ALTERRA
WAGENINGEN UR

Wentelwilgen, wortelkluiten en *wave dieback*

Diversiteit door natuurlijke processen in bosreservaten in de Biesbosch

R.J. Bijlsma
E.J. Weeda
E. Verkaik



Alterra-rapport 1910, ISSN 1566-7197

Nationaal Park
De Biesbosch

staatsbosbeheer

Wentelwilgen, wortelkluiten en *wave dieback*

Dit onderzoek is uitgevoerd in opdracht van het Ministerie van Landbouw, Natuur en Voedselkwaliteit in het beleidsondersteunend onderzoekcluster Ecologische Hoofdstructuur, projectcode BO-02-003-014 (Bosreservaten) en in opdracht van Staatsbosbeheer (regio Zuid)/Nationaal Park De Biesbosch.

Wentelwilgen, wortelkluiten en *wave dieback*

Diversiteit door natuurlijke processen in bosreservaten in de Biesbosch

R.J. Bijlsma
E.J. Weeda
E. Verkaik

Met medewerking van
C. Huibers
W.H. van Orden
G.M. van Roekel
A.T.F. Helmink

Alterra-rapport 1910

Alterra, Wageningen, 2009

REFERAAT

R.J. Bijlsma, E.J. Weeda & E. Verkaik (met medewerking van C. Huibers, W.H. van Orden, G.M. van Roekel & A.T.F. Helmink). 2009. *Wentelwilgen, wortelkluiten en wave dieback. Diversiteit door natuurlijke processen in bosreservaten in de Biesbosch*. Wageningen, Alterra, Alterra-rapport 1910. 52 blz.; 26 fig.; 3 tab.; 27 ref.

In de Biesbosch liggen twee bosreservaten: Keizersdijk en Oude Kat. Deze rapportage beschrijft de spontane ontwikkeling van de bosstructuur van de Keizersdijk voor de periode 1986-2008 en geeft een overzicht van de belangrijkste vegetatiebiotopen in de Keizersdijk en Oude Kat. De Keizersdijk is een voormalige wilgengriend. De Oude Kat bestaat uit polders waarin vanaf 1995 weer een getijverschil heerst.
De bosstructuur in de Keizersdijk heeft zich spectaculair ontwikkeld. Kleine kronen verdwenen, het kronendak werd in eerste instantie zowel hoger als dieper door een toename van het gemiddeld kroonvolume maar de kroondiepte nam vervolgens weer af waarbij het kronendak opener wordt. Het sterk toegenomen *jungle*-karakter van de Keizersdijk wordt versterkt door het vele dode hout en de vele enorme wortelkluiten en -kuilen. Een bijzonder vorm van vegetatie regeneratie vormen 'wentelwilgen'. De nieuw ontstane open ruimtes zijn langgerekt en hebben vooral een NO-O-oriëntatie als gevolg van *wave dieback*.
De verhoogde structuurdiversiteit heeft geleid tot een sterk toegenomen diversiteit van vaatplanten en mossen. De belangrijkste nieuwe biotopen in de Keizersdijk zijn liggende stammen en ontwortelingskluiten en -kuilen. In de Oude Kat heeft zich vlakdekkend een moerasvegetatie van voedselrijk milieu ontwikkeld, zoals in Nederland buiten polderregimes maar zelden wordt aangetroffen.
Er bestaan geen referenties voor de meer natuurlijke ontwikkeling van (voormalige) vloedbossen in ons land. Beide bosreservaten geven een fascinerend zicht op toekomstige bosbeelden.

Trefwoorden: bosreservaat, bosdynamiek, structuurdiversiteit, natuurlijkheid, zoetwatergetijden-gebied, zachthoutooibos, Natura 2000.

ISSN 1566-7197

Dit rapport is gratis te downloaden van 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.

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

Niets uit deze uitgave mag worden verveelvoudigd 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.

