

## Beuk (*Fagus sylvatica* L.) in het Nederlandse deel van het nw-Europees diluvium

**De beuk kan een boomsoort met een bewogen geschiedenis worden genoemd. Geschiedenis die enerzijds parallel loopt met en anderzijds haaks staat op die van de mens. In vier opzichten is die verbintenis van de mens en de beuk tastbaar verbonden met de Europese cultuur.**

1. De 3.000 jaar lange geschiedenis van de cultuurontwikkeling van het Europese Avondland is de geschiedenis van denaturalisering van het landschap, waarvan de beuk maat en symbool is.
2. In alle Europese landen en taalgebieden is de beuk opgenomen in het lokale gebruik, de naamgeving en andere aspecten van de volkscultuur.
3. In het Angelsaksische cultuurgebied gaf de beuk de naam aan het boek en de boekdruk, de belangrijkste uitvinding van de Middeleeuwse cultuur.
4. Al meer dan honderd jaar wordt het beeld van een meer natuurlijk bos verbonden aan de beuk; de beuk wordt het symbool van het ecologisch gemotiveerd bos- en natuurbeheer, het symbool van de duurzaamheid en biodiversiteit van het bos: twee begrippen die - eindelijk! - een vast onderdeel beginnen te vormen van een verstandig omgaan met de natuur in onze omgeving.

### Migratiegeschiedenis van de beuk in het Postglaciaal

De beuk is de jongste boomsoort in de postglaciale geschiedenis van Europa. Uit de refugia in het Europese Zuiden (Balkan, de zuidhellingen van de Alpen, de Cevennen en de Pyreneeën) be-

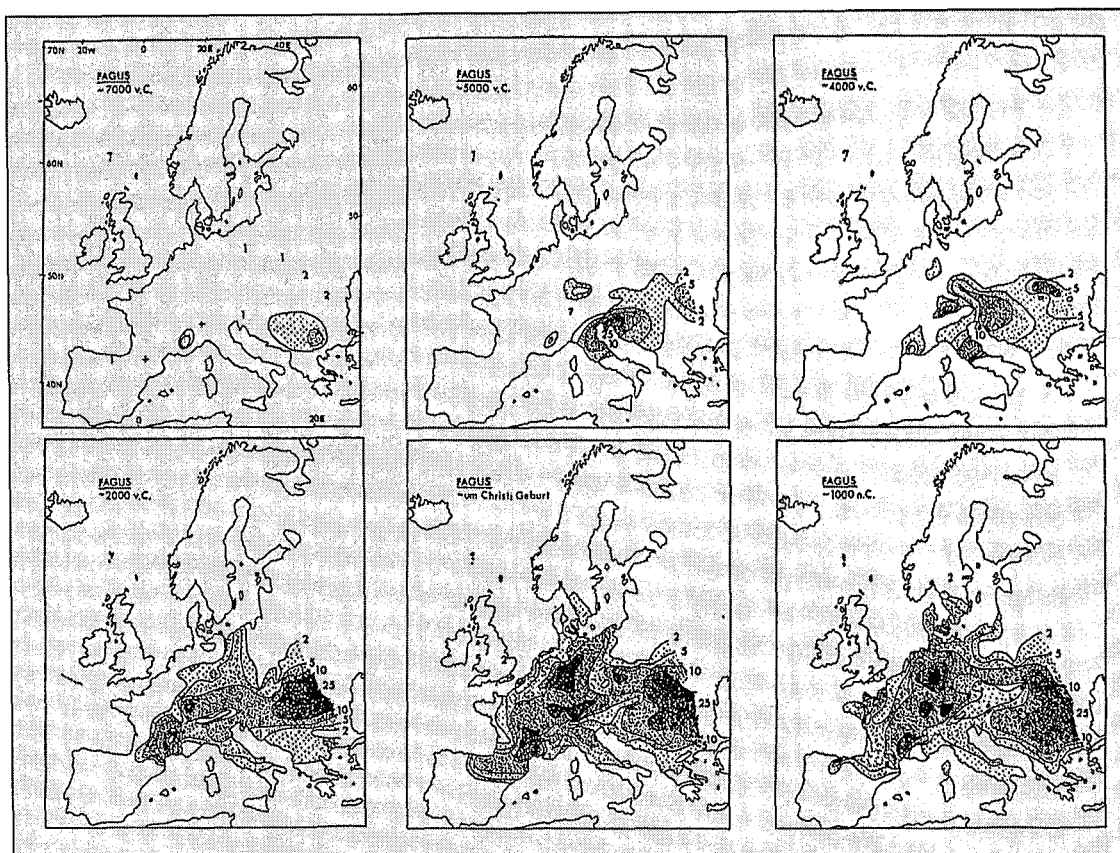
### Summary

*European beech (Fagus sylvatica L.) in the Dutch part of the NW-European diluvium.*

*Beech is the youngest tree species which has reached the NW-European lowlands on its own during its postglacial migration. However, since the Bronze Era (3000 BC), its natural expansion was disturbed by the colonization of the Lowlands by man (landscape and forest fragmentation, cattle and pig grazing in the woods, landscape degradation, intensive forest management, etc.). As a result, the beech has never been able to develop sustainable climax communities in a full extent in the area. The recent expansion of the beech must be seen as a continuation of its previous migration, in the past 3000 years continuously disturbed by man. As a young species, the beech did not develop specific ecotypes in the area until now. It grows here predominantly on acid, nutrient poor sites, preferring fresh moist soils, and avoiding both wet sites with stagnating water and very dry soils. The natural dynamics of beech communities as well as spontaneous regeneration of beech stands depend on specific features of reproductive ecology of the species. Herein, a number of factors play a role: fructification, seed dispersal, low temperatures, drought and root competition of the upperstorey, seed predation, animal browsing, competition of introduced exotic species. More beech in the present-day forests means increasing its biological and spatial diversity, strengthening the stability and natural dynamics, and restoration of natural soil development processes. Achieving a higher share of beech in forests according to ongoing forest and nature development plans, is a link to restore the spontaneous migration process of the beech in the NW-European Lowlands disturbed in the far past.*

