



ALTERRA

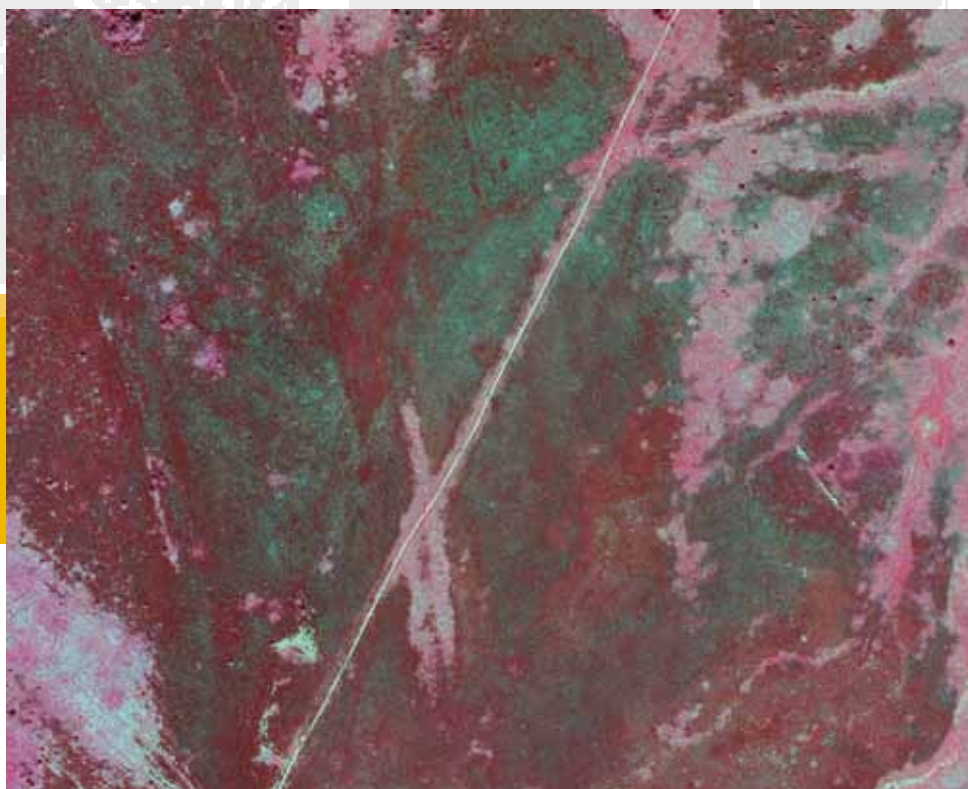
WAGENINGEN UR

# Natuurkwaliteit dankzij extensief beheer

Nieuwe mogelijkheden voor beheer gericht op een veerkrachtig bos- en heidelandschap

R.J. Bijlsma  
R.W. de Waal  
E. Verkaik

Alterra-rapport 1902, ISSN 1566-7197



Natuurkwaliteit dankzij extensief beheer

Dit onderzoek is uitgevoerd in opdracht van het Ministerie van Landbouw, Natuur en Voedselkwaliteit in het beleidsondersteunend onderzoekcluster Ecologische Hoofdstructuur, projectcode BO-02-003-015 (Effectiviteit ecosysteembeheer).

## **Natuurkwaliteit dankzij extensief beheer**

**Nieuwe mogelijkheden voor beheer gericht op een veerkrachtig bos- en heidelandschap**

**R.J. Bijlsma  
R.W. de Waal  
E. Verkaik**

**Met medewerking van:  
C.A. van den Berg  
R. Haveman**

**Alterra-rapport 1902**

**Alterra, Wageningen, 2009**

## REFERAAT

Bijlsma, R.J., R.W. de Waal & E. Verkaik (met medewerking van C.A. van den Berg en R. Haveman). 2009. *Natuurkwaliteit dankzij extensief beheer. Nieuwe mogelijkheden voor beheer gericht op een veerkrachtig bos- en heidelandschap*. Wageningen, Alterra, Alterra-rapport 1902. 111 blz.; 28 fig.; 18 tab.; 115 ref.

De ecologische effectiviteit van beheer in arme bossen en droge heiden is onderzocht door voor beide systemen aspecten van natuurkwaliteit te vergelijken tussen regulier beheerde terreindelen en lange tijd extensief beheerde delen. Voor droge heide wordt een nieuw schema van vegetatieontwikkeling gepresenteerd bij extensief beheer. In de loop van het project is het principe van ecologische veerkracht ten aanzien van biodiversiteit een centrale plaats gaan innemen. Een veerkrachtig landschap geeft ruimte aan nieuwe soorten en interacties en biedt uitwijkmogelijkheden waardoor kenmerkende biodiversiteit zich kan verplaatsen naar alternatieve habitats. Adaptief vermogen en de aanwezigheid van een ecologisch geheugen en ruimtelijke heterogeniteit zijn kenmerkend voor een veerkrachtig landschap. Er wordt een aanzet gegeven tot een vertaling van deze kenmerken in criteria en indicatoren, waarbij arme bossen en droge heiden als voorbeelden dienen.

Trefwoorden: natuurlijkheid, kenmerkendheid, historische continuïteit, droge heide, bosreservaat, bosstructuur, humusprofiel, mosflora, adaptief vermogen, ecologische geheugen, ruimtelijke heterogeniteit

ISSN 1566-7197

Dit rapport is gratis te downloaden van [www.alterra.wur.nl](http://www.alterra.wur.nl) (ga naar 'Alterra-rapporten'). Alterra verstrekt geen gedrukte exemplaren van rapporten. Gedrukte exemplaren zijn verkrijgbaar via een externe leverancier. Kijk hiervoor op [www.boomblad.nl/rapportenservice](http://www.boomblad.nl/rapportenservice).

© 2009 Alterra  
Postbus 47; 6700 AA Wageningen; Nederland  
Tel.: (0317) 480700; fax: (0317) 419000; e-mail: [info.alterra@wur.nl](mailto:info.alterra@wur.nl)

Niets uit deze uitgave mag worden veelevoudigd en/of openbaar gemaakt door middel van druk, fotokopie, microfilm of op welke andere wijze ook zonder voorafgaande schriftelijke toestemming van Alterra.

Alterra aanvaardt geen aansprakelijkheid voor eventuele schade voortvloeiend uit het gebruik van de resultaten van dit onderzoek of de toepassing van de adviezen.

# Inhoud

Woord vooraf	7
Samenvatting	9
1 Inleiding	13
2 Arme bossen	17
2.1 Terreinen	17
2.2 Werkwijze	21
2.2.1 Plots en bosstructuur	21
2.2.2 Humus	23
2.2.3 (Mos)vegetatie	23
2.3 Resultaten bosstructuur	24
2.3.1 Bespreking per boomsoort	26
2.3.2 Discussie: bosstructuur en beheervorm	31
2.4 Resultaten humus	32
2.4.1 Humusontwikkeling in het eiken-beukenbos	34
2.4.2 Humusontwikkeling onder andere boomsoorten	35
2.4.3 Beheereffecten	38
2.4.4 Discussie: humus en veerkracht	40
2.5 Resultaten (mos)vegetatie	42
2.5.1 Beheer- en boomsoorteffecten	43
2.5.2 Kwaliteitsindicatoren	45
2.5.3 Discussie: kwaliteit in en rond bosrelicten	49
3 Droge heide	51
3.1 Werkwijze	52
3.2 Structuurvariatie	53
3.2.1 Ontwikkelingsfasen	53
3.2.2 Maximale stengeldikte en LD-verhouding	55
3.2.3 Beworteling en vegetatieve groei	55
3.3 Bodem en humusprofielontwikkeling	57
3.3.1 Droge heide op humuspodzolen	59
3.3.2 Droge heide op moderpodzolen	62
3.4 Vegetatieontwikkeling: kenmerken en perspectief	64
3.4.1 Jonge droge heide ('AE-heide') op humuspodzolen	64
3.4.2 Jonge droge heide ('AE-heide') op moderpodzolen	69
3.4.3 Oude droge heide ('H-heide')	71
3.4.4 Grasheide en bosbesheide	74
3.5 Discussie: sturende factoren, dynamiek en kwaliteiten van heide	77
3.5.1 Heide is een relatief natuurlijke vegetatie	77
3.5.2 'De' heide bestaat niet	78
3.5.3 Het humusprofiel verdeelt en heerst	79

3.5.4	Het belang van vochtfactoren	80
3.5.5	Problemen na plaggen, chopperen en maaien	81
3.5.6	Achtergronden van biodiversiteitsverlies	82
3.5.7	Naar een veerkrachtig bos- en heidelandschap	84
4	Discussie	87
4.1	Veerkrachtcriteria	87
4.1.1	Adaptief vermogen	87
4.1.2	Ecologisch geheugen en ruimtelijke heterogeniteit	88
4.2	Veerkrachtindicatoren	89
4.3	Tot slot	91
	Literatuur	93
	Bijlage 1 Functies, criteria en indicatoren in het beheer: een literatuuroverzicht	101
	Bijlage 2 Mossen in de onderzochte bosopstanden	111

## Woord vooraf

In 2006 is in opdracht van het Ministerie van LNV in het beleidsondersteunend onderzoekcluster Ecologische Hoofdstructuur het project 'Effectiviteit ecosysteembeheer' gestart. Aanleiding was de behoefte aan een systematiek voor de evaluatie van beheer in het kader van Natuurdoeltypen en Programma Beheer en van Natura 2000. Verder was onvoldoende duidelijk in hoeverre de uitgevoerde beheermaatregelen leiden tot gewenste doelen en hoe effectief (in ecologische zin) deze zijn. Doelen van het project waren:

- een evaluatie van effecten van beheermaatregelen in bossen en heideterreinen op ecosysteemontwikkeling in relatie tot gestelde doelen
- de ontwikkeling van een strategische evaluatiesystematiek waarbij de toestand en ontwikkelingsrichting van het ecosysteem in relatie tot gevoerde maatregelen in kaart kunnen worden gebracht en geëvalueerd.

Door een wisseling in de projectleiding en nieuwe inzichten is de eindrapportage vertraagd en is voorrang gegeven aan de publicatie van deelresultaten<sup>1</sup> boven het schrijven van het voorliggende eindrapport. De nieuwe inzichten zijn pas in de loop van het project ontstaan door onderzoek in het KB1-project Ecologische Veerkracht. Bij de uitwerking van de gegevens is het principe van ecologische veerkracht uiteindelijk zelfs als uitgangspunt gebruikt.

Als contactpersoon voor LNV traden achtereenvolgens op: L. van Brederode, J. Rietema en J. van Bodegraven. De projectleiding berustte in 2006 en 2007 bij S.M.J. Wijdeven en vanaf 2007 bij R.J. Bijlsma. De structuurmetingen in bossen en heideterreinen zijn verricht door C. Huibers, W.H. van Orden & G.M. van Roekel.

De begeleidingscie bestond uit A. Willems (Unie van Bosgroepen), H.N. Siebel (Natuurmonumenten), S.M.J. Wijdeven (Staatsbosbeheer), J.H. Kuper (Kroon-domein Het Loo), T. Roozen (Geldersch Landschap) en J. den Ouden (Wageningen UR).

Wij hebben verder dankbaar gebruik gemaakt van commentaar op het concept-rapport door W.H. Diemont, P.W.F.M. Hommel en H. Siepel. Ook danken we A.J.M. ten Hoedt (Natuurmonumenten) voor het beschikbaar stellen van digitale beheergegevens van heideterreinen op de Veluwezoom en zijn bijdrage aan de discussie over vegetatieontwikkeling in de heide onder invloed van begrazing.

---

<sup>1</sup> Wijdeven (2006a,b) en Bijlsma et al. (2009a). Resultaten, met verwijzing naar voorliggend rapport, zijn ook opgenomen in 'Natura 2000 habitattypen in Gelderland' (Bijlsma et al. 2008) en het 'Preadvies Mossen & Korstmossen' (Bijlsma et al. 2009a).





## Samenvatting

Het onderzoek in arme bossen en droge heiden heeft zich gericht op het vinden van criteria en indicatoren voor de beoordeling van de ecologische effectiviteit van beheermaatregelen. Voor de bossen zijn kenmerken van bosstructuur, humusprofiel en mosflora in twee bosreservaten op de Veluwe vergeleken met die in het aangrenzend beheerde bos. Voor droge heiden zijn kenmerken van vegetatiestructuur en -samenstelling en humusprofiel gebruikt voor het opstellen van een schema voor de spontane ontwikkeling van heide op arme en relatief rijke bodems (humuspodzolen resp. moderpodzolen) op de Veluwe. Hierbij is de ontwikkeling in geplagde delen vergeleken met die in lang niet-beheerde (geplagde of gemaaide) delen.

In de loop van het project is het met de natuurfunctie samenhangende principe van ecologische veerkracht hierbij steeds meer op de voorgrond komen te staan. De natuurfunctie is, naast bijv. de productiefunctie en recreatiefunctie, in veel terreinen een belangrijk beheerdoel. Het principe van ecologische veerkracht kan richting geven dit doel nader uit te werken in criteria en indicatoren voor de beoordeling van maatregelen.

### **Arme bossen (hoofdstuk 2)**

De resultaten in arme bossen sluiten wat de *bosstructuur* betreft aan op eerder onderzoek. Zo neemt in grove-dennenopstanden als gevolg van regulier beheer het aandeel loofbomen sneller toe dan in opstanden met nietsdoenbeheer.

De *humusvorm* ontwikkelt zich boomsoortspecifiek. De ontwikkeling van de humusvormen in de successie van eikenbos naar beukenbos wordt nader uitgewerkt. In het beuken-eikenbos en grovedennenbos is de verhouding tussen F- en H-laag in beheerde plots significant hoger dan in de onbeheerde plots, waarschijnlijk door afvoer van organische stof uit het beheerde systeem en het daarmee samenhangende ontstaan van lichtere plekken en een zekere beroering van de humuslaag. Onder douglasspar zijn in vergelijking met de andere boomsoorten dunnere ectorganische humusprofielen ontwikkeld waarbinnen het accent bij de F2 (matig verteerd strooisel) en Hr (grotendeels amorf strooisel) ligt. Onder grove den ontwikkelt zich een humusvorm met dikkere uitgeloopte lagen en minder actieve humus dan onder het eiken-beukenbos en opstanden van douglasspar. Zowel de dikke H-laag als de Ah-laag zijn deels een erfenis uit het voorafgaande eiken-beukenbos. Onder lariks zijn zeer dikke, weinig verteerde F-lagen aangetroffen. Hh-lagen komen vrijwel niet voor. Beheerd bos is structureel opener door beheeringrepen waardoor bodemverstoring optreedt, er relatief minder strooisel wordt aangevoerd en meer ondergroei (kruid- en struiklaag) aanwezig is wat leidt tot meer zwijnenactiviteit en extra bodemverstoring.

De *mosflora* weerspiegelt in de eerste plaats de diversiteit aan (alternatieve) substraten in het bos: minerale en humeuze bodem (terrestrische soorten), soorten en typen van dood hout (doodhoutsoorten) en boomsoorten (epifyten). Bij toenemende

strooiselaccumulatie gaat dood hout een steeds belangrijkere rol spelen voor mossen in het algemeen. Het aantal epifytische soorten is significant negatief gecorreleerd met het aantal bodemsoorten (en dus vooral met naaldbos) en met het grondvlak en significant positief met de mengingsgraad, het aantal boomsoorten per plot met stamdiameters  $\geq 10$  cm. Een belangrijke kwaliteit van oude bossen is het voorkomen van relictsoorten<sup>2</sup>. Hoe smaller de substraatvoorkeur, hoe moeilijker een mossoort het heeft zich te handhaven, vooral bij tweehuizige soorten. Dood hout draagt sterk bij aan de veerkracht van het bos en meer naarmate er meer soorten, typen (staand, liggend) en verteringsstadia voorkomen.

### **Droge heiden (hoofdstuk 3)**

Variatie in *vegetatiestructuur* van heideterreinen is belangrijk voor o.a. kleine fauna en mossen. Evenals bomen vertonen struikheiplanten een ontwikkeling die de fasen jong, volwassen en aftakelend doorloopt. Deze cyclus duurt ongeveer 30 jaar. En evenals een bos is in struikheivegetaties doorgaans sprake van gapdynamiek. De onderzochte terreinen verschillen vrij sterk in de verdeling van deze fasen. De fase 'jong' komt alleen voor in plagplekken en ontbreekt in extensief beheerde terreinen. De fase 'mozaïek' met zowel jonge als aftakelende planten komt nog weinig voor, vooral in extensief beheerde heide. Op lemige moderpodzolen is de vegetatiestructuur relatief homogeen, waarschijnlijk als gevolg van het feit dat heide hier vooral via afleggers (vegetatief) regenerereert. Het voorkomen van afleggende heide blijkt op moderpodzolen significant meer voor te komen dan op humuspodzolen. Naast de verdeling van ontwikkelingsfasen kan de maximale stengeldiameter (per plot) gebruikt worden als structuurmaat. Alleen in de relatief extensiefste heideterreinen valt een flink aandeel van de onderzochte plots in de klasse 13-16 mm dik. Hoewel er verschillen zijn tussen terreinen in de met de maximale stengeldiameter corresponderende stengellengte, kan de relatie tussen lengte (cm) en maximale dikte (mm) goed worden beschreven als  $D=0.143*L$ .

*Bodem en humusprofiel* sturen verschillende ontwikkelingslijnen voor droge heide. Hierbij moet onderscheid worden gemaakt tussen humuspodzolen op leemarme bodem en moderpodzolen op lemige bodem. humuspodzolgronden hangen af van de samenstelling van de vegetatie. Onder dominantie van struikheide ontstaan op humuspodzolen dikke ectorganische humusvormen, waarbij heidestrooisel langzaam omgezet wordt in amorfe humus (Hh-laag). Deze laag ontwikkelt zich ca. 30-40 jaar na plagen en blijft toenemen met de leeftijd. De F-laag waarin de strooiselresten nog goed herkenbaar zijn bereikt zijn maximale dikte waarschijnlijk na 50-60 jaar. De FH-ratio is dus een goede maat voor de ouderdom van het humusprofiel op humuspodzolen. Door het overwegend intensieve heidebeheer zijn heiden met een dikke Hh-laag schaars.

De humusontwikkeling in moderpodzolen is van nature milder dan in humuspodzolen. De humusvorm is stabielere dan de amorfe humus van humuspodzolen en dus minder gevoelig voor uitspoeling. Een groot deel van de nutriënten en basen in dit systeem wordt opgeslagen in de minerale bovengrond, het endorganisch

---

<sup>2</sup> Onder relictsoorten worden hier soorten verstaan waarvan bekend is of waarvan mag worden aangenomen dat ze tenminste vanaf het begin van 19e eeuw in het betreffende landschap voorkomen en moeite hebben zich over grote afstand te (her)vestigen.

humusprofiel, dat aanmerkelijk dikker is dan in het geval van humuspodzolen. De gedeeltelijk verteerde F-laag heeft een vrij hoog aandeel van dode en levende wortels en bestaat voor een deel uit korrelige humusdeeltjes (moder). Daaronder ontstaat een iets beter verteerde Hr en vrijwel nooit een Hh-horizont.

Voor de spontane *vegetatieontwikkeling* in heiden na plaggen (en waar de opslag van bomen en struiken wordt verwijderd) is een nieuw schema opgesteld dat de ontwikkeling op humuspodzolen onderscheidt van die op moderpodzolen. Op grond van de ontwikkeling van het humusprofiel wordt jonge heide ('AE-heide', vanwege het plaggen tot in de AE- of E-laag) en oude heide ('H-heide', vanwege de H-laag in het humusprofiel) onderscheiden. AE-heide is arm aan soorten en structuur en vanwege het vlaksgewijze ontstaan (plaggen), gevoelig voor valksgewijze verdroging en andere catastrofes. De H-heide op humuspodzolen heeft dankzij de goed ontwikkelde (vochtvasthoudende en stagnerende) H-laag kenmerken van vochtige heide, met o.a. dophei, veenbies en kussentjesmos. Het is in goed ontwikkelde vorm rijk aan bijzondere mossen en vormt waarschijnlijk ook voor reptielen optimaal habitat.

Vergrassing van droge heide met pijpenstrootje doet zich (op de Veluwe) vooral voor op humuspodzolen, vergrassing met bochtige smele op moderpodzolen. Uit pijpenstrootjedominantie kan door kolonisatie van grashorsten door vossenbes onder invloed van begrazing grasheide ontstaan waarbij de dwergstruikfase wordt afgewisseld met heischrale vegetaties. In de aanwezigheid van vochtfactoren (hoge neerslag, lemige bodem, noordhelling, beschutting e.d.) kan zich bosbesheide ontwikkelen met blauwe bosbes, vossenbes en soms kraaihei. Uit bochtige smeledominantie kan onder invloed van runderbegrazing direct grasheide ontstaan.

#### **Veerkracht (hoofdstuk 4)**

Een ecologisch veerkrachtig landschap is ten aanzien van de kenmerkende biodiversiteit gebufferd tegen extreme gebeurtenissen. Criteria voor de uitwerking van het veerkrachtprincipe zijn:

1. *Adaptief vermogen* dankzij een cyclus van natuurlijke sterfte en regeneratie van dominante soorten. Het landschap kan zich dankzij deze cycli via verjongingsstadia aanpassen aan veranderende omstandigheden.
2. De aanwezigheid van een *ecologisch geheugen*. Dankzij een ecologisch geheugen kan biodiversiteit relatief snel regenereren (herstellen) na extreme gebeurtenissen. Het biotisch geheugen bestaat uit biotische interacties en functionele diversiteit. Het abiotisch geheugen ligt opgeslagen in de bodem, met name in het humusprofiel.
3. Abiotische gradiënten, *ruimtelijke heterogeniteit* en verstoringsregimes incl. beheer bepalen de beschikbaarheid van vestigingshabitat, uitwijkmogelijkheden en alternatief biotoop in ruimte en tijd.

Deze kenmerken worden nader besproken en uitgewerkt tot indicatoren voor de evaluatie van beheer gericht op een ecologisch veerkrachtig bos- en heidelandschap op de droge hogere zandgronden.



# 1 Inleiding

In het beheer worden functies (of doelen) toegekend aan beheereenheden, zoals een natuurfunctie, productiefunctie en recreatiefunctie. De houding ten opzichte van een functie wordt beschreven met principes. Zo kan ‘behoud van biodiversiteit’ een met de natuurfunctie samenhangend principe zijn. Het operationaliseren van functies en de evaluatie van beheermaatregelen verloopt via criteria en meetbare indicatoren. In bijlage 1 wordt deze systematiek nader toegelicht.

Bij de uitwerking van de natuurfunctie is kennis van reeds aanwezige, te herstellen of te ontwikkelen *natuurkwaliteiten* van belang: unieke of waardevolle kenmerken van een gebied op regionale of grotere schaal. Als natuurkwaliteitscriteria worden in de eerste editie van het Handboek Natuurdoeltypen genoemd: verscheidenheid (biodiversiteit), natuurlijkheid<sup>3</sup> en kenmerkendheid<sup>4</sup>. Bij het laatste criterium wordt opgemerkt: “...onder min of meer natuurlijke omstandigheden mag worden aangenomen dat juist die soorten en ecosystemen zich zullen manifesteren die kenmerkend zijn voor dergelijke omstandigheden. Om deze reden is het criterium kenmerkendheid niet afzonderlijk uitgewerkt” (Bal et al. 1995). In de tweede editie worden alleen de criteria biodiversiteit en natuurlijkheid nog behandeld (Bal et al. 2001). Het is echter de vraag of de in 1995 geformuleerde aanname juist is. Diverse kenmerkende soorten zijn afkomstig uit landschappen die veel natuurlijker waren dan het huidige en hebben nu grote moeite zich lokaal te handhaven en zich over grotere afstanden te verspreiden. Deze soorten zijn niet zonder meer gebaat bij natuurlijker omstandigheden in de zin van minder menselijke beïnvloeding van natuurlijke processen<sup>5</sup>. In voorliggend rapport wordt de aanwezigheid van soorten met een historische continuïteit met natuurlijker landschappen als bijzondere natuurkwaliteit beschouwd.

Dit rapport is de neerslag van onderzoek naar de ecologische effectiviteit van beheer in arme bossen en droge heiden. Hiertoe zijn voor beide systemen kenmerken van beheerde terreindelen vergeleken met die van lange tijd niet-beheerde delen. De laatste referentiesituatie wordt verder aangeduid als extensief beheerd. Onder *extensief beheer* rekenen wij zowel nietsdoenbeheer (bijv. in bosreservaten) als (incidentele) ingrepen die de vegetatiestructuur en -samenstelling en humusprofiel niet sterk veranderen, zoals het vroegtijdig verwijderen van opslag uit de heide, het bestrijden van Amerikaanse vogelkers in bossen en begrazing door schotse hooglanders. Maaien, chopperen, plaggen, dunnen, groepenkap e.d. zijn vormen van intensief beheer.

---

<sup>3</sup> “Als maat voor de natuurlijkheid wordt in dit handboek gekozen voor een omschrijving op basis van de intensiteit van de menselijke beïnvloeding van natuurlijke processen, in combinatie met de schaal daarvan” (Bal et al. 2001: 29).

<sup>4</sup> “Kenmerkendheid heeft met name betrekking op de mate waarin een populatie of levensgemeenschap van nature in zijn omgeving past. Daarbij gaat het om soorten en ecosystemen, die kenmerkend zijn voor het abiotisch milieu in Nederland, waarbij nader aan te duiden referentiesituaties houvast kunnen bieden” (LNV 1989: 35).

<sup>5</sup> Dit wordt uiteraard ook gesignaleerd in het Handboek Natuurdoeltypen (o.a. Bal et al. 2001: 62), maar zonder consequenties voor de eerder geformuleerde aanname.

Pas in de loop van het project is het met de natuurfunctie samenhangende principe van *ecologische veerkracht* een steeds centralere plaats gaan innemen<sup>6</sup>. Hierdoor is bij het verzamelen van gegevens en in de uitwerking een zekere onevenwichtigheid ontstaan. Het onderzoek in bossen was al afgerond voordat het veerkrachtconcept op de voorgrond trad. Uiteindelijk heeft het onderzoek zich toegespitst op ecologische kwaliteiten die worden versterkt of zich ontwikkelen bij extensief beheer. De ontwikkeling van dergelijke kwaliteiten versterken de ecologische veerkracht.

Wij definiëren een ecologisch veerkrachtig landschap als een landschap dat ten aanzien van de kenmerkende biodiversiteit gebufferd is tegen extreme gebeurtenissen zoals langdurige droogte, overvloedige neerslag en intensieve verstoringen (storm, brand e.d.). De mate van buffering hangt af van de aanwezigheid van alternatieve habitats voor vestiging en overleving (of broeden en foerageren), met name van (a)biotische gradiënten en ruimtelijke (a)biotische heterogeniteit.

Veerkracht is een robuuster principe dan ‘behoud van biodiversiteit’ zonder meer. Veerkracht is nodig om klimaatverandering en veranderingen in landgebruik (incl. atmosferische depositie, verdroging e.d.) het hoofd te kunnen bieden. In het licht van deze veranderingen is ‘behoud’ zonder meer een academisch principe. Veranderingen vragen om aanpassingsvermogen. Een veerkrachtig landschap geeft ruimte aan nieuwe soorten en interacties. Anderzijds biedt het ook uitwijkmogelijkheden (risicospreiding) waardoor karakteristieke biodiversiteit zich kan verplaatsen naar alternatieve habitats en de kans op plotseling uitsterven wordt verkleind.

Het veerkrachtprincipe sluit aan op de wetenschap dat soorten komen en gaan. De soortenpool in een willekeurig landschap is historisch gezien gelaagd. Naast soorten die sinds mensenheugenis voorkomen, zijn er ook soorten die zich recent hebben gevestigd. Zowel arme bossen als droge heiden kunnen een zeer lange historische continuïteit hebben met landschappen die veel natuurlijker waren dan het huidige landschap. Dit blijkt o.a. uit de aanwezigheid van soorten waarvan niet bekend is wanneer en onder welke omstandigheden ze zich gevestigd hebben, maar waarvan wel zeker is dat ze zich momenteel niet meer spontaan kunnen (her)vestigen over grote afstanden. Deze soorten vormen een belangrijke ‘natuurlijke’ kwaliteit van het landschap.

Belangrijke kenmerken van een ecologisch veerkrachtige landschap ten aanzien van biodiversiteit zijn:

1. De dominante soorten (in de zin van Grime 2001; ook wel: *system engineers*) kennen een cyclus van natuurlijke sterfte en regeneratie wat leidt tot een ruimtelijke dynamiek van ontwikkelingsstadia. Het landschap kan zich dankzij deze cycli via verjongingsstadia aanpassen aan veranderende omstandigheden (*adaptief vermogen*) door het wijzigen van de samenstelling van dominante soorten (Holling 2001; Kramer & Geijzenborffer 2009). Soorten kunnen op natuurlijke wijze komen en gaan.

---

<sup>6</sup> Als gevolg van onderzoek in het kader van het speerpunt Ecologische Veerkracht in het KB-programma thema 1: Duurzame ontwikkeling van de Groene en Blauwe Ruimte (2006-2010) (Kramer & Geijzenborffer 2009).

2. De aanwezigheid van een *ecologisch geheugen*. Dankzij een ecologisch geheugen kan biodiversiteit relatief snel regenereren (herstellen) na extreme gebeurtenissen (Bengtsson et al. 2003; Kramer & Geijzenborffer 2009). Het biotisch geheugen bestaat uit biotische interacties en functionele diversiteit: diversiteit van levensstrategieën en regeneratieve strategieën en van soorten (incl. hun genetische diversiteit) binnen deze groepen, bijv. voor vaatplanten soorten met langlevende zaadbanken, soorten met overwegend vegetatieve regeneratie (zie o.a. Grime 2001; Siepel 1995; Verberk 2008; Kramer & Geijzenborffer 2009). Het abiotisch geheugen ligt opgeslagen in de bodem, met name in het humusprofiel (organische stof en koolstof- en nutriëntenvoorraden).
3. Abiotische gradiënten, ruimtelijke heterogeniteit en verstoringsregimes incl. beheer bepalen de beschikbaarheid van vestigingshabitat, uitwijkmogelijkheden en alternatief biotoop in ruimte en tijd. De mate van veerkracht van een landschap is sterk afhankelijk van deze (a)biotische heterogeniteit en de werking van verstoringsregimes.

In de Discussie wordt een aanzet gegeven tot een vertaling van deze kenmerken in criteria en indicatoren, waarbij arme bossen (hoofdstuk 2) en droge heiden (hoofdstuk 3) als voorbeelden dienen.





## 2 Arme bossen

Voor het terreintype bos is onderzocht wat voor effecten beheermaatregelen hebben op de ontwikkeling van bosstructuur, (mos)vegetatie en humusprofiel. De resultaten hiervan worden beschreven in de paragrafen 2.3, 2.4 resp. 2.5.

Voor regulier bosbeheer wordt in de tekst vaak de term ‘houtkap’ gebruikt, een beheer waarbij niet meer wordt ingegrepen wordt hieronder beschreven als beheer zonder houtkap of nietsdoenbeheer.

### 2.1 Terreinen

In Nederland vinden in bosreservaten bewust geen menselijke ingrepen meer plaats (Bijlsma 2008b). Om de effecten van regulier bosbeheer op de bosontwikkeling te onderzoeken is de bosstructuur van een aantal opstanden met een beheer van ‘niets doen’, gelegen binnen bosreservaten, vergeleken met de bosstructuur van opstanden net buiten de reservaten waar nog wel ingrepen plaatsvinden (zie 2.2). De vergelijking betreft twee bosgebieden op de Veluwe, het Speulderbos met bosreservaat Pijpebrandje als voorbeeld van oud (boom)bos en het Rozendaalse bos met bosreservaat Zwarte Bulten als voorbeeld van een heide- en stuifzandbebossing. In de tabellen 2.1 en 2.2 zijn kenmerken van de onderzochte opstanden samengevat.

Tabel 2.1. Kenmerken van de onderzochte opstanden in het Speulderbos en Rozendaalse bos. Bodemcodes volgens Maas & Van der Werff (1990) en Mekking (1993). De oppervlakten zijn afkomstig uit de opstandsleggers.

Terrein	Hoofd-boomsort	Regulier beheer				Nietsdoenbeheer			
		Opstand	Kiemjaar	Opp. (ha)	Bodem	Opstand	Kiemjaar	Opp. (ha)	Bodem
Speulderbos	Beuk	116B	1835	10.25	Y74	10J	1835	4.6	Y72/ Y74
		15A	1835	2.1	Y74	10A	1835	6.5	Y74/ Y72
	Grove den	12Q	1921	0.95	Y35	10E	1916	3.05	Y72
	Larix	11H	1949	2.5	Y74	10F	1945	3.1	Y72
	Douglas	109C	1929	2.55	Y64/ Y74	10H	1930	1.75	Y74/ Y72
Rozendaalse bos	Grove den	7D	1908	7.2	gZb55	9E	1905	2.2	aZd
		6B	1910	3.05	Zb55	9C	1909	2.7	aZd
		5A	1924	1.05		9F	1933	3.1	Zb73
		5D	1927	1.2	cZd	9G	1936	4.45	aZd
		9A	1929	1.05	Zd				

Tabel 2.2. Menging en kiemjaar van de geïnventariseerde opstanden volgens de legenda van de luchtfotokaart uit 1985 (Speulderbos) en volgens opstandsgegevens uit 1997 (Rozendaalse bos).

Boswachterij	Opstand	Opp (ha)	Soort	Kiemjaar	Aandeel (%)
Speulderbos beheerd	15A	2.1	Beuk	1835	70
			Eik	1835	30
		0.3	Berk	1975	90
			Sitkaspar	1975	10
	116B	10.25	Beuk	1835	65
			Eik	1835	35
11H	2.5	Japane lariks	1949	50	
		Douglas	1948	50	
Speulderbos bosreservaat	10A	0.3	Beuk	1835	100
			Eik	1935	30
	10J	4.6	Beuk	1835	70
			Eik	1835	50
			Beuk	1835	50
		0.25	Amerikaanse eik	1918	100
	10E	3.05	Grove den	1916	100
10F	3.1	Japane lariks	1945	100	
10H	1.75	Douglas	1930	100	
Rozendaalse bos beheerd	5A	0.75	Grove den	1924	80
			Douglas	1984	10
			Beuk	1984	10
			Berk	1924	100
	5D	1.20	Grove den	1927	90
			Lariks (eurolepis)	1976	5
			Eik	1976	5
	6B	2.80	Grove den	1910	95
			Zilverspar	1981	5
		0.25	Beuk (laan)	1840	100
	7D	6.90	Grove den	1908	95
Eik			1943	5	
Berk			1940	100	
9A	1.05	Grove den	1929	100	
Rozendaalse bos bosreservaat	9C	2.70	Grove den	1909	100
	9E	2.20	Grove den	1905	100
	9F	2.80	Grove den	1933	100
			Berk		100
	9G	4.45	Grove den	1936	100

### *Speulderbos*

Binnen de boswachterij Speulder- en Sprielderbos ligt het reservaat Pijpebrandje in het Speulderbos. Het is in 1985 als reservaat aangewezen en beslaat ca 36 ha. (Fennis et al. 1986; Knoppersen 1997). Binnen het reservaat is een hoogteverschil van ongeveer 12 m aanwezig. Het zuidwestelijk deel van het reservaat ligt wat hoger en in noordoostelijke richting neemt de hoogte geleidelijk af. Al vanaf 1970 wordt het reservaat door SBB beheerd als reservaat, al zijn er in de periode 1970-85 nog wel enkele exoten, zoals prunus, verwijderd, en zijn een beperkt aantal beuken geveld. Deze beuken zijn geveld om de bosdynamiek te vergroten en zijn ter plaatse blijven liggen (Fennis et al. 1986; Knoppersen 1997). Omstreeks 855 begint de geschreven geschiedenis van de malebossen van het oorspronkelijke Speulder- en Sprielderbos (Knoppersen 1997). Het beukenboombos in het bosreservaat stamt uit 1830, al

komen er ook oudere beuken in voor (Clerkx et al. 2000). In het Speulder- en Sprielderbos was vroeger ook hakhout aanwezig (Clerkx et al. 2000). Knoppersen (1997) suggereert dat het boombos, met beuk en eik, voormalig eikenhakhout betreft. Volgens de legenda van de luchtfotokaart van de boswachterij (1985, schaal 1:5000) bevatten de geïnventariseerde opstanden soms bijmenging (Tabel 2.1). Om meer gegevens over het beheer te verkrijgen is in het kader van dit project de beheerder van de boswachterij geïnterviewd. De resultaten hiervan zijn samengevat in tabel 2.3.

Tabel 2.3. Informatie over beheer in de onderzochte opstanden van het Speulderbos, verkregen uit een interview met de beheerder.

Opstand	Boomsort	Beheer
10F	Japanse lariks 1947	Omgevormd en daarna reservaat
10A	Beuk 1918	Reservaat
10D	Beuk 1918	Reservaat
10E	Grove den 1916	Gezaaid in plantvoren, omgevormd en daarna reservaat
10H	Douglas 1933	In 1977 strokenbewerking tbv natuurlijke verjonging. In 1972 veel stormschade. Omgevormd en daarna reservaat
11H	Japanse lariks 1952 met douglasspar uit 1951	Multifunctioneel bos met accent op houtoogst. Reguliere dunning in 1982, 1986 en 1990. Vanaf 1990 vindt er toekomstbomendunning plaats. De T-bomen zijn opgesnoeid. In 1991 is er waarschijnlijk stormhout verwijderd. Er vindt doorlopend prunusbestrijding plaats.
116B	Beuk 1838, met grove den en wintereik	Bos met accent natuur. Tot 1970 is er regulier gedund, in 1970 zijn eik en beuk geogst. In 1998 zijn eik en grove den vrijgesteld en zijn rondom verjongingsplekken beuken verwijderd. Van de gevelde bomen zijn de kronen laten liggen. Beuken die afbreken laat men liggen.
15A	Beuk en zomereik 1835, berk en sitkaspar 1975.	Tot 1990 productiebos en vanaf 1990 multifunctioneel bos met accent natuur. Sitka is gedund. Om de vier jaar vindt prunusbestrijding plaats. Verder worden geen ingrepen gemeld.
12Q	Grove den uit 1921 (gezaaid) en eik uit 1917 (geplant).	Multifunctioneel bos met accent op productie. Tot 1998 is er regulier gedund, om de 4 jaar. In 1996 zijn de eiken vrijgesteld. Prunus wordt regulier bestreden. Er is 10 m <sup>3</sup> stormhout geogst na de storm van 1990.
109C	Douglasspar 1929 en een horst met beuk	In 1973 zijn er plantstroken gemaakt en is er bijgezaaid. In 1983, 1985, 1986 is er in de natuurlijke verjonging gezuiverd. Tot 1986 heeft om de vier jaar reguliere dunning plaatsgevonden. Vanaf 1986 vindt er T-bomen-dunning plaats. Er is in 1990 50 m <sup>3</sup> stormhout geogst.

Wat betreft opstanden 10A en 10E geeft onderzoek van Mouris (1993) nog extra informatie. In 1925 was de situatie in opstand 10A als volgt. Het was een eikenbestand gedeeltelijk afkomstig van het oorspronkelijke bos, gedeeltelijk in 1835 als heesters geplant in diep bewerkte grond. De mengboomsort beuk heeft plaatselijk de overhand en de bodemflora bestaat uit heide, bosbes, varens en grassen. Het bos had een holle stand en de groei was matig en plaatselijk goed. In 10A zijn na 1980 geen beheermaatregelen meer uitgevoerd. De periode ervoor werd er een extensief beheer uitgevoerd, dat waarschijnlijk bestond uit het vrijstellen van eik en het verwijderen van slechte bomen. In de volgende jaren zijn (zover gegevens beschikbaar waren) lichte dunningen uitgevoerd: 60/61, 62/63, 65/66, 76/77, 79/80. Dunningen werden uitgevoerd om een goede gelijkmatige ontwikkeling te stimuleren

en opbrengsten varieerde van 1.4 tot 26 m<sup>3</sup>. In 1959 was de verhouding beuk/eik in 10A 50:50. In 1985 is de verhouding beuk/eik volgens de legenda van de luchtfotokaart 70:30 (Tabel 2.2).

Ook over opstand 10E geeft Mouris meer informatie. Deze opstand betreft een omvorming van boombos naar grove den. De grove den is gezaaid in 1916 in voortjes, op een kapvlakte boombos. In de noordoosthoek is een horst grove den uit 1890 aanwezig. In 1925 was de situatie als volgt: een menging van grove den met enkele eikenstruiken. De eikenstruiken betreffen waarschijnlijk stronkopslag van gevelde eiken. De verdere vegetatie bestond uit heide en grassen en de groei van de bomen was goed. In 1931 werd er gezuiverd, in 33/34 was er een lichte dunning en in 35/36 zijn voorlopers uit de opstand verwijderd tbv mijnbouw. In 1938 is weer gezuiverd en in 1944 is er gevelde. In 1945/46 is 3 jarige lariks geplant in platgaten met plantafstand van 2 bij 1 m. In 1959 bestond de opstand uit grove den gemengd met enkele inlandse eik, stronkopslag van lijsterbes, eik en vuilboom. De vegetatie bestond verder uit adelaarsvaren, bosbes en bochtige smele, terwijl de lariks waarschijnlijk verdwenen was bij zuiveringen. Dunningen zijn uitgevoerd in de jaren 61/62, 62/63, 63/64, 65/66 en 68/69 waarna weinig beheermaatregelen meer genomen zijn omdat de opstand de bestemming reservaat kreeg.

