens wordt beïn-

vloed, ontbreken. Op grond van biologische archeologische argumenten concludeert Bottema (1987) dat de laatste 15.000 jaar de vegetatie bepalend was voor de aanwezige fauna en dat een structurerende werking van herbivoren in de bosvegetatie niet aanwijsbaar is.

Begrazing met afnemende dichtheden herbivoren vervult bij een spontane vestiging van nieuw bos een belangrijke rol door te voorkomen dat eenvormige dichte bossen ontstaan (Londo 1991).

Met blijvend hogere dichtheden herbivoren kan de relatie van het bos met een duurzaam kort gehouden vegetatie worden bewerkstelligd (Van Wieren 1991). Er ontstaan daardoor begrazingspatronen van bos, struvelen en korte vegetaties. Met name op overgangen van bos met open blijvend terrein ontstaan mantel- en zoomvegetaties met specifieke eigen soorten (Londo 1991). Soortkeuze en dichtheden van de herbivorenpopulatie zijn de sturende variabelen bij begrazing (Van Wieren 1991).

Predatie

Predatie vindt plaats op alle niveau's in een levensgemeen-

schap. Aan de top van een voedselpyramide staan toppredatoren die een regulerende functie hebben op de onderliggende niveau's in de voedselpyramide. Bij een gevarieerde hoefdierfauna zal de populatie van de kleinere en middelgrote soorten moeten worden geremd, bij voorkeur door predatie en zonodig door een equivalente beheersjacht van de predatiedruk (Van de Veen 1985, Briedermann 1990).

Welke natuur ?

Uitgaande van de criteria natuurlijkheid, kenmerkendheid en verscheidenheid van het NBP zijn er twee reeksen geformuleerd. In de eerste reeks is er sprake van een toenemende compleetheid van het bosesysteem in termen van een zo volledig mogelijke afwikkeling van alle sleutelprocessen. De criteria natuurlijkheid en kenmerkendheid staan voorop en niets-doen beheer is het uitgangspunt. Deze reeks omvat:

- 1) De bosgemeenschap
- 2) Een boslandschap met grote grazers zonder toppredatoren
- 3) Een boslandschap met grazers en toppredatoren.

In een tweede reeks speelt de verscheidenheid een dominante rol waarbij actief ingrijpen door beheer is toegestaan om de verscheidenheid te handhaven. Deze reeks bestaat uit:

- 1) Halfnatuurlijke parklandschappen
- 2) Bosvervangingsgemeenschappen

3) Natuur in bos met meervoudig gebruik.

De natuurlijke bosgemeenschap Bosreservaten van slechts enkele tientallen hectaren zijn vrij algemeen in Europa. Meestal hebben deze reservaten echter een sterk door de mens bepaalde boomsoorten-samenstelling en leeftijdsopbouw en zijn net als in Nederland nog maar relatief recent in het kader van nationale bosreservatenprogramma's ingesteld. Bossen die eeuwenlang ontsnapt zijn aan bosbouwkundige ingrepen en al vroeg een reservaatstatus kregen zijn schaars, zoals het bosreservaat la Tillaie in het bos van Fontainebleau. Het strikte bosreservaat la Tillaie in het 17.000 ha grote bos van Fontainebleau (Frankrijk) is sinds een kaalkap in 1372 niet meer beheerd. Het reservaat is slechts 40 ha groot en bestaat uit maar twee bosgemeenschappen. Populatie-dichtheden van de megafauna worden geheel bepaald door jachtbeheer in het bosgebied rondom het reservaat en de barrières van een snelweg door het reservaat. Het reservaat bevat desalniettemin een compleet mozaïek van alle natuurlijke ontwikkelingsstadia inclusief open plekken van de twee bosgemeenschappen (figuur 1). Alle leeftijdsklassen van bomen, waaronder echte woudreuzen en alle verteringsstadia van dode staande en liggende stammen zijn permanent op korte afstand naast elkaar aanwezig (Lemée 1989, Koop 1989).

De oude bosgroeiplaatsen vormen de refugia voor vele bossoorten die zich slechts langzaam in het bos verplaatsen en geheel niet buiten het oude bos (Peterken & Game 1984). Dit zijn zowel plantesoorten als b.v. bosanemoon die zich slechts met een snelheid van 2.5 cm per jaar

kunnen verplaatsen als diersoorten zoals b.v. bepaalde springstaarten die dat met niet meer dan 8 m per jaar kunnen (den Boer 1991, Siepel 1992, Peterson 1993). Het zijn deze oude bossoorten, planten en micro- en mesofauna, die de onontbeerlijke ingrediënten vormen voor de ontwikkeling van nieuwe meer natuurlijke en complete bosesystemen.