gon zij zich al in het Atlanticum (ca. 9-7.000 jaar geleden) noordwaarts te verspreiden om uiteindelijk ca. 2.000 jaar geleden (aan het begin van de jaartelling) het uiterste Noorden van het nw-Europese vasteland te bereiken (figuur 1). De snelle doorstoot naar Midden-Europa tussen ca. 4-2.000 v. Chr. is opmerkelijk en is kennelijk gevoed vanuit beide - zowel de westelijke als de oostelijke - migratiewegen. Vanuit het Middeneuropees bergland als centrum van haar voorkomen ten noorden van de Alpen heeft de

beuk na 2.000 v. Chr. met haar voorposten de Noordzee- en de Baltische kust bereikt (Pott, 1992). Rond 1.000 na Chr. bereikte zij de grens van haar hedendaagse voorkomen in Zuid-Scandinavië en het zuiden van de Britse eilanden. Op het huidige Nederlandse grondgebied worden de eerste voorkomens van beuk gedateerd tussen ca. 3.000 v. Chr. (Zuid-Limburg; Janssen, 1960) - 1.800 v. Chr. (Drenthe; Casparie, 1972) - 850 v. Chr. (Noord-Holland; van Geel et al., 1982-83) - 500 v. Chr. (Gro-



■ *Figuur 1* Uitbreiding van de beuk in het postglaciaal vanuit haar refugia in Zuid-Europa (isopollenmethode; Pott, 1992 volgens Huntley & Birks, 1963).

■ *Figure 1* Migration of beech in the postglacial throughout Europe (Pott, 1992, according to Huntley & Birks, 1963)

ningen; Van Zeist, 1955). Hiermee is de beuk de jongste boomsoort die op eigen kracht in de postglaciale geschiedenis het Nederlandse deel van het nweuropees diluvium heeft bereikt.

Als de belangrijkste factoren van deze opmerkelijke Zuid-Noordopmars van beuk kunnen worden aangegeven:

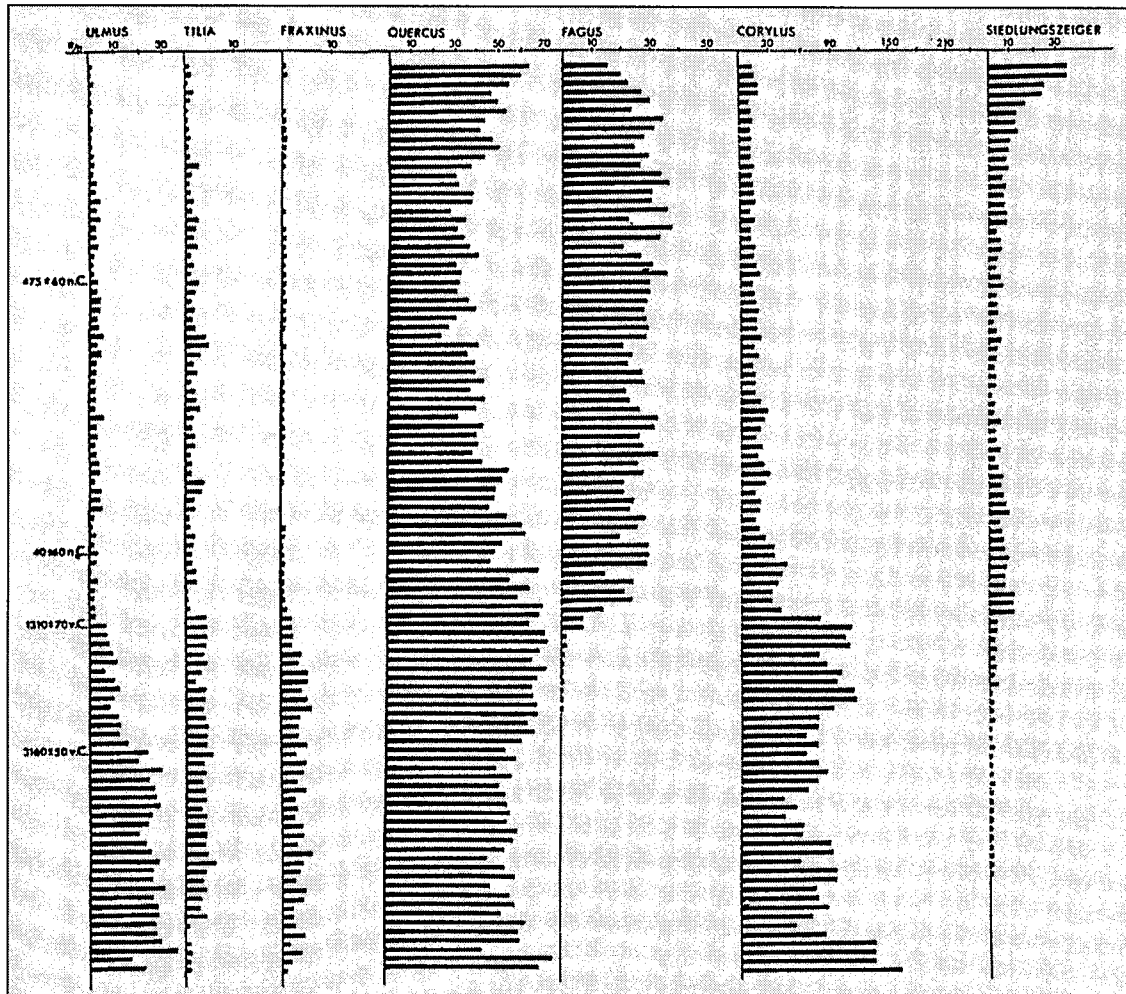
- ingrijpende klimaatveranderingen (hogere temperaturen en meer neerslag), gevolgd door
- veranderde concurrentieverhoudingen tussen de boomsoor-

ten van het gemengd eikenbos, en  
- invloed van de (prehistorische) mens.

Een voorbeeld van de veranderde verhoudingen tussen de boomsoorten van het gemengd eikenbos en de invloed van de mens geeft figuur 2. De tussen 3.000 en 1.000 v. Chr. dalende vertegenwoordiging van iep, linde en es werd door de klimaatveranderingen geïntroduceerd en door de vroegneolithische mens versterkt. Alle drie de soorten speelden in die tijd een belangrijke rol als wintervoer voor het vee (snoei). Van de linde werd bovendien bast gewonnen (raffia), de es gaf hout dat uitstekend geschikt was voor houten landbouwgereedschap. De niche ontstond door het wegvallen

van de drie bovengenoemde soorten uit het gemengd eikenbos, werd opgevuld door de oprukkende beuk. Door haar ecologische eigenschappen en wel speciaal de schaduwtolerantie en weinig specifieke eisen aan het substraat was zij voor deze functie als het ware voorbestemd. De lichtminnende hazelaar werd weggeconcentreerd.