#### *Rozendaalse bos*

Binnen het Rozendaalse bos is het onderzoek uitgevoerd rond en in het bosreservaat de Zwarte Bulten. Dit reservaat van 46 ha groot is vanaf 1989 ingesteld, is eigendom van Staatsbosbeheer en wordt omgeven door bossen van gelijke structuur en opbouw (Bartelds 1997; Broekmeyer & Clerkx 1997). Grote delen van de huidige boswachterij waren al in 1846 bebost. In de boswachterij is de eikenhakhoutcultuur van betekenis geweest, tot in de 17<sup>e</sup> eeuw, en na een periode van opgaand loofbos heeft men de gronden van het huidige reservaat als heideveld benut. Het oudste grove dennenbos van het reservaat, afdeling 8d, dateert uit 1840. De andere opstanden van grove den zijn op heide aangelegd aan het eind van de 19<sup>e</sup> eeuw (Bartelds 1997). Een deel van de eerste generatie grove den (van begin 20<sup>e</sup> eeuw) is bewaard gebleven, maar een aantal opstanden binnen het reservaat zijn van een tweede generatie grove den die door het beheer na 1935 zijn omgevormd (Bartelds 1997). Het reservaat ligt op de overgang van de stuwwal van de zuidelijke Veluwezoom naar een smeltwaterwaaier. Deze overgang bestaat uit landduinen en dekzandruggen (Broekmeyer & Clerkx 1997). De opstanden die geselecteerd zijn buiten het reservaat liggen er vlakbij. In een aantal onderzochte opstanden is bijmenging aanwezig, wat blijkt uit de opstandsgegevens uit 1997 (Tabel 2.2).

Niet voor iedere opstand zijn evenveel gegevens verzameld. Van plot 5A, een Grove dennen opstand uit het Rozendaalse bos, zijn alleen data over het voorkomen van doodhout verzameld, maar geen plot- of boomdata. Van 9A, ook uit het Rozendaalse bos, ontbraken deze doodhoutdata maar waren wel de plot- en boomdata aanwezig. Uit het beheerplan van de boswachterij uit 1987 (Asschert 1987) blijkt dat opstanden 7D en 6B op een iets gunstigere bodem liggen voor bosbouw dan met name opstanden 9C, 9G en 9A. De opstanden 9C, 9G en 9A zijn voor een gedeelte gelegen op haarpodzolen en duinvaaggronden en hier is het aantal boomsoorten dat goed zal

groeien beperkt door de dikte van het stuifzanddek en het daardoor beperkte vochtleverend vermogen. De overige opstanden zijn gelegen op vorstvaaggronden en hier is voor meerdere boomsoorten een goede groei te verwachten (Asschert 1987). Bij de tienjarige planning in het beheerplan wordt onder andere genoemd een dunning in opstand 5D, groepsgewijze eindkap in opstand 7D en eindkap gevolgd door natuurlijke verjonging in opstand 6B. Of dit werkelijk is uitgevoerd is onduidelijk. De opstandgegevens uit 1997 lijken er geen melding van te maken.

Maes (2006) deed onderzoek naar de verjonging van berk onder grove den in een aantal opstanden van het Rozendaalse bos. Zij heeft de oud-beheerder, de heer Casper van den Bos (beheerder van 1978 tot 2003) geïnterviewd. Van den Bos geeft aan dat in reservaatgedeelte voor 1978 al enkele tientallen jaren weinig tot niets gebeurde. In andere opstanden werd voor 1978 grove den 'als vanouds' beheerd. Wat betreft de berk heeft in het reservaatgedeelte waarschijnlijk tientallen jaren voor 1978 al geen bestrijding meer plaatsgevonden. In de overige opstanden werden traditioneel de berken verwijderd om grove dennen de beste kans te bieden als productiesoort. Ook uit gesprekken van Maes met andere medewerkers bleek dat voor 1978 in het zuiden van het Rozendaalse bos zeker berken zijn verwijderd. Vanaf 1978 heeft de nieuwe beheerder het normale beheer van grove den buiten het reservaat voortgezet. In het reservaatgedeelte heeft hij slechts een aantal paden hersteld. Buiten het reservaat zijn onder zijn beheer geen berken meer verwijderd ten bate van grove den. In plaats daarvan werden berken langs paden soms zelfs bevoordeeld ten opzichte van grove den. Sinds 2003 vind er in het Rozendaalse bos multifunctioneel bosbeheer plaats.

## **2.2 Werkwijze**

### **2.2.1 Plots en bosstructuur**

In de belangrijkste opstanden in het bosreservaat en gekoppelde opstanden van gelijke hoofdboomsoort, kiemjaar en bodemtype buiten het reservaat werden per vak 5 plots vooraf geselecteerd en vervolgens uitgezet. Daarnaast werden nog plots (tot een maximum van 3) uitgezet in gaten/oude gaten per vak, waar deze voorkomen (dus niet vooraf geselecteerd). Per vak werd verder voor de hele oppervlakte het dikke dode hout en de wortelkluiten ingemeten.

De plotgrootte is 20 x 10 m waarbij de linkeronderhoek werd aangegeven op de veldwerkaart. De x-as lengte is 20 m (oost) en de y-as lengte 10 m (noord). Als de grens van een plot minder dan 10 m van een pad lag of overlapte met een ander vak of plot, dan werd de plot verschoven, waarbij de oriëntatie behouden bleef. De linkeronderhoek werd ingemeten met GPS.

Elk plot werd onderverdeeld in 2 delen van 10 x 10 m. In het eerste 10 x 10m deel (A-deel) werden alle levende en dode bomen  $\geq 5$  cm dbh opgenomen (ook de stobben) waarvan de stamvoet in het plot voorkomt. In het tweede deel (B-deel) werden alle bomen  $\geq 10$  cm dbh opgenomen (ook de stobben) waarvan de stamvoet

in het plot voorkomt. Van deze bomen werd de soort, de dbh en de status (levend, dood, staand e.d.) genoteerd. Van het staande en liggende dode hout werd tevens de lengte gemeten en het verteringsstadium en de doodsoorzaak opgenomen. Over de hele plot werd daarnaast de bedekking (in 10% klassen) geschat voor de strooisellaag, moslaag, kruidlaag, struiklaag (2-10 m), boomlaag (< 20m) en kroonlaag (> 20m). Van alle struiken en verjonging werd in aantalklassen (< 10, 10-100, >100) de aantallen per soort genoteerd. Daarnaast werd de bodemverstoring (vroet, wortelkruit, sleepschade) geschat in % van de oppervlakte. Ook werd de dominante ontwikkelingsfase geschat van het plot en werd genoteerd of er vraatschade (geen, matig, sterk) is aan verjonging/struiklaag.

Dezelfde procedure geldt voor de vooraf geselecteerde plots als voor de in het veld extra opgenomen plots in (recente en wat minder recente) gaten. Daarnaast wordt voor elk van de opgenomen gaten de grootte genoteerd.

Voor de berekening van de gemiddelde diameters (dbh), het totaal aantal levende bomen en de bedekkingen zijn de gegevens van de deelplots hier samengevoegd. Voor de berekening van het aantal zaailingen zijn alleen de gegevens uit de A-delen gebruikt (de delen waarbij voor de verjonging alle bomen kleiner dan 5 cm werden geteld).

In iedere deelplot zijn ook gegevens verzameld om zogenaamde buurboom-indexen, 'nearest-neighbour indices' uit te rekenen. Van iedere boomsoort werd van elke eerste levende boom per deelplot (deel A bomen bomen dikker dan 5 cm dbh, deel B bomen dikker dan 10 cm dbh) de soort en dikte genoteerd en werden de soort en dikten genoteerd van de drie dichtstbijzijnde buurbomen. Deze gegevens zijn gebruikt om de DM, de mengingsindex van Von Gadow uit te rekenen en om de TD, de diameterdifferentiatie-index van Von Gadow uit te rekenen. De mengingsindex DM is de kans dat geen van de drie buurbomen van een individuele boom  $i$  van dezelfde soort is als boom  $i$ . DM wordt als volgt berekend:

$$DM_i = \frac{1}{3} \sum_{j=1}^3 V_{ij}, \text{ waarbij } V \text{ de waarde } 0 \text{ heeft als buurboom } j \text{ van dezelfde soort is}$$

als boom  $i$  en de waarde 1 heeft als buurboom  $j$  een andere soort is dan boom  $i$  (Kint 2003; Kint et al. 2003). De DM kan waarden aannemen tussen 0 en 1, en een hoge waarde duidt op een sterke menging, terwijl lage waarden duiden op weinig menging (of op het sterk voorkomen van een soort in groepen). De diameterdifferentiatie-index beschrijft het verschil in diameter tussen buurbomen, en wordt als volgt

$$\text{berekend: } TD = \frac{1}{3} \sum_{j=1}^3 \left[ 1 - \frac{MIN(D_i, D_j)}{MAX(D_i, D_j)} \right]. \text{ Hierbij is } D_i \text{ de dikte van een individuele}$$

boom en  $D_j$  de dikte van buurboom  $j$ . Ook deze index kan waarden tussen 0 en 1 aannemen waarbij opstanden met veel diameterverschillen tussen buurbomen waarden dichtbij 1 zullen hebben (Kint 2003; Kint et al. 2003). Deze indexen zijn zowel per boomsoort als voor alle boomsoorten in een opstand samen uitgerekend.

Bij de analyses is vooral gelet op mogelijke verschillen tussen de beheervormen, met name de variatie binnen plots, de variatie binnen opstanden en de variatie tussen opstanden met dezelfde hoofdboomsoort.

### 2.2.2 Humus

Het humusonderzoek heeft alleen in het Speulderbos plaatgevonden. In elke plot van 20 x 10 m (zie 2.3) zijn 5 humusprofielen beschreven; één in het midden en de overige vier 2 meter binnenwaarts vanuit de hoekpunten. Van de humusprofielen zijn de aard en dikte van de verschillende humushorizonten tot op een maximale diepte van 40 cm beschreven, voor zover de grindigheid van de bovengrond dit toeliet. De beschrijving omvat zowel de strooisellaag als de minerale bovengrond. Bij de beschrijving is uitgegaan van de richtlijnen zoals ze door Kemmers & De Waal (1999) en in de veldgids humusvormen (Van Delft et al. 2007) gegeven zijn. Per humushorizont zijn mate van omzetting, dikte, structuur, minerale componenten (o.a. textuur en grindgehalte), dood houtgehalte, de aard van de overgangen tussen humushorizonten en de mate van verstoring (vooral door zwijnen) genoteerd. Ook zijn er bijzondere fenomenen als insluitsels van kussentjesmos beschreven.

Er zijn geen analyses verricht aan de humusprofielen. Wel is er geput uit het gegevensbestand van het project Bosecosystemen (Vrieling et al. 1990-2000) en uit de koolstofinventarisatie van het Speulderbos (Schulp et al. 2008) om een vergelijking te kunnen maken met wel-geanalyseerde profielen. De textuur en organischstofgehalten zijn voornamelijk gebaseerd op veldschattingen. De humusvormen zijn geclassificeerd volgens Van Delft et al. (2007). Het accent ligt echter bij de bovengenoemde veldkenmerken en niet bij de classificatie van humusvormtypen omdat niet alle voor dit project relevante kenmerken en eigenschappen tot uiting komen in een classificatie.

### 2.2.3 (Mos)vegetatie

Ook de vegetatie is alleen onderzocht in het Speulderbos en wel in de periode februari-april 2006. Gezien de soortenarmoede aan vaatplanten in de door eik en beuk gedomineerde opstanden, is alleen de mosflora opgenomen. Er zijn 6 substraattypen onderscheiden (Tabel 2.4).

Tabel 2.4. Substraattypen voor de opname van mossen per plot.

Substraatype	Kenmerken	Toelichting opname
bosbodem		als één substraat per plot opgenomen
wortelkluit		elk substraat afzonderlijk opgenomen
levend hout/boomstam	soort, stamhoogte en -diameter, hoogte van min of meer aaneengesloten mosbegroeiing	
liggend dood hout	soort, diameter	
staand dood hout	soort, stamhoogte en -diameter, hoogte van min of meer aaneengesloten mosbegroeiing	
dode stobbe	soort, diameter	



De bosbodem is per plot als één substraat beschouwd waarvan de bedekking van de afzonderlijke soorten is genoteerd. Alle overige substraten zijn per plot afzonderlijk opgenomen, dus elke levende boom, wortelkruit e.d. Van de mossen is per substraat de frequentie genoteerd als r(are), o(ccasional), f(requent) of d(dominant).

## 2.3 Resultaten bosstructuur

In deze paragraaf wordt de bosstructuur geanalyseerd en per hoofdboomsoort besproken.

De tabellen 2.5-2.6 geven belangrijke statistieken van de bosstructuur in de onderzochte plots per hoofdboomsoort en beheertype.

Tabel 2.5. Diameter op borsthoogte (dbb in cm), het aantal levende bomen (als aantal per plot), de aantallen verjonging (als aantallen bomen met dbb < 5cm in deelplot A) en de standaardfouten (SE) van deze waarden per plot. Beheer: N(ietsdoen), H(outkap).

Hoofdboomsoort	Beheer	Plot	dbb	SE	aantal	SE	Verjonging	SE	Loofboomverjonging	SE
Beuk	N	10A	44.6	4.6	3.2	0.8	1.0	0.6	0.0	0.0
		10J	42.1	3.9	4.4	0.4	14.6	7.7	14.2	7.7
	H	116B	25.9	3.2	6.0	1.9	31.8	11.0	31.0	10.6
		15A	29.5	2.9	5.0	0.9	6.8	1.9	2.0	4.5
Lariks	N	10F	33.0	0.9	7.2	0.4	7.4	2.8	7.4	2.8
	H	11H	34.0	0.4	4.3	0.3	15.0	5.3	3.0	1.4
Douglas	N	10H	24.1	5.2	15.2	2.6	4.8	1.8	0.2	0.2
	H	109C	19.7	2.3	16.6	2.5	30.4	7.6	2.0	0.8
Grove den Speulderbos	N	10E	30.1	1.6	6.6	0.7	2.0	1.3	2.0	1.3
	H	12Q	25.9	1.1	6.0	0.6	10.2	4.1	10.0	4.1
Oude grove den Rozendaalse bos	N	9C	18.1	2.1	12.8	1.8	1.8	1.1	0.6	0.4
		9E	17.2	1.1	19.2	2.2	-	-	-	-
	H	6B	21.4	1.7	9.2	2.6	2.6	1.2	1.0	0.6
		7D	27.0	2.1	8.2	2.9	0.8	0.6	0.8	0.6
Jonge grove den Rozendaalse bos	N	9F	19.1	1.2	15.4	2.4	-	-	-	-
		9G	22.1	2.2	14.4	3.2	5.0	1.3	4.6	1.3
	H	5D	17.6	1.7	16.0	0.7	4.4	0.7	2.6	0.4
		9A	20.1	1.3	15.6	1.8	-	-	-	-

Tabel 2.6. De bedekkingen (in procenten) van de mos-, kruid-, struik- en boom- plus kroonlaag en de standaardfonten (SE) van deze bedekkingen per plot. Bebeer: N(ietsdoen), H(outkap).

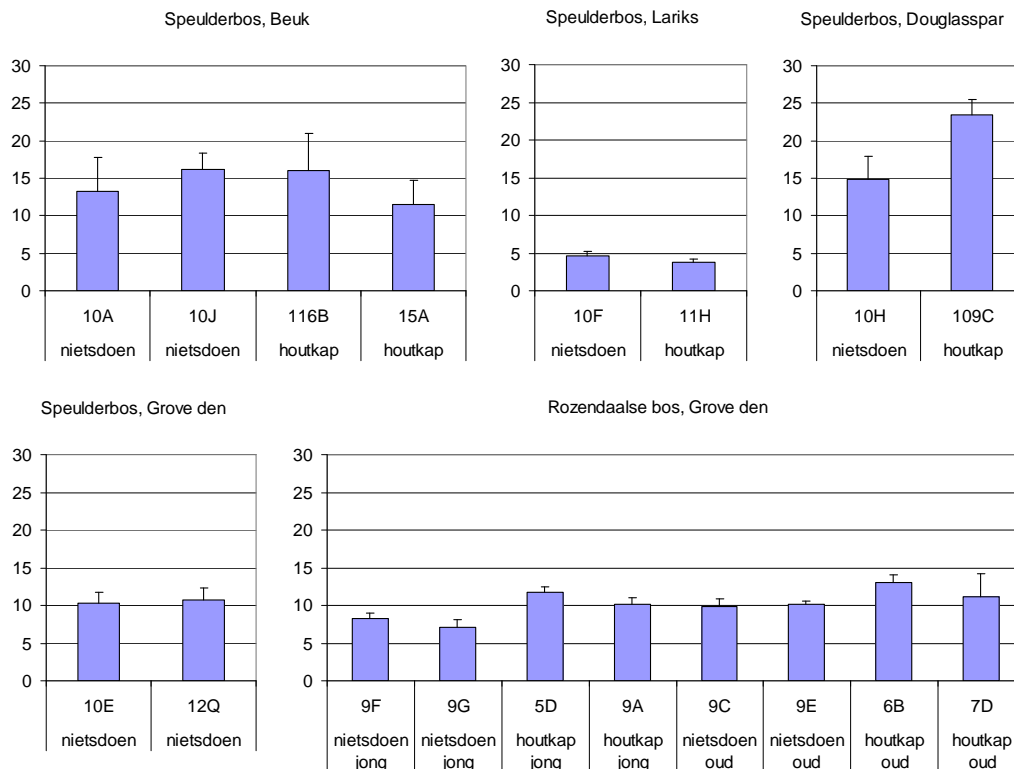
Hoofdboomsoort	Bebeer	Opstand	Mos	SE	Kruid	SE	Struik	SE	Boom plus kroon	SE
Beuk	N	10A	0.2	0.2	0.0	0.0	0.3	0.2	80.8	11.6
		10J	2.1	0.8	1.7	1.5	9.0	6.8	95.5	7.2
	H	116B	0.0	0.0	6.8	5.8	31.5	10.9	71.5	12.9
		15A	0.8	0.4	0.0	0.0	12.8	5.6	54.0	21.6
Lariks	N	10F	62.5	11.4	32.5	11.6	1.4	0.6	89.5	5.9
	H	11H	46.3	9.4	71.3	10.3	6.5	2.1	55.6	4.8
Douglas	N	10H	21.0	7.4	8.5	6.2	1.5	1.6	86.5	13.5
	H	109C	36	12.8	3.4	1.8	27.2	11.4	74.5	10.1
Grove den Speulderbos	N	10E	20.5	9.4	17.5	9.5	2.2	0.8	36.7	7.9
	H	12Q	11.0	7.4	26.5	14.6	14.2	9.0	67.8	11.0
Oude grove den Rozendaalse bos	N	9C	53.0	6.4	63.0	4.5	6.8	3.7	36.0	12.0
		9E	43.0	10.2	51.5	10.7	5.7	2.6	57.0	2.9
	H	6B	20.6	11.4	18.5	9.7	16.2	6.3	78.0	12.5
		7D	23.2	7.4	50.0	11.2	4.2	2.0	83.0	7.8
Jonge grove den Rozendaalse bos	N	9F	74.0	3.3	38.5	7.8	15.0	6.6	53.0	6.4
		9G	46.0	10.7	67.0	7.2	6.1	3.6	50.3	10.4
	H	5D	74.0	5.3	76.0	3.3	3.8	1.3	85.5	3.4
		9A	39.0	12.1	35.5	5.0	4.8	0.5	67.5	15.8

Tabel 2.7. De waarden van de mengingsindex DM, de waarden van de diameterdifferentiatie-index TD en de standaardfonten van de indexen (SE) per plot. Bebeer: N(ietsdoen), H(outkap).

Hoofdboomsoort	Bebeer	Opstand	DM	SE	TD	SE
Beuk	N	10A	0.12	0.06	0.27	0.03
		10J	0.46	0.10	0.36	0.03
	H	116B	0.63	0.08	0.43	0.06
		15A	0.59	0.09	0.42	0.08
Lariks	N	10F	0	0	0.17	0.02
	H	11H	0.08	0.08	0.13	0.01
Douglas	N	10H	0.13	0.10	0.36	0.07
	H	109C	0.10	0.05	0.53	0.09
Grove den Speulderbos	N	10E	0.77	0.11	0.35	0.06
	H	12Q	0.60	0.12	0.35	0.06
Oude grove den Rozendaalse bos	N	9C	0.48	0.11	0.37	0.05
		9E	0.50	0.10	0.44	0.05
	H	6B	0.70	0.08	0.44	0.03
		7D	0.70	0.09	0.43	0.04
Jonge grove den Rozendaalse bos	N	9F	0.44	0.16	0.37	0.08
		9G	0.23	0.13	0.34	0.08
	H	5D	0.53	0.09	0.40	0.07
		9A	0.33	0.11	0.36	0.06

### 2.3.1 Bespreking per boomsoort

De bespreking van de boomsoorten vindt plaats aan de hand van fig. 2.1 waarin voor alle opstanden de gemiddelde standaarddeviatie van de boomdiameter is opgenomen.



Figuur 2.1. De gemiddelde standaarddeviatie (en standaardfout) van de boomdiameter (cm) van de levende bomen per opstand (beheertype), uitgesplitst naar terrein (Speulderbos en Rozendaalse bos) en boomsoort (beuk, lariks, douglasspar, grove den).

#### **Beuk**

De boomsoortensamenstelling verschilt sterk tussen de vier beukenopstanden. In opstanden 15A en 116B (houtkap) en 10J (nietsdoenbeheer) staan naast beuk ook veel dikkere eiken terwijl in 10A met nietsdoenbeheer bijna alleen beuken groeien. Ook aan de waarden van mengingsindex DM is dit verschil duidelijk te zien (Tabel 2.7); deze waarde is duidelijk lager voor opstand 10A dan voor de overige beukenopstanden. In de opstanden met houtkap komen relatief veel beuken met een heel kleine diameter voor terwijl echte dikke beuken ontbreken. Het zijn in deze opstanden eiken die de grotere diameters hebben. De gemiddelde diameter van de levende bomen in de opstanden zonder houtkap is hoger (Tabel 2.5) dan in opstanden waar hout wordt gekapt, wat mede komt door het grote aandeel bomen met een kleine diameter in de opstanden met houtkap. Zowel in opstanden met als zonder houtkap varieert de boomdiameter van de levende bomen sterk *binnen* plots (Figuur 2.1). De diameterdifferentiatie-index lijkt aan te geven dat de variatie in diameter kleiner is in opstand 10A, al zullen door de grote standaardfouten verschillen tussen opstanden niet significant zijn. Wat dood hout betreft, lijken er wat

meer dode eiken aanwezig in de opstanden zonder houtkap. Hierbij valt op dat er in opstand 10A, waar weinig levende eiken groeien, wel relatief veel dode eiken staan en liggen.

Een groot verschil in de bedekkingen van de lagen is er tussen opstand 10A, die bijna alleen bestaat uit beukenbomen, en de overige opstanden. In opstand 10A lijkt de kroonlaag wat dichter dan in de andere opstanden en verder ontbreekt daar de boomlaag (tot 20 m hoogte) die in de andere opstanden wel aanwezig is. De struiklaag is afwezig in opstand 10A (Tabel 2.6) terwijl er in de overige drie opstanden wel een struiklaag aanwezig is. In al de opstanden zijn de bedekkingen van de mos- en kruidlaag laag en is er weinig variatie in de bedekking van beide lagen (Tabel 2.6) *tussen* de bemonsterde plots. Wel is er variatie in bedekking van de mos-, kruid-, en struiklaag *binnen* de plots (Stdv tot 20%). De variatie in bedekking van de boom plus kroonlaag *binnen* de plots is nog wat hoger (Stdv tot zo'n 40%). Er lijkt geen verschil tussen de beheervormen in de variatie in bedekkingen binnen de plots.

Ook wat betreft het voorkomen van verjonging, bomen of struiken met een diameter kleiner dan 5 cm, lijkt opstand 10A te verschillen van de andere opstanden. In opstand 10A komt nauwelijks verjonging voor, in de overige drie opstanden lijkt meer verjonging aanwezig (Tabel 2.5). Wel zijn er grote verschillen in aantallen verjonging tussen plots binnen de drie opstanden, wat te zien is aan de hoge waarden van de standaardfouten (SE). In enkele plots van deze drie opstanden kwamen vooral veel kleine beuken voor. Verjonging van eik werd in deze opstanden slechts in één plot gevonden.

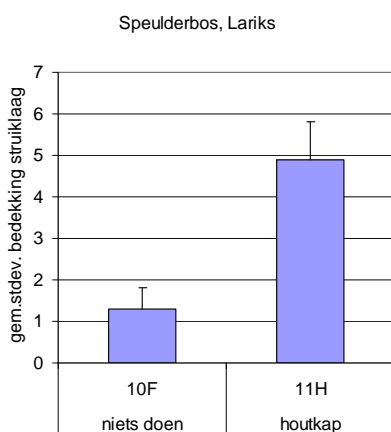
### ***Lariks***

De opstand zonder houtkap bestaat puur uit lariks terwijl er in de opstand met houtkap nog een douglasspar werd aangetroffen. Ook aan de lage waarden van de mengingsindex DM is te zien dat beide opstanden weinig gemengd zijn (Tabel 2.7). De diameterklasseverdelingen van de levende bomen lijken hetzelfde voor de twee beheervormen (Tabel 2.5). Verder is voor beide opstanden de variatie in boomdiameter *binnen* plots niet groot (Figuur 2.1), wat ook door de lage TD waarden wordt aangegeven (Tabel 2.7). In de opstand met nietsdoenbeheer zijn waarschijnlijk meer levende lariksen aanwezig dan in de opstand met houtkap (Tabel 2.5). In de opstand met nietsdoenbeheer zijn verder enkele liggende dode stammen aanwezig, die ontbreken in de opstand met houtkap. Daarnaast zijn er in de opstand met houtkap veel meer stobben aanwezig.

De kroonlaag is dichter in de opstand met houtkap, terwijl de bedekking van de boomlaag hoger is in de opstand zonder houtkap, wat er wellicht op duidt dat de bomen in de opstand zonder houtkap hoger zijn dan in de opstand met houtkap. Boom- plus kroonlaag samen zijn dichter in de opstand zonder houtkap (Tabel 2.6). Zowel de kruid- als struiklaag lijken wat dichter in de opstand met houtkap, al zullen verschillen niet significant zijn door de grote variaties tussen de plots. De variatie in de bedekkingen van de verschillende vegetatielagen binnen de plots is meestal niet hoog (Stdv tot zo'n 10%). Alleen voor de moslaag is deze hoger (Stdv tot zo'n 20%). De variatie in bedekking van de struiklaag binnen plots lijkt hoger voor plots met

houtkap dan voor plots met nietsdoenbeheer (Figuur 2.2). Verder lijken er geen verschillen aanwezig in de variatie van de lagen binnen de plots tussen de twee opstanden.

De aantallen bomen en struiken met een diameter kleiner dan 5 cm die werden gevonden in de opstanden lijken wat hoger in de opstand met houtkap (Tabel 2.5), maar zullen door de grote variatie tussen plots (de relatief hoge SE) niet significant verschillen tussen de beheervormen. In de opstand met houtkap werd verjonging van onder andere lariks en douglasspar gevonden; deze verjonging ontbrak in de opstand zonder houtkap.



*Figuur 2.2. Lariks. Gemiddelde standaarddeviatie van de bedekking (%) van de struiklaag per lariksopstand en de standaardfout.*

### ***Douglasspar***

De opstand met houtkap en de opstand zonder houtkap bestaan bijna puur uit douglasspar, wat te zien is aan de lage waarden van de mengingsindex DM (Tabel 2.7). Er lijken wat meer kleine douglassen van zo'n 6 cm dikte aanwezig in de douglassparopstand met houtkap. Toch verschilt de gemiddelde diameter van de levende bomen niet tussen de opstanden (Tabel 2.5), wat waarschijnlijk komt doordat er in de opstand met houtkap ook meer dikkere bomen staan. *Binnen* de bemonsterde plots is er ook behoorlijk wat variatie in boomdiameter en in de opstand waar houtkap plaatsvindt, lijkt deze variatie groter dan in de opstand met nietsdoenbeheer (Figuur 2.1). Ook de TD waarden (Tabel 2.7) geven aan dat er in de opstand met houtkap meer variatie is in diameter dan in de opstand zonder houtkap, al zullen door de hoge standaardfouten de verschillen waarschijnlijk niet significant zijn.

De bedekking van de boom- plus kroonlaag samen verschilt niet tussen de opstanden (Tabel 2.6). In de opstand met nietsdoenbeheer is de bedekking van de struiklaag laag en in de opstand met houtkap is die bedekking hoger en is er ook meer variatie in de bedekking van de struiklaag tussen plots. De bedekkingen van de mos- en kruidlaag zijn zowel voor beide typen beheer niet hoog. De variatie in bedekking van de vegetatielagen *binnen* de plots is over het algemeen ook niet hoog (Stdv tot zo'n 20%).

Het aantal 'zaalingen', bomen en struiken met een diameter kleiner dan 5 cm, is waarschijnlijk hoger in de opstand waar houtkap plaatsvindt (Tabel 2.5). Veel van de zaailingen in deze opstand zijn kleine douglassen terwijl verjonging van loofbomen in deze opstand nauwelijks voorkomt.

### ***Grove den (1921) Speulderbos***

Het totaal aantal levende bomen is ongeveer gelijk in de beide opstanden (Tabel 2.5) en ook qua menging lijken de opstanden weinig te verschillen (Tabel 2.7). De gemiddelde diameter van de levende bomen lijkt iets hoger in de opstand zonder houtkap dan in de opstand waar houtkap plaatsvindt (Tabel 2.5), maar de variatie in diameter lijkt niet te verschillen (Tabel 2.7, Figuur 2.1). Wellicht zijn er iets meer liggende dode grove dennen aanwezig in de opstand met nietsdoenbeheer.

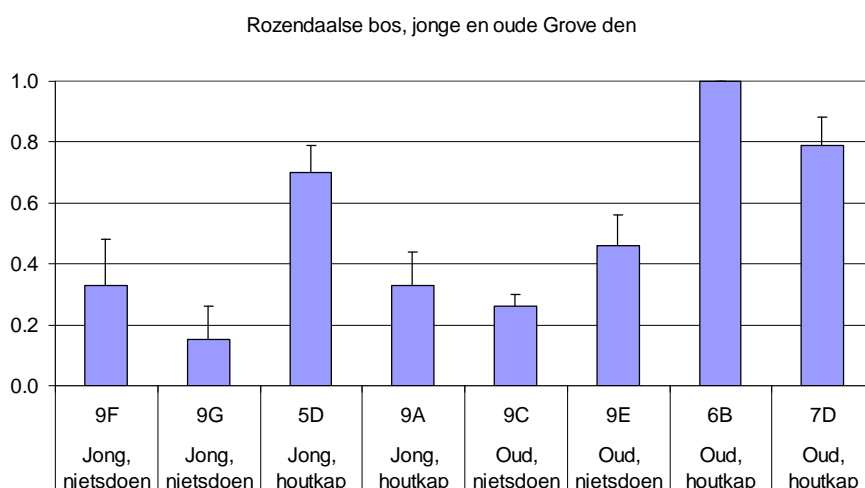
De bedekking van de boom- plus kroonlaag lijkt wat hoger in de opstand met houtkap (Tabel 2.6). De bedekking van de struiklaag is laag in de opstand zonder houtkap en lijkt iets hoger, maar is erg gevarieerd, in de opstand met houtkap. De bedekkingen van de mos- en kruidlaag zijn niet hoog in de opstanden en lijken niet te verschillen tussen de beheervormen. De variatie in bedekking van de vegetatielagen *binnen* plots is voor de meeste lagen niet hoog (Stdv tot 15%), maar is hoger voor de boom plus kroonlaag (Stdv tot zo'n 35%).

In de opstand met houtkap lijkt wat meer verjonging voor te komen dan in de opstand zonder houtkap (Tabel 2.5), al zal door de grote variatie tussen plots binnen de opstand met houtkap het verschil wellicht niet significant zijn. In beide opstanden bestaat de verjonging voornamelijk uit loofboomsoorten, waarbij in de opstand met houtkap behoorlijk wat kleine beuken voorkomen.

### ***Oude (1905-1910) grove den Rozendaalse bos***

Het totale aantal levende bomen is hoger in de opstanden zonder houtkap (Tabel 2.5). In de oude grove dennenopstanden zonder houtkap zijn ook veel grove dennen met een kleinere diameter (kleiner dan 30 cm) aanwezig. Deze kleinere grove dennen ontbreken in de opstanden met houtkap. In de opstanden met houtkap staan weer meer beuken en eiken met een kleinere diameter en vooral kleine beuken ontbreken in de opstanden met nietsdoenbeheer. Dit verschil in menging blijkt ook uit de waarden van de mengingsindex DM. Voor de opstanden met houtkap lijken de waarden wat hoger dan voor opstanden zonder houtkap (Tabel 2.7). De mengingsindex voor grove den geeft het verschil nog duidelijker aan (Figuur 2.3). Hierbij is voor specifiek voor grove den bepaald wat de drie dichtstbijzijnde buurbomen zijn.

De gemiddelde diameter van de levende bomen lijkt hoger in de opstanden met houtkap dan in de opstanden zonder houtkap (Tabel 2.5). De variaties in diameter van de levende bomen *binnen* de plots (Figuur 2.1) lijkt niet te verschillen tussen beheervormen wat ook door de TD waarden wordt aangegeven, die hetzelfde zijn voor beide beheervormen (Tabel 2.7). Ook de aantallen dode bomen lijken niet te verschillen maar wel lijken er meer stobben van grove den aanwezig in de opstanden met houtkap.



Figuur 2.3. Grove den. Gemiddelde mengingsindex (DM-waarde) met standaardfout voor de 'jonge' en 'oude' grove dennenopstanden in het Rozendaalse bos.

De bedekking van de boom- plus kroonlaag lijkt wat hoger in de opstanden met houtkap (Tabel 2.6). De struiklaag is ijl in al de opstanden en er is een redelijke kruidlaag aanwezig in al de opstanden. De bedekking van de moslaag varieert binnen de opstanden maar lijkt wat hoger in de opstanden met nietsdoenbeheer. De variatie in bedekking *binnen* plots kan redelijk hoog zijn, met als maximum een gemiddelde Stdv van 25% voor de moslaag, en lijkt niet te verschillen tussen beheervormen.

In opstand 9E werd door omstandigheden geen verjonging geteld. In de overige drie opstanden werden lage aantallen verjonging geteld waarbij er geen verschil lijkt te zijn tussen de opstanden (Tabel 2.5).

### ***Jonge (1924-1936) grove den Rozendaalse bos***

De verdeling van levende bomen in de jonge grove dennen opstanden lijkt op die van de oudere opstanden als is de trend wat minder uitgesproken. Ook hier lijken meer grove dennen met een kleine diameter (in dit geval kleiner dan 20 cm) aanwezig in de opstanden zonder houtkap en zijn er meer loofbomen (in dit geval berk en eik) met een kleine diameter in de opstanden met houtkap. Ook de DM waarden (Tabel 2.7) lijken op deze wat grotere menging in de opstanden met houtkap te duiden, waarbij opnieuw de DM waarden voor de boomsoort grove den de menging duidelijker toont (Figuur 2.3).

De aantallen levende en dode bomen lijken niet te verschillen tussen de beheervormen (Tabel 2.5). De variatie in boomdiameter *binnen* de plots is vergelijkbaar met de andere grove dennen opstanden (Figuur 2.1). De standaarddeviaties van de diameter lijken erop te duiden dat opstanden met houtkap een iets hogere variatie in boomdiameter te hebben dan de opstanden zonder houtkap (Figuur 2.1), de TD waarden geven dit niet zo duidelijk aan (Tabel 2.7). De bedekking van de boom- plus kroonlaag varieert maar lijkt wat hoger in de opstanden met houtkap (Tabel 2.6). De bedekking van de struiklaag is laag in al de

opstanden. De bedekking van de kruidlaag is hoger en varieert van zo'n 40-80%. In de bedekking van de kruidlaag lijken er verschillen tussen de opstanden, maar niet tussen de beheervormen (Tabel 2.6). Ook de bedekking van de moslaag is redelijk hoog en ook deze lijkt vooral tussen opstanden te variëren maar niet tussen beheervormen (Tabel 2.6). De variatie in de bedekking van de vegetatielagen *binnen* de plots is meestal niet hoog (Stdv tot zo'n 15%) en lijkt niet te verschillen tussen de beheervormen.

In opstanden 9F en 9A werd door omstandigheden geen verjonging geteld. De aantallen verjonging lijkten niet te verschillen tussen de overige twee opstanden (Tabel 2.5) en zijn in beide opstanden niet hoog.

### 2.3.2 Discussie: bosstructuur en beheervorm

In dit onderzoek zijn opstanden met dezelfde hoofdboomsoort en met ongeveer hetzelfde kiemjaar, maar met een verschillend huidig beheer met elkaar vergeleken.

Het uitgevoerde beheer lijkt de volgende effecten te hebben gehad op de ontwikkeling van het bos:

- In de beukenopstanden en wellicht ook in de lariks- en grove dennenopstanden van het Speulderbos lijkt door een beheer van 'niets doen' het aandeel dood hout wat hoger dan in de opstanden met regulier beheer waarbij wel wordt ingegrepen in het bos.
- Regulier beheer, recentelijk bestaande uit toekomstbomendunningen, lijkt tot meer variatie in de bedekking van de struiklaag te leiden binnen de douglassparren en de lariksopstand. Regulier beheer heeft mogelijk tot een opener kronendak en een dichtere kruid- en struiklaag geleid in de lariksopstand. In de douglassparopstand lijkt regulier beheer te leiden tot een dichtere struiklaag van vooral jonge douglassparren.
- In gemengde beuken- en eikenopstanden waar regulier beheer plaatsvindt, lijkt deze beheervorm de menging van eik en beuk in stand te houden. Er lijken vooral dikkere beuken gekapt en eiken lijken daarbij bevoordeeld. In de opstanden waar geen ingrepen meer plaatsvinden, lijkt eik sneller te worden verdrongen door beuk. Vooral de gegevens uit opstand 10A wijzen hierop. Deze opstand bestond ooit uit eik met als mengboomsoort de beuk (Mouris 1993), nu zijn er vooral dode eiken aanwezig naast levende beuken.
- In de grove-dennenopstanden lijkt als gevolg van regulier beheer het aandeel loofbomen sneller toe te nemen dan in opstanden met nietsdoenbeheer (Tabellen 2.5 en 2.7).

Voor de hoofdboomsoorten beuk en grove den werden per beheervorm meerdere opstanden met elkaar vergeleken. De resultaten van deze twee boomsoorten laten zien dat de variatie tussen opstanden met dezelfde hoofdboomsoort en dezelfde beheervorm erg groot kan zijn. De verschillen tussen opstanden met dezelfde beheervorm kunnen soms groter zijn dan de verschillen tussen opstanden met verschillende beheervorm. Tabel 2.6 geeft dit bijvoorbeeld aan voor de bedekking



van de moslaag in grove dennenopstanden, waarbij opstanden 9F en 5D, met verschillende beheervormen, meer op elkaar lijken dan opstanden 5D en 9A, met dezelfde beheervorm. Ook bij de beukenopstanden lijkt het verschil in boomsoortensamenstelling tussen opstanden 10J en 10A met nietsdoenbeheer groter dan de verschillen tussen opstand 10J (nietsdoenbeheer) en de opstanden 116B en 15A met regulier beheer. De grote verschillen die er kunnen zijn tussen opstanden met dezelfde hoofdboomsoort en dezelfde beheervorm maken het lastig het effect van regulier bosbeheer en van nietsdoenbeheer te evalueren. De gevonden verschillen tussen opstanden met verschillende beheervorm zouden kunnen zijn veroorzaakt doordat het huidige beheer verschilt maar kunnen wellicht ook komen door overige variatie die er blijkbaar is tussen opstanden. Zeker voor de soorten lariks en douglasspar waar per beheervorm slechts één opstand werd onderzocht geven de resultaten slechts mogelijke trends aan.