Het boslandschap zonder toppredatoren

Grotere natuurbosresten komen nog wel voor in Europa, maar de toppredatoren ontbreken geheel of ten dele, danwel ze zijn in aantallen sterk gereduceerd en de wildstand (predatoren en herbivoren) is voor de jacht in heden en/of verleden gemanipuleerd. Een voorbeeld voor een natuurbos dat nog een relatief complete megafauna bezit, maar echter verre van natuurlijke dichtheden kent, is het strikte reservaat van Bialowieza.

Het Bialowieza Nationaal Park (Polen) is 5.000 ha groot en ligt temidden van een 125.000 ha groot bosbouwkundig beheerd bosgebied. Zowel het park als het omringende boslandschap bestaan uit een compleet complex van alle bosgemeenschappen, waardoor een vrije trek van de megafauna tussen de bosgemeenschappen mogelijk is. In het eeuwenoude jachtgebied van koningen en tsaren is de megafauna echter sterk gemanipuleerd.

Lynx en wolf waren nagenoeg uitgestorven. Door recent jachtverbod nemen hun aantallen weer toe. Van een natuurlijke wederzijdse regulatie tussen predatoren en andere grote zoogdieren is echter nauwelijks sprake.

Bijvoeding, jacht en bosbouwkundig beheer buiten het centrale nationaal park beïnvloeden de dichtheden van de megafauna in

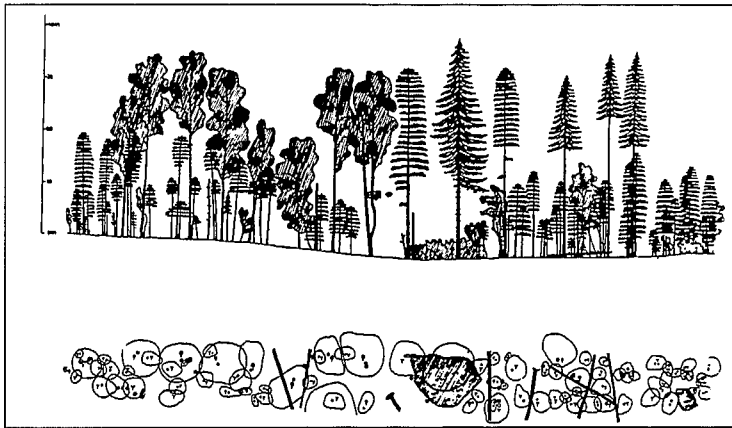
sterke mate. De wisent is na uitsterven in de eerste wereldoorlog opnieuw ingevoerd.

Populatie-dichtheden van wisent, edelhert, ree en wild zwijn waren tot de WO-I onnatuurlijk hoog ten behoeve van de jacht. Het gevolg van de extreem hoge dichtheden was een verschuiving in boomsoortensamenstelling. De verjonging van haagbeuk, winterlinde en es liep sterk terug ten gunste van de beter tegen vraat resistente fijnspar (Falinski 1986). Samen met de antropogene branden die nog tot in deze eeuw voorkwamen en de vroegere begrazing door vee uit de dorpen in het bos is er geen sprake meer van een oerboslandschap (figuur 2).

De invloed van de gemanipuleerde stand van herbivoren is ingrijpend en ijlt eeuwen na in bosstructuur en soortensamenstelling van het bos. Veranderingen in de herbivoriëdruk hebben een verschuiving in boomsoorten tot gevolg. In bergbossen van Centraal Europa wordt door een verhoogde roodwildstand de fijnspar bevoordeeld en loopt de verjonging van beuk en zilverspar terug (Mayer & Neumann 1981).

Naast de boomsoortenverschuiving in het bos van Bialowieza door de hoge wilddichtheden ten behoeve van de jacht in de periode 1870-1914, ontbreken hele diameterklassen in het bos, hetgeen gevolgen heeft voor de bosstructuur en dynamiek daarna. Door ontbreken van bomen van enkele leeftijdsklassen ontstaat ook in het verdere proces van aftakeling en verjonging een discontinuïteit (Falinski 1986, Koop 1989).

In Nederlandse begraaide bossen is een dergelijke verschuiving in boomsoortensamenstelling waar te nemen van nalatende verjonging van beuk



■ *Figuur 3: Transect door het Zilverparren-Beukenbos in het Perucica Oerwoud in Bosnie (naar Leibundgut 1982). Een van de laatste Europese oerwouden met een natuurlijk dynamisch evenwicht tussen voedselaanbod vanuit de bosvegetatie en de dichtheden van herbivoren en predatoren.*

en eik ten gunste van berk en grove den (Van Wieren & Borgesius 1988). Ook het ontbreken van grote herbivoren leidt tot soortenverschuiving in vergelijking tot de 'natuurlijke' situatie. Omdat echter de 'natuurlijke evenwichtssituatie' in alle laaglandbossen door inkrimping van de arealen, het uitsterven van de soorten en door jacht vrijwel overal verstoord is ontbreekt een eenduidige referentie.