De opkomst van beuk valt samen met het groeiende aandeel plantensoorten indicatief voor permanente bewoning en landbouwkundig gebruik van het landschap. De eerste kolonisatie door de vroegneolithische mens van het middeneuropees heuveland was vooral geconcentreerd op de kalkrijke en lössgronden. De archeologische vondsten maken echter duidelijk, dat al rond



3.000 v. Chr. de kolonisatie van de zandgronden in de laagvlakte vrij ver is voortgeschreden. In het areaal van het huidige beuken-eikenbos werd al in de Bronstijd door de prehistorische mens op vrij grote schaal landbouw bedreven en hebben dus ontbossingen van het landschap plaatsgehad (de zgn. Celtic fields - De Laet & Glasbergen, 1959; Van der Poel, 1960-61; Modderman, 1962-63). Ook de voorhistorische en Vroeg-Middeleeuwse ijzerwinning heeft omvangrijke ontbossingen tot gevolg gehad. De uitbreiding van de beuk in westelijk deel van de nw-Europese laagvlakte culmineerde

rond de jaartelling, de tijd van de Romeinse kolonisatie van het huidige Nederlands grondgebied. De groei van de bevolking heeft de druk op het landschap en daarmee de ontbossing opgevoerd. Ook op de zandgronden werd het bosareaal sterk gereduceerd. Dit had tot gevolg dat de migratie van beuk vanuit haar voorposten in dalen en lössgebieden naar hogere gronden, die toen ingenomen werden door het gemengd eikenbos, zich voltrok in een sterk versnipperd bosareaal en onder directe invloed van de mens. Dit zijn beide factoren van essentiële betekenis voor de migratie van de beuk:

■ *Figuur 2* Veranderingen van de boomsoortensamenstelling van het oorspronkelijk gemengd eikenbos sinds de Bronstijd (Speller Dose, Emsland, 50 m NN; Kramm, 1978).  
 ■ *Figure 2* Changes in tree species composition of the mixed oak forest since the Bronze Era (Speller Dose, Emsland, 50 m above sea level; Kramm, 1978)

- een versnipperd areaal is niet gunstig voor het lange-afstand transport van het beukezaad door dieren en vogels (zoöchorie) waarvan de uitbreiding van de beuk afhankelijk is;
- de intensieve beweiding van het bos (varkens, geiten, vee) gaf de beuk nauwelijks de mogelijkheid zich continu te verjongen en

**Tabel 1 De bodembedekking door de kruidlaag in verschillende beukengemeenschappen en groeiplaatsen (Meyer, 1967).**  
**Table 1 Vegetation cover in various beech communities (Meyer, 1967)**

Bodentyp	eutrophe Braunerde	podsolige Braunerde	Pseudogley-Podsol	Eisenhumus-Podsol
Humusform unter der Buche	Mull	Moder	Rohhumus	Rohhumus
Waldtyp der Buchen-flächen	Melico-Fagetum Mercurialis-Variante	Melico-Fagetum polytrichetosum	Fago-Quercetum Deschampsia flexuosa - Variante	Fago-Quercetum vaccinietosum
Kronenschluß (Buchen-flächen)	95%	90%	85%	70%
Deckung der Krautschicht (Buchen-flächen)	70%	40%	10%	6%

deel te nemen aan de ontwikkeling van de natuurlijke bosgemeenschappen.

Verbetering van de voorwaarden voor de migratie van de beuk heeft waarschijnlijk plaatsgehad in de chaotische periode na de terugtrekking van de Romeinen en de daarop volgende periode van de volksverhuizing. Maar al in de 7de eeuw na Chr. kwamen in de dekzandgebieden omvangrijke zandverstuivingen tot ontwikkeling, getuige van verdere groot-schalige ontbossingen onder invloed van de groeiende bevolkingsdruk in gunstige klimaatomstandigheden (Koster, 1978). De volgende ontbossings- en verstui-vingsperiode begon in de 13de eeuw, duurde tot de 19de eeuw en heeft een algehele degradatie van het potentiële beuken-eikenbos areaal op het Nederlands grondgebied teweeggebracht.

#### Areaal

Het uiteindelijk resultaat van de meer dan 9.000 jaar lange geschiedenis van de beuk in Europa is haar recente areaal (fi-

guur 3). Vergeleken met de eerdere reconstructies van haar migratie (figuur 1, 1.000 jaar na Chr.) laat het areaalbeeld vooral zien dat de noordwaartse migratie van de beuk heden ten dage nog niet afgelopen is. In de afgelopen 1.000 jaren heeft de beuk zich teruggetrokken uit het eu-atlantisch en eu-mediterraan gebied, uit de continentale Centrale Alpen, droge, neerslagarme en warme gebieden van Midden-Europa en uit het Pannonicum, en verplaatst zij haar areaal verder naar Noorden toe. De continentaal gedefinieerde oostgrens van haar areaal lijkt gestabiliseerd. Het subatlantisch en submediterraan karakter van de beuk als element van de Europese flora wordt met deze ontwikkeling van het areaal benadrukt.

*De integratie van de paleo-ecologische en archeologische informatie uit de periode van ca. 3.000 v. Chr. tot de Middeleeuwen en de ontwikkeling van het areaalbeeld leiden tot de volgende conclusies:*