Wat betreft de opstanden die zijn gelegen in de bosreservaten is het duidelijk waaruit de beheersingrepen van de afgelopen jaren hebben bestaan. De opstanden zijn in 1985 (Speulderbos) en 1989 (Rozendaalse bos) aangewezen als reservaat, maar ook de jaren voor de aanwijzing werd er nauwelijks in de opstanden ingegrepen. Waaruit het 'reguliere beheer' buiten de opstanden precies bestaat is onduidelijker en blijkt lastiger te achterhalen. De beukenopstanden met regulier beheer in het Speulderbos hebben het accent natuur, maar er lijken nog wel ingrepen plaats te vinden waarbij zeker in opstand 116B eiken en dennen zijn bevoordeeld ten opzichte van beuk (Tabel 2.3). In de lariks- en douglassparopstand lijkt het beheer de afgelopen jaren te hebben bestaan uit het uitvoeren van toekomstbomendunning en het verwijderen van stormhout. In de grove-dennenopstand van het Speulderbos bestaat het reguliere beheer van afgelopen jaren uit het vrijstellen van eiken (1996) en het regelmatig dunnen (Tabel 2.3). Het is onduidelijk welke maatregelen recentelijk zijn genomen in de opstanden met regulier beheer in het Rozendaalse bos.

## 2.4 Resultaten humus

De onderzochte opstanden in het Speulderbos liggen op de stuwwal van Garderen die opgebouwd is uit gestuwd preglaciaal materiaal. Het moedermateriaal bestaat uit grove tot matig fijnzandige afzettingen die plaatselijk sterk grindhoudend zijn. De bovengrond bestaat plaatselijk uit een dun dek van matig fijn dekzand. In de onderzochte percelen zijn de meeste bovengronden zwak lemig tot leemarm, waarbij de leemgehalten variëren van 9 tot 17%. Het gestuwde moedermateriaal is in vergelijking met de meeste dekzanden en stuifzanden mineralogisch rijk. Dat wil zeggen dat ze van oorsprong basenrijker zijn dan bijvoorbeeld dekzanden. De bodems (indien ongestoord) zijn geclassificeerd als moderpodzolen, typisch voor matig arm moedermateriaal. In moderpodzolgronden komen volgens het boekje geen duidelijke uitlogingshorizonten voor en is de humus in de vorm van organische aggregaten en bruggetjes tussen de zandkorrels vastgelegd. In de praktijk is echter een deel van de moderpodzolen voorzien van dunne, duidelijk uitgeloopte lagen die er op wijzen dat ze ecologisch eerder als armere en zuurdere humuspodzolen functioneren dan als moderpodzolen. Deze gedegradeerde moderpodzolen zijn te

vinden op de minst leemhoudende gronden onder opstanden met slecht verteerbaar strooisel. Voor ongeveer 10% van de profielen onder beukenopstanden tot 75% van de profielen onder lariks is dit het geval.

Het Speulderbos lag in het begin van de 19<sup>e</sup> eeuw onder eiken-beukenbos, zowel hakhout als opgaand bos, waarin de beuk nu domineert. Deels is het oude loofbos vervangen door opstanden met douglasspar, lariks en grove den. In paragraaf 2.4.1 wordt de humusontwikkeling in het eiken-beukenbos geschetst. Deze ontwikkeling vormt de basis voor de huidige situatie. Daar waar ander boomsoorten zijn aangeplant en of ander beheer is toegepast, is een deel van het oorspronkelijke humus-bodemcomplex verstoord en heeft een nieuwe humusontwikkeling plaatsgevonden (2.4.2). Veranderingen in beheer en samenstelling van de boomlaag hebben via de humusvorm gevolgen voor de veerkracht van het bossysteem. In de laatste paragraaf 2.4.3 wordt de betekenis van het humusprofiel voor de veerkracht besproken. Naast moeder materiaal en bodem is het opstandstype van hierbij belang. Zowel de boomsoort als de leeftijd zijn namelijk van grote invloed op het humusvormtype (Nordén 1994; Hommel & De Waal 2004).

De tabellen 2.13-2.15 geven verschillende kenmerken van de onderzochte humusprofielen per boomsoort.

Tabel 2.13. Kwaliteit van half verteerde strooisel (F-laag) van de de verschillende opstanden op zwak lemige moderpodzgronden (bron: BES database, Alterra).

	pH (KCl)	N-totaal	P-totaal	C/N	C/P	H/Ca
		mg/100g				
Eik(zomer,winter)	3,2	1955	76	16,5	438	9,9
Beuk	3,2	1957	75	17,2	470	10,7
Douglasspar	2,9	1933	75	17,9	474	16,6
Grove den	3,0	1905	73	19,3	610	19,0
Japane lariks	2,6	1661	50	21,3	700	20,5

Tabel 2.14. Veldkenmerken (diktes in cm) van de humusvormen onder de onderzochte opstanden op zwak lemige moderpodzgronden in het Speulderbos.

	F	H	Actieve humus	dikte Ah	uitgeleogde horizonten
Eik/beuk	4,13	4,06	2,64	4,50	0,55
Douglasspar	3,88	1,65	0,76	4,65	0,68
Grove den	3,30	3,50	0,61	4,40	0,86
Japane lariks	6,58	0,90	0,22	1,49	3,54

Tabel 2.15. Kwalitatieve humuskenmerken van de onderzochte opstanden in het Speulderbos.

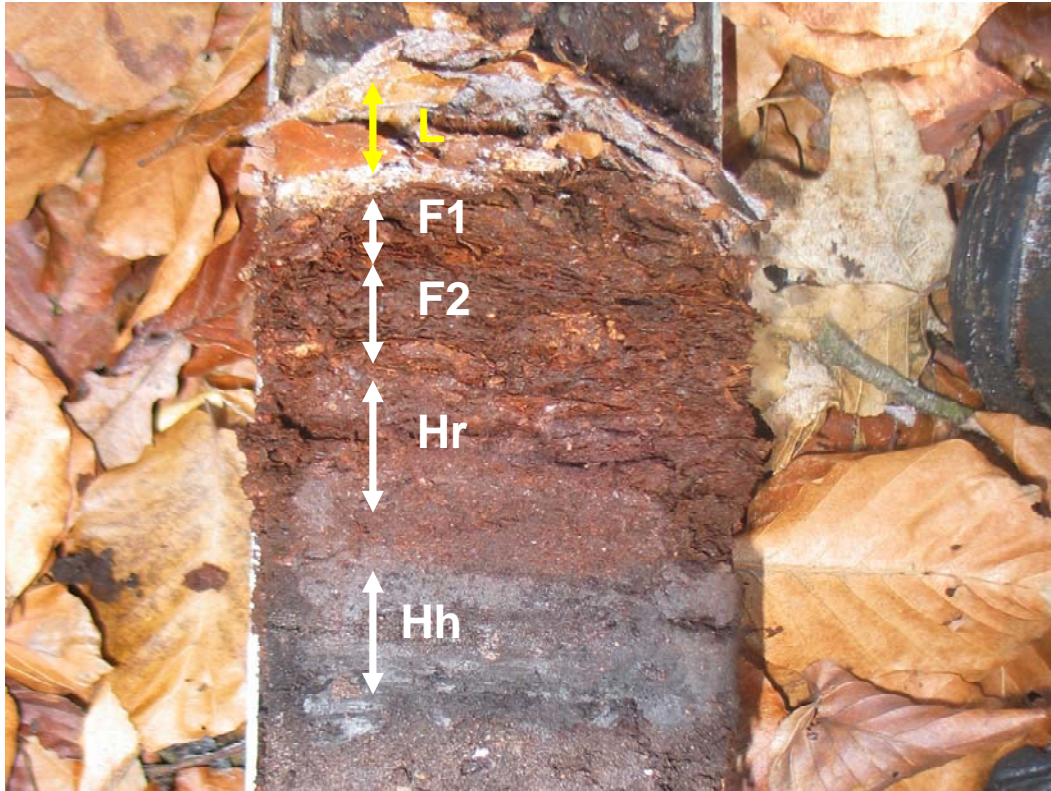
Boomsoort	Beheer: N(iets doen) R(egulier)	N	% van het aantal waarnemingen			
			voorkomen van oude Ah >5cm	verstoringen		
				bodem	humus- profiel	zwijn- invloed
Beuk	N	50	48	21	14	0
	R	50	14	39	29	4
Beuk open plek	R	10	20	30	60	0
Douglasspar	N	25	40	64	48	1
	R	25	20	67	76	16
Grove den	N	25	48	66	60	52
	R	25	12	42	92	60
Lariks	N	25	20	67	32	0
	R	25	0	70	40	15

### 2.4.1 Humusontwikkeling in het eiken-beukenbos

De humusvormen onder het eiken-beukenbos worden gekenmerkt door grotendeels ongestoorde en weinig gedegradeerde moderpodzolbodems met dikke ectorganische lagen. Het uitwendige humuspakket gaat in het algemeen geleidelijk over in de humusrijke minerale bovengrond. Van de ectorganisch laag zijn vooral de vrij dikke, sterk gelaagde F-laag (met zichtbare restanten van beukenbladeren) en de dikke, zwarte H-laag opvallend (Figuur 2.4). Deze H-laag die tot 8 cm dik kan zijn, is grotendeels amorf en duidt op een lange min of meer ongestoorde ontwikkeling. Zowel de minerale bodem als de onderkant van de humusvorm (Hh en Ah) duiden op een humusvertering waarbij aanvankelijk een vrij hoge activiteit van bodemorganismen als potwormen, springstaarten, mijten en bacteriën moet hebben plaatsgevonden (modervorming). Het regelmatig voorkomen van een moderachtige korrelstructuur in delen van de H-laag duidt nog steeds op activiteit van deze bodemorganismen. De structuur van de F-laag met een zeer laag gehalte aan moderdeeltjes en een dichte gelaagde structuur van de bladresten met soms zichtbare mycelia wijst op een meer door schimmels gedomineerde humificatie van het strooisel.

Het eiken-beukenbos is waarschijnlijk ontwikkeld vanuit een eikenbos. Eikenstrooisel is in het algemeen iets milder (Tabel 2.13) dan beukenstrooisel. De vroegere dominantie van eik verklaart het aanvankelijke moderachtige karakter. In de huidige humusvorm wordt de vertering, zoals gezegd, voor een belangrijk deel door schimmels verzorgd (mor-achtige humificatie). Deze verarming en verzuring van het humusmilieu is waarschijnlijk beïnvloed door de volgende factoren:

- de van nature aanwezige verarmende tendens van het bodemsysteem door uitspoeling van nutriënten en basen;
- verhoging van de strooiselproductie bij het vorderen van de leeftijd van de opstand;
- verzurende invloeden van de atmosferische depositie;
- successie van eikendominantie naar dominantie van beuk;



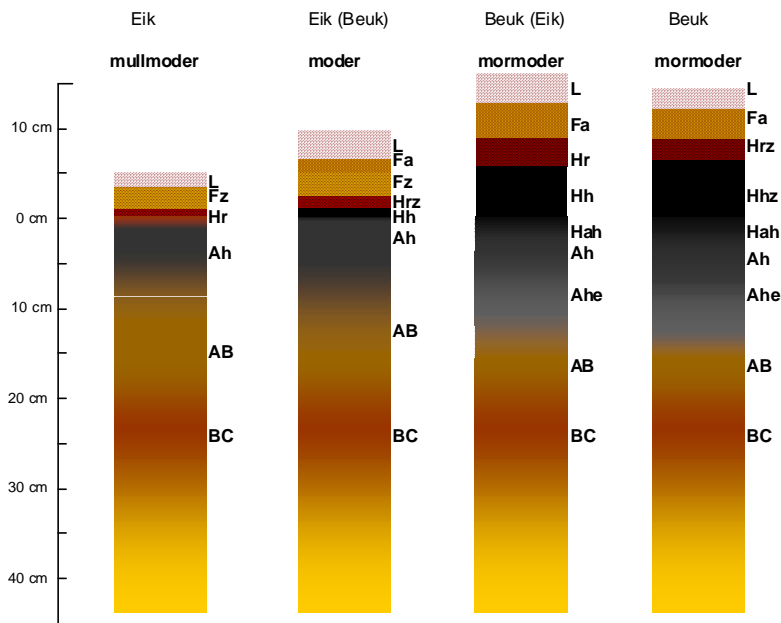
*Figuur 2.4. Humusprofiel onder oud eiken-beukenbos in bosreservaat Pijpebrandje. De H-laag is ca. 4,5 cm dik (foto: Rein de Waal).*

Enkele van deze factoren versterken elkaar in hun negatieve invloed op de activiteit van de bodemfauna. In het humusprofiel is in de loop der tijd de nadruk verlegd van de ontwikkeling van een humustrijke minerale bovengrond naar een bovengrondse stapeling van strooisel. Die tendens uit zich vooral in een in dikte groeiende half-verteerde strooisellaag (F) en een steeds dikker wordende, grotendeels amorfe H-laag, waarin de oorspronkelijke moderachtige structuren zijn afgebroken (Figuur 2.5). In de literatuur wordt voor verouderende bossystemen beschreven dat na een periode van afname, een verhoogde bodemactiviteit plaatsvindt (Emmer et al. 1998; Ponge 2003) Dit wijst op een zekere veerkracht van het humussysteem. In het Speulderbos is in de oude beukenbossen ook een vrij hoge bodemactiviteit in de H-laag waargenomen. Dit verschijnsel zou samenhangen met een verminderde strooiselproductie (Ponge et al. 1998). De afname van de zure depositie zou ook van invloed kunnen zijn. De toenemende dominantie van beuk ten opzichte van eik werkt deze verrijking weer tegen: beukenblad is wat slechter verteerbaar dan eikenblad. Voor een vergelijking met de jongere fasen van hetzelfde bos ontbreken echter de benodigde oude humuswaarnemingen.

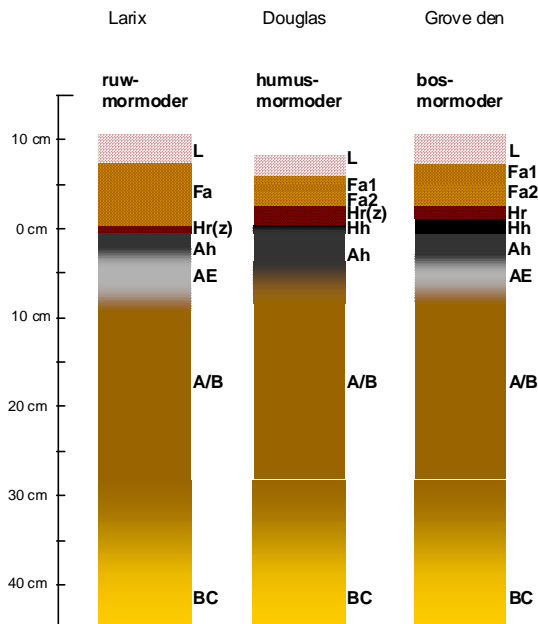
#### **2.4.2 Humusontwikkeling onder andere boomsoorten**

Op diverse percelen is de oorspronkelijk beuken-eikenopstand vervangen door douglasspar, lariks of grove den. Hier en daar is de oude beuken-eikenopstand

vervangen door jonge aanplant van eik of beuk. Bij aanplant is de minerale bovengrond op veel plaatsen verstoord en is de oorspronkelijk opbouw van de moderpodzolen niet meer terug te vinden. Hier en daar zijn nog vrijwel ongestoorde plekken te vinden met dikke amorfe H-lagen die geleidelijk overgaan in zeer humusrijke minerale bovengronden. Waarschijnlijk zijn deze lagen nog grotendeels afkomstig uit de beuken-eikenperiode. Op de overige plekken is het humusprofiel geheel bepaald door de huidige opstand.



Figuur 2.5. De ontwikkeling van de humusvormen in de successie van het eiken-beukenbos in het Speulderbos.



Figuur 2.6. Humusvormen onder lariks, douglasspar en grove den in het Speulderbos.

### *Douglaspasp*

Onder douglaspasp zijn in vergelijking met de andere boomsoorten dunnere ectorganische humusprofielen ontwikkeld waarbinnen het accent bij de F2 (matig verteerd strooisel) en Hr (deels amorf strooisel) ligt. De uitspoeling van humus vanuit het humusprofiel en de minerale bovengrond is gering, gezien het beperkt voorkomen van gebleekte uitlogingshorizonten (AE en E-lagen; Figuur 2.6). De Hh-lagen (vrijwel geheel amorf) ontbreken grotendeels (Tabel 2.14). Bij aanplant is een groot deel van de oorspronkelijke amorfe humuslaag (H-laag) en daarmee een deel van de nutriënten en basenvoorraad verdwenen door bodembewerking. Aan de dikte van de actieve humuslaag, dit zijn de horizonten met een hoog aandeel van herkenbare sferoïdale moderdeeltjes, blijkt de activiteit van de meso-bodemfauna weliswaar lager dan onder eik en beuk maar hoger dan onder grove den en Japanse lariks.

Douglaspasp produceert strooisel met nutriëntengehalten die weinig verschillen van gehalten in het strooisel van eik en beuk (Tabel 2.13). Ook wat betreft de C/N en C/P verhouding, die een maat voor de beschikbaarheid van de N- respectievelijk P-voorraad, zijn de verschillen gering. De veel hogere H/Ca verhouding en lagere pH duiden echter op een slechtere basenhuishouding vergeleken met het loofbos.

### *Grove den*

Onder grove den ontwikkelt zich een humusvorm met dikkere uitgeloopte lagen en minder actieve humus dan onder het eiken-beukenbos en opstanden van douglaspasp (Figuur 2.6). Zowel de dikke H-laag als de Ah-laag zijn deels een erfenis uit de voorafgaande eiken-beukenontwikkeling. De strooiselkwaliteit kenmerkt zich door een lagere pH en vooral een lagere beschikbaarheid van N, P en Ca. Dit heeft een lichte verzuring en verarming ten opzichte van het eiken-beukenstadium tot gevolg. Overigens zijn de oudere grove dennenopstanden rijk aan eik in de struiklaag en komt een ondergroei van adelaarsvaren regelmatig voor. De eikels en de adelaarsvarenvegetaties trekken wroetende zwijnen aan waardoor een groot deel van de humusprofielen onder deze opstanden verstoord zijn (Tabel 2.15).

### *Lariks*

Onder lariks zijn zeer dikke, weinig verteerde F-lagen aangetroffen (Figuur 2.6). De vrij scherpe overgang naar de grotendeels verwerkte minerale bovengrond wordt gevormd door een uiterst dunne niet-amorfe Hr-laag. Dit laagje heeft een sterk moderachtig karakter. Blijkbaar concentreert de bodemfauna zijn activiteit vooral op de overgang van het minerale naar het organische deel van het profiel. Opvallend is het voorkomen van een duidelijke gebleekte AE-horizont onder de dunne Ah horizon. Blijkbaar initieert lariksstrooisel uitspoeling van ijzer en humus vanuit de minerale bovengrond. Feitelijk functioneert de moderpodzol hier als humuspodzol onder invloed van de uit het strooisel afkomstige humuszuren.

### 2.4.3 Beheereffecten

Enkele plots in regulier beheerde percelen zijn vergeleken met plots in het bosreservaat. In de beheerde percelen is recentelijk hout verwijderd en geslept. De humusvormen van de beheerde plots kenmerken zich vooral door verstoorde ectorganische en minerale humusvormen. Dit uit zich in zandbijnemging (soms in de vorm van zandlenzen in het humusprofiel en gemiddeld dunnere Hh en Ah lagen (Tabel 2.16).

In beukenpercelen in het bosreservaat zijn de F1, de Hh en de totale strooisellaag dikker dan in beheerde plots. De F2-laag is onder beheerde plots dikker. De verhouding tussen F+H-laag is in beheerde plots significant hoger dan in de onbeheerde plots. De verschillen zijn mogelijk terug te voeren op afvoer van organische stof uit het beheerde systeem en het daarmee samenhangende ontstaan van lichtere plekken en een zekere beroering van de humuslaag. Hierdoor ontstaat een combinatie van een verminderd aanbod en een betere omzetting van het strooisel. Dit laatste uit zich op korte termijn door de relatief dunnere F1 en een dikkere F2-laag (beter verteerd dan de F1-laag) in de beheerde plots. De dikke Hh-laag ten opzichte van de F-laag in het onbeheerde bos (significant kleinere F/H) duidt op een groter aanbod van humus op de lange termijn ten opzichte van de vertering van het strooisel.

Tabel 2.16. De gemiddelde horizontdikten van de humusvormen. Beheer: N(iets doen), R(egulier). Significant verschillende dikten tussen de beheerde en onbeheerde vorm zijn grijs weergegeven.

Boomsoort	Beheer	N	Gemiddelde laagdikte (mm)							F/H
			F1	F2	Hr	Hh	L+F +H	AE+ E	Ah*	
Beuk	N	50	33,7	9,8	13,6	34,4	110,1	8,6	4,67	0,89
	R	50	18,9	21,3	10,8	22,4	90,0	7,1	1,70	1,21
Beuk open plek	R	10	12,8	17,2	15,9	19,1	64,9	10,1	1,96	0,86
Douglasspar	N	25	23,8	23,9	7,0	11,9	80,2	0,8	2,65	2,52
	R	25	9,1	21,6	11,9	2,2	50,8	11,0	1,56	2,18
Grove den	N	25	19,7	15,7	16,6	19,8	83,5	5,2	3,38	0,78
	R	25	19,6	18,5	14,0	9,2	71,2	5,9	1,60	1,63
Lariks	N	25	66,4		6,5	0,4	91,8	25,1	1,94	9,62
	R	25	75,2		8,2	3,0	88,6	45,7	1,60	5,82

\* gemiddelde laagdikte ongestoorde Ah (niet getoetst)

Onder douglasspar zijn de verschillen vergelijkbaar met die onder beuk. De dikten van de F1 en de Hh, alsmede de totale dikte zijn duidelijk groter in het onbeheerde plot. Deels geldt ook hier dezelfde verklaring van een hogere organische stofvoorraad of koolstofvoorraad (Schulp et al. 2008) van het systeem en de geringere beroering van de humuslaag. Er speelt echter een maskerende proces doorheen: in de beheerde douglassparopstand zijn wilde zwijnen actief (16% van de plekken omgewoeld). In het onbeheerde plot ontbreekt deze invloed vrijwel geheel.

Onder grove den zijn alleen de verschillen in totale dikte en in dikte van de Hh significant. Deze laatste horizont is echter deels afkomstig uit de voorgaande fase van eiken-beukenbos. De verschillen hebben dus vooral met de voorgeschiedenis te

maken. De verhouding tussen F- en H-lagen is in de beheerde grove-dennenopstand hoger dan in de onbeheerde opstand. De overige mogelijke verschillen worden vertroebeld door de activiteit van zwijnen. In zowel onbeheerde als beheerde plots zijn meer dan de helft van de locaties omgewoeld.

Onder lariks komen vrijwel geen Hh-lagen voor. Hier zijn de verschillen tussen beheerd en onbeheerd het geringst. Wel is het percentage verstoorde humusprofielen hoger in de beheerde plots en lijkt de F-laag iets beter te verteren. Een deel van de verschillen tussen beheerde en onbeheerde plots wordt ook hier, alhoewel slechts in geringe mate, gemaskeerd door activiteit van zwijnen. Onder invloed van afvoer van biomassa zou een verschil in totale organische stofvoorraad ten faveure van de beheerde plots te verwachten zijn. Dat dit niet het geval is, hangt mogelijk samen met een dikkere Hh-laag in het beheerde deel (door verschillen in mate van ploegen?). Deze Hh-verschillen voeren echter waarschijnlijk terug op de voorgeschiedenis van de plots.

Samengevat: een beheerd bos is structureel opener door beheeringrepen waardoor

1. er relatief minder strooisel wordt aangevoerd,
2. bodemverstoring optreedt waardoor organische stof sneller mineraliseert en
3. meer ondergroei (kruid- en struiklaag) aanwezig is wat leidt tot meer zwijnenactiviteit en extra bodemverstoring.

Dit alles vertaalt zich in verschillen in koolstofvoorraad in humusprofiel en bovengrond. Schulp et al. (2008) kwamen op grond van onderzoek in het Speulderbos op een gemiddelde ectorganische C-voorraad van het beheerde bos (gemiddeld voor alle opstanden) van 81% (voor oude beukenopstanden op 87%) ten opzichte van het onbeheerde bos (totale ectorganische voorraad exclusief dood hout van 30 tot 50 t/ha). In de minerale bovengrond lag dit percentage iets lager. Op open plekken buiten het bosreservaat bedraagt de ectorganische voorraad naar schatting 59% van dat van het onbeheerde deel van het bos. Cijfers uit Tsjechië laten nog grotere verschillen zien in de ectorganische voorraad bij intensief beheer van een sparrenopstand (Tabel 2.17).

Tabel 2.17. N- en C-voorraad (kg/ha) in de ectorganische humus in een tweede generatie sparrenopstand, 24 jaar na kaalkap (Klímó & Kulhávy 2006).

Beheer	Ectorganische laag	N-voorraad	C-voorraad
met dunning	L+F	116	3474
	H	126	3021
	L+F+H	242	6495
zonder dunning	L+F	158	4643
	H	475	11988
	L+F+H	633	16631
open plekken	L+F	99	2773
	H	98	2218
	L+F+H	196	4991



In het algemeen is onder onbeheerde omstandigheden de gehele strooisellaag dikker dan onder beheerde. Opvallend is hierbij dat vooral de Hh-laag een duidelijk indicator is voor verschillen in beheer. En dat ondanks het feit dat onder beheerde opstanden een deel van deze H-laag samen met de organische-stofrijke Ah-laag een erfenis is uit de eiken beuken-periode. De veel geringere verschillen in de dikte van ongestoorde Ah-lagen (Tabel 2.16) duiden erop dat evenals een dikke Hh-laag, een relatief dikke Ah een indicator is voor een relatief lange ongestoorde bodemontwikkeling.

Verschillen in minerale bovengrond tussen beheerde en onbeheerde plots zijn minder gekwantificeerd dan de strooisellagen. Toch zijn er duidelijke verschillen in voorkomen en dikte (indien geregistreerd) van de geleidelijke overgang van de Hh-laag naar de minerale Ah-laag. Deze overgang is vooral te vinden op oude loofboslocaties op matig arme groeiplaatsen. De aanwezigheid van dergelijke overgangen zijn dus sterk gerelateerd aan de boshistorie. Uit tabel 2.15 blijkt dat de Ah-laag niet alleen onder beuk voorkomt maar ook onder andere opstandstypen die het oorspronkelijke eiken-beukenbos hebben vervangen. De afwezigheid van een Ah-horizont met overgangen heeft in het Speulderbos op veel beheerde locaties met bewerking en beroering van de grond in een recenter verleden te maken. Op onbeheerde plekken zijn deze overgangshorizonten meer aan te treffen dan in de beheerde opstanden.

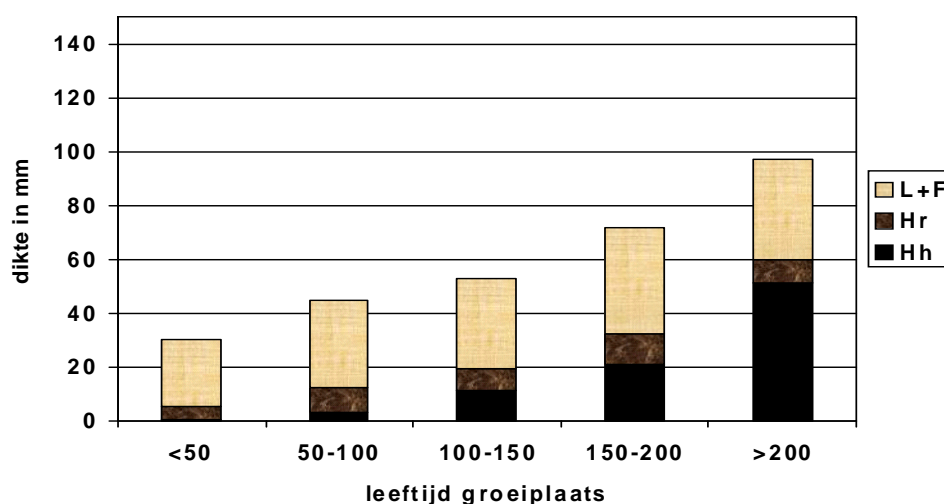
Behalve onder beuk en grove den zijn de AE-horizonten het dikst in de beheerde plots. De AE-horizonten zijn een teken van verzuring en uitloging van moderpodzolen. Wellicht is er een relatie tussen een meer intensief beheer en versnelde uitloging. In een goed functionerende moderpodzol ontstaan geen AE- of E-horizonten. De aanwezigheid van deze horizonten duiden op een omslag van een moderpodzolregime, waarbij alleen organische stof verplaatst wordt, naar een veel zuurder humuspodzolregime waarin ook ijzer- en aluminiumoxiden uitspoelen. In humusvormtermen wordt deze omslag gemarkeerd door een ontwikkeling van moder- naar mormoderhumusvormen.

#### **2.4.4 Discussie: humus en veerkracht**

Zoals in paragraaf 2.4.1 is opgemerkt, bestaat de indruk dat in onbeheerde oude beukenbossen de humusvertering met het verouderen van de opstand milder van karakter wordt (een vermoderingsproces) na een periode van maximale strooisel-accumulatie in de volwassen fase van het voormalige productiebos. Deze veerkracht lijkt afhankelijk van de ontwikkeling van het bosecosysteem. Het onbeheerde eiken-beukenbos lijkt nu in een oude, door beuken gedomineerde fase te verkeren. De Hh-laag lijkt ondanks de gedeeltelijke vermodering in de afwezigheid van verregaande verstoring resistent tegen volledige afbraak (Berg et al. 2005). Sterker nog: de dikte van de dikste H-horizont, voor zover bekend in het Mantingerbos, suggereert dat op arme tot matig arme zandgronden de groei van de Hh-laag nog honderden jaren kan voortduren (De Waal 1996). Figuur 2.7 geeft het geschatte verband weer tussen tijd en dikte van de H-laag onder eiken-beukenbos op arme zandgronden.

Veerkracht ontleent het bos o.m. aan een dikke Hh-laag. Deze laag is zuur, met een hoog N- en P-, een relatief hoog Ca-gehalte en een hoge bulk density. Een dikke H-laag in oude bossystemen op arme, zandige bodem is een belangrijke bron voor nutriënten en basen. Dit wordt ook geïllustreerd door vergelijking van de ectorganische koolstofvoorraad van een oude beukenopstand in het Speulderbos (170 jaar) vergeleken met een jonge beukenaanplant (60 jaar). De voorraad onder de jonge opstand is met 11 ton/ha slechts 20% van de voorraad onder oud bos met een dikke H-laag (Schulp et al. 2008). Hoge C/N, C/P en H/Ca verhoudingen wijzen erop dat kationen slechts beperkt gedoseerd ter beschikking komen. Kortom: de H-laag is te vergelijken met een goed gevulde voorraadkast met de deur op een kier.

Voor bosplanten betekent dit in principe een milieu met een goede nutriënten- en basenvoorziening zonder concurrentie van ruigtsoorten met een hoge behoefte aan N en/of P. De relatief hoge vochthoudende capaciteit van het dikke ectorganisch humusprofiel is in leemarm, droog moedermateriaal van groot belang (Leuscher et al. 1999). Bovendien kan de humuslaag een deel van de zaadvoorraad van de huidige en historische bosondergroei bevatten. Verder is de H-laag relatief rijk aan bodemfauna zoals potwormen (Graefe & Beylich 2006). Dit zijn allemaal aanwijzingen dat een oud en dik humusprofiel een deel van het ecosysteemgeheugen vormt. Met andere woorden: een zich verjongend bossysteem op arme zandgronden zal door het aanwezig blijven van een substantieel deel van het humusprofiel niet terugvallen in een beginstadium van het ecosysteem. Verjonging wordt voor diverse soorten bemoeilijkt door de compacte organische laag. Alleen beuk lijkt zich nog redelijk te verjongen in dikke humusprofielen, vergeleken met eik en vooral grove den (De Waal & Winteraeken 1999). In de praktijk blijkt echter dat op diverse plekken in het verouderende bos, bijvoorbeeld op wortelkluiten en in wortelkuilen na windworp of door graafactiviteiten van dieren, genoeg bressen in de oude humuslagen geslagen worden om ook verjonging op minerale bodem gaande te houden.



Figuur 2.7. Het verband tussen de leeftijd van het eiken-beukenbos en de diktes van de verschillende ectorganische humushorizonten op zwak lemige moderpodzolgronden (bron: BES database, Alterra).

Bij verandering van opstand door aanplant van andere boomsoorten verandert ook de aard van het humusprofiel. Bij diepe groundbewerking verdwijnt de H-laag met de daaraan verbonden eigenschappen. Door spitten of ploegen vermengt de organische stof met de minerale bodem en verdwijnt een deel van de organische stof door verhoogde mineralisatie. Bij aanplant van bomen met slecht verteerbaar strooisel, zoals lariks, treedt degradatie van de moderpodzol op, getuige de vorming van een duidelijke uitspoelingshorizont. Terugkeer naar de oorspronkelijk moderachtige, milde humusvorm is dan moeilijk. Met andere woorden: de veerkracht van het systeem neemt af. Onder grove den kan nog vrij veel van de oorspronkelijk H-horizont bewaard gebleven zijn. Natuurlijke verjonging van eik op arme zandgronden bevordert de aanvoer van een milder strooiseltype wat weer in een grotere veerkracht resulteert. Onzekere factor is, althans op de Veluwe, de verhoogde activiteit van zwijnen in eikenopstanden. Bij aanwezigheid van eik en adelaarsvaren in het bossysteem is een verhoogde wroet- en graafactiviteit van zwijnen waar te nemen. Bij een ondergroei van adelaarsvaren wordt niet alleen het humusprofiel maar ook de minerale bodem grondig verstoord. Dit resulteert in een verhoogde mineralisatie van organische stof en een gedeeltelijke vernietiging van de Hh-laag. Aan de andere kant wordt verjonging van eik en grove den door het omwoelen van de oorspronkelijke humuslaag bevorderd. Over de draagwijdte van deze effecten is weinig bekend.

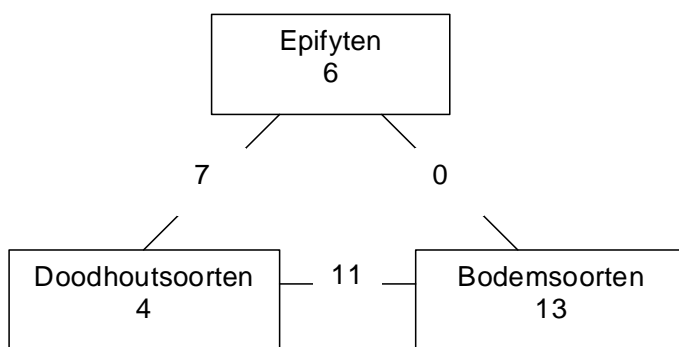
## 2.5 Resultaten (mos)vegetatie

Het aantal soorten vaatplanten op de bosbodem op de droge, hogere zandgronden is zo klein, en wordt zo sterk bepaald door de hoofdboomsoort, dat beheereffecten lastig zijn vast te stellen alleen aan de hand van vaatplanten. Het aantal soorten mossen is hier aanzienlijk groter. Bovendien komen mossen niet alleen voor op de bosbodem, maar ook op levende boomstammen (epifyten) en dood hout, structurelementen waarvan hoeveelheid en ecologische kwaliteit sterk worden beïnvloed door het beheer. Een derde voordeel van mossen is dat ze jaarrond kunnen worden geïnventariseerd. Tot slot is er veel bekend van de ecologie van mossen en van veranderingen in de mosflora en de oorzaken hiervan (Siebel et al. 2006; BLWG 2007; Bijlsma et al. 2009a). Van de vegetatie in de 51 proefvlakken in het Speulderbos zijn hierom alleen de mossen onderzocht.

In totaal zijn 41 mossoorten aangetroffen. Bijlage 2 geeft de totaallijst met enkele kenmerken per soort en de frequentie in beheerde en onbeheerde plots<sup>7</sup>. De mossoorten zijn op voorhand toegekend aan ecologische groepen: epifyten, doodhoutsoorten en bodemmosses. Veel soorten komen landelijk gezien zowel epifytisch voor als op dood hout of zowel op dood hout als op de bosbodem (Figuur 2.8).

---

<sup>7</sup> Met 'beheerd' wordt regulier beheer of 'houtkap' bedoeld; met 'onbeheerd' een beheer van nietsdoen (zie 2.1 voor ligging en kenmerken van de plots).



Figuur 2.8. Aantallen mossoorten in de onderzochte plots van het Speulderbos verdeeld over ecologische groepen. In de kaders staan de voornamelijk tot de betreffende groep beperkte soorten. In de verbindingslijnen staan de aantallen soorten die zowel epifytisch als op dood hout of zowel op de bosbodem als op dood hout voorkomen.

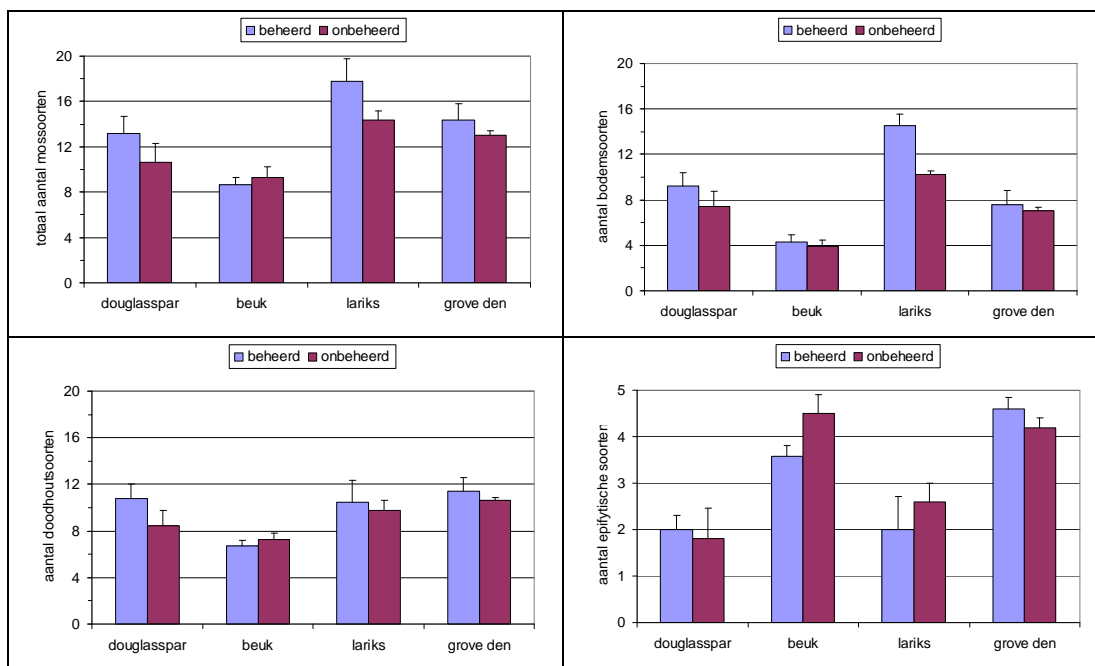
De frequentieverdeling van de mossen in beheerde plots verschilt niet opvallend van die in onbeheerde plots (Figuur 2.9; Bijlage 2). Beheerde en onbeheerde plots hebben elk 7-8 unieke soorten.



Figuur 2.9. Frequentie van mossoorten in beheerde en onbeheerde plots in het Speulderbos.

### 2.5.1 Beheer- en boomsoorteffecten

Het gemiddeld totaal aantal mossoorten per plot laat een sterk boomsoorteffect zien ( $p=0.000$ ) en een minder sterk ( $p=0.048$ ) beheereffect (Figuur 2.10). In deze figuur is ook per ecologische groep (epifyten, bodemsoorten, doodhoutsoorten) de verdeling over beheervorm en boomsoort gegeven. Het boomsoorteffect komt vooral op rekening van beuk met significant lagere aantallen bodemsoorten en soorten van dood hout. Het beheereffect is het gevolg van de significant hogere aantallen bodemmossen in beheerde opstanden. Hierbij spelen de onder 2.4.3 genoemde, met een opener bos samenhangende factoren waarschijnlijk de doorslag.



Figuur 2.10. Gemiddeld aantal mosssoorten (en standaardfout) in plots in beheerde en onbeheerde opstanden van grove den, beuk, lariks en douglasspar in het Speulderbos. Totaal aantal soorten en aantallen van soorten die (ook) voorkomen op de bosbodem, dood hout en levende stammen (epifyten).

Figuur 2.10 laat nog enkele opvallende patronen zien. Ten eerste wordt de verdeling van het gemiddeld totaal aantal soorten sterk bepaald door bodemsoorten en soorten van dood hout. De verdelingen van de soortantallen over de boomsoorten zijn voor beide groepen vrijwel gelijk. Het aantal soorten epifyten is aanzienlijk kleiner en de verdeling over boomsoorten wijkt sterk af van die van bodemsoorten en doodhoutsoorten. Ten tweede scoren grove den, lariks en douglasspar significant hoger in aantal doodhoutsoorten dan beuk, ongeacht beheer. Ten derde is het aantal epifyten in grove den vergelijkbaar hoog met het aantal in beuk. Dit laatste lijkt opmerkelijk omdat op dennenstammen praktisch geen epifyten voorkomen.