[Alterra-rapport 1910/september/2009]

Inhoud

Woord vooraf 7

Samenvatting 9

1 Inleiding 11
1.1 Doel van het bosreservatenonderzoek 11
1.2 Algemene werkwijze 11
1.3 Bosreservaten in de Biesbosch 12
1.3.1 Keizersdijk 12
1.3.2 Oude Kat 14

2 Bosstructuur Keizersdijk 17
2.1 Werkwijze 17
2.1.1 Steekproefcirkels 17
2.1.2 Kernvlakte 17
2.1.3 Analyse 18
2.2 Resultaten steekproefcirkels 19
2.2.1 Levende bomen 19
2.2.2 Sterfte en dood hout 21
2.3 Resultaten kernvlakte 23
2.4 Waarnemingen aan vegetatieve regeneratie 27
2.5 Discussie 34

3 De ontwikkeling van vegetatiediversiteit 39
3.1 Keizersdijk tegenover Driessen Hennip 39
3.1.1 Rijkere bosflora dankzij natuurlijke ontwikkeling van een griend, met Hondstarwegras als voorbeeld 41
3.1.2 Ook moeras- en ruigteplanten gebaat bij structuurdiversiteit 43
3.1.3 Mossen op aarde en op liggende stammen 44
3.1.4 Epifytische mossen 46
3.2 Huiswaard/Oude Kat tegenover Stededijk 46

4 Discussie 49

Literatuur 51

Woord vooraf

Keizersdijk in de Brabantse Biesbosch en Oude Kat in de Sliedrechtse Biesbosch zijn wel de moeilijkst toegankelijke bosreservaten in ons land. Allereerst zijn ze alleen per boot bereikbaar na ca. vijf kilometer varen. Eenmaal aan land is de Oude Kat vrijwel alleen te doorkruisen met lieslaarzen of een waadpak, en dan nog met moeite vanwege het vele dode hout en de greppels. Sommige delen zijn praktisch ontoegankelijk. Keizersdijk is een *jungle* van dood hout en omgewaaide en weer uitlopende wilgen, doorsneden door enkele greppels en oude kreken. In het vegetatieseizoen is de Oude Kat een hoge ruigtvegetatie en is Keizersdijk het domein van manshoge brandnetels.

Beide reservaten zijn niettemin bijzonder interessant. Ze liggen in het voor NW-Europa unieke zoetwatergetijdengebied de Biesbosch dat is aangewezen als Nationaal park en Natura 2000-site.

Dit rapport beschrijft veranderingen in de bosstructuur in de Keizersdijk voor de periode 1986-2008 en geeft een overzicht van de belangrijkste huidige vegetaties voor zowel de Keizersdijk als de Oude Kat. Het rapport dient als basis voor een publikatie voor een breder publiek over natuurlijke bosontwikkeling in het Nationaal Park.

Veel mensen hebben bijgedragen aan de totstandkoming van deze rapportage. Allereerst de boswachters Jacques van der Neut, Dirk Feij en Bart Weel die niet alleen de onderzoekers vele keren van en naar de reservaten hebben gevaren maar ook informatie hebben geleverd over de terreinen. De kernvlakte van de Keizersdijk is in de periode 1983-1986 door Henk Koop aangelegd en door hem opgenomen samen met Henk Ruisen (zowel bosstructuur als vegetatie). In 1989 is de vegetatie heropgenomen door Henk Siebel. In 1990 is de Keizersdijk officieel aangewezen als bosreservaat en is de kernvlakte uitgebreid tot standaardgrootte en zijn steekproef-cirkels aangelegd. Deze zijn opgenomen door H. Soetens en B. van Wiel (IKC-N). De vegetatie is in 1996 en 2000 opgenomen door Bert van Os. In 2002 hebben Wim van Orden, Triye Huibers, Geurt van Roekel en Annemieke Ouwehand de bosstructuur van kernvlakte en steekproefcirkels heropgenomen.

Eind 2007 is door Staatsbosbeheer (Toon Loonen) en Alterra (Rienk-Jan Bijlsma) een projectvoorstel ingediend bij het Nationaal Park De Biesboch voor de co-financiering van de heropname van de bosstructuur van Keizersdijk, een vegetatiebeschrijving van zowel Keizersdijk en Oude Kat en (voorliggende) rapportage over de bosontwikkeling in beide reservaten. Het veldwerk in 2008 is uitgevoerd door Wim van Orden, Triye Huibers, Geurt van Roekel (bosstructuur) en Eddy Weeda (vegetatie).

De rapportage is opgesteld door Rienk-Jan Bijlsma, Eric Verkaik en Eddy Weeda. Toon Helmink digitaliseerde de kroonprojectietekeningen en maakte de velddata toegankelijk voor analyse in database en GIS.

Vanaf eind 2008 zijn voor het onderzoek in de Biesbosch Harrie Hekhuis en Han Sluiter contactpersonen vanuit Staatsbosbeheer.