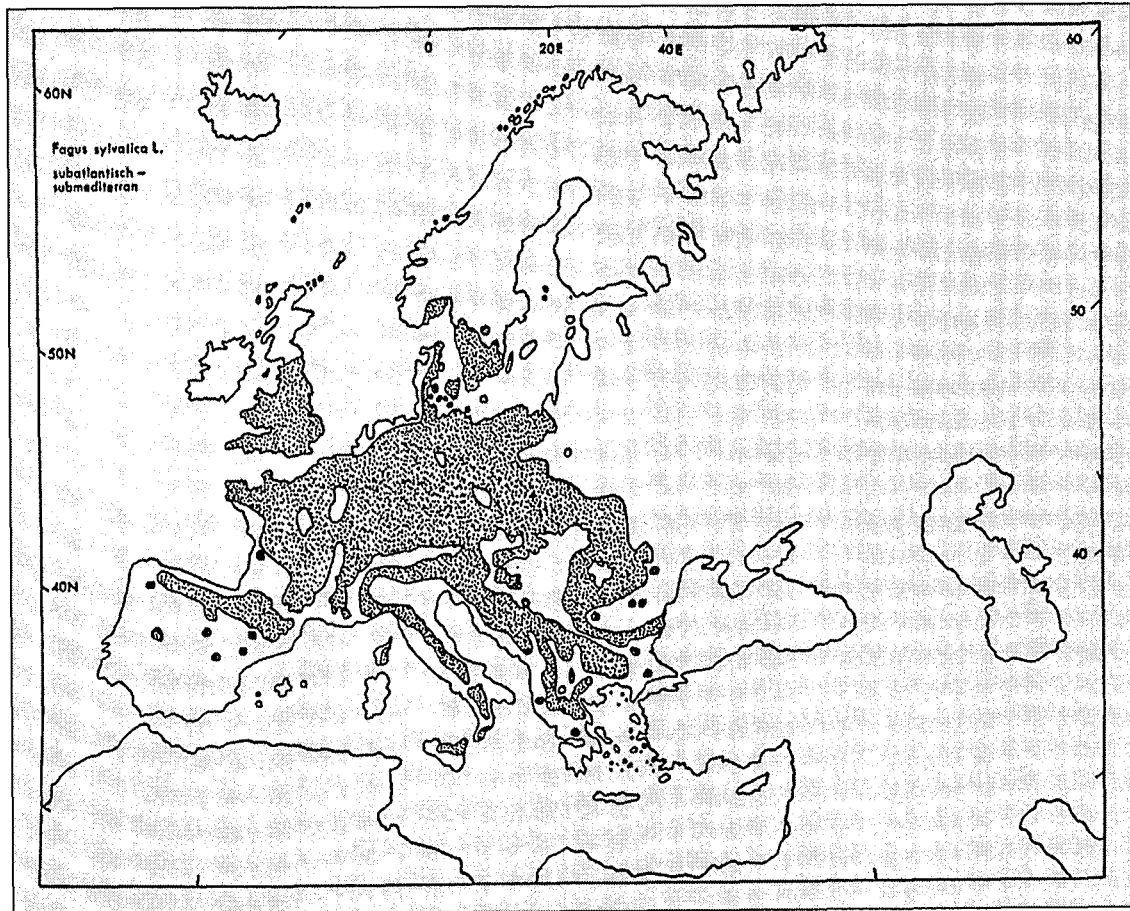
1. De migratie van de beuk in de laagvlakte speelde zich niet af op de achtergrond van een duurzame begroeiing van het landschap: de vroegneolithische mens heeft het areaal van het gemengd eikenbos al sterk gereduceerd en versnipperd.

2. In de loop van haar migratie in de Nederlandse laagvlakte was de beuk hierdoor niet in staat in de ontstane niche in het gemengd eikenbos op een grotere schaal door te dringen en duurzaam werkelijke climaxbosgemeenschappen met beuk te ontwikkelen. Dit is slechts fragmentarisch gebeurd, waarbij onder sterke invloed van de mens nauwelijks over duurzaamheid gesproken kan worden.

3. Het areaal van de beuk is nog steeds aan veranderingen onderhevig. De recente opvallende om-mars van de beuk in de nw-Europese laagvlakte (cf. Jahn, 1970 a,b; Fanta, 1982; Pott, 1992; Otto, 1995) moet worden opgevat als voortzetting van de migratie van de soort die al begon in de Bronstijd en 3.000 jaar continu gestoord en onderbroken is door de mens: ontbossing, bosweide, landschapsdegradatie, verheiding, verstuiwing en intensief bosbeheer van de laatste eeuwen zijn factoren die deze hiaat in de natuurlijke ontwikkeling van beukenbossen op het huidig Nederlands grondgebied hebben veroorzaakt.

4. Het begrip potentiële natuurlijke vegetatie (Tüxen, 1956) refererend aan het Subatlanticum en de natuurlijke climax-bossen is in de nw-Europese laagvlakte nauwelijks houdbaar. Ten eerste kan er in die periode al geen sprake zij van ongestoorde, natuurlijke bossen. Ten tweede is in die periode de migratie van de beuk in de laagvlakte pas begonnen en verre van voltooid.

5. De ontwikkeling van recente climax-bosgemeenschappen



met beuk onder de huidige klimaatomstandigheden is tijdens een theoretisch ongestoorde ontwikkeling (een traject van enkele honderden jaren - Fanta, 1995) wel denkbaar. Als "potentile natuurlijke vegetatie" in de zin van Tüxen (1956) kunnen zij echter nauwelijks worden genoemd.

### Genetische diversiteit

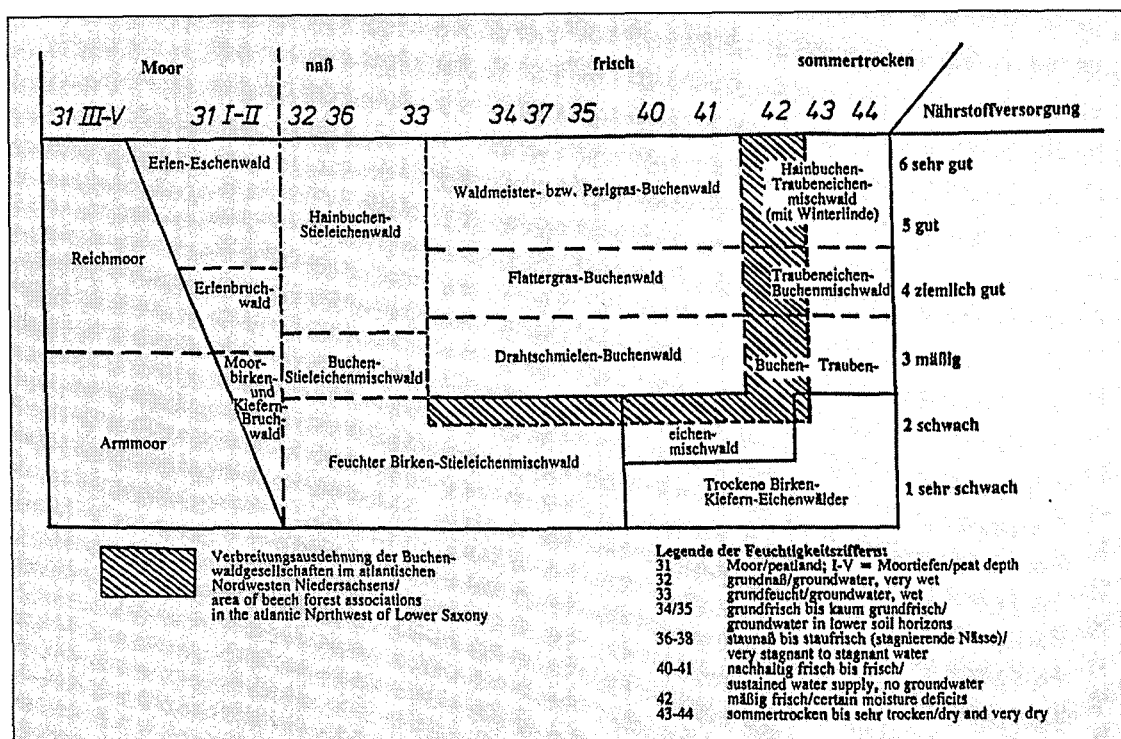
De beuk kan vrij gemakkelijk spontaan worden verjongd uit lokale populaties. Haar geringe aandeel in bossen en de groeiende belangstelling om dat te vergroten maken het noodzakelijk met plantsoen te werken. De vraag naar de genetische aspecten bij beuk is dan ook van recente datum (Paule, 1992). De huidige populaties van de