De verklaring van deze patronen wordt gegeven door figuur 2.8. De groep van doodhoutsoorten omvat 4 soorten die voornamelijk op dood hout, 7 soorten die ook epifytisch en 11 soorten die ook op de bosbodem voorkomen. De verdeling van soorten over ecologische groepen wordt dus gedomineerd door doodhoutsoorten incl. soorten die ook op de bosbodem of epifytisch voorkomen. De variabelen 'totaal aantal soorten', 'aantal bodemsoorten' en 'aantal doodhoutsoorten' zijn dan ook sterk positief gecorreleerd. Aangezien er in beukenbossen vrijwel geen mossen op de bosbodem groeien, is het aantal doodhoutsoorten er strikt afhankelijk van dood hout. Onder grove den, douglasspar en vooral lariks is vaak wel een moslaag aanwezig. Verder is ontschorst dood beukenhout in Nederland voornamelijk arm aan mossen, waarschijnlijk omdat dode zeer dikke, op de bosbodem liggende beukenstammen nog weinig voorkomen en doordat stammen die geïnfecteerd zijn door de algemene, obligate beukensoort Stekelige korstkolgzwam (*Eutypa spinosa*), zeer hard en droog worden en daardoor ongeschikt voor mossen (Veerkamp in Jagers op Akkerhuis et al. 2005). Het relatief hoge aantal epifyten in de

plots van grove den is te danken aan soorten die zowel epifytisch als op dood hout voorkomen. Ontschorste dode liggende dennenstammen op de Veluwe zijn heel speciaal om hun mosflora, met name obligate doodhoutsoorten (Bijlsma & Ten Hoedt 2006).

Het aantal epifytische soorten is significant negatief gecorreleerd met het aantal bodemsoorten (en dus vooral met naaldbos) en met het grondvlak. De verklaarde variantie is echter gering, namelijk 11% resp. 16%. Epifyten zijn significant positief gecorreleerd met de mengingsgraad, het aantal boomsoorten per plot met stamdiameters  $\geq 10$  cm (verklaarde variantie 15%). Deze uitkomsten bevestigen wel dat epifytische mossen gebaat zijn bij dikke(re) bomen van verschillende loofboomsoorten in niet te dichte bossen.

### 2.5.2 Kwaliteitsindicatoren

Uit de vorige paragraaf blijkt dat boomsoort- en beheereffecten kunnen worden aangetoond op grond van het gemiddeld totaal aantal mossoorten per plot en de aantallen mossoorten per ecologische groep per plot. De interpretatie van deze uitkomsten is echter lastig, niet alleen door de sterke overlap in soorten tussen ecologische groepen. Figuur 2.9 suggereert dat douglassparopstanden belangrijker zijn voor doodhoutsoorten dan beukenbossen en dat bodemmossen vooral gebaat zijn bij naaldbos. Soortenrijkdom op zich is echter geen goede kwaliteitsmaat. De meeste soorten zijn algemeen (Bijlage 2) en kunnen nieuw habitat, bijvoorbeeld na verstoringen, snel koloniseren. Het zijn vooral soorten waarover beheer en beleid zich geen zorgen hoeven maken.

Een klein aantal van de aangetroffen mossoorten zijn relictsoorten<sup>8</sup> (Bijlage 2). Deze soorten zijn beperkt in hun verspreiding en/of vestiging en indiceren hierdoor de kwaliteit van een lange continuïteit in bosgebruik. In figuur 2.11 is de verdeling van deze relictsoorten over boomsoorten en beheervormen weergegeven. Er is sprake van een significante interactie tussen boomsoort en beheervorm, als gevolg van het relatief veel voorkomen van bosrelictsoorten in beheerde lariksopstanden, terwijl voor de overige boomsoorten juist in onbeheerde opstanden meer relictsoorten voorkomen.

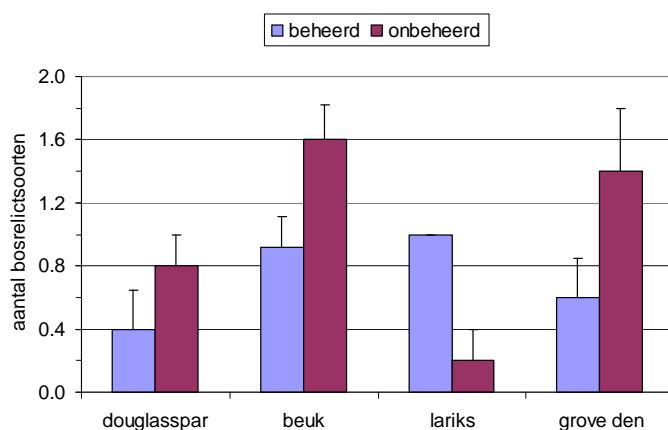
Van de relictsoorten komt het zeldzame en bedreigde glad kringmos alleen in het onbeheerde beukenbos voor, met name rond bastwonden (Figuur 2.12). Het is een soort van relatief basenrijke schors met relatief veel vindplaatsen in essenhakhout. Op de sterk verzuurde Veluwe is het een uitgesproken relict: nieuwe vestigingen binnen het boscomplex komen waarschijnlijk niet meer voor.

Ook groot gaffeltandmos is een landelijk gezien zeldzame relictsoort. Het is een obligaat bosbodemmos. Vroeger kwam het voor in de veel opener boombossen van

---

<sup>8</sup> Onder relictsoorten worden hier soorten verstaan waarvan bekend is of waarvan mag worden aangenomen dat ze tenminste vanaf het begin van 19e eeuw in het betreffende landschap voorkomen en moeite hebben zich over grote afstand te (her)vestigen.

de Noord-Veluwe, maar in deze inmiddels door beuk gedomineerde bossen is het door lichtgebrek en strooiselaccumulatie vrijwel verdwenen. In het beukenbos van bosreservaat Pijpebrandje zijn in 2001 nog kleine plekje groot gaffeltandmos aangetroffen. Op de Veluwe komt het nu vooral nog in noordhellingen van randwallen voor (Bijlsma et al. 2009a). Tijdens het onderzoek werd een grote populatie van groot gaffeltandmos aangetroffen in een beheerd lariksbos uit 1949. De open bosstructuur zorgt hier zomers toch voor enige beschutting, maar voor de rest van het jaar profiteert het mos van een maximale hoeveelheid diffuus licht (Figuur 2.12). Kennelijk fungeert lariksbos nu als refugium van deze soort in het Speulderbos.



*Figuur 2.11. Gemiddeld aantal bosrelictsoorten (met standaardfout) onder de mossen in beheerde en onbeheerde opstanden van grove den, beuk, lariks en douglasspar in het Speulderbos.*

Het knikkend palmpjesmos is een obligate epifyt die in het Speulderbos algemeen voorkomt op eik en beuk. Het is een tweehuizige soort (met aparte mannelijke en vrouwelijke planten) die in het Speulderbos geregeld sporenkapsels vormt, wat te danken is aan de vele dikke, oude bomen waarop zich zowel mannelijke als vrouwelijke planten hebben kunnen vestigen. Dergelijke bomen zijn karakteristiek voor bosrelicten. Aangezien de onderzochte beukenbossen allemaal oud zijn (Tabel 2.1), is er geen verschil in voorkomen van palmpjesmos tussen beheerde en onbeheerde opstanden (Bijlage 2). Het palmpjesmos breidt zich in tegenstelling tot glad kringmos langzaam maar gestaag uit in jongere bossen.

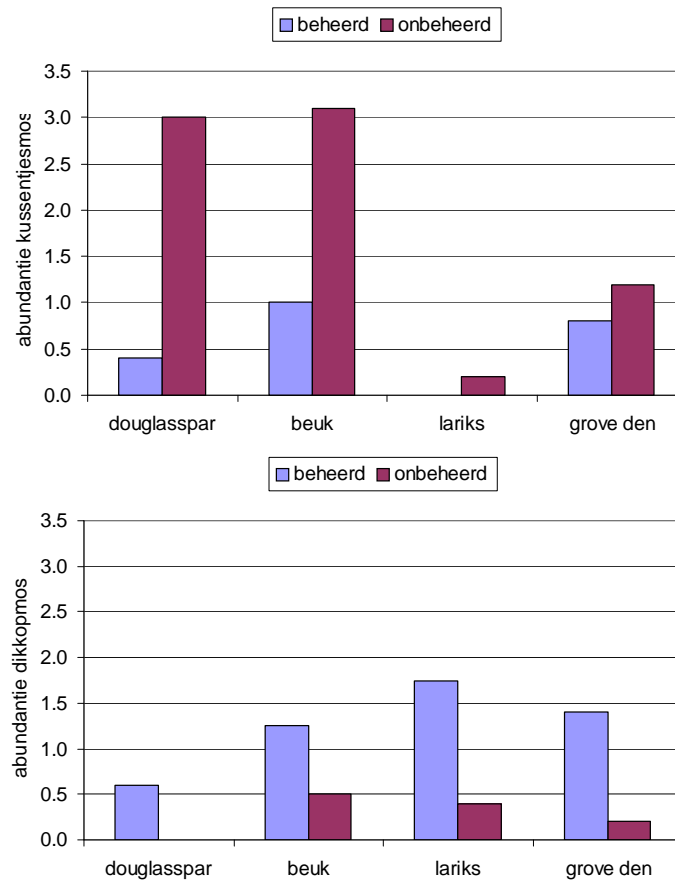
De relictsoort neptunusmos komt voor op beschutte humeuze steilkantjes en stamvoeten van eik en berk en op ontschorst, matig verteerd dood hout in oude bossen. Het is een eenhuizige soort die naar verwachting zich zal uitbreiden in het jongere bos als vestigingscondities daar beschikbaar komen. Het is echter een weinig concurrentiekrachtige soort die afhankelijk is van een continu aanbod van geschikt substraat. In het Speulderbos komt neptunusmos vooral voor op dode, liggende stammen van grove den en op sterk verteerde eikenstobben. Op liggende dode stammen van eik en beuk is het door Van Dort & Spier (2006) niet aangetroffen in het Speulderbos.





Figuur 2.12. Zeldzame bosrelictmossen in het Speulderbos. Boven: glad kringmos (*Neckera complanata*) komt vooral voor op de voet van beuken in de randen van open plekken. De behoefte aan wat basenrijkere schors blijkt uit de voorkeur voor boomvoeten met bastwonden. Nieuwe vestigingen binnen het bos komen vrijwel niet meer voor. Onder: het groot gaffeltandmos (*Dicranum majus*) kwam vroeger regelmatig voor in het openere eiken-beukenbos maar is door successie naar beukenbos (op de achtergrond) vrijwel verdwenen van de bosbodem. Dit oude, open lariksbos fungeert, gezien de hoge kussens op de bosbodem, als een gunstige alternatief biotoop (foto's: Rienk-Jan Bijlsma).





Figuur 2.13. De abundantie (het gemiddeld aantal structurelementen waarop de soort is aangetroffen) van *kussentjesmos* (boven) en *gewoon dikkopmos* (onder) in de onderzochte plots in het Speulderbos.

Het algemeenste bosrelictmos in het Speulderbos is kussentjesmos. Vroeger kwam het hier algemeen voor op de bosbodem. Nog steeds is in humusprofielen onder gesloten beukenbos op de grens van minerale bodem en ectorganisch humusprofiel vaak een laagje kussentjesmos te vinden. In tegenstelling tot groot gaffeltandmos kan kussentjesmos ook zeer vitaal voorkomen op dood hout en stamvoeten van levende bomen. Het verspreidt zich vooral door fragmentatie. Door deze eigenschappen is het nog steeds te vinden in het door beuk gedomineerde boombos, vooral in de onbeheerde delen (Figuur 2.13). In het bosreservaat vormt deze tweehuizige soort op enkele plaatsen zelfs sporenkapsels: een landelijk zeldzaam fenomeen. Kussentjesmos is een heel geschikte indicatorsoort voor extensief beheer met een lange continuïteit. Ter vergelijking is in figuur 2.13 ook gewoon dikkopmos opgenomen, een landelijk zeer algemene soort van ruderaal habitats. Deze concurrentiekrachtige soort is eenhuizig en vormt bijna altijd overvloedig sporenkapsels. In deze kenmerken en zijn gedrag is dikkopmos het tegenovergestelde van een relictsoort. In het voedselarme Speulderbos komt dikkopmos vooral voor op de verterende schors van dode liggende stammen van loofboomsoorten, kennelijk met een zwaartepunt in beheerd bos (Figuur 2.13).

### 2.5.3 Discussie: kwaliteit in en rond bosrelicten

Een belangrijke kwaliteit van oude bossen wordt gevormd door populaties van soorten die momenteel door één of meer oorzaken moeite hebben zich over grote afstanden te (her)vestigen. De aanwezigheid van dergelijke populaties duidt op een historische continuïteit die teruggaat op excursieverslagen uit de eerste helft van de 19<sup>e</sup> eeuw. Voor een aantal van deze relictsoorten is natuurlijke verzuring, versterkt door atmosferische depositie, in eerste instantie het belangrijkste knelpunt voor hervestiging (Bijlsma et al. 2009a). In tweede instantie gaat ook versnippering meespelen. Voorbeelden op de droge hogere zandgronden zijn de vaatplanten adelaarsvaren en witte klaverzuring, soorten die een uitgesproken relictstatus hebben ondanks het feit dat ze zich lokaal vegetatief nog zeer lang kunnen handhaven.

In de voormalige productiebossen van eik en beuk die zich ontwikkelen naar beukenbossen is (her)vestiging van deze groep van relictsoorten problematisch. Alleen enkele soorten die profiteren van dood beukenhout kunnen zich handhaven. Dood beukenhout is, in vergelijking met eik en grove den, echter arm aan specifieke doodhoutsoorten. Epifyten zijn vooral gebaat bij dikke bomen en bomen met bastwonden. De meeste epifyten zijn gebaat bij een open-schaduwklimaat met relatief veel diffuus licht. Dit doet zich voor in de zuidrand van de wat grotere open plekken in het bos. Een vrijwel gesloten beukenbos is arm aan epifyten. Meer uitwijkmogelijkheden voor deze groep van epifyten vraagt om het gedogen van bomen met bastwonden en een heterogenere bosstructuur.

Hoe nauwer de substraatvoorkeur, hoe moeilijker een mossoort het heeft zich te handhaven, vooral bij tweehuizige soorten (Bijlsma & Van Dort in Jagers op Akkerhuis et al. 2007). Het obligate bodemmos groot gaffeltandmos en de obligate epifyt glad kringmos, beide tweehuizig, zullen naar verwachting zich niet kunnen handhaven in een door beuk gedomineerd bos.

In het algemeen vormt dood hout een belangrijke vochtbuffer, vooral in bossen op de droge, hogere zandgronden. Het is niet alleen belangrijk als substraat voor specifieke doodhoutsoorten (mossen, paddenstoelen, geleedpotigen) maar ook als uitwijkmogelijkheid en vervolgens als uitvalsbasis voor vaatplanten (Koop 1981), bodemmossen en in mindere mate epifytische mossen (Bijlsma in Jagers op Akkerhuis et al. 2005). Dood hout draagt dus sterk bij aan de veerkracht van het bos en meer naarmate er meer soorten, typen (staand, liggend) en verteringsstadia voorkomen. Wortelkluiten en -kuilen vormen een ander belangrijk alternatief substraat voor bodemsoorten met een geringe strooiseltolerantie.



### 3 Droge heide

Droge heide is een natuurtype met veel knelpunten waaronder versnippering, verbossing, vergrassing en verzuring. Sinds de jaren 1950 is heidebeheer een belangrijk onderzoeksveld dat na 1980 zich sterk richt op het tegengaan van effecten van verzuring en vermesting (Diemont 1996). Er bestaan richtlijnen voor het beheer van heidevegetaties, waarbij de nadruk ligt op de ontwikkeling van structuurrijke heide met een diversiteit van begroeiingstypen incl. open zand (o.a. Gimingham 1992; Stuijzand et al. 2004).

In de praktijk is het echter lang niet altijd duidelijk welke voorwaarden en beperkingen gelden voor de ontwikkeling van een duurzame diversiteit aan heideachtige begroeiingstypen. Enerzijds is er veel aandacht voor historische vormen van heidegebruik, anderzijds geldt vaak toch een jong, 20<sup>ste</sup> eeuws referentiebeeld van overwegend paarse heide. Veelal worden beheermaatregelen, zoals plaggen, chopperen, maaien en branden niet alleen ingezet om stikstofdepositie te compenseren, maar ook om een bepaalde structuurdiversiteit in de paarse heide te behouden of te ontwikkelen.

Er is zeker aanleiding om te zoeken naar extensievere vormen van beheer in heideterreinen:

- de ecologische noodzaak om gradiënten en ruimtelijke heterogeniteit in het bos- en heidelandschap (incl. ontginningen) te versterken (Siepel et al. 2009)
- het realiseren van een hogere productiviteit dan in periodiek geplagde heide (Diemont & Oude Voshaar 1994), wat ten goede komt aan de biodiversiteit
- het verbeteren van de vochthuishouding waardoor droge heide minder gevoelig wordt voor perioden van extreme droogte (Bijlsma et al. 2009)
- het verlagen van de beheerkosten.

Er zijn vrijwel geen heideterreinen te vinden waarin een ontwikkeling van 50 jaar of langer plaatsvindt zonder directe ingrepen anders dan het verwijderen van opslag. Kennis van de natuurlijke ontwikkeling van heideachtige vegetaties in het geval alleen verbossing actief wordt tegengegaan, is dan ook gering en ontleend aan korte-termijn waarnemingen zoals vergrassing of aan veronderstelde successieschema's waarbij dwergstruiken worden vervangen door grassen. Dit hoofdstuk gaat over de meer natuurlijke ontwikkeling van droge, heideachtige vegetaties en de hiermee samenhangende kwaliteiten. Cruciaal hierbij is begrip van de geomorfologische en bodemkundige uitgangssituatie en de interactie tussen vegetatie en humusprofiel.

De aanduiding droge heide gebruiken we voor het gehele spectrum van (brem)struwelen, dwergstruikvegetaties (struikhei, kraaihei, dophei, bosbessen), heischrale en grazige vegetaties als vervangingsgemeenschappen van bos op de droge, hogere zandgronden. Dit is de heide ('woeste grond') zoals weergegeven op historische kaarten (zie ook 3.5.1).

### 3.1 Werkwijze

In het winterseizoen 2006-2007 is de vegetatiestructuur bepaald in 142 transecten van 50 m, met 6 2x2 m plots per transect (dus om de 10 m). In eerste instantie zijn heideterreinen in het Nationaal Park Veluwezoom geselecteerd omdat hiervan gedetailleerde beheergegevens beschikbaar waren in GIS (plaggen, maaien en branden), afgeleid van luchtfotoreeksen vanaf ca. 1950 (André ten Hoedt, Nationaal Park Veluwezoom, Natuurmonumenten). Het gaat hierbij om de Terletse heide, de Rheder- en Worthrhederheide en het Herikhuizerveld. In tweede instantie zijn de Ginkelse heide, Ederheide en Arnhemse heide ook betrokken in het onderzoek (Defensie). Hiervan was de beheerhistorie niet bekend. De keuze voor heideterreinen op de Veluwe werd ingegeven door de beschikbare tijd en de wens om variatie in vegetatiestructuur en humusprofiel binnen en tussen heideterreinen in kaart te brengen. In de tabellen 3.1-3.2 zijn enkele bodemkundige en geomorfologische kenmerken van de onderzochte heideterreinen samengevat.

Tabel 3.1. Verdeling van de onderzochte plots per heideterrein over eenheden van de bodemkaart van Nederland 1:50000.

TerreinNaam	gHd30-VII	gY21-VIII	gY30f-VII	gY30f-VIII	gY30-VIII/ gHd30-VIII	Hd21-VII	Hd21-VIII/ Y21-VIII	Ld5-VII	Y21-VII	Y21-VIII	Zd21-VII	Zd21-VIII	ZY30-VII
Arnhemse heide	66												
Ederheide		30		7	104	63	14			50		8	
Ginkelse heide						24			36				
Herikhuizerveld			111					42	12		6		13
Rheder- en Worthrhederheide	120												
Terletse heide	144												

Tabel 3.2. Verdeling van de onderzochte plots per heideterrein over eenheden van de geomorfologische kaart van Nederland 1:50000.

TerreinNaam	Daluitspoelingswaai	Droog dal (+/- dekzand/loss)	Grondmorenenglooiing	Hoge stuwwal	Hoge stuwwal bedekt met dekzand	Laag landdun	Lage landdunen + bijbehorende vlakten/lagten	Snelwaterwaai	Snelwaterwaai (sandf)	Stuwwalplateau	Vlakte van sneeuwsnelwaterafzettingen
Arnhemse heide		9						57			
Ederheide	66			102		34			68		6
Ginkelse heide							48		12		
Herikhuizerveld		38		6	134		6				
Rheder- en Worthrhederheide		14		90			16				
Terletse heide		18	31	64				17		14	

De transecten zijn binnen de terreinen verspreid over vegetaties met struikhei. Per plot zijn o.a. genoteerd: de bedekkingen van de dominante soorten en van de moslaag, het percentage kale bodem met mineraal zand/grind, de aandelen jonge (lage), volwassen (hoge, rechtopstaande), aftakelende (liggende) en dode struikhei, de maximale hoogte van struikhei en de hierbij behorende lengte en de maximale dikte van de struikhei. Verder is genoteerd of liggende takken wortelden. Deze structuurgegevens zijn uitgewerkt in 3.2.

In de loop van 2007 (en aanvullend in 2008 en 2009) zijn in een selectie van de transecten het humusprofiel en de vegetatie beschreven. De selectie vond plaats op grond van de beheerhistorie (plagplekken met bekende ouderdom, ongeplagde delen), geomorfologie en bodem (o.a. humus- versus moderpodzol). Aanvullend zijn humusprofielen onderzocht in o.a. het Greveld bij Gortel (Staatsbosbeheer) en op de Elspeetse heide (gemeente Nunspeet). De gecombineerde gegevens van vegetatie en humusprofiel zijn uitgewerkt in 3.3.

## **3.2 Structuurvariatie**

Structuurvariatie is een belangrijk beheerdoel. Niet alleen biedt heide met verschillende ontwikkelingsfasen een grote diversiteit aan habitats voor met name fauna. Structuurrijke heide is ook minder vatbaar voor grootschalige sterfte door droogte, vorst of heidehaantje dan heide met een grootschalig uniforme structuur.

Van de structuurkenmerken worden variatie in ontwikkelingsfase van struikhei (3.2.1), in hoogte en hoogte-dikte verhouding van struikheitakken (3.2.2) en beworteling en vegetatieve verspreiding (3.2.3) besproken.

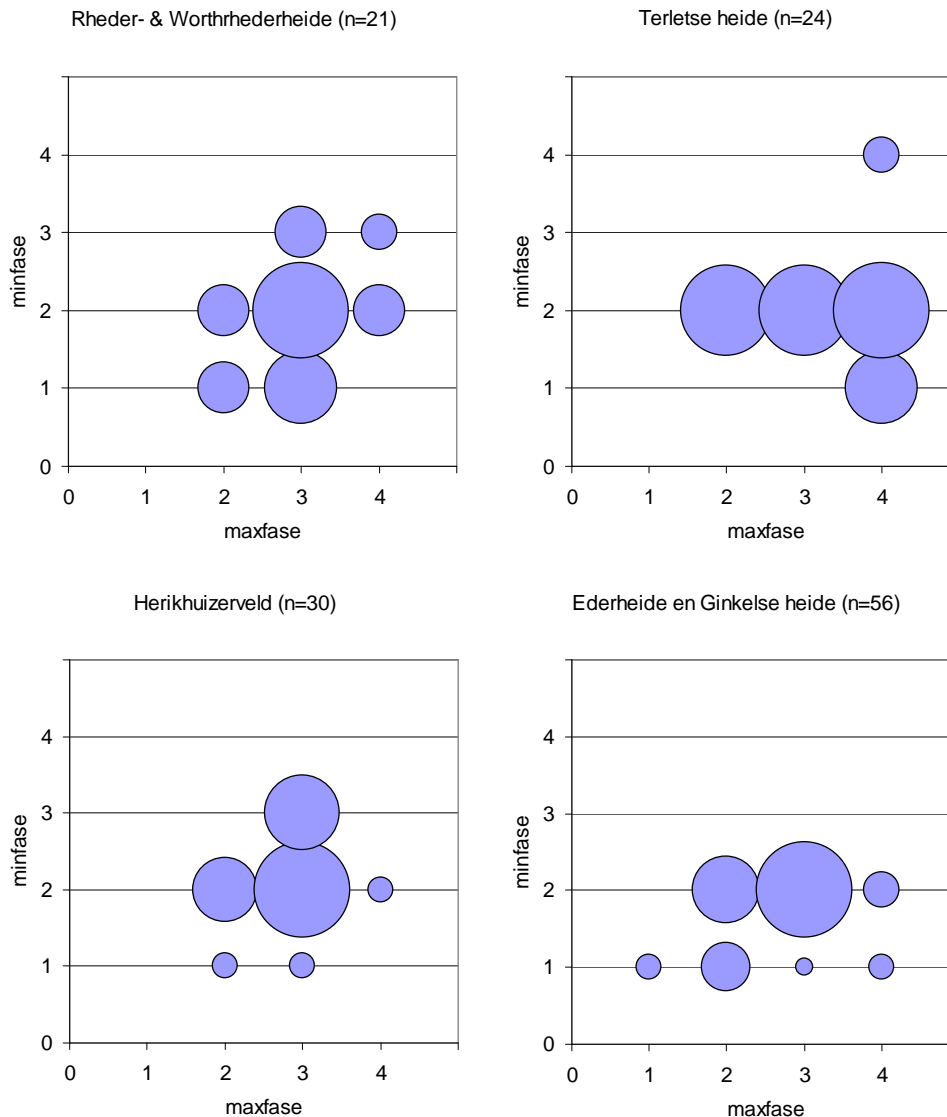
### **3.2.1 Ontwikkelingsfasen**

Een struikheiplant wordt ca. 30-40 jaar oud en doorloopt groeifasen die worden aangeduid als pionier-, opbouw-, volwassen- en vervalfase (o.a. Hobbs & Gimingham 1987). Wij hebben geen onderscheid gemaakt tussen opbouw- en volwassenfase. De per plot bepaalde bedekkingen van jonge, volwassen (staande), aftakelende (liggende) en dode struikhei zijn gebruikt voor een toekenning van een fase per plot volgens tabel 3.3. De fase 'jong' geldt alleen voor plots waarin zich geen aftakelende of dode hei bevindt en waarin jonge hei domineert. Dit zijn vooral plagplekken. De fase 'mozaïek' betreft heide met zowel jonge als aftakelende of dode struikhei, ongeacht het aandeel volwassen hei.

Aan elk plot is volgens tabel 3.3 een fase toegekend en vervolgens aan elk transect (van 6 plots) een minimum- en maximumfase. De verdeling van transecten over de combinaties van minimum- en maximumfase geeft een goed beeld van de structuurheterogeniteit per heideterrein. Deze verdelingen zijn weergegeven in figuur 3.1.

Tabel 3.3. Toekenning van een ontwikkelingsfase per plot op grond van de procentuele bedekking van jonge, volwassen (staande), aftakelende (liggende) en dode struikhei. De beslissingsregels (in SQL-format) worden achtereenvolgens toegepast waarbij alleen plots zonder een eerdere toekenning worden betrokken (fase is null). Zie tekst voor nadere toelichting.

fase	aanduiding	beslissingsregel
1	jong	(jong >= staand) and (liggend=0) and (dood=0)
2	volwassen	((staand > (liggend+dood) and jong=0) or (staand > jong and liggend=0 and dood=0)) and (fase is null)
3	aftakelend	(liggend+dood >= staand) and (jong=0) and (fase is null)
4	mozaïek	niet jong, volwassen of aftakelend (fase is null)



Figuur 3.1. De verdeling van transecten over de aangetroffen minimale en maximale ontwikkelingsfase van struikhei (volgens tabel 3.3) per heideterrein. Toelichting: Een grote cirkel voor maxifase=3 en minifase=2 betekent dat veel transecten zich bevinden in de overgang van de volwassen (staande) fase (=2) naar de aftakelende (liggende) fase (=3). Cirkels waarvoor maxifase=minifase betreffen transecten met slechts één ontwikkelingsfase. In het geval van maxifase=minifase=4 gaat het om een mozaïek van verjonging en sterfte (alleen op de Terletse heide).

Uit figuur 3.1 blijkt dat alleen op de intensief beheerde Ginkelse heide en Ederheide jonge hei (zonder aftakelende of dode hei) op grotere schaal voorkomt (maxfase= minfase= 1). De meeste transecten zijn hier qua structuur uniform en verkeren in de overgang van volwassen naar aftakelend (minfase= 2, maxfase= 3) of zijn grootschalig volwassen (minfase= maxfase= 2). Hier tegenover staat de Terletse heide met relatief veel fase 4, een mozaïek met zowel jonge als aftakelende stadia, ook over grotere oppervlakten (maxfase= minfase= 4). Dit laatste is aangetroffen na vlaksgewijze sterfte van struikhei (waarschijnlijk door droogte), gevolgd door vlaksgewijze verjonging. De Rheder- en Worthrhederheide heeft een zeer gevarieerde structuur met overwegend volwassen heide met veel overgangen naar zowel jonge als aftakelende heide. Het Herikhuizerveld lijkt het meest uniform qua structuur wat waarschijnlijk het gevolg is van de relatief rijke bodem (lemige moderpodzolen in verzuurde löss; Tabel 3.1). De heideontwikkeling op moderpodzolgronden verloopt anders dan op humuspodzolgronden (zie 3.3) en ook de dynamiek van struikhei zelf is waarschijnlijk anders dan op humuspodzolen (zie 3.2.3). De Ginkelse heide, Ederheide, Terletse heide en Rheder- en Worthrhederheide liggen grotendeels op humuspodzolen (Tabel 3.1).

### 3.2.2 Maximale stengeldikte en LD-verhouding

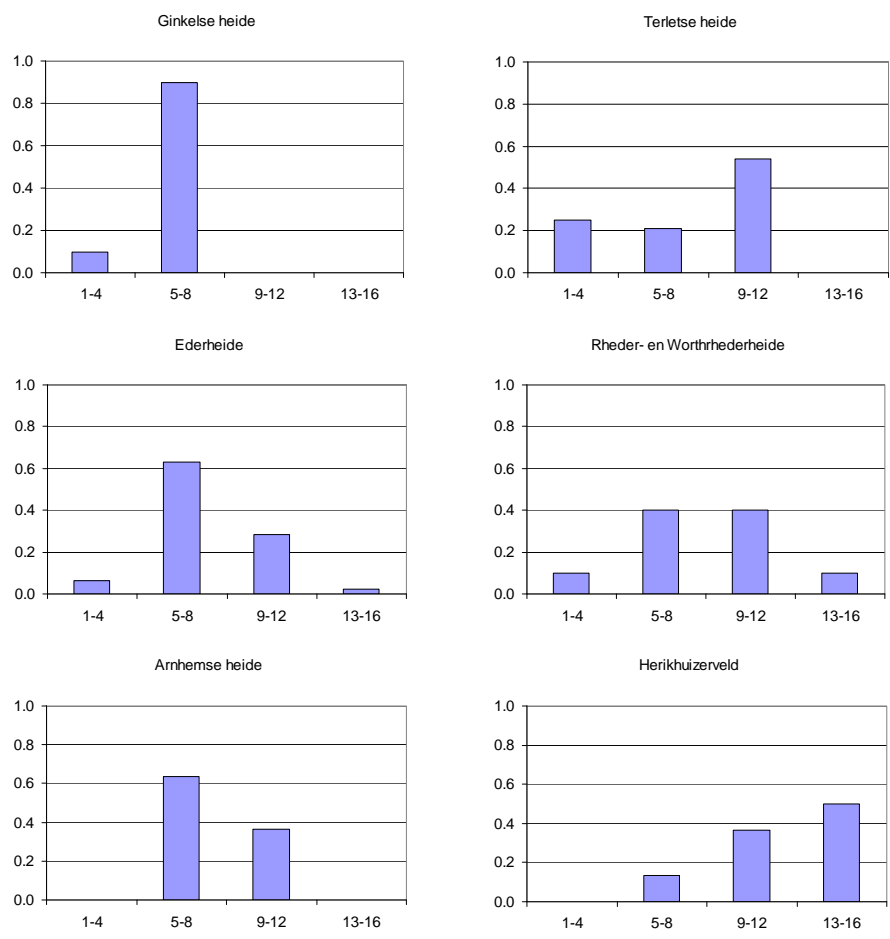
De productiviteit van heideterreinen wordt binnen ons klimaatgebied vooral bepaald door de bodemvruchtbaarheid van het moedermateriaal. Een hogere productiviteit wordt in verband gebracht met een kortere levensduur van struikhei (Diemont & Hengeveld in Diemont 1996). Als benadering voor leeftijd is per plot van de dikste struikheistengel zowel de dikte als de lengte bepaald.

De terreinen verschillen sterk in frequentie over klassen van maximale stengeldikte (Figuur 3.2), maar de gemiddelde maximale stengeldikte verschilt niet significant tussen bodemtypen. Er is statistisch alleen sprake van een terreineffect. De relatie tussen maximale dikte en corresponderende stengellengte kan goed worden beschreven met een regressie door de oorsprong (Figuur 3.3), wat niet wegneemt dat er zeer significante verschillen zijn in LD-verhouding tussen de terreinen (Figuur 3.4). Het lijkt erop dat de minst beheerde terreinen (Herikhuizerveld, Rheder- en Worthrhederheide) de relatief dikste heidestengels leveren (met kleinste LD-ratio). In hoeverre hier ook de oudste heideplanten voorkomen, is wel waarschijnlijk maar niet onderzocht (zie ook 3.2.3).

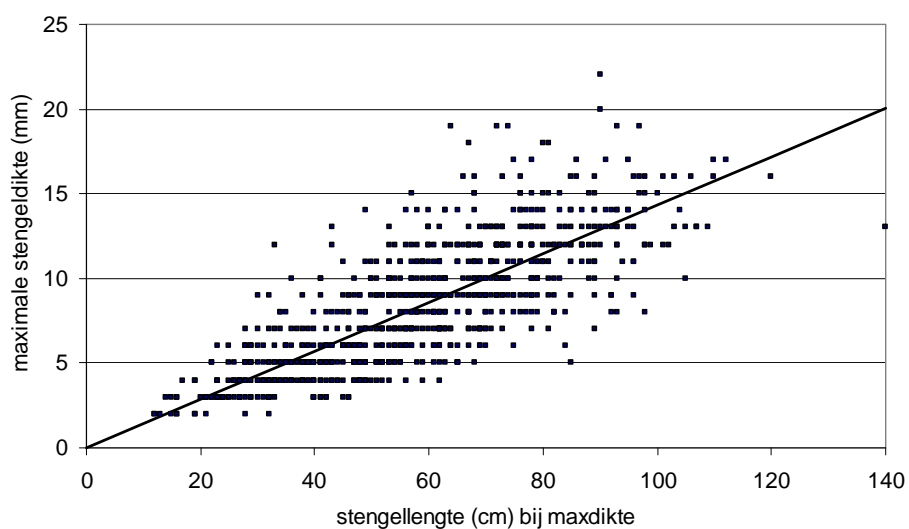
### 3.2.3 Beworteling en vegetatieve groei

De in 3.2.1 beschreven groeifasen van struikhei beschrijven de populatiedynamiek van struikhei slechts ten dele. De heideplanten kunnen veel ouder worden door zich vegetatief te handhaven via wortelende takken (afleggers; 'layering'). Vooral in hoogveen, natte heide en stuifzandheide is dit een veelvoorkomende vorm van voortplanting (Hobbs & Gimingham 1987).



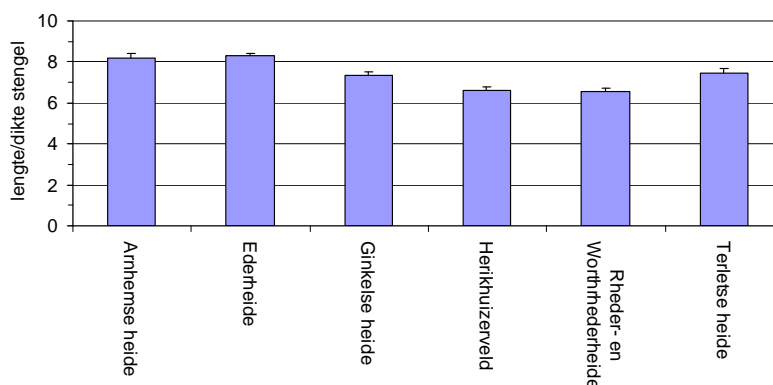


Figuur 3.2. Frequentieclassen van maximale diameter (mm) van struikbeistengels over plots per heideterrein.



Figuur 3.3. Maximale stengeldikte (mm) van struikhei per plot versus corresponderende stengellengte (cm). Regressie door oorsprong:  $D = 0.143 * L$ .

	A	E	G	H	R	T
Arnhemse heide (A)				**	**	
Ederheide (E)			*	**	**	**
Ginkelse heide(G)		*				
Herikhuizerveld (H)	**	**				**
Rheder- en Worthrhederheide (R)	**	**				*
Terletse heide (T)		**		**	*	



Figuur 3.4. Gemiddelde LD-verbouwing (lengte in cm/dikte in mm) met standaardfout per terrein van de dikste struikheistengels per plot. Tabel: significante verschillen in LD-verbouwing tussen terreinen (Bonferroni multiple comparisons; \*:  $p < 0.05$ , \*\*:  $p < 0.01$ ).

In de onderzochte heideterreinen blijken afleggers betrekkelijk veel voor te komen en significant meer op de relatief rijke moderpodzolen dan op de humuspodzolen (Tabel 3.4). De gemiddelde bedekking van slaapmossen is in plots met afleggende struikheide significant hoger dan in plots zonder afleggende struikheide (met een aandeel liggende en/of dode struikheide): 87% resp. 79% ( $p=0.00$ ). Beide resultaten wijzen op een positief verband tussen het optreden van afleggers en vochtbeschikbaarheid. Waarnemingen van afleggende struikheide in gaps in oude heide ('H-heide'; zie 3.4.3) op humuspodzolen (Rheder- en Worthrhederheide) wijzen in dezelfde richting.

Tabel 3.4. Frequentie van plots met afleggende struikheide verdeeld over arme (bodemcodes Zd, Hd en zY) en rijke bodems (bodemcodes Y en Ld). De analyse betreft alleen plots met een aandeel liggende en/of dode struikheide. Tussen haakjes: verwachte frequenties onder de nulhypothese van het random optreden van afleggers. Pearson Chi-Square=21.03 ( $df=1$ ;  $p=0.00$ ).

		bodem		Total
		arm	rijk	
afleggers	Ja	54 (78)	116 (92)	170
	Nee	176 (152)	154 (178)	330
Total		230	270	500

### 3.3 Bodem en humusprofielontwikkeling

De minerale rijkdom van het moedermateriaal en de hydrologie bepalen in eerste instantie de lijnen waarlangs heidevegetaties zich spontaan ontwikkelen. De hydrologie bepaalt of er sprake is van natte of droge heide. Dit hoofdstuk gaat over droge heide: heide op zandige gronden met diepe grondwaterstanden zonder permanente waterverzadiging. Binnen de droge heide komen een arm en een matig arm type voor, al naar gelang het moedermateriaal.

Tabel 3.6. Enkele bodemchemisch parameters van een haarpodzolbodem onder heide en een holtpodzolbodem onder bos (De Bakker & Edelman-Vlam 1976).

Diepte (cm)	Horizont	Fe <sub>2</sub> O <sub>3</sub> (%)	pH(KCl)	Org. Stof (%)	Leemgehalte (% minerale delen)
<b>Haarpodzol</b>					
0-5	Ah	0,18	3,6	10,1	6,5
10-15	E	0,02	3,8	1,7	4,0
18-20	Bh	0,13	3,9	9,2	5,5
25-30	Bhir	0,65	4,4	3,3	4,0
90-100	C	0,32	4,6	0,5	1,5
<b>Holtpodzol</b>					
0-6	Ahe	0,41	3,0	10,0	20
25-35	B	0,69	4,0	3,4	21
90-100	C	0,52	4,7	-	12

Tabel 3.7. Nutriëntenstatus van strooisellagen (L+F-laag) en de minerale bovengrond (0-10cm) onder *Calluna* en *Molinia* op humuspodzolen bij Kootwijk en onder *Calluna* en *Deschampsia* op moderpodzolen bij Hoog Buurlo (Hommel et al. 2009).

\*F2 en Hr bestaan deels uit fijne humus deels uit half omgezette plantenresten. De Hr is daarbij het voorstadium van een volledig amorfe Hb-laag.

\*\*Hr en Mm lagen bestaan deels uit fijne humus en deels uit halfverteerde plantenresten. Hieruit ontstaat op de moderpodzolen echter meestal geen amorfe Hb-laag.