In Bialowieza worden de huidige dichtheden van herbivoren door afschot constant gehouden. De seizoensfluctuaties door trek zijn sterk afgenomen omdat de noodzaak tot trek voor herbivoren wordt weggenomen door bijvoeding, en het voorkomen van grote verjongingsvlakten, waarin meer voedsel binnen het bereik van de dieren is dan in het veel fijnkorreliger mozaïek van een natuurlijke bosstructuur (Falinski 1986). Hoewel dit in Bialowieza nog niet aan de orde is ontbreken door ontginning meestal de agrarisch interessante voedselrijkere groeiplaatsen, zoals rivier- en beekbegeleidende bosgemeenschappen, die vooral in de winter en het voorjaar door de dieren worden bezocht. Bovendien vormt de fragmentatie van boscomplexen ofwel leefgebieden voor grote zoogdieren en de aan-

wezigheid van snelwegen en rasters een directe fysieke barrière voor de trek.

Het ontbreken van diersoorten, de door jacht in stand gehouden hoge en meestal constante wild-dichtheden en het ontbreken van trek hebben een belangrijke invloed op de structuur en soortensamenstelling van overigens spontaan ontwikkelde bossen.

Het nagenoeg natuurlijk boslandschap

De historische referentie

Het natuurlijke landschap zoals dat in Nederland heeft bestaan is niet een statisch beeld. Afhankelijk van de tijd die er verstreek na de ijstijd veranderde het klimaat en (her)koloniseerden planten en dieren het bos.

Als de laatste boomsoorten beuk en haagbeuk, die onder de huidige omstandigheden bij de spontane bosontwikkeling een dominante rol spelen (Van der Werf 1991), in de jonge steentijd respectievelijk bronstijd hun intrede doen, is de invloed van de mens als landbouwer en veehouder al aanzienlijk. Met name het gebruik van het vuur eerst bij de jacht en later bij de zwerflandbouw en ter verhoging van het aandeel gras en heide ten behoeve van de veeweide had toen

al geleid tot het ontstaan van grote oppervlakten heiden. Het daardoor open geworden landschap verhoogde niet alleen het voedselaanbod voor het vee maar ook voor de natuurlijke herbivoren. De invloed van de daardoor gewijzigde, vermoedelijk verhoogde, dichtheden wilde herbivoren op het steeds verder geslonken bosareaal zal zijn toegenomen. Vooral in tijden van voedselschaarste tijdens strenge winters zal de browse invloed ook de openheid van de resterende bossen hebben beïnvloed. Een historische referentie van een niet door de mens beïnvloed boslandschap met de voor onze tijd relevante dominante rol van beuk en haagbeuk ontbreekt daarom.

Een belangrijke factor die toepassing van een historische referentie in de weg staat is de veroudering van het landschap. Natuurlijke bodemrijping zoals ontkalking, podsolidering, beide nog versterkt door bosexploitatie, onder heide door de ontbossing, en door bodembewerking en bemesting hebben de bodem dusdanig veranderd dat er sprake is van andere groeiplaatsen en van andere spontane begroeiingsvormen met afwijkende soortensamenstelling.

De historische referentie voor 'het natuurlijke niet door de mens beïnvloede landschap' is om bovengenoemde redenen moeilijk te geven, hetgeen niet wegneemt dat de historische ecologie een belangrijke informatiebron is bij herstel van meer natuurlijk landschap.

Een actuele referentie

Actuele referentiebossen voor een ongerept nagenoeg natuurlijk landschap zijn momenteel zeer schaars in Europa. De meest complete en minst verstoorde bossen liggen op moeilijk bereikbare plekken, zoals het Perucica oerwoud in het bergachtige gebied van het Sutjeska Nationaal Park in Bosnië. Voor een laaglandbos ontbreken ongestoorde referenties.

Het Perucica oerwoud is 1434 ha groot. Het is een tot voor kort nauwelijks ontsloten gebied, dat ligt temidden van het 17.250 ha Nationaal Park Sutjeska in Bosnië (figuur 3).

Het is te beschouwen als laatste complete en nagenoeg ongerepte oerboslandschap van Europa. De topredatoren wolf, bruine beer, wilde kat en Oehoe reguleren de herbivorenpopulaties van o.a. gems en edelhert. De natuurlijke populatiedichtheden van de megafauna, tesamen met de nooit geëxploiteerde bossen die bestaan uit het gehele scala van bosgemeenschappen in dit berggebied maken het tot een echt oerboslandschap (Mayer 1984, Leibundgut 1987).

In dergelijke ongestoorde systemen met een natuurlijke megafauna inclusief topredatoren bestaat een nauwe interactie tussen predatoren en herbivoren. Over de vraag wie wie reguleert bestaan in de wetenschap uiteenlopende standpunten zoals o.a. Bergerud et al. (1983) en Bergerud & Ballard (1988) versus Tompson & Peterson (1988). Afhankelijk van o.a. weersomstandigheden en voedselaanbod voor de herbivoren schommelen de dichtheden van beiden.