beuk in het noorden van Europa stellen een genetisch jong materiaal voor (Comps et al., 1988). Bij een jonge boomsoort die in een vrij korte tijd haar huidige areaal heeft bezet en een brede reeks groeiplaatsen heeft ingenomen moet men een grote plasticiteit en een groot aanpassingsvermogen verwachten, terwijl de genetische diversiteit niet groot hoeft te zijn. Onderzoek aan populaties uit verschillende delen van het areaal heeft inderdaad aangetoond dat de genetische differentiatie van de beuk vrij laag is (Hattermer et al., 1993). Recent onderzoek in Frankrijk (Dupré et al., 1986; Teissier du Cros et al., 1993; Comps et al., 1993), Duitsland (Wuehlisch et al., 1993; Turok, 1993), Tsjechië

■ *Figuur 3 Het huidige areaal van de beuk in Europa (Pott, 1992).*  
 ■ *Figure 3 The present area of the European beech (Pott, 1992)*

(Sindelár, 1988; Hynek et al., 1988), Polen (Rzeznik, 1988) en elders, waarin zowel de moderne technieken van de isozyme-analyse als de klassieke herkomstproeven worden gebruikt, toont aan dat:

- de genetische diversiteit binnen afzonderlijke populaties van de beuk vrij groot is, terwijl
- de diversiteit tussen onderzochte populaties uit verschillende regio's slechts een matig geografisch en/of ecologisch verbonden patroon vertoont;
- in vele proeven overtreft de invloed van de groeiplaats de variatie in herkomsten;



■ **Figuur 4** Beukenbosgemeenschappen in hun relatie tot groeiplaatstypen volgens het laagland-schema Neder-Saksen (Otto, 1995).  
 ■ **Figure 4** Beech communities in their relations to site types according to the lowland scheme for Lower Saxony (Otto, 1995)

– de verschillen in groei, stamvorm, uitlooptijd en andere fenotypische kenmerken zijn vooral terug te voeren tot recente selectiedruk in populaties. Zij kunnen worden geïnterpreteerd als aanzetten tot vorming van ecotypen.

Hiermee komt de beuk naar voren als een plastische boomsoort met een groot aanpassingsvermogen aan lokale omstandigheden. In de ontwikkeling van populaties spelen de lokale ecologische factoren een sterke rol. Deze selectiedruk kan door beheerstechnische maatregelen verder worden gestimuleerd en worden gericht op specifieke doeleinden.

### Groeiplaats

In haar grote areaal komt de beuk voor op uiteenlopende groeiplaatsen van de laagvlakten van nw-Europa tot de supramontane zones van de Midden- en Zuid Europese gebergten, waar zij lokaal (bijv. Reuzengebergte, Vogezen, Zwitserse en Julische Alpen) tot aan de alpiene bosgrens doordringt (Fanta, 1981).

De beuk prefereert groeiplaatsen met basische moedermaterialen en nutriëntenrijke gronden - mits vochtig stimuleren zij de stabiliteit van de bosgemeenschap en haar natuurlijke dynamiek. Niettemin, in het grootste deel van haar areaal groeit de beuk op zure gronden gevormd op uiteenlopende substraten - zowel vast gesteente als afzettingen: van mesotrofe bruine bosgronden tot arme podzolen op zure silicaatrijke substraten (Ellenberg, 1978; Leuschner et al., 1993; Otto, 1995). Tegenover haar vrij ambi-

valente eisen aan de nutriëntenvoorziening, zuurgraad van de grond en kwaliteit en oorsprong van het moedermateriaal staat een vrij scherp eis van de beuk aan de vochtvoorziening en het vochtleverend vermogen van de grond en daarmee samenhangende porositeit van de bodem. De beuk is een boomsoort van goed doorluchte bodems met een goede vochtvoorziening. Het verschil in bodemwaterbevoorrading tussen de grondwater- en hangwaterprofielen draagt volgens Otto (1995) - samen met de nutriëntenvoorziening - bij aan een natuurlijke stratificatie van bosgemeenschappen met beuk (figuur 4).

Doorworteling van de bodem is van het bodemtype, de stratigrafie van het bodemprofiel en de eigenschappen van afzonderlijke horizonten afhankelijk (Meyer, 1967; Meyer & Göttssche, 1971). De beuk gedijt niet op natte gron-

den, ontwikkelt groeiplaatsen met stagnerend water. Veen- en broekgronden, evenals zware, niet doorluchte, slecht doorlatende kleigronden bieden de beuk geen goede mogelijkheid voor een wortelsysteemontwikkeling. Ook aan de droge kant, op de droogtegevoelige groeiplaatsen met hangwaterprofielen ontwikkelt de beuk slechts een vlak, ondiep wortelsysteem, niet diep genoeg om de stabiliteit van de opstand te garanderen. Op zowel natte als droge groeiplaatsen is de beuk dus een windworpgevoelige boomsoort.