	Horizont	Org.st.	Ntot	Ptot	C/N	C/Porg
		%	mg/100g			
<b>Humuspodzol</b>						
<i>Calluna</i>	L/F	88,1	1376	34,9	32,3	2675
<i>Molinia</i> -horst	L/F	70,6	1432	55,1	24,6	1039
<i>Calluna</i>	F2/Hr*	58,6	1211	37,2	24,4	1027
<i>Calluna</i>	0-10 cm	8,6	169	14,0	23,5	387
<i>Molinia</i> -horst	0-10 cm	8,1	168	19,0	24,0	253
<b>Moderpodzol</b>						
<i>Calluna</i>	L/F	73,6	1339	84,2	27,5	632
<i>Deschampsia</i>	L/F	69,8	1264	93,6	25,8	488
<i>Calluna</i>	Hr/Mm**	46,8	1177	64,0	24,0	170
<i>Calluna</i>	0-10 cm	11,0	249	34,7	22,2	185
<i>Deschampsia</i>	0-10 cm	9,3	231	34,2	20,7	157

In de leemarme tot zwaklemige dekzanden en gestuwde preglaciale afzettingen (met 3-14% leem) hebben zich **humuspodzolen** gevormd waarbij humus, ijzer- en mangaanoxiden in de bovengrond in suspensie zijn gegaan en uitgespoeld naar de minerale ondergrond. Op de mineralogisch wat rijkere stuwwallen en dekzandafzettingen ontstaat een veel milder bodemtype waarin gebleekte uitspoelingshorizonten grotendeels ontbreken. Deze **moderpodzolen** zijn overwegend sterk lemig (met 14- 25% leem). De vegetatie- en humusprofielontwikkeling verschilt opvallend tussen beide moedermaterialen, wat impliceert dat beide systemen ook verschillend zullen reageren op beheeringrepen. De bodemkenmerken en de humusprofielontwikkeling worden in 3.3.1 resp. 3.3.2 nader uitgewerkt, mede op grond van verschillen in bodemchemie (Tabel 3.5) en nutriëntenstatus van de ectorganische lagen en minerale bovengrond (Tabel 3.6).

Stuifzandheiden beschouwen wij als een afzonderlijk type dat vooral bekend is als Natura 2000-habitattype. Dit zijn heiden op stuifduinen of overstoven bodems. Stuifzandheiden worden onderzocht in het kader van het OBN-Stuifzandenproject (2006-2009) en hier niet nader besproken.

### 3.3.1 Droge heide op humuspodzolen

#### *Bodem*

In de heiden op leemarme bodems hebben zich humuspodzolen ontwikkeld. In droge situaties gaat het om haarpodzolen met een duidelijk en dikke, bleke uitspoelingslaag (AE- of E-horizont). Daaronder is een bruinzwarte tot zeer donker grijze compacte inspoelingshorizont ontstaan (B-horizont) door het neerslaan van uit de bovengrond en humuslaag uitgespoelde amorfe humus en ijzer-, aluminium en mangaanoxiden. Humus en oxiden slaan neer bij verschillende zuurstofspanning in de bodem. Hierdoor ontstaat een zekere geleiding binnen de inspoelingslaag waarbij een zwartbruine en een meer bruinrood gekleurde zone ontstaan zijn. De zwarte humusinspoelingszone gaat aan de onderkant over in een diep donkerrode laag met een hoog ijzergehalte of een laag met donkerrode horizontale fibers. De begrenzing tussen de lagen verlopen in de humuspodzolen veel scherper dan in de wat rijkere moderpodzolen. Tabel 3.5 geeft enkele bodemchemische parameters van een haarpodzol onder een heidevegetatie.

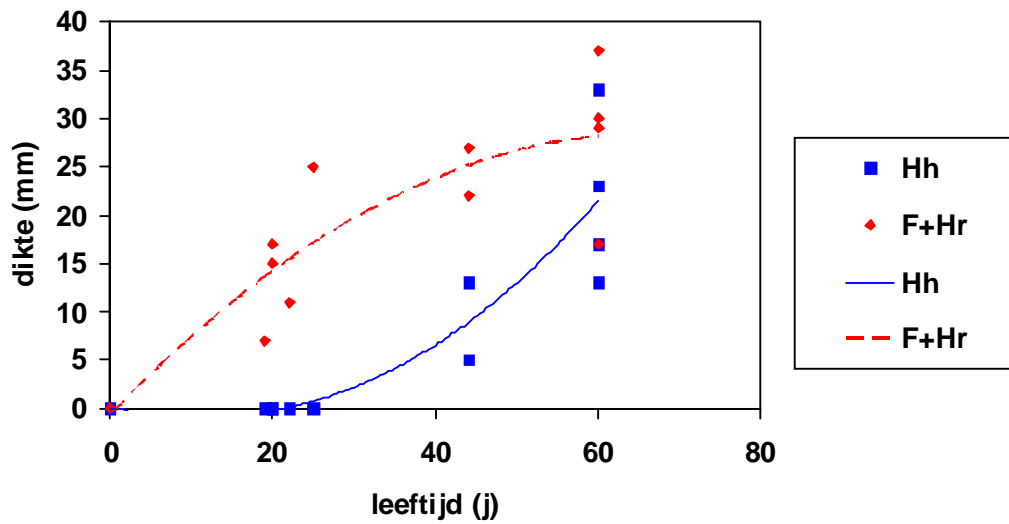
#### *Humusprofiel*

De kenmerken van het humusprofiel onder heidevegetatie op humuspodzolgronden hangen af van de samenstelling van de vegetatie. Onder dominantie van struikheide ontstaan dikke ectorganische humusvormen, waarbij zuur, slecht verteerbaar heidestrooisel langzaam omgezet wordt in een zwarte compacte laag van amorfe humus. Figuur 3.5 geeft een voorbeeld van een oud humusprofiel.

Jonge humusprofielen bestaan uit een dunne laag heidestrooisel met daaronder een half verteerde F-laag, waarin de stooiselresten nog goed herkenbaar zijn. Hieronder ontstaat een laag met een hoog gehalte aan fijne, donkere humus gemengd met fijn verdeelde strooiselresten. Deze donkerbruine laag (Hr) vormt de overgang (zowel in tijd als ruimte) van het slecht verteerde strooisel naar de zwarte schoensmeerachtige, amorfe Hh-laag. Deze Hh-laag ontstaat onder bos na zo'n 40 jaar; wij verwachten dat er onder heide tenminste ook zo'n periode nodig is. Door de geringe activiteit van de bodemfauna, waarbij vooral, grotere homogeniserende soorten als regenwormen ontbreken zijn de overgangen tussen de verschillende lagen scherp en duidelijk. Figuur 3.6 laat zien dat de dikte van de F-laag na 50-60 jaar een maximale dikte bereikt terwijl de Hh-laag blijft aangroeien. Dit is analoog aan de situatie in bossen. In dit opzicht schetst figuur 3.6 een essentieel andere dynamiek dan uit eerder onderzoek naar voren komt (Chapman et al. 1975; Berendse 1990): een gestaag toenemende humusvoorraad in plaats van een plafond in de accumulatie van organische stof van ca. 3-3,5 kg/m<sup>2</sup> na 40-50 jaar.



Figuur 3.5 Een oud humusprofiel onder heide op een humuspodzol (Rbeder- en Worthbederheide)(foto: Rein de Waal).



Figuur 3.6. De ontwikkeling van het ectorganisch humusprofiel in droge heide op humuspodzolen na pluggen in heideterreinen op de Veluwe (uit Bijlsma et al. 2009c).



In oudere profielen ontstaat door uitspoeling van amorfe humus uit de H-horizont in de minerale bovengrond op den duur een geleidelijke overgang tussen uitwendig en inwendig humusprofiel, een ontwikkeling die vergelijkbaar is met die onder oude beukenbossen, zoals in het Speulderbos. Uit onze waarnemingen blijkt dat op weinig verstoorde heidegroeiplaatsen meer dan 5 cm dikke amorfe H-lagen (incl. overgangshorizonten) kunnen voorkomen (o.a. Greveld bij Gortel): een teken dat het humusprofiel zich lange tijd ongestoord heeft kunnen ontwikkelen.

Over de chemische parameters van de oudere, dikkere humusprofielen is nog weinig bekend. De H-laag heeft een pH (Merck) van 3-3.5 wat ongeveer neerkomt op een pH (KCl) 2,7 -3,0 (Beets et al. 2005). Van de F- en Hr-lagen zijn wel gegevens bekend van de leemarme fluvioglaciale afzettingen bij Kootwijk (Tabel 3.7). Deze profielen zijn 30 jaar geleden geplagd en dus nog jong. In deze 30 jaar hebben zich F- of daaroplijkende lagen met een dunne Hr ontwikkeld. Nielsen et al. (2000) beschrijven de chemie van een humuspodzol onder struikhei van een extensief beheerde heide op Jutland, met een F-laag (3 cm), H-laag (2 cm) en A-laag (4 cm).  $\text{NH}_4^+$ ,  $\text{NO}_3^-$ , Ca en in mindere mate ook K blijken vooral in het ectorganisch deel van het humusprofiel beschikbaar te zijn.

Humusprofielen ontwikkelen zich ook onder grassen. Op de arme haarpodzolen gaat het hierbij vooral om horsten van pijpenstrootje (*Molinia caerulea*). Het humusprofiel tussen de horsten verschilt aanzienlijk met die in de horsten zelf. Figuur 3.7 laat een doorsnede zien van een horst.



Figuur 3.7. Terletse heide. Doorsnede van een horst van pijpenstrootje (*Molinia*) (links) en van een door vossenbes (*Vaccinium vitis-idaea*) gekoloniseerde horst (rechts) (foto's: Reim de Waal).

De soms meer dan een decimeter dikke, half verteerde laag in een horst (vergelijkbaar met een F-laag) bestaat uit strooisel, dode wortelresten en levende wortels met daaronder een veel beter verteerde Hr-laag die voor een deel uit amorf materiaal bestaat en deels uit gefragmenteerd plantaardig materiaal. Vergelijking van het *Molinia*-profiel in een horst en een door struikheistrooisel bepaald profiel op dezelfde bodem leert dat de nutriëntengehaltes (vooral P) van deze humuslagen aanzienlijk hoger liggen dan bij de struikheiprofielen (Tabel 3.7). Dit verschil heeft te maken met het hoge gehalte wortelmateriaal in de pijpenstrohorsten. De pH-waarden, getuige veldbepalingen, wijken niet veel af van de waarden voor humus op vergelijkbare bodems onder bos met, omgerekend naar pH-KCl, waarden van 2,9 tot 3,2 voor het halfverteerde strooisel en van 2,5 tot 3,0 voor de H-laag (Alterra, BES-bestand). Analyses voor de N- en P-gehalten van de Hh laag in de door ons onderzochte heideterreinen ontbreken. Er kan vanuit gegaan worden, dat deze waarden net als onder bos rond de 80% van die van de F-laag bedragen. De N/P verhouding in de biomassa van de heide is hoog (28 tot 35; Hommel et al. 2009) wat wijst op een P-gelimiteerd systeem.

De fysische eigenschappen van de humuslagen verschillen aanzienlijk. De F-lagen hebben een duidelijk lagere dichtheid dan goed ontwikkelde amorfe H-lagen. Uit onderzoek in bossen blijkt de dichtheid van de onverteerd strooisellaag te variëren van 20 tot 30 kg/m<sup>3</sup>, van de F-laag van 110 tot 150 en de van Hh-laag van 190 tot 300 (Emmer et al. 1998; Leeters & De Vries 2001; Schulp et al. 2008). Deze verschillen in dichtheid hebben zowel met het organisch stofgehalte als de compactie van de organische stof te maken en zijn van invloed op de doorwortelbaarheid en op de vochthuishouding (vochthoudendheid en doorlatendheid). Het organisch stofgehalte van de Hh-laag in ongestoorde toestand onder heide is aanzienlijk hoger dan van de B-horizont: 45-65 % resp. 4-12%. De Hh-laag is hierdoor zeer slecht doorlatend (Dekker & Wösten 1983; zie ook 3.5.4).

### 3.3.2 Droge heide op moderpodzolen

#### ***Bodem***

Door een combinatie van minerale rijkdom van het moeder materiaal en een hoger leemgehalte is de vorming van de moderpodzolen (bruine bosgronden, “brown podzolic soils”) langs een andere lijn verlopen dan bij de humuspodzolen. Door het iets rijkere karakter (zowel nutriënten als basen) en het iets betere vochthoudendvermogen (hoger leemgehalte) is de biologische activiteit in de bovengrond van grotere invloed geweest op de bodemvorming dan bij de humuspodzolen. De hogere biologische activiteit komt vooral op rekening van de meso-bodemfauna zoals springstaarten en potwormen. De humusverplaatsing binnen het profiel is veel minder extreem dan in humuspodzolen: een duidelijke uitspoelingshorizont is afwezig en relatief weinig humus is in amorfe vorm verplaatst naar de B-horizont. De humus is hier aanwezig in de vorm van door bodemleven gevormde en verplaatste bolletjes (moderkorrels) die tussen de zandkorrels liggen. Het uitgespoelde ijzer bevindt zich als ijzerhuidjes om de zandkorrels en geeft de B-horizont zijn bruine kleur. De overgangen tussen de verschillende bodemlagen verlopen veelal geleidelijk.

Wat humusuitspoeling betreft zijn de moderpodzolen dus niet tot de podzolen te rekenen (buiten Nederland wordt dit dan ook niet gedaan). Overigens kan onder zuur strooisel producerende vegetaties verplaatsing van amorfe humus op gang komen door afbraak van de moderdeeltjes (degradatie van moderpodzolen). Bij de moder podzolen is vooral het P-gehalte veel hoger dan bij humuspodzolen (Toelichting Bodemkaart van Nederland 1: 50 000, div. jaren). Tabel 3.5 geeft enkele bodemchemische parameters van een moderpodzol onder bos.

### ***Humusprofiel***

De humusontwikkeling in moderpodzolen is van nature milder dan in humuspodzolen: door de hogere biologische activiteit in de bovengrond verloopt de vertering van het strooisel sneller en ontstaan er in plaats van mor- en mormoder-humusvormen moderprofielen met een hoog gehalte aan gestructureerde humus. Deze humusvorm is stabiel en dus minder gevoelig voor uitspoeling. Hierbij ontstaan door de hogere activiteit van de bodemfauna relatief geleidelijke overgangen tussen de humushorizonten. Hoewel zich in het algemeen wel uitwendige (ectorganische) humushorizonten vormen, wordt een groot deel van de nutriënten en basen in dit systeem opgeslagen in de minerale bovengrond, het endorganisch humusprofiel, dat aanmerkelijk dikker is dan in het geval van humuspodzolen. De gedeeltelijk verteerde F-laag heeft, afhankelijk van de grasbedekking, een vrij hoog aandeel van dode en levende wortels en bestaat voor een deel uit korrelige humusdeeltjes (moder). Daaronder ontstaat een iets beter verteerde Hr en vrijwel nooit een Hh-horizont. Ook de H-horizont kent een hoog aandeel van al dan niet aangevreten moderkorrels. Ten opzichte van armere humusvormen hebben de ectorganische lagen een lager organische stofgehalte (Tabel 3.6). Door de grotere biologische activiteit is meer zand vanuit de minerale bodem bijgemengd.

De humusontwikkeling is sterk afhankelijk van de strooiselkwaliteit. In het algemeen zullen zich op moderpodzolen (heide)vegetaties ontwikkelen met een mildere strooiselkwaliteit dan op humuspodzolen. Bij dominantie van soorten met slecht verterend strooisel, zoals struikheide, ontstaat een meer ectorganisch humusprofiel met een zuurder en armer karakter. Dergelijke humusprofielen zijn echter nog altijd rijker dan de vergelijkbare profielen onder struikheide op humuspodzolgronden. Een echte amorfe Hh-laag zal zich niet of hoogst zelden ontwikkelen.

Het gehalte aan nutriënten in het strooisel is vooral wat P betreft aanzienlijk hoger dan in het strooisel van de heide op humuspodzolen (Tabel 3.6). De rijkere omstandigheden reflecteren zich nog duidelijker in de  $C/P_{org}$  verhouding. De verschillen tussen smele- en struikheidestrooisel is minder opvallend dan die tussen pijpenstrootje en struikheide op de arme heide, al lijkt vooral het verschil in  $C/P_{org}$  op een grotere beschikbaarheid van P in het grasstrooisel te wijzen. De N/P-verhoudingen in heide- en grasbiomassa wijzen op een betere balans tussen N en P aanbod in vergelijking met het arme heide systeem met zijn P-stress (Hommel et al. 2009).

De fysische eigenschappen van het humusprofiel van de moderpodzolen verschillen ook duidelijk met die van de humuspodzolen. Door vorming van moderbolletjes en



de geringe vorming van amorfe humus ontstaat een goed vochthoudende maar relatief luchtige en doorlatende structuur. In lang niet-beheerde situaties, zoals op de Posbank bij Rheden, zijn dikke ectorganische lagen aanwezig die vooral uit dood wortelmateriaal bestaan. Deze ontwikkeling vindt plaats door een hoog aanbod van slecht afbreekbare resten van struikheide en bosbes, zowel blauwe als rode. Deze profielen blijven echter vrij luchtig en goed doorwortelbaar door het uitblijven van de ontwikkeling van een compacte slecht doorlatende Hh-laag. De overgang van ectorganisch humuslagen naar de minerale bovengrond verloopt ook wat structuur betreft veel geleidelijker. Door de leemhoudendheid van de minerale bodem is de vochthoudendheid van de bovengrond veel hoger dan in de bovengrond van humuspodzolen. Exacte gegevens over dichtheden van de verschillende humuslagen zijn niet bekend. De veldwaarnemingen wijzen echter op een veel geringere bulkdichtheid van de lagen (vooral de H-laag) in vergelijking met de humusvormen van humuspodzolen.

### 3.4 Vegetatieontwikkeling: kenmerken en perspectief

Op grond van de op de Veluwe verzamelde gegevens is een model opgesteld voor de ontwikkeling van humusprofiel en vegetatie voor droge heiden op humuspodzolen en moderpodzolen. Enkele opvallende ontwikkelingslijnen, startend vanaf het moment van plaggen, zijn samengevat in figuur 3.8 en worden hieronder nader toegelicht. Voor een algemene vegetatiekundige beschrijving van heiden en heischrale graslanden wordt verwezen naar De Smidt (1981), Stortelder et al. (1996), Swertz et al. (1996) en Weeda et al. (2002).

#### 3.4.1 Jonge droge heide ('AE-heide') op humuspodzolen

##### ***Kenmerken***

Dit soortenarme heidetype is algemeen als gevolg van grootschalige plagactiviteiten in het nabije verleden. Het ontstaat na plaggen op humuspodzolen, meestal van heide met pijpenstrodinantie of van struikheidevegetaties in het vervalstadium. De aanduiding 'AE-heide' duidt op heiden die tot in de AE- of E-horizont zijn geplagd en (nog) niet beschikken over een ectorganisch profiel met goed ontwikkelde H-laag. De aanduiding jong heeft betrekking op het humusprofiel en niet op de ontwikkelingsfase van de struikheide. De actuele vegetatiestructuur is geen aanwijzing voor jonge of oude heide (met een goed ontwikkeld humusprofiel), omdat ook oude heiden worden gemaaid.

Pijpenstrootjedominantie wordt vaak geassocieerd met een wisselende vochtbeschikbaarheid<sup>9</sup>. Op de Veluwe heeft het echter een sterke voorkeur voor droge humuspodzolen zonder grondwaterinvloed of ondiepe stagnatie (Van de Brink & Van der Werf 1977; Bijlsma et al. 2008: fig. 4.9; zie ook Diemont & Heil 1984). Veel sterker dan bochtige smele kan pijpenstrootje de vegetatie- en

---

<sup>9</sup> Vergelijk Ellenberg (1996) : "Mann sollte endlich aufhören, *Molinia* als Wechselfeuchte-Indikator zu bezeichnen".

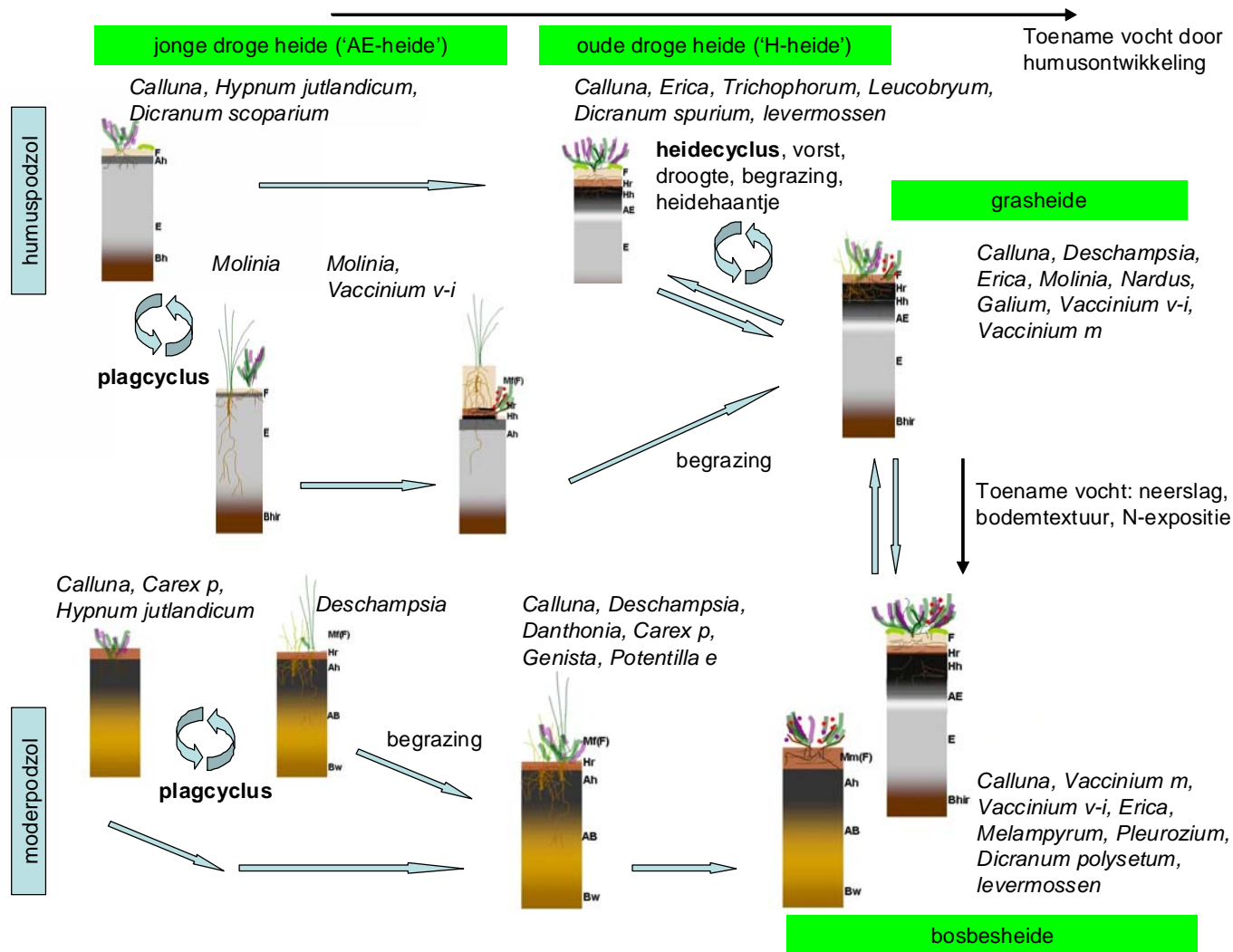
humusprofielontwikkeling naar zijn hand zetten waardoor een autonome ontwikkeling lijkt te kunnen ontstaan die door verschillende processen kan worden versterkt zoals branden, bodembewerking en N-depositie (Jacquemyn et al. 2005; Bannink et al. 1973: 5.4.2; Aerts 1993). Volgens Stoutjesdijk (1959) kwam dominantie van pijpenstrootje in heiden op de Veluwe stuwwallen destijds alleen voor op de bodem van droge dalen. Hoe en waardoor het zich heeft uitgebreid is niet goed bekend. Mogelijk heeft branden ertoe bijgedragen.

Op de Terletse heide en Rheder- en Worthrhederheide vormt pijpenstrootje, in tegenstelling tot struikhei, lange wortels dwars door de uitspoelingshorizont (E-laag) tot in de B-horizont waar ze zich weer vertakken. Pijpenstrootje kan hierdoor een gunstige concurrentiepositie opbouwen dankzij de bereikbaarheid van de relatief nutriëntenrijke inspoelingslaag. Wellicht nog belangrijker is dat het in perioden van droogte kan profiteren van de de relatief vochtige B-horizont. Dit leidt tot de volgende hypothese: **het succes van pijpenstrootje op droge humuspodozolen is het gevolg van 1) de sterke gelaagdheid van bodem- en humusprofiel ten aanzien van de beschikbaarheid van de beperkende factoren nutriënten en vocht en 2) het vermogen van pijpenstrootje om hiervan beter gebruik te maken dan andere soorten van droge heide**<sup>10</sup>. In moderpodzolen is geen sprake van een sterke verticale gelaagdheid en is de vochtvoorziening door nalevering uit een lemige ondergrond stabiel. Alle heidesoorten concurreren hier min of meer in dezelfde wortelzone. De wintergroene bochtige smele kan hier tot dominantie komen (zie 3.4.2).

Op de Veluwe is op veel plaatsen een ontwikkeling gaande waarbij **dominantie van pijpenstrootje wordt opgevolgd door vestiging en uitbreiding van bosbessoorten**, met name vossenbes (rode bosbes) (Figuur 3.7), maar ook blauwe bosbes. Als *Molinia*-humusprofielen (in horsten) zodanig gehumificeerd zijn dat er een H-laag ontstaat, treedt vestiging van bosbes op. Deze ontwikkeling is analoog aan de door Emmer (1995) beschreven opvolging van grassen door bosbes in stuifzandbebossingen waarin zich een H-laag ontwikkelt. De amorfe Hh-laag vormt in dit arme en zure milieu een bron van basen (vooral Ca) en nutriënten (vooral P). Gezien hun bewortelingsstrategie van het ectorganisch profiel zijn grassen veel minder goed in staat te profiteren van deze bron dan dwergstruiken. De grassoorten, wortelen vooral in de F- en Hr-laag; bosbes vooral in de Hh-laag. Wat ook meespeelt, is dat bosbessoorten voor een succesvolle uitbreiding een makkelijk doorgroeibaar substraat nodig hebben voor hun wortelstokken: een dikke F- en/of Hr-laag. Bosbes groeit hierom niet op minerale bodem zonder ectorganisch profiel.

---

<sup>10</sup> Fottner et al. (2007) verwijzen ten aanzien van “low P requirements” van pijpenstrootje naar Kirkham (2001) die weer verwijst naar Ellenbergs “Vegetation ecology of Central Europe” (1988). In Ellenberg (1996) is deze vaststelling echter niet (meer?) aanwezig. Wel beschrijft hij (p. 823) de bijzondere nutriëntenhuishouding van pijpenstrootje waarbij N- en P-verbindingen, voordat de bladen vergelen, efficiënt worden geresorbeerd en opgeslagen in de wortels en internodiën aan de stengelbasis (zie ook Aerts 1990). De door Kirkham gevonden N:P ratio's liggen voor alle lokaties met *Molinia*-dominantie ruim boven de 16 wat volgens Koerselman & Meuleman (1996) wijst op groeilimitatie door P. Kennelijk geldt dit niet voor pijpenstrootje zelf wat inderdaad wijst op “low P requirements”.



Figuur 3.8. Schema van de veronderstelde ontwikkeling van droge heidevegetaties en corresponderende humusprofielen na plaggen op humuspodzolen en moderpodzolen in Veluwe heideterreinen. Pijlen geven de (spontane) ontwikkelingsrichting aan.

De **snelheid van opvolging van pijpenstrootje door bosbes** is niet bekend maar zal afhangen van 1) de nabijheid van populaties van bosbessoorten en 2) de activiteit van dispersievectoren van bosbes. Op de Veluwezoom komen zowel rode als blauwe bosbes zeer algemeen voor in de omringende heidebebossingen en de indruk bestaat dat Schotse hooglanders, met name solitaire stieren, de pijpenstrovlaktes geregeld bezoeken (med. André ten Hoedt, Natuurmonumenten Veluwezoom) en hierbij bosbessen verspreiden, vooral rode bosbes die vrijwel het hele jaar door vruchten draagt. Eenmaal gevestigd, worden de uitbreidende bosbesplekken, gezien de aanwezigheid van uitwerpselen, geregeld bezocht en begraaasd, wat resulteert in een ontwikkeling naar grasheide (zie 3.4.4). De wintergroene rode bosbes heeft een veel langer groeiseizoen dan pijpenstrootje en zal hierdoor extra profiteren van zachtere winters (in weerwil van het feit dat het een betrekkelijk noordelijke soort is). De ontwikkeling naar gras- of bosbesheide zal langzaam gaan als bronpopulaties van bosbessen minder beschikbaar zijn of alleen bestaan uit blauwe bosbes. Dit laatste doet zich bijv. voor op het Deelense Veld op de Hoge Veluwe (natte heide met vennen), waarvan grote delen worden gedomineerd door pijpenstrootje. Hier zijn alleen nog kleine, verspreide vestigingen van blauwe bosbes te vinden.

Heiden op leemarm stuwwal materiaal zijn na plaggen tot in de AE-horizont zeer soortenarm, met struikhei, pilzegge en soms ook dophei als belangrijkste vaatplanten. Als nog humeus mineraal bodemmateriaal aanwezig is, komen kronkelsteeltjes vaak tot dominantie: *Campylopus pyriformis* (humusarm) en/of *C. introflexus* (humeus), soms ook *C. flexuosus* (sterk humeus). In de opbouwfase en volwassen fase ontstaat bij sluiting van de dwergstruiklaag een dichte moslaag van heideklauwtjesmos (*Hypnum jutlandicum*) met hier en daar gewoon gaffeltandmos (*Dicranum scoparium*), een tweetaal dat 20-30 jaar dominant aanwezig blijft. **Een aaneengesloten laag van klauwtjesmos is een sterke aanwijzing voor een plag- of maaiverleden van de heide.** Het klauwtjesmos profiteert van de relatief hoge N-mineralisatie in de zich ontwikkelende F-laag en is in staat nutriënten in regenwater vrijwel geheel te onderscheppen; het profiteert hierdoor ook van N-depositie (Pilkington et al. 2007). De aaneengesloten, vochtige moslaag is een ideale ei-afzetplaats voor het heidehaantje (Syrett et al. 2000). In de verval fase breidt gewoon gaffeltandmos zich uit ten koste van heideklauwtjesmos en kunnen zich in en langs open plekken droogteresistente humicole mossen vestigen, zoals boskronkelsteeltje (*Campylopus flexuosus*) en draadmos (*Cephaloziella spp.*). Ook open rendiermos (*Cladonia portentosa*) vestigt zich graag in open plekkjes. In open plekken kan struikhei regenereren uit afleggers en uit zaad, soms zelfs naast elkaar (Terletse heide). Na 30-40 jaar is hiermee een ongelijkjarige heide ontstaan die echter nog steeds zeer arm is aan soorten. De genoemde mossoorten zijn alle zeer algemeen en komen niet alleen ook in alle andere heidetypen voor, incl. vochtige heiden, maar domineren ook de jonge heide- en stuifzandbebossingen (Bannink et al. 1973). Soorten die hogere eisen stellen aan het microklimaat, zoals het zeer algemene bronsmos (*Pleurozium schreberi*), ontbreken vrijwel in AE-heide.

Varianten van AE-heide kunnen voorkomen in de vorm van A-heide of B-heide. A-heide ontstaat door ondiep plaggen van oude heide met een sterk humeuze Ah-horizont (aangetroffen op de Rheder- en Worthrhederheide). De vegetatie-

samenstelling 25 jaar na plaggen lijkt dankzij de als vochtbuffer werkende humeuze toplaag op oude heide ('H-heide'; zie 3.4.3), met struikhei, veel dophei en verspreide veenbies. I.t.t. oude heide waarin pijpenstrootje weinig voorkomt, heeft deze soort in A-heide een bedekking tot 30%. De moslaag heeft een lage bedekking (tot 10%) van heideklauwtjesmos. B-heide is juist het resultaat van diep plaggen (of herhaaldelijk plaggen) tot op de B-horizont (aangetroffen op Ederheide, Oud Reemsterveld en Elspeetse heide). De humeuze en enigszins stagnerende inspoelingshorizont aan het maaiveld leidt tot dominantie van dophei.

Vegetatiekundig valt AE-heide op humuspodzolen onder het *Genisto anglicae-Callunetum typicum* (De Smidt 1981; Stortelder et al. 1996). De door De Smidt (1981) onderscheiden subassociatie *cladonietosum uncialis* van goed ontwikkelde humuspodzolen wordt door hem geassocieerd met een open structuur als gevolg van afplaggen of aantasting van de heidekever. Bijlsma et al. (2009a: 13.2.1) vermoeden echter dat dit korstmosrijke type tot in de jaren 1970 (toen er nog vrijwel niet werd geplagd) voorkwam in het vervalstadium van oude heide. In De Vegetatie van Nederland wordt dominantie van pijpenstrootje alleen opgenomen als rompgemeenschap van de klasse der hoogveenbulten en natte heiden (Schaminée et al. 1995). De Smidt (1981) geeft voor de typische associatie van droge heide een variant van dophei "op periodiek vochtige bodems". In feite kunnen zowel pijpenstrootje als dophei in typische droge heide duurzaam voorkomen in hoge bedekking (zie boven).

### **Perspectief**

AE-heide heeft in de vorm van paarse heide een hoge recreatieve waarde. Ecologisch gezien is het een 'rompvegetatie' die gevoelig is voor grootschalige sterfte, door vorst, droogte en/of heidehaantje. Het vervalstadium wordt vaak gezien als het begin van de aftakeling van het heidesysteem als geheel omdat zich in de openvallende ruimte nieuwe soorten vestigen, vaak grassen, die uiteindelijk de struikhei zouden verdringen. Om dit te voorkomen worden AE-heiden vóór het intreden van verval (10-15 jaar na plaggen) wel gemaaid of gehopperd (richtlijnen bijv. in Gimingham 1992, Berdowski & Siepel 1988) wat inderdaad verjonging van de hei stimuleert. Dit leidt echter opnieuw tot decennialange dominantie van heideklauwtjesmos zonder een verdere verbetering van de structuur en soortensamenstelling van de heide. Deze maatregelen ijlen lang na en lijken het risico van vlaksgewijze sterfte uiteindelijk juist te vergroten. Grootschalige vergrassing is alleen mogelijk in grootschalig uniforme uitgangssituaties. Om deze vicieuze cirkel te doorbreken, zou na plaggen direct beheerd kunnen worden op een ruimtelijk gevarieerde en structuurrijke heidevegetatie, bijv. door begrazing met runderen. Uiteindelijk is een ontwikkeling naar oude droge heide (3.4.3) en grasheide/bosbesheide (3.4.4) de beste garantie op een veerkrachtig heidesysteem.

### 3.4.2 Jonge droge heide ('AE-heide') op moderpodzolen

#### **Kenmerken**

In en op moderpodzolen is de rol van de minerale bovengrond van veel groter belang voor de vocht-, nutriënten- en basenhuishouding van de standplaats dan bij de humuspodzolen (Tabellen 3.5 en 3.6). Het vochthoudend vermogen van de minerale bovengrond is door het vrij hoge leemgehalte en de dikte van de humushoudende bovengrond relatief hoog. De beworteling vindt veel meer dan op de humuspodzolen in de minerale bovengrond plaats. De mildere condities ten aanzien van vocht en pH betekenen ook dat nitrificatie een grotere rol speelt dan op humuspodzolen, waarvan niet alleen kruiden maar ook bochtige smele profiteren. Nitrificatie is beperkt tot het ectorganisch humusprofiel, met name de F-horizont (zie 3.5.3).

Door al deze factoren kan in heide op moderpodzolen een veel breder scala aan vaatplanten aanwezig zijn dan op humuspodzolen en bestaat er een natuurlijke samenhang met heischrale graslanden ('grasheide' in fig. 3.8; zie 3.4.4).

Pijpenstrootjedominantie komt op moderpodzolen weinig voor (zie 3.4.1 voor mogelijke oorzaken). Daarentegen is (of was) **vergrassing door bochtige smele** een bekend fenomeen. Een mogelijke verklaring hiervoor is dat 20-30 jaar na het om economische redenen stopzetten van maaibeheer (jaren 1950), oude struikheidevegetaties met een goed ontwikkelde F-horizont in de jaren 1970-80 grootschalig beschikbaar kwamen. Bochtige smele kan door zijn hogere specifieke groeisnelheid en voorkeur voor een gecombineerd aanbod van ammonium en nitraat veel beter dan dwergstruiken profiteren van een F-laag. Atmosferische depositie heeft deze ontwikkeling ongetwijfeld versneld. De wintergroene bochtige smele kan zijn concurrentiepositie nog uitbouwen in zachte winters.

AE-heide op moderpodzolen is meestal rijker aan soorten dan op humuspodzolen, maar ook hier kunnen heideklauwtjesmos en gewoon gaffeltandmos langdurig domineren. Na plaggen is de pilzegge vaak opvallend aanwezig en ook andere soorten met een langlevende zaadbank kunnen snel regenereren, zoals stekelbrem, kruipbrem en tandjesgras. In de latere ontwikkelingsstadia zijn het o.a. bramen en sporkenhout die wijzen op een rijkere ondergrond. Bij de bramen gaat vooral om soorten uit de subsectie *Rubus*, gekenmerkt door rechtopstaande (niet-wortelende) bladloten en vegetatieve vermeerdering door wortelstokken. Deze groep is hierdoor relatief goed bestand tegen begrazen en maaien (Bijlsma 2004a), in het droge heidelandschap met name Geplooide stokbraam (*Rubus plicatus*), Lage stokbraam (*Rubus arrhenijformis*) en Naaldrogbrummel (*Rubus scissus*).

#### **Perspectief**

Met pijpenstrootje (op humuspodzolen) of smele (moderpodzolen) vergraste terreindelen kunnen zich onder invloed van begrazing door runderen mozaïeken ontwikkelen van grasheide en bosbesheide met struikheide. Op de Wolfheizerheide heeft deze ontwikkeling zich in ca. 20 jaar voorgedaan (Bokdam 2003; Figuur 3.9). Bij jaarrondbegrazing met Schotse hooglanders ontwikkelen zich naar verwachting



nieuwe vegetatiepatronen als gevolg van terreinverschillen in bodemvruchtbaarheid (productiviteit) en de afstand tot drinkplaatsen, waarbij ook de sociale structuur van de kudde een rol gaat spelen. Dergelijke landschappen ontwikkelen zich op grotere schaal al in het rivierengebied maar zijn op de hogere zandgronden nog vrijwel onbekend en niet onderzocht. Schotse hooglanders zijn endozoöchore verspreiders van grote aantallen zaden van een grote diversiteit van vaatplanten (Mouissie 2004).



*Figuur 3.9. Wolfbezerheide op grofzandige moderpodzol (smeltwaterwaaier tussen hoge stuwval en dal van de Heelsumse beek). Onderzoeksgebied van Bokdam (2003). Door runderbegrazing uit bochtige smele-dominantie omgevormd mozaïek van struikhei, braam (*Rubus plicatus*) en grazige plekken met o.a. tandjesgras en tormentil (foto's: Rienk-Jan Bijlsma).*



*Figuur 3.10. Greveld bij Gortel. Oude droge heide op humuspodzol, met dophei en ook veenbies en kussentjesmos (rechtsboven resp. linksonder de humushapper) (foto's: Rienk-Jan Bijlsma)*

### 3.4.3 Oude droge heide ('H-heide')

Oude droge heide is het resultaat van een langdurig ongestoorde ontwikkeling van het humusprofiel, dus zonder plaggen en chopperen.

#### ***Kenmerken op humuspodzolen***

Oude droge heide op humuspodzolen heeft een karakteristiek humusprofiel met Hh-laag, vandaar H-heide (Figuur 3.5 en 3.10). Deze laag heeft door fysische en chemische kenmerken (zie 3.3.1.) waarschijnlijk een grote invloed op de soortensamenstelling en vegetatieontwikkeling. Door zijn hoge organische stofgehalte fungeert de Hh-laag, veel meer dan de B-horizont, als stagnerende en vocht(na)leverende horizont. Dit langdurig onbeheerde heidetype is zeldzaam. Op grond van het betrekkelijk kleine aantal voorbeelden waarin we deze situatie hebben aangetroffen, lijkt de combinatie van struikhei, dophei, kussentjesmos (*Leucobryum glaucum*) en gewoon trapmos (*Lophozia ventricosa*) karakteristiek. De laatste twee soorten komen voor op de amorfe humus van de Hh-laag en ontbreken in AE-heide volkomen. Van de zeldzamere soorten is veenbies (*Trichophorum cespitosum* subsp. *germanicum*; Rode Lijst Gevoelig) de meest opvallende (Figuur 3.11). Onder de zeldzame mossen gaat het om een aantal weinig opvallende soorten, zoals gekroesd gaffeltandmos (*Dicranum spurium*; RL Bedreigd; Figuur 3.11), een bladmos, en levermossen waaronder heidefranjemos (*Ptilidium ciliare*), veendubbeltjesmos (*Odontoschisma sphagni*; RL Kwetsbaar), echt maanmos (*Cephalozia lunulifolia*; RL Gevoelig) en kaal tandmos (*Barbilophozia kunzeana*; RL Gevoelig). Het algemene bronsmos (*Pleurozium schreberi*) komt met heideklauwtjesmos voor in de volwassen fase van struikhei.