Trek van de herbivoren van het ene naar de andere bosgemeenschap afhankelijk van het water- en voedselaanbod in het betreffende seizoen speelt een be-

langrijke rol (Ahlen 1975, Falinski 1986, Ellenberg 1993). Op zijn beurt is een periodieke schommeling in de herbivorenstand bepalend voor de kieming en de kans van de verjonging van bomen aan vraat te ontkomen. Een actuele referentie voor dichtheden van herbivoren in natuurlijk laaglandbos ontbreekt. De dichtheden van herbivoren in bergbossen zijn zo laag dat het aandeel open plekken maar klein is en snel weer dicht groeit.

De structuur van dergelijke bossen is zeer heterogeen en bestaat uit een mozaïek van verschillende leeftijdsfasen. Open plekken ontstaan door het uitvallen van bomen door aftakeling of ontworteling. Dood hout is in alle verteringsstadia voortdurend aanwezig.

Halfnatuurlijke bossen

In de halfnatuurlijke landschappen neemt door de activiteit van de mens het aandeel open ruimte toe, hetgeen lichtminnende soorten bevoordeelt. Ook soorten die afhankelijk zijn van de randen en overgangen van bos naar aangrenzend permanent open terrein vinden er een specifiek habitat dat in het natuurlijke bos ontbreekt.

In het reservaat van Bialowieza komen, met uitzondering van hazelaar en peperboompje, geen struiken voor. Soorten als meidoorn en sleedoorn komen echter wel voor aan de rand van het bos op de overgang naar permanent open hooilanden en in bossen die tot voor kort sterk zijn begraasd.

Met uitzondering van wellicht de bosgemeenschappen op de bosgrens zoals in de duinen (Duin-Berkenbos en Duin-Eikenbos) en de voedselrijke overstromende rivierbegeleidende bossen, waar beuken en haagbeuken van nature ontbre-

ken, komen deze lichtminnende soorten in het natuurlijke boslandschap niet voor.

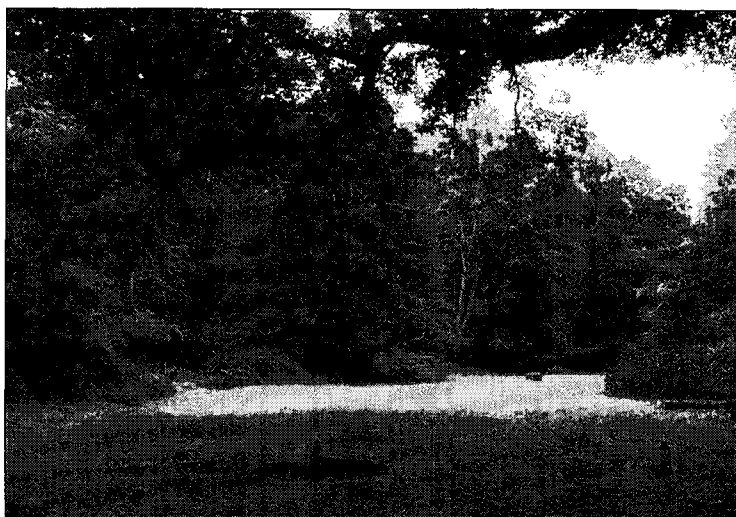
De redenering dat alle soorten van de huidige Nederlandse flora, inclusief de zoom- en lichtminnende planten van meer open terrein, zich in het prehistorische landschap hebben kunnen handhaven en dat daarom ook onder de huidige omstandigheden zonder menselijke invloed zullen doen, is riskant. Eerder bij de beschrijving van de historische referentie is gewezen op:

1. De veroudering van het landschap. De gewijzigde bodem en daardoor de andere bosgemeenschappen maken een dergelijke bewering onwaarschijnlijk. Met name soortenarme en voedselarme bosgemeenschappen namen sterk toe.

2. De vroege invloed van de mens die de openheid van het landschap beïnvloedde bevoordeelde de lichtminnende soorten. Toen zeer laat na de laatste ijstijd de schaduwboomsorten beuk en haagbeuk hun intrede deden en die een dominante plaats hadden kunnen gaan innemen, getuige de spontane opmars van de beuk in het huidige Nederlandse bos en o.a. de referentiebossen la Tillaie en Bialowieza, bood de halfnatuurlijke openheid de lichtminnende soorten een uitwijk.

Bij het wegvallen van de halfnatuurlijke openheid door begrazing, hakken en maaien is daarom een deel van de flora wel degelijk bedreigd.