Het onderzoek in bosreservaten wordt gefinancierd door het Ministerie van LNV, vanaf 2009 vanuit het beleidsondersteunend onderzoekcluster EHS, thema Terrestrische EHS en Natura 2000.

Samenvatting

Een kernkwaliteit van de gezamenlijke riviertakken van het zoetwatergetijdengebied is de aanwezigheid van aanzienlijke oppervlakten zachthoutooibos. Door de getijdenwerking heeft dit ooibos een geheel eigen karakter, ook op Europees niveau gezien. In de Biesbosch liggen twee bosreservaten: Keizersdijk in de Brabantse en Oude Kat in de Sliedrechtse Biesbosch. Beide zijn onderdeel van het door Staatsbosbeheer beheerde deel van het Nationaal Park De Biesbosch en van het Natura 2000-gebied Biesbosch.

Deze rapportage beschrijft de spontane ontwikkeling van de bosstructuur van de Keizersdijk voor de periode 1986-2008 en geeft een overzicht van de belangrijkste vegetatiebiotopen in de Keizersdijk en Oude Kat. Bij beide aspecten wordt ingegaan op nieuwe ontwikkelingen als gevolg van natuurlijke dynamiek.

De Keizersdijk is een voormalige wilgengriend die al lang niet meer in cultuur is. De boomlaag bestaat uit de veel aangeplante hybride van Schietwilg en Kraakwilg. Het getijverschil bedraagt ca. 20 cm en beïnvloedt de vegetatie nauwelijks. In dit reservaat worden veranderingen in de bosstructuur afgeleid uit metingen in zgn. steekproef-cirkels, vaste meetpunten verspreid over het reservaat, en in de kernvlakte, een 140x70 groot proefvlak. De Oude Kat bestaat uit twee voormalige polders en is sinds 1999 bosreservaat. In 1994/1995 is de kade rond beide polders doorgestoken waardoor sindsdien een getijverschil van ca. 70 cm aanwezig is. De oorspronkelijke populierenopstanden zijn goeddeels afgestorven en de vegetatie is er sterk veranderd.

De bosstructuur in de Keizersdijk heeft zich onverwacht spectaculair ontwikkeld. Het aantal stammen en bomen nam sterk af. Het sterftepercentage, het aantal stammen dat per jaar doodgaat als percentage van het aantal levende stammen was gemiddeld voor de stammen 4.5% en voor de bomen 3.5%. Dit zijn hoge percentages vergeleken de sterftepercentages die werden gevonden in negen Nederlandse bosreservaten gedomineerd door Zomereik en Grove den. Door de sterfte in het reservaat nam het grondvlak de laatste jaren ook af. Tegelijkertijd is de gemiddelde diameter van de bomen duidelijk toegenomen. De gemiddelden van de kroonprojectieoppervlakte en het kroonvolume nemen tussen 1986 en 1993 sterk toe om vervolgens weer enigszins af te nemen: kleine kronen verdwijnen (1986-1993), het kronendak wordt in eerste instantie zowel hoger als dieper door een sterke toename van het gemiddeld kroonvolume (1993) maar de kroondiepte neemt vervolgens weer af (kroonaanzethoogte neemt toe ten opzichte van kroontophoogte) waarbij het gemiddeld kroonvolume daalt en het kronendak opener wordt. Het aandeel open plek in de kernvlakte neemt tussen 1986 en 1993 af van 36 naar 24% en neemt tot 2002 dan weer toe tot 28%. Deze dynamiek is niet alleen het gevolg van veranderingen in stamtal en kroondiepte maar ook van veranderingen in het aandeel scheefstaande en omgewaaide, levende bomen. Dit aandeel verdubbelt in de kernvlakte ruimschoots tussen 1986 en 1988 tot bijna 90% en is nog steeds ruim

60% in 2002. De richting van de scheefstaande bomen in het reservaat is als gevolg van overwegend W-winden vooral NO-O-ZO.