Oude droge heide op humuspodzolen heeft dus een aantal soorten die optimaal voorkomen in **vochtige heide**. In landschappen waarin vochtige heide aanwezig is, kunnen in oude droge heide ook meer uitgesproken vochtige heidesoorten voorkomen bijv. veenpluis (*Eriophorum angustifolium*; Greveld) of aarmaanmos (*Cephalozia macrostachya*; Terletse heide). Verder bestaat er een voor mossen belangrijke relatie tussen oude droge heide en **dood hout**. Kennelijk heeft amorfe humus eigenschappen die vergelijkbaar zijn met verterend hout. Bijlsma in Jagers op Akkerhuis et al. (2005) vermoedt dat een aantal in het buitenland als doodhoutsoorten beschouwde mossen in Nederland hebben overleefd in heideterreinen, waaronder gewoon trapmos en echt maanmos.

In oude droge heide op humuspodzolen bepaalt de **heidecyclus van struikhei** mede de structuur van de heide. Een uniforme structuur komt voor in gemaaide oude heide. Vegetatieve regeneratie door afleggers komt waarschijnlijk dankzij het dikke, vochthoudende humusprofiel veel meer voor dan in jonge heide ('AE-heide').

Vegetatiekundig is oude heide op humuspodzolen lastig te plaatsen. Zowel het *Genisto anglicae-Callunetum typicum* als de subassociatie *lophozietosum ventricosa* komen op grond van floristische overeenkomsten in aanmerking (De Smidt 1981; Stortelder et al. 1996). De laatste subassociatie wordt door genoemde auteurs geassocieerd met noordhellingen, maar dat geldt meestal niet voor de hier beschreven oude heide.





*Figuur 3.11. Rheder- en Worthrhederheide. Oude droge heide op humuspodzol ('H-heide'). Boven: typisch vegetatiebeeld met struikhei, dophei, enkele pollen veenbies en wat pijpenstrootje. Midden: veenbies en kussentjesmos zijn goede indicatoren voor H-heide. Onder: de hoge biodiversiteit van H-heide blijkt o.a. uit het voorkomen van de gladde slang en diverse bijzondere mossoorten, zoals het gekroesd gaffeltandmos (foto's: Rienk-Jan Bijlsma).*

Oude heide en noordhellingen hebben hun rijkdom aan levermossen te danken aan verschillende vochtfactoren: een Hh-laag resp. expositie en open-schaduwklimaat (zie 3.4.4). In onze opvatting is het door De Smidt beschreven *lophozietosum ventricosae* onderdeel van bosbesheide.

Aangezien de vegetatiekundige indeling in De Vegetatie van Nederland is gebaseerd op floristische overeenkomsten en verschillen, zijn veel opnamen uit oude droge heide met dophei en veenbies gerekend tot vochtige heide (*Ericetum tetralicis*). In onze opvatting is vochtige heide een systeem waarvan de wortelzone voor een deel van het jaar nat is door grondwater, meestal gelegen op vlakvaaggronden op veldpodzolen. De ecologische positie van enkele vrijwel verdwenen mossoorten van vochtige heide, zoals het kortharig kronkelsteeltje (*Campylopus brevipilus*), zou hierom opnieuw moeten worden bepaald op grond van de originele vegetatieopnamen (zie ook Bijlsma et al. 2009a: 13.2.1).

### ***Kenmerken op moderpodzolen en leemgronden***

In oude droge heide op moderpodzolen en leemgronden is geen Hh-laag aanwezig maar een bruine en minder compacte Hr-laag die sterk doorworteld wordt (3.3.2). De hogere productiviteit leidt tot een dichtere vegetatie met zowel dwergstruiken, grassen en kruidachtigen. Bronsmos en in mindere mate heideklautjesmos domineren in de moslaag onder dwergstruiken. Ook het concurrentiekrachtige kussentjesmos kan hier deel van uitmaken. De voor oude droge heide op humuspodzolen karakteristieke levermosjes ontbreken echter.

De heidecyclus speelt bij de regeneratie van struikheide op moderpodzolen waarschijnlijk een kleinere rol dan op humuspodzolen (zie 3.2.3). Door afleggers kan struikheide zich lang handhaven en wellicht zelfs uitbreiden in heidevegetaties met een dichte laag van mossen en bosbes. In hoeverre gapdynamiek als gevolg van natuurlijke sterfte van struikheide voorkomt is niet bekend.

Oude droge heide op stuwalmateriaal kent tal van bijzondere vaatplanten. Welke rol het leemgehalte hierbij speelt, is niet goed bekend. Kleine schorseneer kan op verzuurde löss en op zowel sterk lemig als leemarm en zelfs op overstoven stuwalmateriaal voorkomen. Grote wolfsklauw groeit vooral op lemige bodems. Beide soorten lijken voor (her)vestiging afhankelijk van minerale bodem, dus van bodemverstoring, bijvoorbeeld door zwijnen. Op het Herikhuizerveld (Posbank bij Rheden) komen dankzij het sterk lemige moedermateriaal en het reliëf (beschutting) ook soorten voor die vooral bekend zijn als bosplanten, zoals adelaarsvaren, dubbelloof, koningsvaren en dalkruid (Liefink & Uijterwaal 1970). Op sterk lemige terreindelen kan dophei tot dominantie komen, een situatie die dankzij stagnerend water plaatselijk kan leiden tot vochtige heide.

Uit de aard van het moedermateriaal en de ontwikkeling van het humusprofiel bestaat er een 'natuurlijke' samenhang van oude droge heide op moderpodzolen en heischraal grasland. In heidesystemen met een meer langdurige natuurlijke ontwikkeling onder invloed van begrazing, zoals het Herikhuizerveld, vervaagt het onderscheid tussen droge heide, bosbesheide en grasheide dan ook.

Vegetatiekundig behoort oude droge heide op moderpodzolen en leemgronden tot het *Genisto anglicae-Callunetum danthonietosum* (De Smidt 1980; Stortelder et al. 1996), in mozaïek met en met overgangen naar heischraal grasland met bochtige smele, borstelgras en liggend walstro als meest voorkomende soorten. Deze binnen de klasse *Nardetea* als rompgemeenschap beschouwde grazige vegetaties (Swertz et al. 1996) zien wij als onderdeel van het droge heidesysteem. Bij een toenemend aantal positief werkende vochtfactoren (hoger leemgehalte, noordhellingen, hogere neerslag) ontstaan bovendien mozaïeken met bosbesheide, het *Vaccinio-Callunetum* (zie 3.4.4).

### ***Perspectief***

1. Oude droge heide is als gevolg van intensief beheer zeldzaam. De bijzondere kwaliteiten van dit type heide zijn nog onvoldoende bekend (zie ook Bijlsma et al. 2009). Op de Terletse heide gaat het om heidestroken die in 1988 zijn gespaard bij plaggen en daardoor tenminste sinds 1963 niet zijn geplagd. Op de Rheder- en Worthrhederheide om heide die tenminste vanaf 1954 niet is geplagd, maar wel in 1968 is gebrand en in 1974-75 gemaaid. Op deze plekken is nog steeds sprake van vitale struikheivegetaties, kennelijk van meer dan één heidecyclus oud. Oude droge heide in het vervalstadium kan blijkbaar goed regenereren. Op grond van kenmerken van het humusprofiel en de aanwezigheid van diverse vocht-indicerende soorten, mag worden aangenomen dat deze heide aanzienlijk beter is gebufferd tegen droogte dan heide op profielen zonder H-laag (voor meer kwaliteiten: zie 3.5). Ellenberg (1996: 739) stelt dat succesvolle vestiging van struikheide uit zaad vooral afhangt van de vochtbeschikbaarheid; op alleen “Heide-Rohhumus” kan heide zich slecht vestigen. Op amorfe humus (Hh-laag) hebben we volop succesvolle vestiging waargenomen.
2. De (her)vestiging van vochtindicatoren en zeldzame mossen in kleine, geïsoleerde heideterreinen na een periode van grasdominantie en/of intensieve plagwerkzaamheden verloopt waarschijnlijk traag. De Schotse heide op de Imbos is een goed voorbeeld van zo’n (nog) soortenarme vorm van oude heide. Sinds 1983 wordt dit destijds vrij sterk vergraste heitje begraasd door Schotse hooglanders (vandaar de naam). Er komen nu structuurrijke struikheivegetaties voor met een plaatselijk goed ontwikkelde Hh-laag in mozaïek met grasheide en bosbesheide. Dophei is er echter schaars en veenbies ontbreekt. Kussentjesmos koloniseert de heide vanuit refugia in een N-geëxponeerde steilrand.

### **3.4.4 Grasheide en bosbesheide**

Grasheide en bosbesheide ontstaan volgens het schema van figuur 3.8 zowel op humuspodzolen als moderpodzolen uit oude heide. Oude heide met struikheide wordt hiermee onderdeel van mozaïeken met grazige vegetaties en dwergstruikvegetaties met bosbes en kraaihei.

### ***Kenmerken op humuspodzolen***

De ontwikkeling naar grasheide en bosbesheide op humuspodzolen kennen wij vooral via dominantie van pijpenstrootje (o.a. Terletse heide, Rheder- en



Worthrhederheide; zie 3.4.1). De uit vestiging van bosbes in pijpenstrohorsten ontstane bosbesveldjes (temidden van pijpenstrootje) worden zo sterk begraasd dat zich naast heischrale soorten (bochtige smele, liggend walstro, borstelgras, schapegras) ook struikhei en dophei (her)vestigen (Figuur 3.12).



*Figuur 3.12. Terletse heide. De ontwikkeling van bosbesheide en grasheide uit dominantie van pijpenstrootje onder invloed van begrazing door Schotse hooglanders (foto's: Rienk-Jan Bijlsma).*

De ontwikkeling naar grasheide of bosbesheide lijkt vervolgens af te hangen van de expositie: op (flauwe) noordhellingen of in windbeschutte terreindelen zullen bosbessoorten de overhand krijgen. Waarschijnlijk speelt ook het neerslagoverschat als vochtfactor mee. Altijd zal ook een aandeel grasachtigen aanwezig blijven, tenzij

kraaihei tot dominantie komt. In kortbegraste bosbesvegetaties zijn de RL-soorten gerimpeld gaffeltandmos (*Dicranum polysetum*) en glanzend etagemos (*Hylocomium splendens*) karakteristiek. Vanuit een ontwikkeling via oude heide (o.a. Schotse heitje op de Imbos) kan hengel voorkomen, een halfparasiet op eik, berk en bosbes. Hengel wordt vooral door mieren verspreid en is door zijn sterke dispersielimitatie als oudbossoort bekend. Heideterreinen met hengel op bosbes wijzen op een lange historische continuïteit en hebben een bijzondere kwaliteit (o.a. Schotse heitje en Hoog-Buurlose heide). Zie 3.4.3 voor de vegetatiekundige positie van grasheide.

### ***Kenmerken op moderpodzolen en leemgronden***

De ten opzichte van humuspodzolen hogere vochtbeschikbaarheid in lemige moderpodzolen en leemgronden, maakt hier een ontwikkeling van oude heide naar bosbesheide vrijwel onvermijdelijk als bronnen van bosbes in de directe omgeving aanwezig zijn. Bosbesheide wordt vegetatiekundig gerekend tot het *Vaccinio-Callunetum* (De Smidt 1981; Stortelder et al. 1996). Deze auteurs brengen dit type, in navolging van Stoutjesdijk (1959), in verband met hoge neerslag. Het zou op de Veluwe alleen boven de 40 m voorkomen. Neerslag als vochtfactor speelt zeker een rol bij de ontwikkeling van dit type. Het is echter niet duidelijk in hoeverre ook dispersielimitatie van bosbessoorten van belang is. In hoeveelheid heideterreinen heeft bosbes überhaupt een kans gekregen zich te vestigen? Wij rekenen het *Genisto anglicae-Callunetum lophozietosum ventricosae* van De Smidt (1981) ook goeddeels tot bosbesheide (zie 3.4.3).

### ***Kenmerken in noordhellingen***

In noordhellingen is vaak sprake van een open-schaduwklimaat, vooral in steile hellingen: een microklimaat vrijwel zonder directe instraling maar met een relatief grote nachtelijke uitstraling en daardoor koel en relatief luchtvochtig (Stoutjesdijk 1974; Siebel 1993). Het is een voor mossen belangrijke vochtfactor. Dergelijke hellingen komen voor in droge dalen en steilranden in stuwwalmateriaal en aan de noordzijde van (soms deels verstoven) dekzandruggen. Alle vaatplanten en mossen van oude heide zijn ook te vinden op noordhellingen, inclusief vochtindicatoren als dophei en veenbies en bijzondere mossen zoals gekroesd gaffeltandmos, veendubbeltjesmos en echt maanmos. Bosbesheide in noordhellingen van droge dalen op lemige bodem hebben een dichte vegetatie van dwergstruiken en grasachtigen die wortelen in een Hr-horizont. Het voorkomen van de zeer zeldzame RL-soorten zweepmos (*Bazzania trilobata*) en steil tandmos (*Barbilophozia attenuata*) in de heide is beperkt tot dit type noordhellingen in het Posbankgebied bij Rheden. Elders op de Veluwe komen deze soorten vooral voor in oude eikenbossen, zowel op dood hout als in noordhellingen.

### ***Perspectief***

Grasheide en bosbesheide zijn belangrijke componenten van een veerkrachtig heidelandschap. Grasheide vormt een natuurlijke overgang naar heischrale graslanden, bosbesheide naar arme bossen, met name Natura 2000-habitatype Oude eikenbossen dat ook als onderdeel van het begraste bos- en heidelandschap wordt beschouwd (Bijlsma et al. 2009a). Niet alleen de bosbessoorten en hengel, maar ook diverse mossoorten komen zowel in oude bosbesheide als in oude eikenbossen voor.

Voor mossen vormen oude heide met een dikke H-laag en ontschortst dood hout een vergelijkbaar gunstig substraat, o.a. voor kussentjesmos en gewoon trapmos. De bos-heidegradiënten kennen ook eigen soorten, waaronder de van hengel als waardplant afhankelijke bosparemoervlinder (Engels: heath fritillary!).

### 3.5 Discussie: sturende factoren, dynamiek en kwaliteiten van heide

#### 3.5.1 Heide is een relatief natuurlijke vegetatie

De kwaliteiten van extensief beheerde heide worden miskend. Dit heeft allereerst te maken met de in vele toonaarden uitgedragen stelling dat de heide een cultuurlandschap is (en dus intensief moet worden beheerd). Een kleine greep:

“Heide, het oudste cultuurland van West-Europa” (hoofdstuktitel in “Ontdek de Veluwe”, Dijkhuizen et al. 1976)

“De heide is een cultuurlandschap. De heide op de hoge zandgronden is net zo min natuur als het polderlandschap” (www.trouw.nl; Trouw, 9 september 2000).

“De heide in het binnenland is een cultuurlandschap ontstaan door onttrekking van voedingsstoffen door begrazing en afplaggen van zandige gronden” (nl.wikipedia.org).

“De heide is een kunstmatig, door de mens gecreëerd landschap, niet zo geordend als een tuin, maar in wezen niet erg daarvan verschillend” (www.onroerendergoed.be)

Heide staat historisch gezien voor woeste grond. Voor het niet ontgonnen (in cultuur gebrachte; Van Dale: “voor bebouwing geschikt gemaakte”) deel van het landschap buiten het bos. Een bos waarvan de bomen verwijderd worden, heet in principe heide. Heide vervangt bos. Het oogsten van bomen door de mens en het voor begrazing geschikt houden van heide door gecontroleerd branden, zijn onnatuurlijke oorzaken van de grootschalige uitbreiding van heiden, maar hebben niet geleid tot in cultuur gebracht terrein. Heide is niet aangelegd, ingericht, geploegd, ingezaaid, bevloeid, bemest of specifiek ontsloten of verfraaid. De heidevegetatie bestaat alleen uit wilde planten. Op plaggen, maaien of branden van de heide volgt natuurlijke regeneratie. Heide is dus een relatief natuurlijke vegetatie. Het op grote schaal plaggen en maaien van heiden (=oogsten uit de natuur) heeft geleid tot een onnatuurlijke en een in ecologisch opzicht arme vorm van heide, namelijk paarse heide, meer niet.

Mogelijk is het misverstand rond de heide als cultuurlandschap ontstaan doordat heide op de hogere zandgronden lang onderdeel was van een systeem van plaggenlandbouw, waarbij heideplaggen vermengd met mest uit de stallen werden gebruikt voor het bemesten van akkers (ook wel: potstalsysteem). Er is wel gesuggereerd dat er een uitgebalanceerde verhouding bestond tussen het aantal dorpsbewoners, de grootte van de es (oppervlakte akker), het aantal schapen dat voor de mest moest zorgen en de uitgestrektheid van de heide die de plaggen moest leveren (o.a. De Smidt 1981: 25), maar dit idee is verlaten. Door Spek (2004: 977, 1003) wordt de historische landschapsontwikkeling in Drenthe voorgesteld als een samenhangend

stelsel van begroeiingsstypen waarbij grasheide door begrazing en houtkap ontstond uit het halfopen bos dat vanaf de IJzertijd tot in de Vroege Middeleeuwen voorkwam. Door intensieve begrazing, strooiselroof en plaggen is uit deze grasheide de huidige heide ontstaan. Cultuurland als begroeiingstype is het resultaat van de ontginning van opgaand bos of van grasheide en heide.

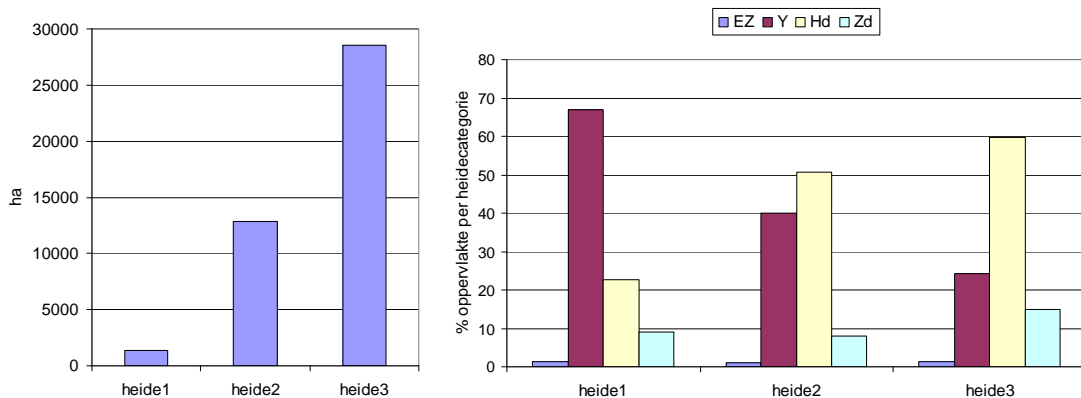
De algemene aanduiding cultuurlandschap verhult dat er grote verschillen kunnen zijn in historische continuïteit van vegetaties binnen een landschap. Door struikheide gedomineerde terreindelen waren een natuurlijk onderdeel van het landschap op goed gedraineerde, leemarme zandgronden in het Boreaal en Atlanticum (Odgaard 1994: 161). Veel grote heiden gaan tenminste terug op de Vroege Middeleeuwen, op een veel natuurlijker landschap dan het huidige in die zin dat landgebruik nog sterk afhankelijk was van de natuurlijke terreingesteldheid, bodemvruchtbaarheid en waterhuishouding. Dankzij deze lange historische continuïteit met een veel natuurlijker landschap dan het huidige, vormen heiden een relatief natuurlijk onderdeel van het landschap van de hogere zandgronden.

### 3.5.2 'De' heide bestaat niet

De kwaliteiten van extensief beheerde heide worden miskend. Een tweede oorzaak hiervoor is dat de aanduiding heide een zuiver vegetatiekundige definitie heeft gekregen: een door dwergstruiken, met name struikheide en/of dopheide, gedomineerde vegetatie. Volgens het door Spek (zie 3.5.1) opgestelde schema is heide de meer of minder intensief gebruikte woeste grond buiten het bos en de cultuurgronden. Heide heeft hierdoor een plaats in het landschap: het ligt op de relatief minst productieve bodems buiten de ontginningen en het bos. Afhankelijk van de lokale/regionale situatie (bevolkingsdruk, waterhuishouding e.d.) kan heide dus op verschillende bodems voorkomen, waarbij een steeds intensiever gebruik heeft geleid tot convergerende ontwikkelingen naar paarse heide met struikheide en/of dopheide ongeacht bodemtype. De vegetatiekundige definitie verhult soms aanzienlijke verschillen in bodem en daarmee (potentiële) knelpunten en kwaliteiten van 'de heide'.

Het kadaster van 1832 kan worden gebruikt voor het kwantitatief inschatten van een relatie tussen 19<sup>e</sup>-eeuws landgebruik en bodemvruchtbaarheid van het bos- en heidelandschap. Hiertoe is voor een groot deel van het binnen de Natura 2000-begrenzing van de Veluwe gelegen gebied de kadastrale kaart van 1832 (Bijlsma, ongepubliceerd; zie ook Clercx & Bijlsma 2003; Bijlsma 2004b) overlegd met de bodemkaart 1:50,000. Voor de categorieën bos en heide (excl. zand) is op grond van de belastingtarieven, die per gemeente verschillen, een nieuwe indeling gemaakt in heidecategorieën: heide3 ( $f$  0,25 ha<sup>-1</sup>), heide2 ( $f$  0,30 -  $f$  0,50 ha<sup>-1</sup>) en heide1 ( $f$  0,60 -  $f$  1,50 ha<sup>-1</sup>). Ook bossen met een tarief  $< f$  1,50 ha<sup>-1</sup> zijn tot heide gerekend. Heide3 is dus de minst productieve heide, heide1 de meest productieve. Uit figuur 3.13 blijkt allereerst dat heide3, met het (wettelijk vastgestelde) minimumtarief van  $f$  0,25 ha<sup>-1</sup>, veruit de grootste oppervlakte inneemt. Verder blijkt dat deze heide3 vooral is gelegen op humuspodzolen. Daarentegen ligt heide1 vooral op moderpodzolen.

Op enkeerdgronden komt praktisch geen heide voor. Ook de betrekkelijk geringe oppervlakte heide op moderpodzolen wijst erop dat de productiefste gronden op de Veluwe permanent zijn ontgonnen en dat heide resteert op de landbouwkundig minst interessante bodems. De productiviteit (tariefklasse) werd overigens niet alleen bepaald aan de hand van gerealiseerde opbrengsten (zoals plaggen), maar ook op grond van uitgestrektheid en bereikbaarheid. Veraf gelegen heide kon niet voldoende worden benut en kwam hierdoor in het laagste tarief.



Figuur 3.13. Heide binnen een groot deel van de Natura 2000-begrenzing van de Veluwe in categorieën volgens het belastingtarief van het kadaster in 1832. Heide 3 is de minst productieve heide (met het laagste tarief), heide 1 de meest productieve (met hoogste tarief); zie tekst voor toelichting.

Links: de betreffende oppervlakten heide per categorie. Rechts: de verdeling van de heidecategorieën over gegeneraliseerde bodemtypen afgeleid van de bodemkaart van Nederland 1:50,000 volgens onderstaande tabel:

	omschrijving	bodemcodes 1:50,000
EZ	rijk: enkeerdgronden en andere bodems met een cultuurdek	cHd+cY+cZd+EZ
Y	relatief rijk: lemig stuwalmateriaal en andere leemgronden	Ld+Y
Hd	relatief arm: leemarm stuwalmateriaal, dekzand en overstoven rijkere bodems	Hd+Hd/Y+Y/Hd+ $\zeta$ Y+ $\zeta$ EZ
Zd	arm: stuifzandbodems en overige overstoven bodems	Hd/Zd+Zd+ $\zeta$ Hd+ $\zeta$ Y/Hd+ $\zeta$ Y/Zd

Wij nemen voorsnog aan dat de conclusies dat 1) de grootste oppervlakte heide resteert op de landbouwkundig relatief minst productieve bodems en 2) deze heide aansluit op ontginningen en bossen op de relatief meer productieve bodems, ook gelden buiten de Veluwe. Deze conclusies hebben consequenties voor de beoordeling van biodiversiteitsverlies in heideterreinen (zie 3.5.6).

### 3.5.3 Het humusprofiel verdeelt en heerst

Het humusprofiel is een sterk onderschatte factor in het functioneren van heiden. In 3.3 en 3.4 is hierop ingegaan. Van belang voor deze discussie is dat vocht, nutriënten (mineralisatie), basen en daarmee het wortelmilieu in oude (lang ongeplagde) heide sterk zijn gelaagd, met name op humuspodzolen. De beschikbaarheid en verticale verdeling van vocht, nutriënten en mineralen veranderen sterk zodra zich een humusprofiel met H-laag vormt. Dit betekent dat zowel onderzoeksresultaten behaald in plagplekken als resultaten afkomstig van potproeven en hydrocultures niet eenvoudig zijn te vertalen naar een veldsituatie waarin zich oude heide ontwikkelt.



Een voorbeeld is het interessante onderzoek van Britton et al. (2003) naar de betekenis van bodemtype, droogte en N-toevoeging op interacties tussen struikhei en bochtige smeie. Het onderzoek is uitgevoerd in potten waarbij verschillende organische-stofgehaltes van de bodem zijn nagebootst door zand en veen te mengen. Zij vinden (p. 103) dat “*Deschampsia* dominance is most likely on heaths with a continental climate where summer drought is common. If these areas also have organic rich soils then this dominance could become long-term since *Deschampsia* is able to produce a sward of sufficient height, percentage cover and biomass to suppress *Calluna*”. Het laatste deel van de conclusie is o.i. een artefact van de proefopzet waarbij gehomogeniseerde grond is gebruikt, een situatie die sterk afwijkt van de scherpe verdeling van organische stof over een F- en H-laag in een intact humusprofiel.

De achteruitgang van met name kruiden in heideachtige vegetaties wordt o.a. toegeschreven aan een verlaagde nitraat-ammonium-ratio van het wortelmilieu (zie 3.5.6). Nitrificatie in droge heiden is beperkt tot het ectorganisch humusprofiel (De Boer et al. 1990; Troelstra et al. 1995, 1997), waarschijnlijk vooral tot de F-laag die een hogere pH heeft dan de H-laag (Emmer 1995). Voor veel kruiden is nitraat naast een belangrijke voedingsstof ook een osmoticum dat bijdraagt aan een goede vochtvoorziening van de plant. Vooral op de relatief rijke moderpodzolen kan zelfs een geringe nitraatbeschikbaarheid al bijdragen aan de soorten diversiteit. Bochtige smeie speelt hierbij een belangrijke rol. Het via plaggen en maaien afvoeren van ectorganische materiaal heeft een negatieve invloed op de nitraatbeschikbaarheid. Troelstra et al. (1997: 52) merken op: “*Although not generally accepted from a nature conservancy point of view, a dominance of Deschampsia may warrant a most appropriate functioning of nitrifying heathland ecosystems in terms of N balance*”. Overigens leidt ook vestiging van eik in de heide tot een voor het heidesysteem hogere beschikbaarheid van nitraat (Nielsen et al. 1999). Ook in bosbesheide zal de nitraatbeschikbaarheid relatief hoog zijn dankzij de goede strooiselkwaliteit.

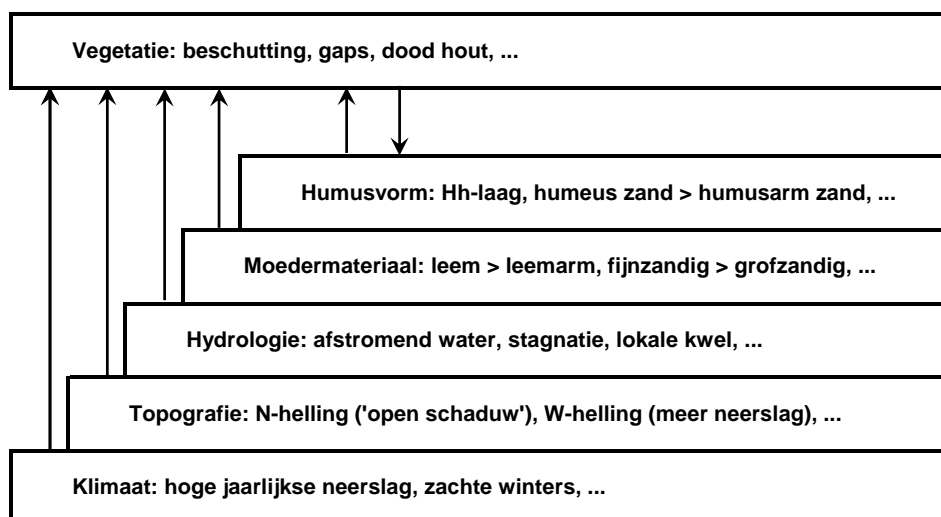
Een belangrijk kenmerk van het ectorganisch humusprofiel onder struikhei is de sterke immobilisatie van ammonium, waardoor de beschikbaarheid hiervan relatief laag blijft. De immobilisatie worden nog versterkt door toegevoegd ammonium (Kristensen & McCarthy 1999). De sterke immobilisatie “*probably strengthens the competitive ability of the ericaceous vegetation at the expense of the herbaceous vegetation since the symbiosis with ericoid mycorrhiza may give the plant access to recalcitrant organic N*” (Kristensen & McCarthy 1999: 194). Nielsen et al. (2000) concluderen dat “*the ability to retain added, as well as deposited, nitrogen requires the presence and integrity of a humified H-subhorizon*”. Pilkington et al. (2005) vinden pas bij langjarige toediening van 100 kg N ha<sup>-1</sup> yr<sup>-1</sup> uitspoeling van ammonium uit de organische horizont. Zij schrijven de resistentie van heidehumus tegen uitspoeling toe aan de hoge C:N ratio (>25).

Niet alleen de gelaagdheid van het humusprofiel maar ook die van de bodem is belangrijk. Verschillen in dit opzicht tussen humuspodzolen en moderpodzolen verklaren mogelijk het verschillend gedrag van pijpenstrootje en smeie (zie 3.4.1).

### 3.5.4 Het belang van vochtfactoren

De soortensamenstelling en dynamiek van droge heidesystemen zijn waarschijnlijk sterk afhankelijk van vochtfactoren. Terreindelen met een gebufferde

vochtbeschikbaarheid worden steeds belangrijker, gegeven scenario's van klimaatverandering. Diemont & Hengeveld (in Diemont 1996) gaan expliciet in op de betekenis van neerslag voor de productiviteit van heideterreinen. Stoutjesdijk (1959) op de rol van topografie, vegetatiestructuur en microklimaat. Wösten et al. (2001) beschrijven waterretentie en -doorlatendheid van de boven- en ondergrond van bodems op grond van o.a. gehaltes organische stof en leem<sup>11</sup>. Voor zover wij weten ontbreekt een integrale analyse van de betekenis van deze factoren. Figuur 3.14 geeft een overzicht van vochtfactoren in het heide- en boslandschap.



*Figuur 3.14. Factoren die bijdragen aan een gebufferde vochtbeschikbaarheid in droge en vochtige heiden en oude eikenbossen. De factoren opereren op verschillende schaalniveaus en kunnen elkaar versterken of verzwakken. Klimaat, topografie, hydrologie en moedermateriaal werken als onafhankelijke factoren op de vegetatie. Vegetatie en humusvorm vertonen een wisselwerking. Naar Kemmers & De Waal (1999).*

Plaggen heeft direct en indirect een negatieve invloed op de vochtbeschikbaarheid. Mossen zijn bij uitstek geschikt als indicatoren voor de vochttoestand in het droge bos- en heidelandschap.

### 3.5.5 Problemen na plaggen, chopperen en maaien

Het huidige heidebeheer richt zich sterk op plaggen, chopperen en maaien met als doelen 1) het compenseren van atmosferische stikstofdepositie door afvoer van organisch materiaal incl. vergraste heide, 2) het tijdig verjongen van door struikhei gedomineerde heide en 3) het behoud van pioniermilieus, voor specifieke pioniersoorten of soorten die voor een deel van hun levenscyclus afhankelijk zijn van dergelijke milieus.

<sup>11</sup> In 2009 is door Henk Wösten c.s. (Alterra, Centrum Bodem) een onderzoek gestart naar de waterretentie- en doorlatendheid van humusprofielen in droge heiden, waarbij de in dit rapport besproken heideterreinen zijn bemonsterd.

In 3.5.6 wordt nader ingegaan op punt 3. Plaggen, chopperen en/of maaien zijn ongetwijfeld de enige maatregelen die het voortbestaan van de paarse heide garanderen. De angst voor het openvallen van de struikheilaag en de hierop onvermijdelijk geachte vergrassing, is diep geworteld en wordt in diverse wetenschappelijke publicaties verwoord. Tijdig plaggen of maaien moet de omslag naar vergraste heide voorkomen. Veel auteurs wijzen tegelijkertijd ook op de negatieve gevolgen van deze ingrepen. Een samenvatting:

1. Plaggen, chopperen en maaien zijn vlaksgewijze ingrepen die leiden tot een vicieuze cirkel (of neerwaartse spiraal) van vlaksgewijze verjonging en vroegtijdige sterfte, niet alleen door (toegenomen) droogtestress, maar ook door vorst en heidehaantje. Plaggen en maaien resulteren in een decennialange dominantie van heideklauwtjesmos. Deze aaneengesloten, vochtige moslaag onder een uniforme struikheilaag is een ideale ei-afzetplaats voor het heidehaantje, wat vroeg of laat resulteert in vlaksgewijze sterfte door massale vraat. Voor het verbeteren van de vegetatiestructuur, bijv. ten behoeve van de kleine fauna, zijn vlaksgewijze ingrepen niet geschikt. 'Kleinschalig' plaggen en maaien zijn in de praktijk ingrepen van vele 10-tallen m<sup>2</sup> met één of meer problemen uit de voorliggende lijst.
2. Plaggen en chopperen geven een verhoogd risico op droogtestress, vooral op humuspodzolen, doordat het humusprofiel als vochtbuffer verdwijnt. Droogtestress neemt sowieso toe als gevolg van klimaatverandering, niet alleen met directe gevolgen voor de vegetatie, maar ook via negatieve effecten op microbiële activiteit en diversiteit van bodemschimmels (Jensen et al. 2003; Toberman et al. 2008).
3. Plaggen en in mindere mate chopperen gaan ten koste van ondiep in de minerale bodem aanwezige langlevende zaadbanken (o.a. van struikhei) en mycorrhiza's, waardoor regeneratie uit zaad minder snel verloopt.
4. Plaggen en chopperen van het hmusprofiel leiden tot (verhoogde) uitspoeling van nutriënten en mineralen en dus ook tot extra verzuring.
5. Plaggen kan leiden tot een tijdelijke sterke verhoging van de ammonium-beschikbaarheid en tegelijkertijd tot het wegvallen van nitrificatie (Dorland et al. 2004), wat vooral de regeneratie van kruidachtige soorten in de weg staat. Ook maaien en chopperen gaan ten koste van de tot het ectorganisch humusprofiel beperkte nitrificatie (zie 3.5.3). Door plaggen verschuift de beschikbaarheid van stikstof van overwegend organische vormen naar ammonium.
6. Plaggen gaat ten koste van het microreliëf.
7. Geplagde heide vormt veel sterker dan oude heide een goed vestigingsmilieu voor grove den. Plaggen werkt versnelde verbossing in de hand.
8. Plaggen, zonder een goede inventarisatie vooraf, kan desastreuze gevolgen hebben voor kleine populaties van zeldzame, dispersiegelimiteerde soorten, waaronder kleine fauna, mossen en korstmossen.

### **3.5.6 Achtergronden van biodiversiteitsverlies**

Siepel et al. (2009) brengen naar voren dat diverse met heide geassocieerde diersoorten, waaronder het korhoen, wellicht altijd afhankelijk zijn geweest van een

kleinschalig landschap met zowel akkertjes (cultuurgrond) als woeste grond (heide). Het leefgebied van deze soorten ligt in het grensgebied van ontginningen en de relatief productieve heide ('heide1'). De uitgestrekte heide op humuspodzolen ('heide3') valt hiermee af als zoekgebied voor het herstel van deze fauna (vergelijk 3.5.2). Ook voor de fauna geldt kennelijk: 'de heide' bestaat niet.

De achteruitgang van bijzondere plantensoorten in heideterreinen wordt naast veranderingen in het beheer vooral in verband gebracht met verzuring, hoge ammonium-nitraat-ratio's en veranderingen in de relatieve beschikbaarheid van N en P (Roem et al. 2002; Van den Berg et al. 2008; Kleijn et al. 2008). Het rozenkransje en valkruid fungeren in de literatuur als typische voorbeelden van sterk bedreigde soorten van het heidelandschap. Ook hier is het de vraag wat de plaats was van deze plantensoorten in het historische landschap. Gezien hun voorkeur voor relatief lage  $\text{NH}_4^+/\text{NO}_3^-$ -ratio's, komen heideterreinen op lemige bodems in aanmerking incl. gradiëntmilieus met ontginningen ('heide1') of terreindelen die verrijkt zijn door extensief landbouwkundig gebruik. Nitrificatie in heiden op humuspodzolen komt op rekening van de F-horizont van humusprofielen, vooral in de aanwezigheid van grassen (zie 3.5.3). Het is onwaarschijnlijk dat intensief beheerde (regelmatig geplagde of gemaaide) heide op humuspodzolen ooit leefgebied was van rozenkransje en valkruid. De analyse van oude vegetatieopnamen zal hierover duidelijkheid moeten geven. Door Roem & Berendse (2000) is vastgesteld dat in heiden zowel de beschikbaarheid van N en P als de pH sterk zijn gecorreleerd met het leempercentage in de bodem. Ook dit wijst erop dat belangrijke doelsoorten van het heidebeheer ook vroeger waarschijnlijk vooral voorkwamen in een klein deel van 'de heide', namelijk in de aan ontginning ontsnapte woeste grond op lemige bodems en/of in heiden in de nabijheid van ontginningen of sterk onder invloed van andere menselijke activiteiten (zie ook Haveman 2005).

Biodiversiteitsverlies in heideterreinen is indirect ook het gevolg van grootschalige vergrassing die vanaf de jaren 1970 opvallend zichtbaar werd (Dijkhuizen et al. 1976; Heil & Diemont 1983). Gewijzigde concurrentieverhoudingen tussen struikheide en grassen zijn het gevolg van veranderingen in beheer en toegenomen atmosferische depositie. De uitwerking van deze veranderingen op de vegetatie wordt gestuurd door het humusprofiel (zie 3.5.3). Vestiging van grassen wordt waarschijnlijk gestimuleerd door een goed ontwikkelde L- en F-laag in de afwezigheid van een H-laag (Emmer 1995). Diemont & Heil (1984) suggereren dat grassen tot dominantie kunnen komen dankzij mineraliserend organisch materiaal na sterfte van struikheide (zie ook Troelstra et al. 1997). Wij verwachten dat de vestiging van grassen in heiden met een goed ontwikkelde Hh-laag minder makkelijk plaatsvindt doordat de Hh-laag minder geschikt is als wortelmilieu dan een F-laag op humeus mineraal zand (AE-heide) (zie 3.5.3). Onder invloed van runderbegrazing kan zich zowel uit dominantie van bochtige smele als uit bosbesheide weer grasheide ontwikkelen (Figuur 3.8).

Niet alleen het herstel van biodiversiteit maar ook het herstel van 'de heide' is gediend bij een expliciete typering van heide op grond van de bodemvruchtbaarheid en plaats in het landschap. Alleen dan kan een expliciete verwachting worden geformuleerd voor het behoud en de ontwikkeling van natuurkwaliteit. Door Diemont (1996) en Hommel et al. (2009) is aangetoond dat heiden op humus-

podzolen een heel ander herstel laten zien na plaggen dan heiden op moderpodzolen. Hun bevindingen sluiten naadloos aan op het hierboven voorgestelde schema van heideontwikkelingen (Figuur 3.8).

In hoeverre in extensief beheerde oude heidesystemen pioniermilieus van minerale bodems kunnen blijven voorkomen is open vraag. Wat was ooit de betekenis van water- en winderosie en gradiënten in graasdruk voor soorten van pioniermilieus in heideterreinen? Voor kleine fauna is de relatie tussen heideontwikkeling, moeder-materiaal en humusprofiel überhaupt nog niet expliciet onderzocht, wat de communicatie over kenmerken van optimaal en marginaal leefgebied bemoeilijkt. Zo legt de zandhagedis eieren in 'kaal zand', maar is een 'dikke humuslaag' ook van belang, waartoe ca. 5% van de heide niet beheerd zou mogen worden. 'Oude, hoge heide' zou bij begrazing uitgerasterd moeten worden. Plagplekken zouden bij voorkeur tussen 1 m<sup>2</sup> en 10 m<sup>2</sup> groot moeten zijn, etc. (Stuijzand et al. 2004: 182-183).