Andere soorten die aan de oude gesloten, donkere en vochtige ontwikkelingsstadia van het bos zijn gebonden worden in het halfnatuurlijke landschap benadeeld. Door de oogst van hout bereiken bomen niet meer hun maximale afmetingen en ontbreekt vooral staand en liggend dood hout van grotere afmetin-



■ *Figuur 4: Het New Forest dat bestaat uit een mozaïek van bos, heide en graslanden met mantel- en zoomvegetaties, dat door een eeuwenoude begrazingsregiem met landbouwhuisdieren en damherten in stand wordt gehouden. Het gebied herbergt hierdoor een grotere verscheidenheid aan dieren en planten dan een natuurbos met een lagere begrazingsdruk.*

gen. Soorten gebonden aan het dood hout verdwijnen daardoor.

Halfnatuurlijke parklandschappen
Doordat door de menselijke invloed het oorspronkelijke boslandschap een opener karakter kreeg konden nieuwe soorten zich vestigen, soorten van het vroegere nog niet door beuk en haagbeuk gedomineerde landschap zich handhaven en ontstonden er soortencombinaties en dichtheden van soorten die in een natuurlijk boslandschap zeer uitzonderlijk moeten zijn geweest.

De New Forest is een 37.500 ha groot parklandschap. Het wordt tenminste sinds de beschrijving als jachtgebied van Willem de Veroveraar in het Doomsday book in 1087 door jaarlijkse inscharing van hoofdzakelijk paarden, runderen en schapen maar ook door edel- en damherten begraasd (figuur 4). De helft van het gebied is momenteel van begrazing uitgesloten ten behoeve van dorpen, landbouwgronden en productiebossen.

De verjonging van bomen wordt door de begrazing periodiek sterk belemmerd, maar door de afname van de veestapel tijdens

perioden van instorten van de vleesmarkt kreeg de verjonging van de bomen een kans. Naast begrazing heeft ook de kap van bos, het ultrasteren van bossen en het branden van heides ten behoeve van voldoende voedselaanbod voor het vee het mozaïek van bos, heide, graslanden en struwelen bepaald (Tubbs 1986). Momenteel is de begrazingsdruk zo hoog dat oude boskernen na aftakeling niet meer verjongen en veranderen in heide of grazige vegetaties. Bosuitbreiding in de heide met berk en grove den wordt tegengegaan vanwege het behoud van voldoende voedselaanbod voor het vee (Koop 1989).

Een aantal bossoorten, planten en dieren is door de begrazing in de New Forest zeldzaam geworden, terwijl ze buiten de New Forest in aangrenzende bossen wel veel voorkomen (Tubbs 1986).

Dankzij de begrazing komen er met name op de voedselrijke en kalkrijke groeiplaatsen zoomvegetaties voor, die de overgang vormen tussen het bos en de grazige vegetaties die langdurig worden open gehouden. Vele organismen, hogere planten zowel

als insecten zijn gebonden aan het specifieke habitat van de zoomvegetaties (Bink 1992). Op de voedselarmere groeiplaatsen is de struweelcomponent veel minder ontwikkeld en kan zelfs ontbreken. De toename aan verscheidenheid is dan alleen in de afwisseling van korte heide- en schraalgraslandvegetaties met opgaande bosbegroeiingen gelegen.

Bosvervangingsgemeenschappen

Hakhout bossen

De duurzame exploitatievorm van het bos, het hakhout, verving de natuurlijke patch-dynamiek door een periodieke en frequente kap met oogst van het hout. Het enige dode hout dat in het bos achter bleef waren soms de minder exploitatieerbare afgestorven stoven. Het floristisch kenmerkende voor het hakhout is het samen voorkomen van schaduwverdragende bossoorten met een weinig persistente zaadbank en lichtminnende soorten die wel over een persistente zaadbank beschikken (Brown & Warr In: Buckley 1992).

In de voedselarme bosgemeenschappen zijn het vooral lichtbehoevende heide- en schraalgraslandsoorten die in het hakhout bevoordeeld worden. In kalkrijke bosgemeenschappen zijn het de soorten van zomen en kalkgraslanden met o.a. zeldzame orchideeënsoorten, die in combinatie met de toch al soortenrijke echte



■ *Figuur 5: Aanzetten voor een natuurlijke bosontwikkeling in het parkbos van kasteel Broekhuizen waar zware beuken geveld door de stormen van 1972-1973 bleven liggen en afgestorven bomen door de droogte van 1976 bleven staan. Daarmee is een aanzet gegeven voor het ontstaan van een meer natuurlijk ongelijkjarig bosmozaïek.*

bosflora voor een lokaal zeer hoge verscheidenheid zorgen (Van der Werf 1991b). De floristische verscheidenheid en structuurrijkdom met zomen en struweelfases gaat samen met een hoge soortenrijk aan insecten (Bink 1992).

Omdat in Nederland opgaand bos ontbrak hebben vele mobiele bossoorten in de hakhoutbossen overleefd. De hakhoutbossen hebben zo eeuwenlang gediend als refugium voor bossoorten van het oorspronkelijke natuurbos.