Figuur 5 geeft een karakteristiek beeld van de verdeling van fijne wortels van beuk in verschillende bodemtypen. Terwijl in eutrofe bruine bosgronden fijne wortels in verschillende en vooral ook in diepere horizonten voorkomen, zijn zij in ondiepe pseudogley- en in podzolgronden in de bovenste horizonten geconcentreerd. De variabele bewortelingsstrategie van de beuk op verschillende groeiplaatsen staat volgens Kern et al. (1961) in een directe relatie met de minerale rijkdom van de bodem: Op de nutriënten-arme gronden vormt de beuk meer fijne wortels (geconcentreerd in nutriëntenrijkere organische horizonten) om de bevoorrading van de boom veilig te stellen. Dit heeft natuurlijk ook consequenties voor de biomassa-productie op verschillende groeiplaatsen: op de arme podzolgronden moeten de bomen meer assimilaten investeren in de wortelvorming dan op de eutrofe bruine bosgronden; hierdoor wordt de bovengrondse biomassa-productie op podzolen minder.

De mycorrhizae-bezetting van fijne beukenwortels is volgens Meyer (1962) intensiever in bruine bosgronden dan in podzolgronden. Bij de laatste gaat het in

**Tabel 2 De verdeling van de droge stof (%) van vijfjarige beukenplanten onder beschaduwde (30% van het vrije veld) en onbeschaduwde omstandigheden (Van Hees & Clerkx, ms).**

**Table 2 Partitioning of dry matter (%) in five-years old plants of beech under shading (30% free field) and free field conditions (Van Hees & Clerkx, ms)**

Plantgedeelte	Schaduw (N=8)	Licht (N=4)
Blad	12,6%	15,0%
takken	17,4	13,7
stam	29,8	20,8
wortels	40,2	50,5
LAR	28,7	26,8

LAR = leaf area ratio: hoeveelheid bladoppervlak per eenheid droge stof van het gehele plant

de meeste gevallen om pseudomycorrhizae (triviale paddestoelensoorten) die weliswaar opvallende zwarte wortelmantels vormen maar minder effectief nutriënten en water opnemen dan de specifieke mycorrhizae.

De beuk produceert grote hoeveelheden strooisel. De snelheid van vertering is sterk van de minerale rijkdom van de bodem afhankelijk en leidt tot verschillende humusvormen - van mull op mineraal rijke bruine bosgronden tot mor op arme podzolgronden. Op deze laatste groeiplaatsen neemt ook de snelle turnover van fijne wortels een belangrijke plaats in in de humusvorming die - in tegenstelling tot mull (pH 5-6) in een zeer zuur milieu plaatsvindt (pH 3-4) en soms in de vorming en amorf humus eindigt (Van den Burg, 1981). In vergelijking met bijv. eik verteren de houtresten van beuk snel. Dit onderstreept het belang van dood hout in oude beukenbossen.

#### Autecologie van beuk

Als schaduwtolerante soort vertoont de beuk in menging met andere boomsoorten de tendens te domineren. Dit concurrentievermogen is het sterkst ontwikkeld op vers vochtige en rijke groeiplaatsen waar de beuk hoogpro-

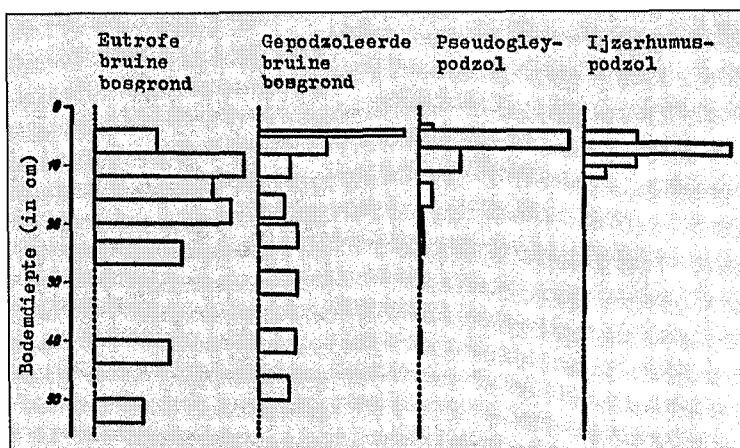
duktieve, niet-gemengde opstanden vormt.

De zaadcracht bij beuk begint meestal na 40 jaar en is periodiek - in mastjaren -, hoewel tussenmast geen uitzondering is (Nilsson, 1985). In de laagvlakte is de interval tussen de masten meestal 6-7 jaar. Een droge en warme zomer stimuleert bloei en zaadcracht in het daaropvolgend jaar; hierdoor kan het interval tussen de masten aanzienlijk worden verkort (bijv. mastjaren 1992 en 1995). Als subatlantisch-submediterraan element is de beuk gevoelig voor extreme temperaturen. De voorjaarsvorst verbrandt de zaailingen en veroorzaakt groeistoornissen bij jonge bomen. Door bevroering van bloeiende bomen wordt de zaadcracht beïnvloed en kan een mastjaar geheel uitvallen. Op droogtegevoelige gronden zijn oude bomen gevoelig voor schorsbrand.

Een belangrijke schakel in de reproductie-ecologie van de beuk is de zaadverspreiding. Deze is zoöchoor en kent twee facetten van verschillende ecologische betekenis:

- Het lange-afstand transport is afhankelijk van vogels. De houtduif (Hemberg, 1918) en vooral de Vlaamse gaai (Nilsson, 1995)





■ *Figuur 5* Verdeling van fijne wortels van beuk en fijnspar in het profiel van verschillende bodemtypen (Meyer, 1967).

■ *Figure 5* Partitioning of fine roots of beech in various soil profile types (Meyer, 1967)

lijken de belangrijkste zaadverspreiders te zijn. De transportafstand van beukennoten door de Vlaamse gaai varieert tussen enkele honderden meters tot enkele kilometers (Johnson & Adkisson, 1985). Het gedrag van de gaai is vanuit het oogpunt van reproductie zeer effectief: zij neemt slechts volle, kiemkrachtige zaden op (Johnson & Adkisson (1985) hebben een kiemkracht van 88% vastgesteld bij de door de gaai verplaatste zaden); zij verstopt de zaden in de grond waar zij meer kans op ontkieming hebben dan op het bodemoppervlak (Watt, 1923; Nilsson, 1985); hiervoor kiest de gaai een milieu dat afwijkt van dat van het beukenbos (Nilsson, 1985; Johnson & Adkisson, 1985); de vogel zoekt de verstopte zaden niet op.