De karakteristieke korstmosgemeenschap met rode en roze heikorst (*Baeomyces rufus* resp. *Dibaeis baeomyces*) en rijstkorrelmos (*Pycnothelia papillaria*) van heide op minerale bodem is vrijwel verdwenen (Bijlsma et al. 2009a: 13.2.4). Ook enkele vroeger betrekkelijk algemene levermosjes van lemige heide zijn hier praktisch weg, zoals cederhoutmos (*Lophozia bicrenata*) en broedkelkje (*Gymnocolea inflata*). Het is nu moeilijk meer vast te stellen in hoeverre dispersielimitatie en/of substraat-beschikbaarheid beperkende factoren zijn. Het is zelfs de vraag in hoeverre deze soorten daadwerkelijk aan lemige, minerale bodem zijn gebonden. Waarschijnlijker is het dat heide op leemarme bodem ook geschikt is wanneer zich een dik humusprofiel vormt dat als vochtbuffer fungeert. Ook voor andere met pioniermilieus in heideterreinen geassocieerde mossoorten is door hun grote achteruitgang of zeldzaamheid moeilijk meer na te gaan hoe hun relatie is met moeder-materiaal en humusprofiel, bijv. voor kortharig kronkelsteeltje (*Campylopus brevipilus*) en breekbaar heidestaartje (*Cladonia callosa*).

### 3.5.7 Naar een veerkrachtig bos- en heidelandschap

Het droge bos- en heidelandschap heeft een lange historische continuïteit met open landschappen die aanzienlijk natuurlijker waren dan het huidige bos- en heidelandschap (zie 3.5.1). Dit verklaart de aanwezigheid van soorten die zich nu niet meer over grote afstanden kunnen (her)vestigen, waaronder vaatplanten en kleine fauna (o.a. reptielen, sprinkhanen, dagvlinders). Deze goeddeels kwetsbare of bedreigde categorie soorten vormt een belangrijke kwaliteit van het heidelandschap maar heeft geen binding met heide in de strikt vegetatiekundige betekenis en al helemaal niet met paarse heide. Beheermaatregelen zoals plaggen en maaien houden het landschapsbeeld van paarse heide in stand maar vergroten de vatbaarheid van het systeem voor extreme gebeurtenissen en daarmee het risico op het lokaal of regionaal uitsterven van kwaliteitsoorten.

Een ecologisch veerkrachtig landschap is ten aanzien van de karakteristieke biodiversiteit gebufferd tegen extreme gebeurtenissen (zie Inleiding).

Voor heideterreinen betekent meer veerkracht allereerst een extensivering van het beheer waardoor cycli van natuurlijke verjonging en sterfte gaan optreden en zich verschillende vormen van heide kunnen ontwikkelen in relatie tot terreingesteldheid en bodem, met name grasheide en bosbesheide. Ten tweede betekent meer veerkracht dat heideterreinen via gradiënten of mozaïeken gekoppeld worden aan bossen en (extensieve) ontginningen (cultuurgrond) en dus in feite weer deel gaan uitmaken van gradiënten in bodemvruchtbaarheid (zie 3.5.2; Siepel et al. 2009). Vanuit oude bossen geredeneerd, bestaat er eenzelfde ecologische behoefte aan herstel van gradiënten naar zowel de heide als de ontginning (Bijlsma 2002; Bijlsma et al. 2009b).

Het extensiveren van het heidebeheer is wellicht makkelijker gezegd dan gedaan, vooral op humuspodzolen. Enerzijds zijn de positieve vooruitzichten hier evident: oude heide ('H-heide') is veel beter gebufferd tegen droogte, heeft een gevarieerde structuur en is leefgebied voor tal van karakteristieke soorten die in jonge heide ('AE-heide') geen kans maken. Verder zijn er sterke aanwijzingen dat oude heide veel minder risico loopt op grootschalige vergrassing en opslag van grove den en berk. Onzeker is echter hoe vanuit de huidige situatie (heide op minerale bodem) naar oude heide kan worden toegewerkt. De natuurlijke ontwikkeling vanuit deze uitgangssituatie is een speelbal van extreme gebeurtenissen die vlaksgewijs doorwerken. Uit ontwikkelingen in het Nationaal Park Veluwezoom (NPV) en onderzoek van Bokdam (2003) blijkt dat (jaarrond) begrazing met runderen onverwacht snel een gevarieerde grasheide of bosbesheide kan opleveren vanuit een uniforme (vergraste) uitgangssituatie en dat ook oude heide zich goed ontwikkelt. De schotse hooglanders in het NPV zijn zelfredzaam, kennen een sociale structuur en bepalen jaarrond zelf het terreingebruik (Hans van Dijk, symposium 'Doen Schotse hooglanders wat ze moeten doen?', maart 2008, Wageningen), waardoor naar verwachting zich een bos- en heidelandschap ontwikkelt waarin verschillen in de natuurlijke bodemvruchtbaarheid goed zichtbaar worden. Hierin ligt mogelijk een groot verschil met gehoede vormen van begrazing (en zeker met drukbegrazing) die zich richten op het beheer (onderhoud) van bestaande vegetatiepatronen.

Een meer extensief beheer van de heide zal ook een oplossing moeten vinden voor verbossing, met name van grove den en berk. In oude heide treedt aanzienlijk minder verjonging op van bomen dan in jonge heide maar zonder ingrijpen zal de heide uiteindelijk dichtlopen. Verbossing wordt sterk vertraagd door schotse hooglanders die polsdikke jonge boompjes doodschuren. In grote, door runderen begraasde heideterreinen is dus geen acuut risico op snelle verbossing, maar is wel een langetermijnvisie nodig voor het gedogen van verbossing. Verjonging van eik in de heide is een eerste stap naar een gevarieerd bos- en heidelandschap en verhoogt de kwaliteit van dit landschap.

Het is niet bekend hoe dynamisch of stabiel een oud heidesysteem is (als verbossing wordt tegengegaan). Het proces van snelle vergrassing heeft zich in de jaren 1980

afgespeeld in een uniforme uitgangssituatie ('paarse heide'), vergelijkbaar met de vergrassing van gelijkjarige heide- en stuifzandbebossingen. De opvatting dat mozaïekpatronen in de heide (bij ons) niet het gevolg zijn van cyclische processen maar een externe oorzaak hebben (heidehaantje, droogte, vorst) (De Smidt 1975, 1981) biedt geen houvast. Wij zien veel vlaksgewijze sterfte in paarse heide die het gevolg is van extreme gebeurtenissen. Maar we zien ook veel sterfte van aftakelende en uiteengevallen oude heideplanten temidden van vitale heide, wat wij interpreteren als natuurlijke sterfte. In dit aftakelingsproces speelt het heidehaantje ook een rol. In oude heidestruiken is altijd wel enige vraatschade door het heidehaantje te vinden. Het blijktens luchtfoto's vóórkomen van oude heide op plekken waar tenminste 50 jaar niet is geplagd, wijst ook op een natuurlijke opeenvolging van heidestadia. Onze waarnemingen in gaps in oude heide met een dik humusprofiel ('H-heide') op de Rheder- en Worthrhederheide stroken niet met het idee dat zich na sterfte van struikhei grassen vestigen als deze in de directe omgeving aanwezig zijn (zie ook 3.5.6). Wij zien in gaps in deze H-heide vrijwel uitsluitend verjonging van struikhei en dophei. Struikhei regenereert hier zowel uit zaad als door afleggers.

## 4 Discussie

### 4.1 Veerkrachtcriteria

Wij definiëren een ecologisch veerkrachtig landschap als een landschap dat ten aanzien van de kenmerkende biodiversiteit gebufferd is tegen extreme gebeurtenissen. Criteria voor de uitwerking van het veerkrachtprincipe volgen uit de kenmerken van een veerkrachtig landschap, samengevat (zie ook Inleiding):

4. *Adaptief vermogen* dankzij een cyclus van natuurlijke sterfte en regeneratie van dominante soorten. Het landschap kan zich dankzij deze cycli via verjongingsstadia aanpassen aan veranderende omstandigheden.
5. De aanwezigheid van een *ecologisch geheugen*. Dankzij een ecologisch geheugen kan biodiversiteit relatief snel regenereren (herstellen) na extreme gebeurtenissen. Het biotisch geheugen bestaat uit biotische interacties en functionele diversiteit. Het abiotisch geheugen ligt opgeslagen in de bodem, met name in het humusprofiel.
6. Abiotische gradiënten, *ruimtelijke heterogeniteit* en verstoringregimes incl. beheer bepalen de beschikbaarheid van vestigingshabitat, uitwijkmogelijkheden en alternatief biotoop in ruimte en tijd.

#### 4.1.1 Adaptief vermogen

Wij koppelen het vermogen van landschappen om zich aan te passen aan veranderende omstandigheden met name aan de mate waarin dominante soorten natuurlijke sterfte en verjonging vertonen (in tegenstelling tot kunstmatige sterfte, bijvoorbeeld door kap of jacht, en kunstmatige verjonging, bijvoorbeeld door inplanten of maaien). Adaptief vermogen is hiermee onlosmakelijk verbonden met extensief beheer.

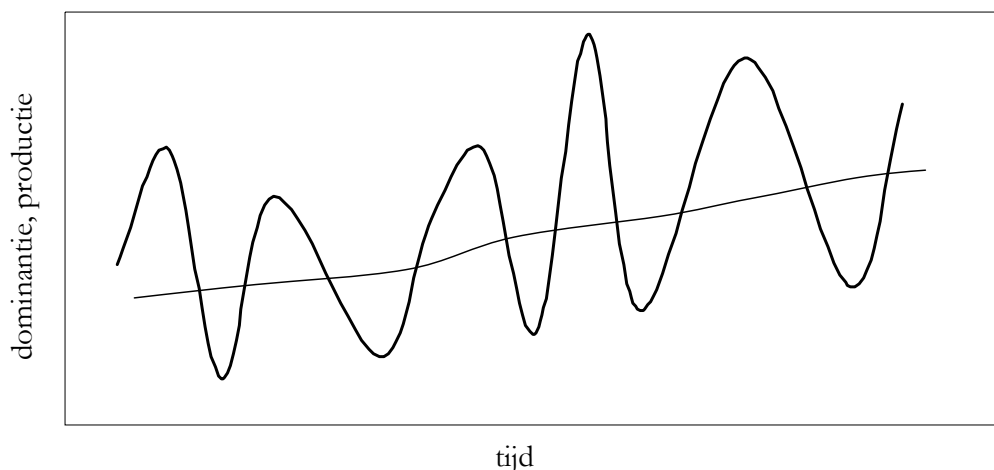
Zowel in arme bossen als in droge heiden is sprake van *ontwikkelingscycli*: gapdynamiek door natuurlijke sterfte en regeneratie. Een belangrijke resultaat is dat een ontwikkelingscyclus bij extensief beheer onder deze arme omstandigheden niet terugkeert naar de uitgangssituatie, maar zich op een gewijzigd basisniveau voortzet, bij een hoger organisch stofgehalte en bij grotere nutriëntenvoorraden van de bodem, vaak ook met gewijzigde dominantieverhoudingen in de vegetatie. Hierin ligt een belangrijk verschil met intensieve en derhalve minder veerkrachtige beheervormen waarbij veel levend en dood organisch materiaal wordt afgevoerd en de verjonging direct (bossen) of indirect (heiden) naar een ideale samenstelling wordt gestuurd. Het gewijzigde basisniveau is het gevolg van de wisselwerking tussen vegetatie en humusvorm en staat hierdoor eerder gelijk aan *rijping* dan aan successie (Figuur 4.1).

Dominante soorten veranderen het vestigingsmilieu voor andere dominante soorten en wellicht ook voor zichzelf, waardoor verschuivingen in dominantieverhoudingen gaan optreden, zonder dat sprake is van successie. Zo leidt de ontwikkeling van een



Hh-laag in het humusprofiel van oude heide op humuspodzolen tot een opvallende verschuiving ten gunste van dophei.

Het huidige heidebeheer richt zich op het terugzetten of voorkomen van successie, maar voorkomt in feite vooral de ontwikkeling van een volwassen systeem waarbij vegetatie en humusvorm in (dynamisch) evenwicht zijn met de werkzame verstoringregimes (begrazing, heidehaantje, droogte, vorst). De spaarzame plekken met relatief 'rijpe' droge heide ('H-heide') zijn ongekend qua structuur en rijkdom aan soorten. In de zich tot beukenbossen ontwikkelende voormalige oude eikenbossen is als gevolg van de lange ontwikkelingscycli nog veel minder zicht op een 'dynamisch eindbeeld'. Veel dood hout is pas het begin. De indruk bestaat dat in onbeheerde oude beukenbossen de humusvertering met het verouderen van de opstand milder van karakter wordt (een vermoderingsproces) na een periode van maximale strooiselaccumulatie in de volwassen fase van het voormalige productiebos. De Hh-laag lijkt ondanks de gedeeltelijke vermodering resistent tegen volledige afbraak. Sterker nog: de dikte van de dikste H-horizont, voor zover bekend in het Mantingerbos, suggereert dat op arme tot matig arme zandgronden de groei van de Hh-laag nog honderden jaren kan voortduren. Wie durft te voorspellen hoe zo'n beukenbos eruit zal gaan zien? Wat de rol van beuk zal zijn? Groeit er dan wellicht eenarig wollegras op de bosbodem?



*Figuur 4.1. Bij extensief beheer van arme bossen en droge heiden keren ontwikkelingscycli van dominante soorten niet terug naar de uitgangssituatie. Ze veranderen zelf de omstandigheden voor hervestiging waardoor de cycli zich voortzetten op een gewijzigd niveau, zoals bij grotere koolstof- en nutriëntenvoorraden. In een veerkrachtig landschap zal ook bij extreme gebeurtenissen dit 'geheugen' niet geheel verdwijnen, waardoor de regeneratie van het systeem sneller zal verlopen.*

#### 4.1.2 Ecologisch geheugen en ruimtelijke heterogeniteit

Het *ecologisch geheugen* van een landschap ontwikkelt zich enerzijds 'automatisch' als gevolg van extensief beheer: de ontwikkelingscyclus keert niet terug naar de uitgangssituatie (zie 4.1.1). Anderzijds weerspiegelt het ecologisch geheugen van een landschap het historisch landgebruik, waarin al lang geen sprake meer was van

ontwikkelingscycli. Een vrij grote groep doelsoorten van het huidige beheer heeft moeite zich over grotere afstanden te (her)vestigen. Veel van deze soorten hebben zich ooit op eigen kracht gevestigd in een veel natuurlijker landschap dan het huidige en hebben zich tot dusver weten te handhaven. Heideterreinen en oude bossen hebben een lange historische continuïteit met veel natuurlijker landschappen en herbergen dan ook relatief veel van deze relictsoorten, o.a. onder de reptielen, sprinkhanen, vaatplanten, mossen en korstmossen. De wens van beleid en beheer om de natuurlijkheid van bos- en heidelandschappen te vergroten vraagt dus om speciale aandacht voor dergelijke soorten. Versterking van dit deel van het ecologisch geheugen vraagt om *uitwijkmogelijkheden en alternatief habitat* om extreme gebeurtenissen het hoofd te kunnen bieden. Alternatief habitat in de vorm van (a)biotische heterogeniteit en gradiënten is het meest effectief. Zo kan bij de in Natura 2000-beheerplannen beoogde uitbreiding van het heideareaal gezocht worden naar omvorming van jong naaldbos waarbij meer variatie in reliëf en moedermateriaal onderdeel wordt van de heide. Tegelijkertijd kunnen gradiënten worden hersteld met oude bossen en (extensieve) ontginningen, waardoor bos, ontginning en woeste grond weer een ruimtelijke samenhang krijgen en onderling kunnen uitwisselen via grote herbivoren.

## 4.2 Veerkrachtindicatoren

Het onderzoek in arme bossen en droge heiden heeft een aantal suggesties opgeleverd voor indicatoren die kunnen worden gebruikt voor het evalueren van beheer gericht op meer veerkracht (Tabel 4.1).

Bij het selecteren en aanpassen van indicatoren is het van belang de specifieke abiotische, historische en ecologische kwaliteiten van het betreffende landschap expliciet te benoemen. Het gaat hierbij met name om kenmerken die samenhangen met een lange historische continuïteit van het landschap, zowel biotisch (bijv. soorten met een gering dispersievermogen, soorten in specifieke habitats, relictsoorten) als abiotisch (bijv. dikke humusprofielen). De nadruk die hier wordt gelegd op (relict)soorten met een lange historische continuïteit lijkt in strijd met het uitgangspunt van ecologische veerkracht, namelijk dat soorten komen en gaan. Horen dergelijk soorten in het huidige landschap nog wel thuis? Naar verwachting zal een deel van de betreffende soorten juist meer kansen krijgen in een veerkrachtiger landschap en dan is het voortbouwen op historische continuïteit met een veel natuurlijker landschap het hoogst haalbare<sup>12</sup>. Oude droge heide ('H-heide') en oude bossen met meer zwaar dood hout zijn actuele voorbeelden. Een gradiëntrijk bos- en heidelandschap waarvan deze elementen deel uitmaken, is een nog beter vooruitzicht. Ongetwijfeld zal ook een deel van de soorten niet profiteren, bijv. door klimaatverandering.

---

<sup>12</sup> Deze aanname verschilt belangrijk ten opzichte van de aanname dat "...onder min of meer natuurlijke omstandigheden mag worden aangenomen dat juist die soorten en ecosystemen zich zullen manifesteren die kenmerkend zijn voor dergelijke omstandigheden" (zie Inleiding).

In het onderzoek is veel aandacht besteed aan mossen en ook onder de indicatoren nemen mossen een belangrijke plaats in (Tabel 4.1). Dit heeft te maken met het feit dat 1) de droge, hogere zandgronden arm zijn aan vaatplanten en relatief rijk aan mossen, 2) mossen in een grote diversiteit van habitats voorkomen (bosbodem, wortelkluiten, dood hout, epifytisch op levende bomen), 3) sommige mossoorten snel reageren op veranderende onstandigheden en andere juist langzaam, 4) mossen het hele jaar door aanwezig en herkenbaar zijn (en dus beschikbaar als indicatorsoort).

Tabel 4.1. Suggesties voor indicatoren voor de evaluatie van beheer gericht op een ecologisch veerkrachtig bos- en heidelandschap op de droge hogere zandgronden. De indicatoren zijn gerangschikt volgens drie criteria (zie tekst).

<i> criterium</i>	<i> Indicator</i>
	(1) op grond van een ruimtelijke steekproef (2) op grond van een luchtfotoïnterpretatie (3) op grond van een vlakdekkende inventarisatie
<i> Adaptief vermogen: natuurlijke sterfte en regeneratie van dominante soorten ("system engineers")</i>	Het aantal dominante (houtige) soorten dat natuurlijk regenereert in de (dwerg)struiklaag (1)
	De oppervlakten bestaand en nieuw habitat met natuurlijke regeneratie (1)
	Idem voor natuurlijke sterfte (1)
	De verdeling van de maximale stam- of stengeldiameter per dominante (houtige) soort (1)
	Natuurlijke populatiedynamiek van grote herbivoren (1); zie ook Ruimtelijke (a)biotische heterogeniteit
<i> Ecologisch gebeugen: abiotisch</i>	De verdeling van de dikte van het ectorganisch humusprofiel in een selectie van bosopstanden en heidetypen (afhankelijk van fysiotoop) (1)
<i> Ecologisch gebeugen: biotisch</i>	De verspreiding van relictsoorten waarvoor het betreffende landschap landelijk belangrijke populaties herbergt (3)
	De verspreiding van een selectie van relictsoorten per relevante taxonomische groep (vaatplanten, reptielen e.d.) die verschillen in levensstrategie en/of regeneratieve strategie (functionele diversiteit), bijv. hengel (eenjarig zonder zaadbank), fraai hertshooi (overblijvend met langlevende zaadbank), dalkruid (overblijvend, zonder zaadbank en voornamelijk vegetatief) (3)
	De verspreiding van bijzondere biotische interacties met relictsoorten, zoals specifieke insect-plantrelaties (3)
<i> Ruimtelijke heterogeniteit</i>	De oppervlakten van vormen van landgebruik met een historische continuïteit sinds 1850: bos, heide, heide met struiken, hooiland, ontginning e.d. (2)
	De oppervlakten bestaande en nieuwe open ruimte (korte vegetaties) en 'open bos' (2)

Bij het opstellen van indicatoren hoort volgens sommige auteurs ook het vaststellen van referentie- of doelwaarden (zie Bijlage 1. Functies, criteria en indicatoren in het beheer: een literatuurstudie)<sup>13</sup>. Wij denken dat dit in het geval van indicatoren voor veerkracht niet alleen onnodig maar zelfs ongewenst is. Veerkracht gaat uit van het komen en gaan van soorten, typen en structuren. Een op ecologische veerkracht gebaseerd beheer begeleidt dit proces zorgvuldig in die zin dat karakteristieke biodiversiteit gebufferd wordt tegen extreme gebeurtenissen. Hier ligt een verschil met het principe van 'behoud van biodiversiteit' zonder meer. Voor het principe van

<sup>13</sup> Zie bijv. ook Ten Brink et al. (2001): "Natuurgraadmeters zien wij als getalsmatige beschrijvingen van de toestand van (delen van) de natuur, gerelateerd aan referentiewaarden en/of doelwaarden".

veerkracht kan voor een beoordeling van de huidige toestand alleen de vorige toestand als referentie gelden.

### **4.3 Tot slot**

Indicatoren voor de evaluatie van maatregelen gericht op veerkracht vereisen monitoring en niet alleen in de terreindelen waarvoor een extensief beheer geldt. Ontginningen, terreindelen met een overwegende productiefunctie of cultuur-historisch beheerd terrein, zoals landgoederen, kunnen belangrijk bijdragen aan de ecologische veerkracht van een landschap. Hoewel veel fauna een ruimtebeslag heeft dat groter zal zijn dan een grote beheereenheid, zijn maatregelen gericht op het 'interne geheugen' het meest praktisch. Het criterium van natuurlijke sterfte en regeneratie van dominante soorten is alleen van toepassing op extensief beheerd terrein. Onder 'natuurlijke sterfte' wordt wel verstaan dat dood hout blijft liggen (of staan) en kadavers in het terrein achterblijven.

Nietsdoenbeheer is een vorm van extensief beheer waarvan veel valt te leren als het gaat om ecologische veerkracht. Het is de enige bron van gegevens over hoe een (a)biotisch ecologisch geheugen zich in ons klimaatgebied natuurlijk ontwikkelt, over natuurlijke interacties tussen dominante soorten etc. Bosreservaten en andere terreinen met een 'nagenoeg-natuurlijke' beheerstrategie zijn eye-openers voor ecologen en beheerders. De kenmerken en interacties die zich in deze terreinen in de loop van vele jaren opbouwen vormen een nieuwe historische laag op het landschap.



## Literatuur

- Aerts, R. 1990. Nutrient use efficiency in evergreen and deciduous species from heathlands. *Oecologia* 84: 391-397.
- Aerts, R. 1993. Competition between dominant plant species in heathlands. In R. Aerts & G.W. Heil (eds.), *Heathlands: patterns and processes in a changing environment*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht; 125-152
- Asschert, A. G. W. 1987. *Beheersplan voor de boswachterij Het Rosendaalse Bos 1986 - 1996*. Staatsbosbeheer, Utrecht.
- Bakker, H. de & A.W. Edelman-Vlam. 1976. *De Nederlandse bodem in kleur*. Stiboka/Pudoc, Wageningen.
- Bal, D., H.M. Beije, Y.R. Hoogeveen, S.R.J. Jansen & P.J. van der Reest. 1995. *Handboek natuurdoeltypen in Nederland*. Rapport IKC Natuurbeheer nr. 11, Wageningen.
- Bal, D., H.M. Beije, M. Fellingner, R. Haveman, A.J.F.M. van Opstal & F.J. van Zadelhoff, 2001. *Handboek Natuurdoeltypen*. Tweede, geheel herziene druk. Rapport EC-LNV nr. 2001/020, Wageningen.
- Bannink, J.F., H.N. Leijs & I.S. Zonneveld. 1973. *Vegetatie, groeiplaats en boniteit in Nederlandse naaldhoutbossen*. Pudoc, Wageningen.
- Bartelds, G. 1997. *Algemene informatie van het bosreservaat 22. Rozendaal "Zwarte Bulten"*. IKC-N werkdocument nr W-120, Wageningen.
- Beets, C.P., P.W.F.M. Hommel & R.W. de Waal. 2005. *Selectie van referentiepunten t.b.v. het SBB-project terreincondities. resultaten inventarisatie 2004*. Staatsbosbeheer, Driebergen.
- Bengtsson, J., P. Angelstam, T. Elmqvist, U. Emanuelsson, C. Folke, M. Ihse, F. Moberg & M. Nyström. 2003. Reserves, Resilience and Dynamic Landscapes. *Ambio* 32(6): 389-396.
- Berdowski, J. J. M. & H. Siepel. 1988. Vegetative regeneration of *Calluna* at different ages and fertilizer levels. *Biological Conservation* 46: 85-93.
- Berendse, F. 1990. Organic matter accumulation and nitrogen mineralization during secondary succession in heathland ecosystems. *Journal of Ecology* 78: 413-427.
- Berg, B., R. Laskowski & H. Caswell. 2005. *Litter decomposition: a guide to carbon and nutrient turnover*. Academic Press, New York.
- Berg, L.J.L. van den, C.J.H. Peters, M.R. Ashmore & J.G.M. Roelofs. 2008. Reduced nitrogen has a greater effect than oxidised nitrogen on dry heathland vegetation. *Environmental Pollution* 154: 359-369.
- Bijlsma, R.J. 2002. *Bosrelicten op de Veluwe; een historisch-ecologische beschrijving*. Alterra-rapport 647, Wageningen.
- Bijlsma, R.J. 2004a. *Verbraming: oorzaken en ecologische plaats*. *De Levende Natuur* 105(4): 138-144.
- Bijlsma, R.J. 2004b. *Struikbos (kreupelbos en struellen) op de Veluwe: 1832 versus 2003*. In K. Bouwer, J. van Laar & F. Scholten (red.), *Het bos in 1832. De betekenis van de eerste kadastrale gegevens*. Stichting Boskaart Nederland 1832, Zuidwolde; 17-29.

- Bijlsma, R.J. 2008. Bosreservaten: koplopers in de natuurlijke ontwikkeling van het Nederlandse boslandschap. Alterra-rapport 1680, Wageningen.
- Bijlsma, R.J. & A.J.M. ten Hoedt. 2006. Spectaculaire bryologische ontwikkelingen op en rond dood naaldhout in 'Neerlands Thüringen' (Zuidoost-Veluwe). *De Levende Natuur* 107: 208-212.
- Bijlsma, R.J., A. Aptroot, K.W. van Dort, R. Haveman, C.M. van Herk, A.M. Kooijman, L.B. Sparrius & E.J. Weeda. 2009a. Preadvies mossen en korstmossen. Directie Kennis, Ministerie van Landbouw, Natuur en Voedselkwaliteit. Rapport DK nr. 2009/dk104-O, Ede.
- Bijlsma, R.J., J.A.M. Janssen, R. Haveman, R.W. de Waal & E.J. Weeda. 2008. Natura 2000 habitattypen in Gelderland. Alterra-rapport 1769, Wageningen.
- Bijlsma, R.J., J. den Ouden & H.N. Siebel. 2009b. Oude eikenbossen: nieuwe inzichten en kansen voor het beheer. *De Levende Natuur* 110(2): 77-82.
- Bijlsma, R.J., R. de Waal, P. Hommel & H. Diemont. 2009c. Heide met een dikke H: een miskend onderdeel van een veerkrachtig heidelandschap. *Vakblad Natuur Bos Landschap* 6(2): 2-5.
- BLWG, 2007. Voorlopige verspreidingsatlas van de Nederlandse mossen. Bryologische & Lichenologische Werkgroep van de KNNV.
- Boer, W. de, P.J.A. Klein Gunnewiek & S.R. Troelstra. 1990. Nitrification in Dutch heathland soils. II. Characteristics of nitrate production. *Plant Soil* 127: 193-200.
- Bokdam, J. 2003. Nature conservation and grazing management. Free-ranging cattle as a driving force for cyclic vegetation succession. Ph.D. thesis, Wageningen Universiteit.
- Brink, B. ten, A. van Strien & R. Reijnen. 2001. De natuur de maat genomen in vier graadmeters. *Landschap* 2001(1): 5-20.
- Brink, G. van de & S. van der Werf. 1977. Vegetatie. In S.M. ten Houte de Lange (red.), Rapport van het Veluwe-onderzoek. Een onderzoek van natuur, landschap en cultuurhistorie ten behoeve van de ruimtelijke ordening en het recreatiebeleid. Pudoc, Wageningen; 37-47.
- Britton, A., R. Marrs, R. Pakeman & P. Carey. 2003. The influence of soil-type, drought and nitrogen addition on interactions between *Calluna vulgaris* and *Deschampsia flexuosa*: implications for heathland regeneration. *Plant Ecology* 166: 93-105.
- Broekmeyer, M. E. A. & A. P. P. M. Clerkx. 1997. Vegetatie en bosstructuur van het bosreservaat De Zwarte Bulten. IBN-rapport 257, Wageningen.
- Chapman, S. B., J. Hibble & C.R. Rafarel. 1975. Litter accumulation under *Calluna vulgaris* on a lowland heathland in Britain. *Journal of Ecology* 63: 259-271.
- Clerkx, A.P.P.M. & R.J. Bijlsma. 2003. Veluwe heide blijkt open boslandschap na ecologische interpretatie van het kadastrale archief van 1832. *De Levende Natuur* 104(4): 148-155.
- Clerkx, A.P.P.M., A.F.M. van Hees et al. 2000. Bosdynamiek in bosreservaat het Pijpebrandje. Alterra-rapport 112, Wageningen.
- Dekker, L.W. & J.H.M. Wösten. 1983. Hydrologische gevolgen van het losmaken van humuspodzol-B-horizonten op de Elspeetsche heide en in het Rozendaalsche veld. *Stiboka-rapport* 1674, Wageningen.

- Delft, B. van, R. de Waal, R. Kemmers, P. Mekking & J. Sevink. 2007. Field Guide Humus Forms. Description and classification of humus forms for ecological applications. Alterra WUR, Universiteit van Amsterdam/IBED Amsterdam.
- Diemont, W.H. 1996. Survival of Dutch heathlands. IBN Scientific Contributions 1. IBN-DLO, Wageningen.
- Diemont, W.H. & G.W. Heil. 1984. Some long term observations on cyclical and seral processes in Dutch heathlands. *Biological Conservation* 30: 283-290.
- Diemont, W.H. & J.H. Oude Voshaar. 1994. Effects of climate and management on the productivity of Dutch heathlands. *Journal of Applied Ecology* 31: 709-716.
- Dijkhuizen, S., H. Schimmel & R. Westra. 1976. *Ontdek de Veluwe*. De Lange/Van Leer.
- Dorland, E., L.J.L. van den Berg, A.J. van de Berg, M.L. Vermeer, J.G.M. Roelofs & R. Bobbink. 2004. The effects of sod cutting and additional liming on potential net nitrification in heathland soils. *Plant Soil* 265: 267-277.
- Dort, K.W. van & L. Spier. 2006. Blad-, lever- en korstmossen op dood hout in het Speulderbos. *Buxbaumia* 74: 45-53.
- Ellenberg, H. 1996. *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen*. 5.Auflage. Eugen Ulmer, Stuttgart.
- Emmer, I.M. 1995. Humusform and soil development during a primary succession of monoculture *Pinus sylvestris* forests on poor sandy substrates. Ph.D. thesis, Universiteit van Amsterdam.
- Emmer, I.M., J. Fanta, A.Th. Kobus, A. Kooijman & J. Sevink. 1998. Reversing borealization as a means to restore biodiversity in Central-European mountain forest - an example from the Krkonoše Mountains, Czech Republic. *Biodiversity and Conservation* 7(2): 229-247.
- Fennis, V., H. Meeuwssen, et al. 1986. Bosreservaat Pijpenbrandje/Dikkenest. Toen ... nu ... straks. Verslag van een afstudeeronderwerp. H.B.C.S., Velp.
- Fottner, S., W. Härdtle, M. Niemeyer, T. Niemeyer, G. Von Oheimb, H. Meyer & M. Mockenhaupt. 2007. Impact of sheep grazing on nutrient budgets of dry heathlands. *Applied Vegetation Science* 10: 391-398.
- Gimingham, C.H. 1992. *The lowland heathland management handbook*. English Nature, Peterborough.
- Graefe, U. & A. Beylich. 2006. Humus forms as tool for upscaling soil biodiversity data to landscape level? *Mitteilungen der Deutschen Bodenkundlichen Gesellschaft* 108: 6 -7.
- Grime, J.P. 2001. *Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties*. 2nd.ed. Wiley, Chichester.
- Haveman, R., 2005. Gerommel in de heide: een goed alternatief voor bekalking. *De Levende Natuur* 106 (5): 208-209.
- Heil, G. W. & W.H. Diemont. 1983. Raised nutrient levels change heathland into grassland. *Vegetatio* 53: 113-120.
- Hobbs, R.J. & C.H. Gimingham. 1987. Vegetation, fire and herbivore interactions in heathland. *Advances in Ecological Research* 16: 87-173.
- Holling, C.S. 2001. Understanding the complexity of economic, ecological, and social systems. *Ecosystems* 4: 390-405.



- Hommel, P.W.F.M. & R.W. de Waal. 2004. Bodem, humus en vegetatie onder verschillende boomsoorten op de stuwwal bij Doorwerth. Alterra-rapport 920, Wageningen.
- Hommel, P.W.F.M., W.H. Diemont & R.W. de Waal. 2009 in druk. Bodemtype bepaalt effectiviteit plagbeheer in droge heidegebieden. *Stratiotes* 38.
- Jacquemyn, H., R. Brys & M.G. Neubert. 2005. Fire increases invasive spread of *Molinia caerulea* mainly through changes in demographic parameters. *Ecological Applications* 15: 2097-2108.
- Jagers op Akkerhuis, G.A.J.M., S.M.J. Wijdeven, L.G. Moraal, M.T. Veerkamp & R.J. Bijlsma. 2005. Dood hout en biodiversiteit. Een literatuurstudie naar het voorkomen van dood hout in de Nederlandse bossen en het belang ervan voor de duurzame instandhouding van geleedpotigen, paddenstoelen en mossen. Alterra-rapport 1320, Wageningen.
- Jagers op Akkerhuis, G.A.J.M., L.G. Moraal, M.T. Veerkamp, R.J. Bijlsma, O. Vorst & K. van Dort. 2007. De rol van doodhoutspots voor de biodiversiteit van het bos. Alterra-rapport 1435, Wageningen.
- Jensen, K.D., C. Beier, A. Michelsen & B.A. Emmett. 2003. Effects of experimental drought on microbial processes in two temperate heathlands at contrasting water conditions. *Applied Soil Ecology* 24: 165-176.
- Kemmers, R.H. & R.W. de Waal. 1999. Ecologische typing van bodems. Deel 1 Raamwerk en humusvormtypologie. Rapport 667-1, Staring Centrum, Wageningen
- Kint, V. 2003. Structural development in ageing Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) stands in western Europe. PhD-thesis. Universiteit Gent.
- Kint, V., M. Meirvenne, et al. 2003. Spatial methods for quantifying forest stand structure development: a comparison between nearest-neighbour indices and variogram analysis. *Forest Science* 49: 36-49.
- Kirkham, F.W. 2001. Nitrogen uptake and nutrient limitation in six hill moorland species in relation to atmospheric nitrogen deposition in England and Wales. *Journal of Ecology* 89: 1041-1053.
- Klimo, E. & J. Kulhavý. 2006. Norway spruce monocultures and their transformation to close-to-nature forests from the point of view of soil changes in the Czech Republic. *Ekologia* 25(1): 27-43.
- Kleijn, D., R.M. Bekker, R. Bobbink, M.C.C. de Graaf & J.G.M. Roelofs. 2008. In search for key biogeochemical factors affecting plant species persistence in heathland and acidic grasslands: a comparison of common and rare species. *Journal of Applied Ecology* 45: 680-687.
- Knoppersen, G. 1997. Algemene informatie van het bosreservaat 9. Speulderbos "Pijpebrandje". IKC-N werkdocument W-115, Wageningen.
- Koerselman, W. & A.F.M. Meuleman. 1996. The vegetation N:P ratio: a new tool to detect the nature of nutrient limitation. *Journal of Applied Ecology* 33, 1441-1450.
- Koop, H. 1981. Vegetatiestructuur en dynamiek van twee natuurlijke bossen: het Neuenburger en Hasbrucher Urwald. Pudoc, Wageningen.
- Kramer, K. & I.R. Geijzendorffer. 2009. Ecologische veerkracht. KNNV Uitgeverij, Zeist.

- Kristensen, H. L. & G.W. McCarthy. 1999. Mineralization and immobilization of nitrogen in heath soil under intact *Calluna*, after heather beetle infestation and nitrogen fertilization. *Applied Soil Ecology* 13: 187-198.
- Leeters, E.E.J.M. & W. de Vries. 2001. Chemical composition of the humus layer, mineral soil and soil solution of 200 forest stands in the Netherlands in 1995. *Alterra-rapport 424.2*, Wageningen.
- Leuschner, C. & M.W. Rode. 1999. The role of plant resources in forest succession: changes in radiation, water and nutrient fluxes, and plant productivity over a 300-yr-long chronosequence in NW-Germany. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 2/1, 103-147.
- Lieftink, H.J. & A.S.C. Uijterwaal. 1970. De heide van de Posbank. Verslag van een vegetatiekundig onderzoek. Instituut voor Systematische Plantkunde, Utrecht.
- LNV. 1989. Natuurbeleidsplan. Beleidsvoornemen. SDU uitgeverij, 's-Gravenhage.
- Maas, G.J. & M.M. van der Werff. 1990. De bodemgesteldheid van bosreservaten in Nederland. Bosreservaat 'Pijpebrandje'. Staring Centrum rapport 98.5, Wageningen.
- Maes, F. 2006. Het verloop van kolonisatie van Grove den door ruwe Berk; ontwikkelingen in tijd en ruimte. Stageverslag, IAHL, Velp.
- Mekkink, P. 1993. De bodemgesteldheid van bosreservaten in Nederland. Bosreservaat 'Zwarte Bulten'. Staring Centrum rapport 98.12, Wageningen.
- Mouissie, A.M. 2004. Seed dispersal by large herbivores. Implications for the restoration of plant biodiversity. Ph.D. thesis, Rijksuniversiteit Groningen.
- Mouris, J. H. 1993. De geschiedenis van het Speulder- en Sprielderbos na 1919. Afstudeerverslag, IAHL, Velp.
- Nielsen, K.E., U.L. Ladekarl & P. Nørnberg. 1999. Dynamic soil processes on heathland due to changes in vegetation to oak and Sitka. *Forest Ecology and Management* 114: 107-116.
- Nielsen, K.E., B. Hansen, U.L. Ladekarl & P. Nørnberg. 2000. Effects of N-deposition on ion trapping by B-horizons of Danish heathlands. *Plant and Soil* 223: 265-276.
- Nordén, U. 1994. Influence of tree species on acidification and mineral pools in deciduous forest soils of South Sweden. *Water, Air and Soil pollution* 76 (3-4): 363-381.
- Odgaard, B.V. 1994. The Holocene vegetation history of northern West Jutland, Denmark. *Opera Botanica* 123, 1-171.
- Pilkington, M.G., S.J.M. Caporn, J.A. Carroll, N. Cresswell, J.A. Lee, B.A. Emmett & D. Johnson. 2005. Effects of increased deposition of atmospheric nitrogen on an upland *Calluna* moor: N and P transformations. *Environmental Pollution* 135: 469-480.
- Pilkington, M.G., S.J.M. Caporn, J.A. Carroll, N. Cresswell, J.A. Lee, B.A. Emmett & R. Bagchi. 2007. Phosphorous supply influences heathland responses to atmospheric nitrogen deposition. *Environmental Pollution* 148: 191-200.
- Ponge, J.F. 2003. Humus forms in terrestrial ecosystems: a framework to biodiversity. *Soil Biology and Biochemistry* 35, 935-945.
- Ponge, J.F., J. Andre, J. Zackrisson, N. Bernier, M.C. Nilsson & C. Gallet. 1998. The forest regeneration puzzle. *Bioscience* 48, 523-530.