Het sterk toegenomen *jungle*-karakter van de Keizersdijk wordt versterkt door het vele dode hout en de enorme wortelkluiten en -kuilen bij omgewaaide bomen. De gemiddelde verteringsconstante van dood hout k bleek 0.092, wat neerkomt op een verteringsduur van ongeveer 11 jaar. Na ongeveer 7.5 jaar zou dan de helft van het volume van het dode hout zijn verdwenen. Verjonging van wilg uit zaad treedt in het bosreservaat niet op, een bekend fenomeen bij deze pioniersoort van kale, slibrijke bodems. Vegetatieve regeneratie komt wel veel voor. Hierbij vormen zich één of meer nieuwe stammen op de omgewaaide, maar nog levende oorspronkelijke stam. Als deze oude stam zich (deels) op of in de bodem bevindt, worden hier nieuwe wortels gevormd die de regeneratie verankeren. Waarschijnlijk is de bijdrage van vegetatieve regeneratie aan het toekomstig kronendak gering. Veel regeneratie sterft. Een bijzondere vorm ('wentelwilgen') ontstaat wanneer de kamvormig geplaatste regenerende stammen gezamenlijk omwaaien en de vorming van dergelijke regeneratie zich herhaalt, min of meer loodrecht op de eerste kam. De nieuw ontstane open ruimtes in de Keizersdijk zijn veelal langgerekt en hebben vooral een NO-O-oriëntatie. Tegelijkertijd komen de opgaande bomen in 2008 vaak voor in stroken (coulissen) die een soort netwerk vormen die de langgerekte open ruimtes omsluiten. Wij interpreteren dit ruimtelijk patroon als het resultaat van *wave dieback*, een fenomeen dat is beschreven van sterk aan een overheersende wind blootgestelde bossen op berghellingen of langs de zeekust.

De toegenomen structuurdiversiteit heeft geleid tot een sterk toegenomen diversiteit van vaatplanten en mossen. De belangrijkste nieuwe biotopen in de Keizersdijk zijn liggende stammen en ontwortelingskluiten en -kuilen. Dankzij deze nieuwe biotopen en open plekken tussen de boomgroepjes vormt bosreservaat Keizersdijk als het ware een carrousel waar steeds opnieuw instappunten worden aangeboden. Dit geldt voor zowel bosplanten als moeras- en ruigtplanten en mossen. In een groot deel de Huiswaard in bosreservaat Oude Kat staat het water permanent boven het maaiveld. In het moeilijk toegankelijke terrein heeft zich vlakdekkend een moerasvegetatie van voedselrijk milieu ontwikkeld, zoals in Nederland buiten polderregimes maar zelden wordt aangetroffen. De betekenis van dit terrein is dat hier een nieuwe situatie is gecreëerd die (1) een aanzet kan zijn tot nieuwe ontwikkelingen (bijvoorbeeld veenvorming) en (2) inzicht kan geven in vroegere omstandigheden. Verder komen er moerasplanten voor die in het waterrijke Nederland niet zeldzaam maar internationaal gezien wel opmerkelijk zijn, zoals Moeraskruiskruid (*Jacobaea paludosa*) en Moerasmelkdistel (*Sonchus palustris*), die bovendien in ons land respectievelijk hun west- en noordgrens bereiken.

Er bestaan geen referenties voor de meer natuurlijke ontwikkeling van (voormalige) vloedbossen in ons land. De tweedeling in zachthout- en hardhoutooibos doet waarschijnlijk geen recht aan de diversiteit van bos- en moerasbeelden die in het winterbed van de grote rivieren en in het getijdengebied kan ontstaan bij een langdurig spontane ontwikkeling onder invloed van getijdenwerking en/of begrazing met inbegrip van beveractiviteit.

1 Inleiding

1.1 Doel van het bosreservatenonderzoek

Het besluit tot het instellen van het Bosreservatenprogramma is in 1978 door de toenmalige minister van Landbouw & Visserij aangekondigd. In 1987 volgt de officiële instelling van bosreservaten in het Nederlandse bos met als doelstelling ".. het inzicht te verdiepen in de relatie tussen beheers- en inrichtingsmaatregelen en de natuurlijke processen, die daarbij een rol spelen…". Bosreservaten zijn geselecteerde delen van bosgebieden, die gereserveerd zijn met het oog op kennisvergroting door waarnemingen van, onderzoek naar en voorlichting over spontane bosontwikkeling. Er is met dit doel een specifiek onderzoeksprogramma opgesteld, het Programma Bosreservaten.

In Nederland zijn in het kader van dit programma 60 bosreservaten aangewezen. Deze reservaten vormen samen een representatieve weergave van het Nederlandse bos en vertegenwoordigen de daarbinnen onderscheiden groeiplaatsen en bostypen. Relatief veel bosreservaten zijn onderdeel van Natura 2000-gebieden.