– De korte-afstand transport is vooral afhankelijk van kleine knaagdieren (muizen, eekhoorns). De afstand van een effectieve verspreiding reikt in dit geval niet verder dan 100m (Steenhof & Veltman, 1987; Nilsson, 1985).

Een massale spontane verjonging van beuk speelt zich vooral af in de directe omgeving van de moederbomen. In de overlevingskansen van de verjonging evenals in de ontwikkeling van de

kruidlaag speelt vooral het bodemvocht in de wortelzone een belangrijke rol (Fanta, 1981). Door simultane licht- en vochtmetingen in oude beukenopstanden op holtpodzolgronden hebben Van Dort et al. (1979) aangegeven dat de overlevingskansen van de verjonging niet van licht afhankelijk is, maar van het vochtgehalte van c.q. de wortelconcurrentie in de bovenste horizonten. Op droogtegevoelige groeiplaatsen hebben zaailingen in grote openingen, buiten bereik van wortels van oude bomen, meer kans van slagen dan verjonging onder scherm. Bodembedekking door vegetatie geeft een goede indicatie voor overlevingskansen van zaailingen onder scherm van oud bos op verschillende groeiplaatsen (Tab. 1 - Meyer, 1967; Slaviková, 1958).

Opslag van beuk is schaduwtolerant en past zich goed aan aan de groeiomstandigheden onder scherm van de oude opstand. Volgens Van Hees & Clerkx, ms - Tab. 2) steken de planten in de schaduw meer energie in de ontwikkeling van de bovengrondse biomassa dan in de wortels en ontwikkelen zij meer bladoppervlak per eenheid droge stof dan de in het volle licht groeiende planten. Naast de wortelconcurrentie en

voorjaarsvorst is de wildvraat een factor van betekenis in de overlevingskansen van de spontane verjonging van beuk (hert, ree, wild zwijn, konijn, woelmuizen). De invloed van het wild op de verjonging en opslag van beuk is door de vele studies aangetoond (bijv. Fanta, 1981; Raggers, 1993). De overlevingskans van de beukenopslag neemt toe met leeftijd en vochtleverend vermogen van de grond.

De gevoeligheid van de beuk voor wildvraat vloeit o.a. voort uit haar relatief gering vermogen om adventieve knoppen en scheuten te vormen (vegetatieve vermeerdering). Deze eigenschap is goed ontwikkeld op de alpiene bosgrens waar de beuk onder invloed van ruw klimaat en sneeuwdruk overgaat op vegetatieve vermeerdering en vorming van polycormons (meerstammen- en struikvormgewas)- Fanta, 1981). Vergelijkbare groeivormen worden ook aan de maritieme bosgrens gevonden (bijv. de Nederlandse, Oostduitse en Deense zeekust - Fanta eigen observaties). Elders binnen het areaal is de vegetatieve vermeerdering eerder zeldzaam, maar komt wel voor (Koop, 1987). Beukenhakhoutcultuur en aflegging van takken voor de productie van wijnstokken werd vroeger toegepast in Rijnland.

### Dynamiek van beukengemeenschappen

Door haar ecologische eigenschappen is de beuk in haar hele areaal tot een climax-boomsort voorbestemd.



Het raamwerk waarbinnen de successie verloopt vormt de groeiplaats met zijn vocht - en nutriëntenleverend vermogen (Fanta, 1986), die de ontwikkeling naar de terminale, door de beuk (mede)gedomineerde stadia stuurt en uiteindelijk ook de structuur aangeeft van het palet van beukenbosgemeenschappen (Pott, 1992; Otto, 1995). Alle boomsoorten van de initiële en overgangstadia van de successie geven de beuk een goede dekking, zodat de beuk haar initiële groeifase meestal in de schaduw doormaakt.

De traditionele opvatting van de beuk als een climax-boomsoort die zich pas in de loop van het overgangsstadium van de secundaire successie vestigt om uiteindelijk het terminale stadium te vormen is echter niet geheel correct. Zoals gebleken uit het onderzoek naar de primaire successie op de Nederlandse stuifzanden, kan de opslag van beuk al deelnemen aan de initiële bosvorming (Prach, 1989; Ridders, 1993). Opslag van beuk (geen massale verjonging, wel individuele planten) komt hier al in het pionierbos voor, met een vertraging van slechts ca. 15-20 jaar na de verjonging van groveden. Het tot stand komen van deze eerste generatie zaadbomen is van essentiële betekenis voor de vorming van de tweede generatie bos (eik, berk, beuk, groveden) onder scherm van het groveden-pionierbos.

Bij voldoende zaadproductie is het verloop van de successie van een beukenbosgemeenschap, evenals de spontane verjonging in gevestigde beukenbossen, sterk afhankelijk van enkele factoren die de successie en de verjonging een sterk stochastisch karakter verlenen en haar soms voor lange tijd kunnen blokkeren. Het gaat vooral om:

– nachtvorst: komt niet alleen voor in open terreinen maar ook in oude gelichte opstanden (De Blois et al., 1991);

– droogte: op de droogtegevoelige zandgronden komt wortelconcurrentie voor van de oude opstand van ondiep wortelende grove den, berk en de beuk zelf; eik met zijn diep wortelstelsel is in dit opzicht neutraal;

– zaadpredatie: vooral de grasmat, maar ook andere vegetaties, bijv. de adelaarsvaren, vormen een gunstig biotoop voor beukennoten etende muizen (Den Ouden, 1995); oudere opvattingen over allelopatische uitwerkingen van adelaarsvaren op kiemende beukennoten als oorzaak van ontbrekende verjonging van beuk in opstanden van adelaarsvaren lijken door dit onderzoek gecorrigeerd te zijn;

– wildvraat: vooral in de initiële stadia van de successie en op suboptimale groeiplaatsen is de wildvraat een factor die de successie van bosgemeenschappen met beuk evenals de verjonging van beukenopstanden kan vertragen (Otto, 1995) of naar de ontwikkeling van een vervangingsgemeenschap - een disclimax - kan leiden (Fanta, 1986);

– concurrentie van exoten: een nieuw factor, in de laagvlakte geïntroduceerd door aanplant van vooral douglas; door menging van beuk en douglas kunnen waardevolle en interessante bosopstanden ontstaan, maar het gedrag van beide boomsoorten in deze concurrentieverhoudingen is nauwelijks bekend; het is ook niet uitgesloten dat beuk en douglas op bepaalde groeiplaatsen samen bosgemeenschappen van duurzaam karakter kunnen vormen (Otto, 1995).