- Roem, W.J. & F. Berendse. 2000. Soil acidity and nutrient supply ratio as possible factors determining changes in plant species diversity in grassland and heathland communities. *Biological Conservation* 92: 151-161.
- Roem, W.J., H. Klees & F. Berendse. 2002. Effects of nutrient addition and acidification on plant species diversity and seed germination in heathland. *Journal of Applied Ecology* 39: 937-948.
- Schaminée, J.H.J., R. van 't Veer & G. van Wirdum. 1995. Oxycocco-Sphagnetea. In J.H.J. Schaminée, E.J. Weeda & V. Westhoff. *De vegetatie van Nederland, deel 2. Plantengemeenschappen van wateren, moerassen en natte heiden*. Opulus press, Uppsala, Leiden; 287-316.
- Schulp, C.J.E., G.J. Nabuurs, P.H. Verburg & R.W. de Waal. 2008. Effect of tree species on carbon stocks in forest floor and mineral soil and implications for soil carbon inventories. *Forest Ecology and Management* 256: 482-490.
- Siebel, H.N., 1993. *Indicatiegetallen van blad- en levermossen*. IBN-rapport 047, Wageningen.
- Siebel, H.N., R.J. Bijlsma & D. Bal. 2006. *Toelichting op de Rode Lijst Mossen*. Rapport DK nr. 2006/034. Ministerie van Landbouw, Natuur en Voedselkwaliteit, Directie Kennis. Ede.
- Siepel, H. 1995. Applications of microarthropod life-history tactics in nature management and ecotoxicology. *Biology and Fertility of Soils* 19: 75-83.
- Siepel, H., H. Siebel, T.J. Verstrael, A.B. van den Burg & J.J. Vogels. 2009. Herstel van lange termijn effecten van verzuring en vermessing in het droog zandlandschap. *De Levende Natuur* 110: 124-129.
- Smidt, J.T. 1975. *Nederlandse heidevegetaties*. Proefschrift, Rijksuniversiteit Utrecht.
- Smidt, J.T. de, 1981. *De Nederlandse heidevegetaties*. Wetenschappelijke Mededeling KNNV nr. 144, Hoogwoud.
- Spek, Th. 2004. *Het Drentse esdorpenlandschap. Een historisch-geografische studie*. Matrijs, Utrecht.
- Stortelder, A.H.F., J.T. de Smidt & C.A. Swertz. 1996. Calluno-Ulicetea. In J.H.J. Schaminée, A.H.F. Stortelder & E.J. Weeda. *De vegetatie van Nederland, deel 3. Plantengemeenschappen van graslanden, zomen en droge heiden*. Opulus press, Uppsala, Leiden; 287-316.
- Stoutjesdijk, Ph. 1959. Heaths and inland dunes of the Veluwe. A study on some of the relations existing between vegetation, soil and microclimate. *Wentia* 2, 1-96.
- Stoutjesdijk, Ph. 1974. The open shade, and interesting microclimate. *Acta Botanica Neerlandica* 23, 125-130
- Stuijzand, S., C. van Turnhout & H. Esselink. 2004. *Gevolgen van verzuring, vermessing en verdroging en invloed van herstelbeheer op heidefauna*. Basisdocument. Rapport EC-LNV nr. 2004/152 O, Ede.
- Swertz, C.A., J.H.J. Schaminée & E. Dijk. 1996. Nardetea. In J.H.J. Schaminée, A.H.F. Stortelder & E.J. Weeda. *De vegetatie van Nederland, deel 3. Plantengemeenschappen van graslanden, zomen en droge heiden*. Opulus press, Uppsala, Leiden; 263-286.
- Syrett, P., L.A. Smith, T.C. Bourner, S.V. Fowler & A. Wilcox. 2000. A European pest to control a New Zealand weed: investigating the safety of heather beetle, *Lochmaea suturalis* (Coleoptera: Chrysomelidae) for biological control of heather, *Calluna vulgaris*. *Bulletin of Entomological Research* 90: 169-178.

- Toberman, H., C. Freeman, C. Evans, N. Fenner & R.R.E. Artz. 2008. Summer drought decreases soil fungal diversity and associated phenol oxidase activity in upland Calluna heathland soil. *FEMS Microbiological Ecology* 66: 426-536.
- Troelstra, S. R., R. Wagenaar & W. Smant. 1995. Nitrogen utilization by plant species from acid heathland soils. 1. Comparison between nitrate and ammonium nutrition at constant low pH. *Journal of Experimental Botany* 46, 1103-1112.
- Troelstra, S. R., R. Wagenaar & W. Smant. 1997. Utilization and leaching of nitrate from two Deschampsia-dominated heathland sites: a lysimeter study using intact soil columns. *Plant Soil* 197: 41-53.
- Verberk, W.C.E.P. 2008. Matching species to a changing landscape. Aquatic macroinvertebrates in a heterogeneous landscape. Ph.D. thesis, Radboud Universiteit, Nijmegen.
- Vrieling, J., A.P.P.M. Clerks & R.W. de Waal. 1990-2000. Database project Bosecosystemen. Alterra WUR, Wageningen.
- Waal, R.W. de. 1996. De dynamiek van strooisellagen in bosccosystemen op de overgang van kalkrijk naar kalkarm. In: R.H. Kemmers (ed). *De dynamiek van strooisellagen. Voordrachten tijdens de themamiddag georganiseerd door DLO-Staring Centrum, Wageningen, 6 oktober 1995.*
- Waal, R.W. de & R. Winteraeken. 1999. Humus en de natuurlijke verjonging van Zomer- en Wintereik. *De Levende Natuur* 100: 163-167.
- Weeda, E.J., J.H.J. Schaminée & L. van Duuren. 2002. *Atlas van Plantengemeenschappen in Nederland 2. Graslanden, zomen en droge graslanden.* KNNV Uitgeverij, Utrecht.
- Wijdeven, S.M.J. 2006a. Factsheets Dood hout in het bosbeheer. Alterra-rapport 1430, Wageningen
- Wijdeven, S.M.J. 2006b. Ecosysteembeheer. Beheer is een experiment en voorschriften zijn hypothesen – aanzet tot een discussie. Alterra-rapport 1431, Wageningen.
- Wösten, H., G.J. Veerman, W.J.M. de Groot & J. Stolte. 2001. Waterretentie- en doorlatendheidskarakteristieken van boven- en ondergronden in Nederland: de Staringreeks. Alterra-rapport 153, Wageningen.



## **Bijlage 1 Functies, criteria en indicatoren in het beheer: een literatuuroverzicht**

Eric Verkaik

### ***Aanleidingen voor monitoring en evaluatie***

Een aantal ontwikkelingen zorgt ervoor dat er bij het beheer van gebieden steeds meer aandacht is voor het formuleren van indicatoren en voor de evaluatie van beheer. Enerzijds is er de nog steeds groeiende druk van de mens op de natuurlijke hulpbronnen. Door deze druk is er een toenemende noodzaak om de hulpbronnen op een duurzame manier te beheren. Voor een duurzaam beheer zijn het opzetten van een monitoringssysteem, een certificeringssysteem en het definiëren van indicatoren voor bijvoorbeeld biodiversiteit belangrijke instrumenten (Lammerts van Bueren & Blom 1997; Noss 1999; Raison et al. 2001; Failing & Gregory 2003). Een tweede ontwikkeling die ertoe leidt dat er meer aandacht is voor de evaluatie van het beheer is dat er binnen de overheid bij het natuurbeleid steeds meer op output wordt gestuurd (Anonymus 1997; van Arkel et al. 1997; Bal et al. 2001). Om op output te kunnen sturen is het van belang dat het beleid inzicht krijgt in hoeverre voorgestelde maatregelen daadwerkelijk leiden tot de doelen. Met die informatie kunnen middelen efficiënt worden ingezet. Een derde ontwikkeling is dat binnen de ecologie het besef is ontstaan dat ontwikkelingen van ecosystemen niet zo voorspelbaar zijn als gedacht (Spies & Turner 1999; De Boo & Wiersum 2002; Bengtsson et al. 2003; Kramer 2006). Deze onvoorspelbaarheid wordt nog versterkt door de verandering van het klimaat (Dorland & Jansen 2006; Kramer 2007; Suttle et al. 2007). De erkenning van deze onvoorspelbaarheid houdt tevens in dat het werken met statische doelen binnen het beheer niet meer realistisch is. Men zou zich meer moeten richten op het monitoren van de dynamiek en op basis daarvan het aanpassen van het beheer, dan dat men streeft naar een bepaald climax-stadium (De Boo & Wiersum 2002).

Als reactie op deze ontwikkelingen is het concept 'adaptive management', of adaptief beheer ontstaan. Hierbij worden de effecten van beslissingen gemonitord en op basis daarvan wordt het beheer geëvalueerd en aangepast. Adaptief beheer van natuurlijke hulpbronnen heeft de volgende drie kenmerken (naar De Boo & Wiersum 2002). In de eerste plaats is er de erkenning dat natuurlijke hulpbronnen dynamisch zijn en onderhevig zijn aan continue veranderingen. Daarnaast is het een participatieve benadering waarbij al de belanghebbenden bij het beslissingsproces worden betrokken. Het derde kenmerk van adaptief beheer is dat het een continu leerproces is. Er vindt monitoring plaats, beslissingen worden geëvalueerd en deze informatie wordt gebruikt om het beheer aan te passen. Reguliere beheersbenaderingen hebben vaak ook een cyclisch karakter met daarin een evaluatiefase (bijvoorbeeld Zuurbier et al. 1991; Keuning and Eppink 1993; van Raffe et al. 2004). Volgens De Boo and Wiersum (2002) verschilt adaptief beheer echter op de volgende punten van regulier cyclisch beheer:

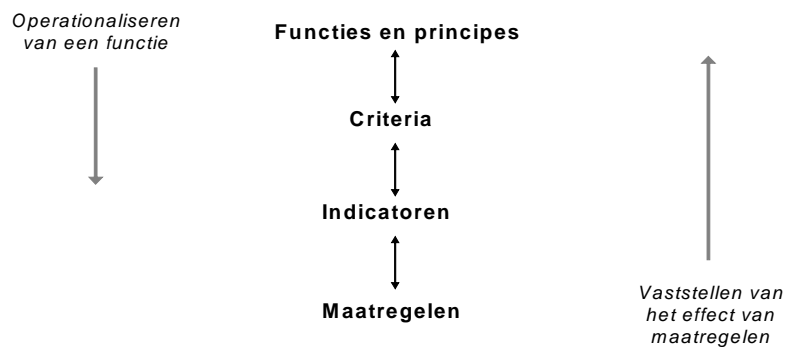
- De aandacht die er bij adaptief beheer gedurende al de fasen van het proces is voor de actoren met hun eigen leerbehoeften.
- Het iteratieve karakter van het proces, waarbij op basis van nieuwe informatie altijd terug kan worden gegaan naar een eerdere fase in het proces.

- Bij adaptief beheer begint na de laatste fase van het proces de cyclus opnieuw waarbij de resultaten uit het voorgaande proces expliciet worden gebruikt om de veronderstelling en de maatregelen aan te passen.

Voor een uitgebreide bespreking van adaptief beheer zie Wijdeven (2006).

### ***Operationaliseren van een functie***

Om de evaluatie van een beslissing of maatregel mogelijk te maken is het nodig dat functies en doelen van een gebied concreet of operationeel zijn gemaakt (Hekhuis et al. 1994; Lammerts van Bueren & Blom 1997; Raison et al. 2001; Wijdeven 2006). Bij de operationalisering worden de abstracte functies die een terrein kan vervullen uitgewerkt tot indicatoren of terreinkenmerken (Bos & Hekhuis 1991). Het operationeel maken van de functies van een gebied zorgt er enerzijds voor dat interne afstemming mogelijk is: de doelstellingen die men heeft met een gebied kunnen door het operationeel maken hiervan daadwerkelijk richting geven aan het dagelijkse beheer. Anderzijds is door deze operationalisering externe afstemming mogelijk: het is mogelijk voor een beheerder aan te geven welke functies zijn gebied vervult (Bos & Hekhuis 1991). Bij het operationeel maken van de functie van een gebied kunnen een aantal elementen worden onderscheiden die hier zullen worden besproken (Figuur B1). Hierbij wordt een hiërarchische volgorde aangehouden omdat voor deze elementen geldt dat het bovenliggende niveau bepalend is voor de formulering van het niveau daaronder (Lammerts van Bueren & Blom 1997).



*Figuur B1. De elementen die worden onderscheiden bij het operationaliseren van functies en bij het evalueren van beheersmaatregelen. Gebaseerd op Hekhuis et al. (1994) en Lammerts van Bueren & Blom (1997).*

Het eerste element dat bepaald moet worden is de functie van een gebied. Functies worden wel omschreven als de abstracte omschrijvingen van de gewenste goederen of diensten (Hekhuis et al. 1994). Bekende functies van bos- en natuurterreinen zijn 'natuur', 'recreatie' en 'houtproductie', maar ook bijvoorbeeld 'waterwinning'. Omdat de te ontwikkelen evaluatiemethode zich speciaal moet richten op de effectiviteit in ecologische zin is er hier vooral aandacht voor de natuurfunctie van een gebied. In

vergelijking met de functies ‘recreatie’ of ‘houtproductie’ is het concreet maken van de functie natuur lastig doordat het begrip natuur een erg breed begrip is (Bos & Hekhuis 1991) en doordat de functie natuur erg complex is (Hekhuis et al. 1994; van Raffe et al. 2004). Lammerts van Bueren & Blom (1997) formuleren niet alleen functies maar formuleren ook daarmee samenhangende principes. Deze principes geven de houding ten opzichte van de functie aan. Voor de natuurfunctie van een gebied wordt bijvoorbeeld het principe geformuleerd dat de biodiversiteit van het gebied behouden zal blijven. Door het formuleren van principes wordt de functie van het gebied explicieter gemaakt. Gebieden zullen voor verschillende actoren verschillende functies vervullen. Het bepalen van de functies en principes van een gebied kan dan ook het best door al de betrokkenen in samenspraak worden gedaan. (Lammerts van Bueren & Blom 1997; Prabhu et al. 2001; Raison et al. 2001; Failing & Gregory 2003; Nichols & Williams 2006). Dit is ook een goed stadium om vast te stellen hoe uniek of waardevol een gebied is op grotere schaal en hoe de ontwikkeling van het bos geweest is in de tijd (Noss 1999). Deze informatie kan helpen de functie en bijbehorende principes voor het gebied te bepalen.

De criteria (Lammerts van Bueren & Blom 1997; Raison et al. 2001), doel- of functiecriteria (Bos & Hekhuis 1991; Hekhuis et al. 1994) of functiedoelen vormen de laag tussen de abstracte functies en de meetbare indicatoren. Deze elementen geven aan in welke mate de functie wordt vervuld. Ze worden wel omschreven als de eerste afgeleide meetbare grootte die een bepaald aspect van de functie weergeeft (Bos & Hekhuis 1991; Hekhuis et al. 1994). Een voorbeeld van een criterium is: de soortensamenstelling van het beheerde bos weerspiegelt die van het onbeheerde bos, (Lammerts van Bueren & Blom 1997) en een ander voorbeeld is de geschiktheid van een gebied voor miersoorten van de ‘rode-bosmiergroep’ (Hekhuis et al. 1994).

De indicatoren (Lammerts van Bueren & Blom 1997; Raison et al. 2001), kwaliteitsindicatoren (Oosterbaan et al. 2006) of terreinkenmerken (Bos & Hekhuis 1991; Hekhuis et al. 1994) vormen het laagste niveau. Het zijn kwantitatieve of kwalitatieve parameters waarvan de waarde kan worden bepaald. Deze elementen beschrijven op een objectieve en verifieerbare manier kenmerken van het ecosysteem (naar Lammerts van Bueren & Blom 1997)). Voorbeelden van indicatoren zijn de oppervlakte kale bodem (Hekhuis et al. 1994) of de verandering in het aantal bedreigde diersoorten (Lammerts van Bueren & Blom 1997). Algemene eisen die worden gesteld aan indicatoren zijn dat ze meetbaar zijn en op een efficiënte manier zijn toe te passen in het terrein (Noss 1999; Raison et al. 2001). Een andere eis die wordt genoemd is dat indicatoren bij voorkeur gebaseerd dienen te zijn op degelijk wetenschappelijk onderzoek of jarenlange praktijkervaring (Lammerts van Bueren & Blom 1997). Deze eis wordt genoemd vanwege het risico dat het gebruik van indicatoren met zich meebrengt. Natuurlijke ecosystemen zijn zeer complex en vaak begrijpt de mens slechts enkele van de vele interacties die er binnen deze systemen plaatsvinden. Het concreet maken van de complexe functie ‘natuur’, door het vaststellen van criteria en indicatoren heeft als risico dat verkeerde indicatoren worden geformuleerd, waardoor de verkeerde maatregelen zouden kunnen worden genomen die de beoogde functievervulling juist schaden (Prabhu et al. 2001).



Er kan een onderscheid worden gemaakt tussen op soorten gebaseerde indicatoren en ruimtelijke of op structuur gebaseerde indicatoren (Loyn & Mcalpine 2001; Wijdeven 2006). Een voordeel van ruimtelijke of op structuur gebaseerde indicatoren kan zijn dat ze makkelijk meetbaar zijn (Loyn & Mcalpine 2001). Een nadeel van het werken met indicatorsoorten is dat ecosystemen continu aan veranderingen onderhevig zijn, wat nog wordt versterkt door klimaatverandering (Bengtsson et al. 2003; Kramer 2007). Hierdoor zal de populatie van de soort, los van het uitgevoerde beheer, sterk kunnen fluctueren. Om het evaluatiesysteem wat minder gevoelig te maken voor dit soort fluctuaties lijkt het beter te werken met groepen van indicatorsoorten dan met individuele indicatorsoorten. Noss (1999) bespreekt een aantal groepen van soorten die geschikt lijken als indicatorsoorten, zoals soorten die een beperkte verspreiding hebben of soorten die een groot gebied nodig hebben om een levensvatbare populatie in stand te houden. Wanneer een bepaalde indicatorsoort of een groep van indicatorsoorten is gekozen moet bepaald worden welk aspect van de populatie uiteindelijk wordt gemeten (Noss 1999).

De elementen functie, criterium en indicator kunnen voor verschillende ruimtelijke schalen worden gedefinieerd, zoals op Europees of nationaal niveau, of op het niveau van de beheerseenheid. Vaak zal er een sterk verband zijn tussen de elementen op de verschillende niveaus (Lammerts van Bueren & Blom 1997). Zo zal beleid op Europees niveau bepalend zijn voor de eisen die gesteld worden aan gebieden op nationaal en regionaal niveau. Grootschalige verstoringen zijn een bedreiging voor soorten op lokaal niveau (Bengtsson et al. 2003; Kramer 2007). Voor het behoud van soorten in een bepaalde beheerseenheid is daarom niet alleen het beheer in de beheerseenheid zelf van belang maar ook het beheer buiten de beheerseenheid. Om deze reden kunnen voor de functie natuur de functies en principes het best worden geformuleerd op een schaal groter dan die van de beheerseenheid, zoals op landschapsschaal (Loyn & Mcalpine 2001) of op de schaal van bio-geografische regio's (Kanowski et al. 2001).

Voor de principes, criteria en indicatoren wordt wel onderscheid gemaakt in elementen gebaseerd op input, op proces of op resultaat (Lammerts van Bueren & Blom 1997; Prabhu et al. 2001). Een element gebaseerd op input richt zich op de input die door de mens geleverd wordt bij het beheer. Een beheersplan is hiervan een voorbeeld. Een element gebaseerd op een proces richt zich op de actie die bij het beheer wordt ondernomen; het beschrijft die actie maar niet het resultaat. Elementen gebaseerd op resultaat beschrijven juist wel het resultaat. Ze geven de gewenste of verkregen staat van het systeem aan.

Lammerts van Bueren & Blom (1997) waarschuwen er verder nog voor dat dezelfde soort elementen elkaar beter niet kunnen overlappen. Bij het vaststellen van principes moet bijvoorbeeld worden voorkomen dat twee principes elkaar qua inhoud gedeeltelijk overlappen, omdat hierdoor ook overlap op het lagere niveau van de criteria zal ontstaan.

### ***Bepalen van de doelsituatie en uitgangssituatie***

Om met de indicatoren te kunnen werken moeten er referentiewaarden worden vastgesteld (Hekhuis et al. 1994; Lammerts van Bueren & Blom 1997). De vergelijking van de toestand van de indicator met de referentiewaarde vormt de basis voor de waardering van de indicator en vormt daarmee ook de basis voor de waardering op de hogere niveaus van het criterium en de functie. Als referentiewaarde kan een streefwaarde worden aangegeven, maar er kan ook een grenswaarde in de vorm van een minimum of maximum waarde worden gedefinieerd (Lammerts van Bueren & Blom 1997; Loyn & Mcalpine 2001). Het aangeven van referentiewaarden is een belangrijke stap. Zo zal het bijvoorbeeld voor veel gebieden uitmaken of het aandeel heide in het jaar 1900 als ijkpunt wordt gekozen of het aandeel heide in het jaar 1970. De beslissing over de referentie is een subjectieve stap en de beslissing zal daarom door de beheerders of actoren genomen moeten worden (Hekhuis et al. 1994).

Vervolgens moet de kwantitatieve relatie tussen indicator en criterium worden bepaald: hoe beïnvloedt een verandering van de indicator het criterium? In 1994 proberen Hekhuis et al. voor de functie natuur in multifunctioneel bos relevante criteria en indicatoren te formuleren. Voor een behoorlijk aantal criteria was de relatie met de onderliggende indicatoren lastig aan te geven. Het criterium 'geschiktheid van het bos voor de rode-bosmiergroep' was bijvoorbeeld lastig te vertalen in relevante terreinkenmerken, omdat de relatie tussen het aantal nesten van rode bosmieren en terreinkenmerken destijds maar beperkt bekend was. Het was daardoor onduidelijk wat er zou gebeuren met rode-bosmiersoorten wanneer het aantal open plekken in het bos zou worden verkleind (Hekhuis et al. 1994). In het algemeen is in Nederland de kennis over de relatie tussen terreinkenmerken en diersoorten beperkter dan de kennis over de relatie tussen het voorkomen van plantensoorten en terreinkenmerken (Van Raffe et al. 2004).

Behalve dat er een referentiewaarde moet worden vastgesteld, moet ook worden bepaald hoe de verschillende criteria zich verhouden ten opzichte van elkaar (Hekhuis et al. 1994). Aan welk criterium hechten de belanghebbenden het meeste belang en aan welk criterium hechten ze minder belang? Ook dit is een subjectief proces dat door de beheerders en belanghebbenden gedaan moet worden. Omdat dit proces subjectief is, is openheid hierbij van belang (Lammerts van Bueren & Blom 1997).

Voor het mogelijk maken van een evaluatie van een beheersmaatregel moet naast de doelsituatie ook de uitgangssituatie worden beschreven (Oosterbaan et al. 2006). Ook voor de uitgangssituatie, de situatie zoals die aanwezig is voor het uitvoeren van de beheersmaatregel, zullen de functies, principes, criteria en indicatoren moeten worden vastgesteld.

### ***Evaluatie***

Nadat de doelsituatie en uitgangssituatie zijn bepaald en de maatregelen zijn uitgevoerd, kan het effect van de maatregelen worden geëvalueerd. Bij de evaluatie zal worden bekeken of een maatregel inderdaad effect had op de indicatoren en of die indicatoren de criteria, principes en functies hebben beïnvloed. Het proces zoals

weergegeven in Figuur B1 wordt dus eigenlijk nogmaals doorlopen, maar nu van onder naar boven.

Methoden die kunnen worden gebruikt om de relatie tussen beheersmaatregel en terreinkenmerk in te schatten worden door van Raffe et al. (2004) op een rij gezet. Het gaat om literatuurstudie, experimenten in proefvelden, eenmalige en herhaalde veldmetingen, simulatiemodellen en expert judgement. In de studie van van Raffe et al. (2004) worden deze methoden vooral gebruikt om vooraf aan de te nemen maatregel een idee te krijgen van het effect van de maatregel. Bij de te ontwikkelen evaluatiemethodiek gaat het om het verkrijgen van inzicht achteraf: wat was het effect van een maatregel? Vooral de methode 'veldmeting' zal dan van belang zijn.

Zoals de studie van Van der Schaafsma (2003) benadrukt, is het voor een goede evaluatie van de effecten van beheersmaatregelen van belang dat de maatregelen die in een gebied worden genomen zorgvuldig worden gedocumenteerd. In de studie vond een eenmalige veldmeting plaats in een aantal opstanden waarbij werd geprobeerd verbanden te leggen tussen de verschillen in structuur en samenstelling tussen de opstanden, en beheersmaatregelen die hadden plaatsgevonden. Het bleek vooral lastig betrouwbare en nauwkeurige informatie te verkrijgen over de maatregelen (Van der Schaafsma 2003). Verder zou voor een betrouwbare evaluatie van een beheersmaatregel de veldmeting niet alleen plaats moeten vinden in gebieden waar de maatregel daadwerkelijk plaatsvond, maar ook in soortgelijke gebieden waar de maatregel achterwege werd gelaten (Nichols & Williams 2006).

Als het effect van het beheer op de uitgangssituatie is vastgesteld kan het beheer worden geëvalueerd. Omdat een terrein vaak meerdere functies vervult kunnen bij deze evaluatie multicriteria-evaluatiemethoden worden gebruikt. Deze maken het mogelijk de effecten van beheersmaatregelen op de verschillende functies en criteria op een inzichtelijke manier met elkaar te vergelijken (De Klein 1991; Oosterbaan et al. 2006).

De resultaten van de evaluatie kunnen uiteindelijk dienen als input voor de nieuwe beslissingscyclus en bieden de mogelijkheid van de voorgaande periode te leren (Lammerts van Bueren & Blom 1997; De Boo & Wiersum 2002; Wijdeven 2006). De evaluatie geeft enerzijds aan in hoeverre de doelsituatie, in termen van functies, principes, criteria en indicatoren, is bereikt. Deze informatie is bruikbaar bij het nemen van beslissingen over het toekomstige beheer. Daarnaast geeft de evaluatie inzicht in de relaties tussen maatregelen en indicatoren, tussen indicatoren en criteria en tussen criteria en functies. Wat voor effect had de maatregel nou daadwerkelijk op de indicatoren? Hoe beïnvloedde de indicator het criterium? Deze informatie vergroot de kennis over het systeem. Zoals hierboven al bleek, is kennis over deze relaties erg belangrijk omdat informatie over veel van deze relaties vaak nog beperkt is.

Uiteindelijk kan ook het evaluatieproces, voor het evalueren van beheersmaatregelen, zelf worden geëvalueerd. Hierbij kan worden vastgesteld of de juiste indicatoren en criteria zijn gebruikt (Nichols & Williams 2006).

### *Twee voorbeelden*

In het kader van het project 'functievervulling bossen' proberen Hekhuis et al. (1994) de natuurfunctie concreter uit te werken. Op basis van literatuur en het dan geldende natuurbeleid delen zij de natuurfunctie eerst op in de drie aspecten 'natuurlijkheid', 'kenmerkendheid', en 'verscheidenheid'. Voor deze aspecten onderscheiden zij vervolgens in totaal twintig doelcriteria. Een doelcriterium dat genoemd wordt voor de aspecten natuurlijkheid en kenmerkendheid is 'de spontane vestiging van bomen'. Dit doelcriterium is een zogenaamd proceskenmerk het gaat immers om het proces van spontane vestiging. Hekhuis et al. (1994) vertalen dit criterium in het terreinkenmerk 'oppervlakteaandeel dat spontaan verjongd is'. Met spontaan verjongd wordt dan bedoeld zonder menselijke invloed. Vervolgens bepalen ze de referentie, om het terreinkenmerk te kunnen waarderen. De waardering vindt plaats op een schaal van 0 tot 1 en houdt ook rekening met het oppervlakte aandeel dat door bomen is bezet. Als er op 100% van de oppervlakte spontane verjonging aanwezig en de kroonsluiting van de bomen 100% is, wordt dit met 1 gewaardeerd. Is er op 10% van de oppervlakte spontane verjonging aanwezig en de kroonsluiting is 100%, dan wordt dit gewaardeerd met een score van 0.1, terwijl 30% van de oppervlakte met spontane verjonging en een kroonsluiting van 50% wordt gewaardeerd op 0.5. Er is dan op de helft van het oppervlakte met bomen spontane verjonging aanwezig. Een eis die aan indicatoren of terreinkenmerken wordt gesteld is dat ze meetbaar zijn (zie hierboven). Om daadwerkelijk in een gebied de oppervlakte met spontane verjonging te bepalen, zal dit kenmerk nog wel beter moeten worden gedefinieerd. Zodat duidelijk is wat onder verjonging wordt verstaan en hoe bepaald wordt welk oppervlakte de verjonging beslaat.

Staatsbosbeheer werkt voor het beheer van haar multifunctionele bos met een besturingsmethodiek waarbij functies zijn geoperationaliseerd en waarbij de evaluatie van het beheer plaatsvindt op basis van veldmetingen (Van den Bos 2002). Het doeltypen 'multifunctioneel bos' wordt eerst opgedeeld in 15 subdoeltypen, op basis van groeiplaats en boomsoorten. Vervolgens zijn er een beperkt aantal goed meetbare doelcomponenten gekozen die inzicht geven in meerdere aspecten van het bos. Deze doelcomponenten zijn: 'holenbroeders', 'appelvinkgroep', 'bosrand- en struweelvogels' en 'zwartkopgroep'. Voor al de subdoeltypen is vervolgens in overleg met LNV bepaald welke waarden de doelcomponenten minstens moeten hebben. De subdoeltypen zijn verder nog beschreven in termen van terreincondities. Voorbeelden van terreincondities zijn de boomsoortensamenstelling of de schaal van verjonging. Ook voor de terreincondities worden streefwaarden vastgesteld, alleen zijn dit slechts richtlijnen en geen minimumeisen. Vervolgens wordt het bos elke tien jaar geïnventariseerd en wordt het beheer iedere tien jaar geëvalueerd. Op basis van de inventarisatie wordt de actuele situatie beoordeeld. Ook wordt een inschatting gemaakt van de mogelijkheden op de lange termijn en wordt het resultaat van het beleid uit het verleden geëvalueerd. Met deze informatie wordt de nieuwe koers uitgestippeld, waarbij voor de doelcomponenten het wenselijke niveau over tien jaar wordt bepaald. Voor de terreincondities wordt het wenselijke niveau voor over 5 jaar bepaald. Voor het eigenlijke beheer worden de doelcomponenten en terreincondities vervolgens nader ingevuld met concrete beheersmaatregelen (Van den Bos 2002).

## *Literatuur*

- Anonymus (1997). Programma Beheer. Het beheer van natuur, bos en landschap binnen en buiten de Ecologische Hoofdstructuur. Ministerie van LNV, Den Haag. 49 pp.
- Bal, D.; Beije, H.M.; Fellingner, M.; Haveman, R.; Van Opstal, A.J.F.M.; Van Zadelhoff, F.J. (2001). Handboek Natuurdoeltypen. Tweede, geheel herziene editie. Wageningen, Expertisecentrum LNV, Ministerie van Landbouw, Natuurbeheer en Visserij.
- Bengtsson, J.; Angelstam, P.; Elmqvist, T.; Emanuelsson, U.; Folke, C.; Ihse, M.; Moberg, F.; Nyström, M. (2003). Reserves, Resilience and Dynamic Landscapes. *Ambio* 32(6): 389-396.
- Bos, J.; Hekhuis, H.J. (1991). Beheersplanning bos met meervoudige functievervulling: doeloperationalisering en technische productiefuncties. De Dorschkamp, Instituut voor bosbouw en groenbeheer, Wageningen. Rapport nr. 671. 73 pp.
- De Boo, H.L.; Wiersum, K.F. (2002). Adaptive management of forest resources: Principles and process. Nature Forest in Society Series. Forest and Nature Conservation Policy Group, Wageningen University. 50 pp.
- De Klein, J.P.G. (1991). Syllabus Bosbeheersleer. Vakgroep Bosbouw, sectie Boshuishoudkunde, Landbouwuniversiteit Wageningen. 105 pp.
- Dorland, R.; Jansen, B. (2006). De Staat van het Klimaat 2006. Actueel onderzoek en beleid nader verklaard. Platform Communication on Climate Change (PCCC), De Bilt/ Wageningen. 26 pp.
- Failing, L.; Gregory, R. (2003). Ten common mistakes in designing biodiversity indicators for forest policy. *Journal of Environmental Management* 68: 121-132.
- Hekhuis, H.J.; Molenaar, J.G.D.; Jonkers, D.A. (1994). Het sturen van natuurwaarden door bosbedrijven. Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek, Wageningen. IBN-rapport 078. 146 pp.
- Kanowski, P.J.; Cork, S.J.; Lamb, D.; Dudley, N. (2001). Assessing the Success of Off-reserve Forest Management in Contributing to Biodiversity Conservation. In: Criteria and Indicators for Sustainable Forest Management. Editors: Raison, R.J., Brown, A.G.Flinn, D.W. pp. 379-390.
- Keuning, D.; Eppink, D.J. (1993). Management en Organisatie. Theorie en Toepassing, Stenfert Kroese.
- Kramer, K. (2006). Hoe verspelbaar -en beheerbaar- zijn ecosystemen? *Vakblad Natuur Bos Landschap* 3(5): 24-25.
- Kramer, K. (2007). Veerkracht: basis voor natuurbeleid? *Vakblad Natuur Bos Landschap* 4(1): 14-15.
- Lammerts van Bueren, E.M.; Blom, E.M. (1997). Hierarchical Framework for the Formulation of Sustainable Forest Management Standards. The Tropenbos Foundation, Wageningen. 82 pp.
- Loyn, R.H.; Mcalpine, C. (2001). Spatial Patterns and Fragmentation: Indicators for Conserving Biodiversity in Forest Landscapes. In: Criteria and Indicators for Sustainable Forest Management. Editors: Raison, R.J., Brown, A.G.Flinn, D.W. pp. 391-422.
- Nichols, J.D.; Williams, B.K. (2006). Monitoring for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 21(12): 668-673.

- Noss, R.F. (1999). Assessing and monitoring forest biodiversity: a suggested framework and indicators. *Forest Ecology and Management* 115: 135-146.
- Oosterbaan, A.; De Jong, J.J.; Raffé, J.K.; Van Der Heide, C.M. (2006). Kosteneffectiviteit van beheer van bos- en natuurterreinen. Een onderzoeksmethode voor het bepalen van de verhouding tussen kosten en effecten van verschillende maatregelpakketten voor het beheer van natuurterreinen. Alterra, Wageningen. Alterra-rapport 1400. 38 pp.
- Prabhu, R.; Ruitenbeek, H.J.; Boyle, T.J.B.; Colfer, C.J.P. (2001). Between Voodoo Science and Adaptive Management: the Role and Research Needs of Indicators of Sustainable Forest Management. In: *Criteria and Indicators for Sustainable Forest Management*. Editors: Raison, R.J., Brown, A.G., Flinn, D.W. pp. 39-66.
- Raison, R.J.; Flinn, D.W.; Brown, A.G. (2001). Application of Criteria and Indicators to Support Sustainable Forest Management: Some Key Issues. In: *Criteria and Indicators for Sustainable Forest Management*. Editors: Raison, R.J., Brown, A.G., Flinn, D.W. pp. 2-18.
- Sparrius, L.B., R.J. Bijlsma, J. de Bruijn & C.M. van Herk (2006). Mossen en korstmossen zeggen waar het op staat. *De Levende Natuur* 107(6): 233-236
- Spies, T.A.; Turner, M.G. (1999). Dynamic forest mosaics. In: *Maintaining biodiversity in forest ecosystems*. Editor: Hunter Jr, M.L. Cambridge University Press. pp. 95-160.
- Suttle, K.B.; Thomsen, M.A.; Power, M.E. (2007). Species Interactions Reverse Grassland Responses to Changing Climate. *Science* 315: 640-642.
- Van Arkel, B. et al. (1997). Doelen voor beheer: voorstel voor een stelsel van doelpakketten en voorwaarden voor beheer. Achtergrondrapport van het Programma Beheer. Projectgroep 'Doelen'. Ministerie van LNV, Den Haag. 130 pp.
- Van den Bos, H. (2002). Naar het bos van morgen. Beheer van het multifunctionele bos bij Staatsbosbeheer. Staatsbosbeheer, Driebergen.
- Van der Schaafsma, J. (2003). De relatie tussen de bossamenstelling en beheersingrepen in ongelijkjarige gemengde bossen. MSc-thesis, Leerstoelgroep Boscologie en Bosbeheer, Wageningen University. AV-2003-09. 72 pp.
- Van Raffé, J.K.; Kramer, K.; Olsthoorn, A.F.M.; Oosterbaan, A. (2004). Onderzoeksmethoden geïntegreerd bosbeheer. Methoden voor het bepalen van de consequenties van beheersbeslissingen. Alterra, Wageningen, The Netherlands. Alterra-rapport 1106. 48 pp.
- Wijdeven, S.M.J. (2006). Ecosysteembeheer. Alterra, Wageningen. Alterra-rapport 1431. 45 pp.
- Zuurbier, P.J.P.; Bots, J.M.; Edwards, A.R.; Van Heck, E.; Hendriks, J.A.; Van Der Meer, C.J.; Stemme, S.I.; Zwanenberg, A.C.M. (1991). Besturen van organisaties. Een inleiding tot de bedrijfskunde. Educaboek Culemborg.



## Bijlage 2 Mossen in de onderzochte bosopstanden

Frequentie van mossen in beheerde en niet-beheerde plots in het onderzochte deel van het Speulderbos. Habitat (belangrijkste substraat): d=dood hout, e=epifytisch, t=terrestrisch. Bosrelict: 1=relictsoort (binnen de bossen), kenmerkend voor een lange continuïteit van het bos; 1f: fructificerend.

wet. naam	frequentie			habitat	bos-relict	Ned. naam
	totaal	beheerd	niet-beheerd			
<i>Dicranum montanum</i>	48	25	23	de	0	bossig gaffeltandmos
<i>Tetraphis pellucida</i>	46	22	24	d	0	viertandmos
<i>Polytrichum formosum</i>	44	23	21	t	0	fraai haarmos
<i>Dicranum scoparium</i>	41	20	21	dt	0	gewoon gaffeltandmos
<i>Hypnum andoi</i>	38	18	20	de	0	bosklauwtjesmos
<i>Hypnum cupressiforme</i>	38	19	19	de	0	gesnaveld klauwtjesmos
<i>Mnium hornum</i>	35	21	14	dt	0	gewoon sterrenmos
<i>Hypnum jutlandicum</i>	32	16	16	dt	0	heideklauwtjesmos
<i>Kindbergia praelonga</i>	31	16	15	dt	0	fijn laddermos
<i>Leucobryum glaucum</i>	26	9	17	dt	1	kussentjesmos
<i>Brachythecium rutabulum</i>	21	15	6	dt	0	gewoon dikkopmos
<i>Pseudoscleropodium purum</i>	21	8	13	t	0	groot laddermos
<i>Dicranella heteromalla</i>	17	10	7	t	0	gewoon pluisjesmos
<i>Isoetecium myosuroides</i>	13	7	6	e	1f	knikkend palmpjesmos
<i>Plagiothecium laetum</i>	13	8	5	de	0	krom platmos
<i>Plagiothecium undulatum</i>	13	6	7	dt	0	gerimpeld platmos
<i>Thuidium tamariscinum</i>	12	9	3	dt	0	gewoon thujamos
<i>Aulacomnium androgynum</i>	10	8	2	d	0	gewoon knopjesmos
<i>Campylopus flexuosus</i>	10	4	6	dt	0	boskronkelsteeltje
<i>Atrichum undulatum</i>	8	3	5	t	0	groot rimpelmos
<i>Eurhynchium striatum</i>	8	8	0	dt	0	geplooid snavelmos
<i>Herzogiella seligeri</i>	8	5	3	d	0	geklauid pronkmos
<i>Orthodontium lineare</i>	8	2	6	de	0	geelsteeltje
<i>Pleurozium schreberi</i>	8	4	4	t	0	bronsmos
<i>Campylopus introflexus</i>	6	3	3	t	0	grijs kronkelsteeltje
<i>Campylopus pyriformis</i>	6	6	0	t	0	breekblaadje
<i>Lophocolea heterophylla</i>	6	3	3	de	0	gedrongen kantmos
<i>Rhytidiadelphus squarrosus</i>	5	4	1	t	0	haakmos
<i>Dicranum majus</i>	4	4	0	t	1	groot gaffeltandmos
<i>Lepidozia reptans</i>	4	0	4	d	1	neptunusmos
<i>Metzgeria furcata</i>	3	0	3	e	0	bleek boomvorkje
<i>Polytrichum longisetum</i>	3	3	0	t	0	gerand haarmos
<i>Rhytidiadelphus loreus</i>	2	0	2	dt	0	riempjesmos
<i>Dicranoweisia cirrata</i>	1	1	0	e	0	gewoon sikkelsterretje
<i>Dicranum tauricum</i>	1	0	1	de	0	bros gaffeltandmos
<i>Hylocomium splendens</i>	1	1	0	t	0	glanzend etagemos
<i>Lophocolea bidentata</i>	1	1	0	t	0	gewoon kantmos
<i>Neckera complanata</i>	1	0	1	e	1	glad kringmos
<i>Polytrichum commune</i>	1	0	1	t	0	gewoon haarmos
<i>Rhynchostegium confertum</i>	1	0	1	e	0	boomsnavelmos
<i>Ulota bruchii</i>	1	1	0	e	0	knotskroesmos