Bij doorgesloten hakhoutbossen tenderen deze soorten te verdwijnen. Dit is ten dele toe te schrijven aan het ontbreken van een kleinschalige patch-dynamiek, die tijdens de hakhoutcultuur werd gecompenseerd door een vlaktegewijze frequente kap. Het doorgesloten hakhout groeit perceelsgewijs uit tot dichte bosontwikkelingsfasen zonder een escape voor de meer lichtminnende soorten naar gaten in het kronendak.

Continuering van het hakhout is

uit oogpunt van soortenbehoud (kalkgrasland- en zoomsoorten) in de kalkrijke bosgemeenschappen wenselijk. Aangezien ook kalkgraslanden zeldzame plantengemeenschappen vormen, kan het hakhout een wezenlijke bijdrage leveren aan het behoud van de zeldzame kalkgraslandsoorten. Het hakken dat daarbij hoort is niet minder natuurlijk dan het maaien van het grasland. De begroeiingsvorm van het hakhout biedt naast de graslandsoorten ook een groot aantal bossoorten een habitat.

In de voedselarme bosgemeenschappen neemt een aantal schraalgrasland-, heidesoorten in aantal af, hetgeen ten dele door afname van de uurhokfrequentie tot uiting komt, die door hakhoutbeheer begunstigd kunnen worden (o.a. fraai hertshooi, hengel en valse salie).

De lengte aan randen ter ontwikkeling van zoom- en mantelvegetaties is van groot belang niet alleen voor de botanische waarden, maar ook voor de vogelrijkdom. Vandaar dat een kleinschalig hakhoutbeheer, danwel een middenbosbeheer (hakhout met overstaanders) de voorkeur heeft (Londo 1991).

Met name kleinschalige mozaïeken van recent afgezet hakhout, oudere ontwikkelingsfasen van hakhout met opgaand bos vormen botanische paradijsjes (Van der Werf 1991b).

Vervangingsgemeenschappen, hetzij in de vorm van hakhout, zomen of korte vegetaties kunnen om reden van buffering het best temidden van opgaand bos worden gesitueerd. De oppervlakte-eisen van hakhout zijn gering in vergelijking met boslandschappen met spontane patch-dynamiek. Met een stukje hakhout van slechts enkele hectares te midden van een boslandschap met een niets doen beheer kan de lokale verscheidenheid worden verhoogd terwijl aan de doelstelling van het grote geheel geen afbreuk wordt gedaan.

Natuurlijkheid verhogen in bos met een meervoudige doelstelling
 Voor de ontwikkeling van de natuurfunctie in bossen met een meervoudige doelstelling gelden dezelfde criteria als voor de natuurlijke bosgemeenschap. Deze gebieden kunnen oppervlakondersteunend zijn bij arealen voor het behoud van een bosklimaat en het vereiste areaal voor megafauna en toppredatoren. Een aantal kenmerken van het bos kan de natuurlijkheid en de verscheidenheid direct verhogen:

- het aanpassen van de schaal van oogst aan de korrelgrootte van het natuurlijk bosmozaïek.
- het verhogen van het aandeel inheemse boomsoorten
- gebruik maken van spontane verjonging

Schaal van het bosmozaïek

Een belangrijke potentiële kwaliteitsverbetering is te verwezenlijken door het doorbreken van de homogene bosstructuur en aan te sluiten bij de schaal en het ritme van patronen en processen in natuurlijk bos. Daarbij staat de ontwikkeling van kleinschalige mozaïeken van verschillende leeftijdsfasen van het bos voorop. Binnen deze mozaïeken is een percentage van ongeveer 15 % open plekken aanwezig waar hernieuwde verjonging van het bos plaatsvindt. De grootte van de te maken open plekken is afgestemd op de frequentie verdeling naar grootte van open plekken in natuurlijke bossen. In de grootste open plekken zullen pionierboomsoorten die meer lichtdoorlatend zijn zich vestigen terwijl kleinere open plekken worden opgevuld door z.g. climaxsoorten die zich vaak al vestigden voor het ontstaan van de open plek. Verspreid in dit mozaïek moeten een aantal bomen hun maximaal haalbare leeftijd kunnen bereiken zonder dat zij voortijdig worden gekapt. De verspreide oude, respectievelijk kwijnende en holle bomen, van belang voor vogels, vleermuizen (Voûte, 1983) en bepaalde zoogdieren (Siepel, 1992) leveren uiteindelijk een in de tijd continue aandeel dode staande en liggende bomen, die essentieel zijn voor 40-50 % van de bosgebonden fauna (figuur 5) (Mabelis, 1991; Siepel, 1992) en flora (Barkman et al. 1983; Barkman, 1983; Van der Werf, 1983).

Van essentieel belang is dat bij de kap van bomen niet opnieuw homogene min of meer gelijkjarige opstanden ontstaan. De heterogeniteit van bestaande opstanden dient via een groepenkap te worden gefragmenteerd naar een patroon dat wat schaal beter aansluit bij patronen van natuurlijke bossen (Koop, 1986).