*De synthese van de hedendaagse kennis over de autecologie van de beuk, en haar verjonging maakt het mogelijk over de dyna-*

*miek van bosgemeenschappen met beuk de volgende conclusies trekken:*

1. *In de dynamiek van beukengemeenschappen in de nw-Europese laagvlakte manifesteren zich twee duidelijk tegenstrijdige trekken: enerzijds een duidelijke tendens van de beuk tot dominantie in de loop van de successie, uitmondend in de (deelname aan de) climaxvorming, anderzijds een sterke afhankelijkheid van beuk van toevallige factoren en hun synergie in de initiële fase van de opstandsvorming.*

2. *De eerstgenoemde tendens is duidelijk gedetermineerd (groeiplaats, ecologische eigenschappen van de soort). In de tweede overwogen stochastische elementen. Van de specifieke elementen of factoren van de verjongingsecologie is de duurzaamheid van de bosgemeenschappen met beuk afhankelijk. Negatieve elementen van de verjongingsecologie vormen het startpunt van de prehistorische en middeleeuwse degradatie van de toen gevestigde beukenbossen, bemoeilijkten hun herstel en de migratie van beuk in het Holoceen.*

3. *Door het wegvallen en/of afbouwen van deze negatieve elementen (bosweide, wildvraat, intensief bosbeheer met korte omlopen e.d.) ontstaat heden ten dage een situatie waarin de positieve elementen van de verjongingsecologie van beuk (vooral periodieke massale zaadrecht, extensivering van het bosbeheer, lange omlopen) de overhand kunnen krijgen. Deze situatie, mogelijk ondersteund door een veranderend klimaat, ligt ter grondslag aan de hedendaagse spontane uitbreiding van de beuk in de laagvlakte. Zij zou ook het uitgangspunt moeten vormen van een doelgericht, op de uit-*

breiding van beuk gericht bos- en natuurbeheer.

### Ecologische betekenis van beukenbossen

De huidige oppervlakte van beuk in het Nederlandse bos weerspiegelt de ingewikkelde, 3.000 jaar lange, bosgeschiedenis van het land. De beuk neemt thans slechts 2% van het bosareaal in, verreweg de laagste oppervlakte in vergelijking met de omringende landen. Slechts Zuid-Limburg, de oude malebossen en enkele natuurreservaten (bijv. Noorderholt, Amerongse berg) zijn objecten van betekenis. Ook de geplande uitbreiding van beuk naar 4,9% van het bosareaal (15.500 ha - MJP Bosbouw, 1984-85) is slechts een fragment van het thans potentieel tot de beuk behorende areaal. En hoewel de laatste beleidsdocumenten wel rekening houden met bos- en natuurdoeltypen met beuk, lijken deze plannen niet omvangrijk genoeg om de ecologische rol van de beuk in het Nederlandse bos een duidelijk karakter en invulling te geven.

De ecologische functie van de beuk in de Nederlandse bossen kan worden samengevat in de volgende punten:

- verhoging van de biologische diversiteit van het bos;
- verbetering van de ruimtelijke diversiteit van het bos;

- verhoging van de duurzaamheid en stabiliteit;
- versterking van de natuurlijke dynamiek van het bos;
- herstel en/of tot stand brengen van natuurlijke bodemprocessen.

Kortom: meer natuurlijkheid. In het kader van het bosreservaten programma zullen deze doeleinden op den duur hopelijk worden gerealiseerd. De bovengenoemde ecologische aspecten zijn echter ook van grote betekenis voor het bos- en natuurbeheer in het algemeen. Door het omvormen van oude monoculturen en inbrengen van beuk in jonge opstanden op geschikte groeiplaatsen kan het aandeel van de beuk in het bos worden verhoogd, waardoor de ecologische functie van het bos aanzienlijk zal worden versterkt.

Het bosbouwkundig onderzoek heeft tot nu toe de beuk nogal verwaarloosd. Genetische variatie, een algemeen bruikbare typologie van gemeenschappen, beukengroeiplaatsen dynamiek van beukengemeenschappen en de rol van de beuk in humus- en bodemvorming kunnen als de belangrijkste aandachtsvelden voor het onderzoek worden genoemd.

Door de beuk sterker te stimuleren in de lopende bos- en natuurbeheersplannen wordt een stap gezet naar de aansluiting op de

3.000 jaar geleden onderbroken spontane ontwikkeling van het beukenbos in Nederlandse deel van de NW-Europese laagvlakte.

### Literatuur \*)

- Breckle, S.W. & H. Kahle (Hrsg.), 1989. Komplexschäden an Buchen - Ursachen forschung zum Baumsterben. Proc. Sump. Bielefeld. Bielefelder ökologische Beiträge, B. 5, 239 p.
- Fanta, J. 1982. Natuurlijke verjonging van bossen op droge zandgronde De Dorschkamp, Wageningen, rapp. nr. 301, 236 p.
- Jahn, G. 1979. Zur Frage der Buche im nordwestdeutschen Flachland. Forstarchiv 50: 85-95.
- Korpel, S. & L. Paule (eds.), 1991. 3. IUFRO Buchensymposium. Zvoelen 399 p.
- Muhs, H.J. & G. von Wuehlisch (eds.), 1993. The Scientific basis for the evaluation of the genetic resources of beech. Proc. EC Workshop Ahrensburg, 267 p.
- Naturschutzzentrum NRW, 1992. Buchenwaldökosysteme - Naturerbe Mitteleuropas. NZ NRW-Seminaberichte, H. 12, 74 p.
- Nilsson, S.G., 1985. Ecological and evolutionary interactions between reproduction of beech *Fagus sylvatica* and seed eating animals. *Oikos* 44: 157-164.
- Otto, H.J., 1995. Die zukzessionale Variabilität von Wäldern des niedersächsischen Pleistozäns als Grundlage eines naturnahen Waldbaus. Forstarchiv 66:133-140.
- Teissier du Cros, E. (ed.), 1981. Le hêtre. INRA, Paris, 613 p.

\* Uitgebreidde literatuurlijst op aanvraag bij de auteur beschikbaar.