De heterogeniteit in de bossen is naast dood hout de belangrijkste sturende factor voor de soortenrijkdom van bosgebonden gewervelde dieren (Siepel, 1992) en van groot belang voor de vogelrijkdom (Opdam en Van Bladeren 1980, Opdam en Schotman 1986).

Ook epifytische mossen op stammen, takken en boomvoeten profiteren naast de aanwezigheid van scheve en kwijnende bomen met bastwonden van de aanwezigheid van open plekken met vrij toetredend diffuus licht met een vochtige microklimaat dat wordt bepaald door het omringende gesloten bos (Barkman & Stoutjesdijk, 1987).

Inheemse bomen en struiken

De natuurlijkheid van bestaand bos kan sterk verhoogd worden door aanpassing van de soortensamenstelling van de boomlaag. Inheemse boom- en struiksoorten en bij voorkeur inheemse genetische herkomsten van deze soorten dienen de uitheemse boomsoorten te vervangen (Maes et al. 1991). Het is daarbij van groot belang dat bossen met inheemse genemateriaal worden beschermd en kunnen dienen als genenbron voor aanleg en verjonging van andere bossen.

Voor het behoud van inheemse loofbossen is een zonerings in bosgebieden noodzakelijk waarbij exotenvrije gebieden worden aangewezen. Deze gebieden moeten van voldoende omvang zijn om populaties van inheemse boomsoorten te laten voortbestaan en een evolutionaire genetische ontwikkeling van de soorten te garanderen. Een dergelijke aanpak is het meest urgent in en rond oude boscomplexen met resten van inheemse populaties bomen en struiken, om de voortschrijdende versnippering door aanplant met uitheemse boomsoorten een halt toe te roepen en

daarmee het uitsterven van inheemse populaties te voorkomen. Exotenvrije zones zijn ook voor de samen met de boomsoorten geëvolueerde overige organismen van de boslevensgemeenschap van essentieel belang. Voor alle boom- en struiksoorten kunnen refugium populaties op deze wijze worden beschermd en zijn er mogelijkheden tot uitbreiding van de populatieomvang.

Spontane verjonging

De potentiële kwaliteit van het bos kan verhoogd worden door gebruik te maken van de spontane (natuurlijke) verjonging. Door de spontane verjonging vindt een natuurlijke selectie plaats.

Een uitzondering dient echter gemaakt te worden voor niet inheemse bomen. Spontane verjonging van niet inheemse boomsoorten is vanuit het oogpunt van natuurlijkheid en verscheidenheid meestal ongewenst. In vergelijking met inheemse boomsoorten hebben uitheemse boomsoorten beduidend minder soortgebonden organismen (Bink 1989, Siepel 1992). Bovendien is de zaadbron van uitheemse boomsoorten door massale en over grote bosgebieden verspreide aanplant zeer in het voordeel bij de inheemse soorten. De massale verjonging van uitheemse boomsoorten treedt bovendien op in de sterk verstoorde Nederlandse bossen, die immers na de herbobossing nog nauwelijks zijn hersteld van de totale bosdevastatie. Er is nog lang geen sprake van een uitgerijpte bosgemeenschap waarin de inheemse boomsoorten een heersende positie innemen. Er is daarom een verschil tussen de vestiging door een natuurlijke invasie en de massale uitzaai van niet inheemse geplante boomsoorten. Bij een natuurlijke invasie heeft een nieuwe soort zich een plaats te

bevechten in een bestaande orde van een inheemse bosgemeenschap (Koop 1992b) Bij herintroductie van oorspronkelijk inheemse boom- en struiksoorten kunnen beter jonge bomen en struiken worden geplant met een voldoende voorsprong op de spontane verjonging.

Conclusies

Het antwoord op de vraag welke natuur na te streven is, kan als volgt worden samengevat:

- 1 Behoud en ontwikkeling van alle inheemse bosgemeenschappen en hun regionale varianten, bij voorkeur in complexen met meerdere bosgemeenschappen en hun overgangen.
- 2 Optimalisering van overgangen tussen bos en open ruimte in een zo natuurlijk mogelijk mozaïek, waarbij zowel abiotische (storm, overstroming, brand) als biotische factoren (predatie, herbivorie) de korrelgrootte van het mozaïek bepalen.
- 3 Behoud van (cultuurhistorisch) waardevolle bossen voor het behoud van soorten door het fixeren van successiestadia.
- 4 Optimaliseren van natuurwaarden in overige bossen.

Literatuur

Ahlen, I. 1975. Winter habitats of moose and roe deer in relation to landuse in Scandinavia. *Viltrevy* 9:45-192.

Bergerud, A.T., Wyett, W.T., Snider, B., 1983. The role of wolf predation in limiting a moose population. *Journ of Wildlife Management* 47:977-988.

Bergerud, A.T., Ballard, W.B. 1988. Wolf predation on caribou: the Nelchina herd case history, a different interpretation. *Journ of Wildlife Management* 52:344-357.

Bink, F.A., 1992. Ecologische atlas van dagvlinders van Noord-west-Europa. Schuit & Co.

Boer, P.J., den, 1991. Het bos als woonplaats voor insecten en andere ongewervelden. *Nederlands bosbouw tijdschrift* 63(11/12):321-325.

Bottema, S., 1987. De invloed van de vegetatie op de fauna in Nederland gedurende het Laat Quartair. *Nederlands Bosbouw tijdschrift* 59(9-10):287-294.

Briedermann, L., 1990. *Schwarzwild*. VEB Deutscher Landwirtschafts Verlag Berlin.

Brown A.H.F. & Warr, S.J., 1992. The effects of changing management on seed banks in ancient coppices: 147-166. In Buckley, G.P. (ed.), 1992. *Ecology and management of coppice woodlands*. Chapman & Hall London.

Ellenberg, H., 1993 (in press). Large herbivores as factors in forest succession in central Europe. *European Forest Reserves Workshop*. Pucoc Wageningen.

Koop, H., 1981. Vegetatiestructuur en dynamiek van twee natuurlijke bossen: het Neuenburger en Hasbrucher Urwald. Centrum voor Landbouwpublicaties en landbouwdocumentatie Pudoc, Wageningen. Verslagen van landbouwkundige onderzoekingen 904. 112 p.

Koop, H., 1992. *Natuurontwikkeling in bosbedrijven*.

Koop, H., 1989. *Forest Dynamics, SILVI-STAR a comprehensive monitoring system*. Springer Heidelberg.

Leibundgut, H., 1982. *Urwälder der Bergzone*. Haupt Bern.

Lemée, G., 1989. Structure et dynamique de la hêtre des réserves biologiques de la forêt de Fontainebleau: un cas de complexe climacique de forêt feuillue monospécifique tempérée. *Acta Ecologica* 10(2):155-174.

Londo, G., 1991. *Natuurtechnisch bosbeheer*. Reeks: Natuurbeheer in Nederland, deel 4. Pudoc Wageningen. 190 p.

Mabellis, A., 1991. Relatie tussen het bos en zijn minifauna. *Nederlands bosbouw tijdschrift* 63(11-12):326-334.

Mayer, H., Neumann, M., 1981. Structureller und entwicklungs-dynamischer Vergleich der Fichten-Tannen-Buchen Urwälder Rothwald/Nieder-Ostereich und Corcova Uvala/Kroatien. *Forstwissenschaftliches Centralblatt* 100: 111-132.

Ministerie van Landbouw, Natuurbeheer en Visserij, 1993. *Nota Jacht en Wildbeheer*. Dir. Natuur, Bos, Landschap en Fauna, Tweede Kamer 1992-1993, 22 980 nrs. 1-2.

Opdam, P., Bladeren, G.J. van, 1980. De vogelbevolking van beheerde en onbeheerde delen van het Forstamt Hasbruch (Oldenburgerland, BRD) in relatie tot de bosstructuur; RIN rapport Leersum.

Opdam, P., Schotman, A., 1986. De betekenis van structuur en beheer van bossen voor de vogelrijkdom. *Nederlands bosbouw tijdschrift* 58(1/2):21-33.

Peterken, G.F., Game, M., 1984. Historical factors affecting the number and distribution of vascular plant species in the woodlands of central Lincolnshire. *Journ. Ecol.* 72:155-182.

Peterson, H. 1993 (in press). Temporal and spatial dynamics of soil microarthropod populations during succession. *Acta Zool. Fenn.*

Runkle J.R., 1982. Patterns of disturbance in some old-growth mesic forests of eastern north America. *Ecology* (63)5:1533-1546.

Siepel, H., 1992. *Bosgebonden fauna: een faunistische aanvulling op Bosgemeenschappen*. Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek. Arnhem.

Thompson, I.D., Peterson, R.O., 1988. Does wolf predation alone limit the moose population in Pupaska park?: a comment. *Journ of Wildlife Management* 52:556-559.

Veen, H.E., 1985. *Natuurontwikkelingsbeleid en bosbegrazing*. Landschap 2(1):14-28.

Veerkamp, M.T., 1992. *Paddestoelen in bosreservaten*. Hinkeloord reports 4. Department of Forestry, Agricultural University of Wageningen.

Vuure, T., van, 1985. *Zoogdieren, bossen en wederzijdse invloeden*. Pudoc Wageningen.

Werf S., Van der, 1991a. *Bosgemeenschappen*. Reeks: Natuurbeheer in Nederland, deel 5. Pudoc Wageningen. 190 p.

Werf S., Van der, 1991b. The influence of coppice on vegetation. *Vegetatio* 92:97-110

Wieren S.E. van, Borgesius, J.J., 1988. *Evaluatie van bosbegrazingsprojecten in Nederland*. RIN rapport 88/63 Arnhem.