Meer informatie over het bosreservatenprogramma is te vinden in Bijlsma (2008) en op www.bosreservaten.wur.nl.

1.2 Algemene werkwijze

Om de monitoring van bosstructuur en vegetatie in bosreservaten te vergemakkelijken is in een standaardsituatie een regelmatig 50 x 50 m ruitennet aangebracht. Een deel van de ruitennetpunten is gemarkeerd met betonnen of plastic palen. Een selectie van de punten vormen permanente meetpunten, de zgn. steekproefcirkels, elk met een oppervlak van 500 m^2 (straal van 12.6 m), waarin de vegetatie en de bosstructuur incl. dood hout op gestandaardiseerde wijze worden gemonitord (vergelijk figuur 1.2). Hierbij wordt onderscheid gemaakt tussen enerzijds levende en dode bomen dikker dan 5 cm dbh (diameter op borsthoogte) en anderzijds verjonging: bomen < 5cm dbh en hoger dan 50 cm.

Naast de steekproefcirkels vindt monitoring plaats in de zgn. kernvlakte, een proefvlak van doorgaans 140 x 70 m (~ 1 ha) (vergelijk figuur 1.2). In dit proefvlak worden de posities van alle levende en dode bomen > 5 cm dbh ingemeten en van elke boom worden diverse eigenschappen en grootheden bepaald (soort, dikte, diverse hoogtes bij levende bomen, verteringsstadium bij dode bomen e.d.). Deze gegevens maken het mogelijk veranderingen in het kronendak te visualiseren en kwantitatief te analyseren.

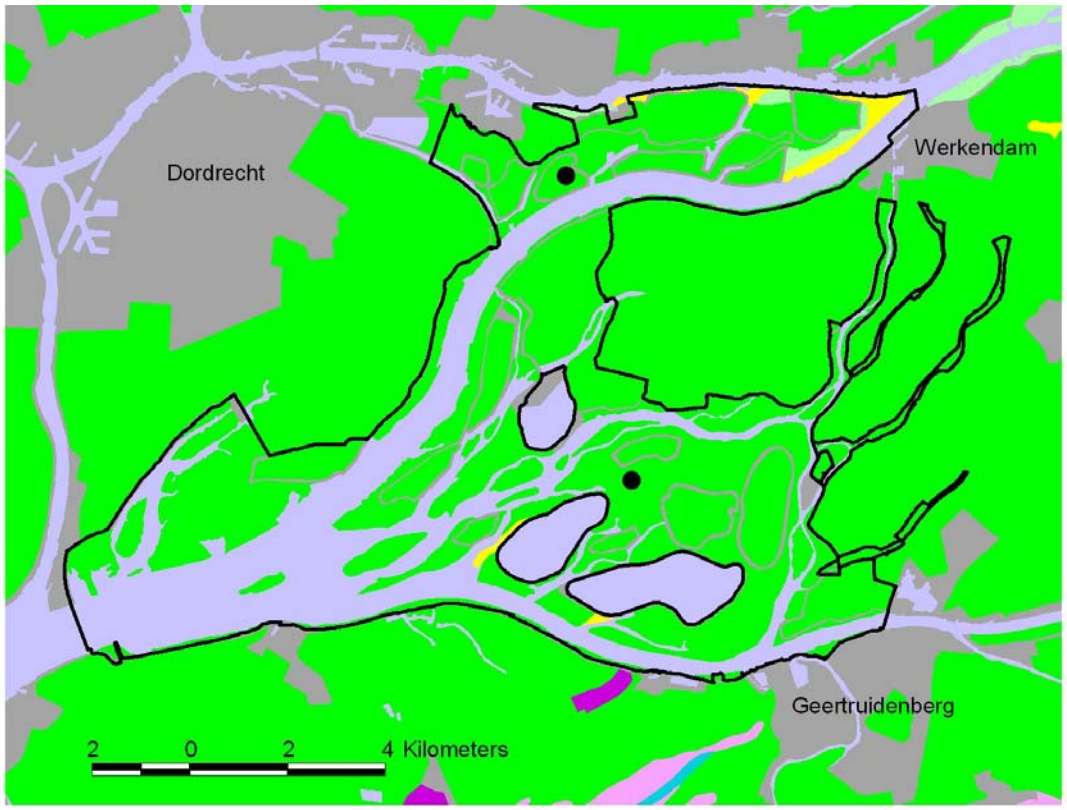
In de kernvlakte worden (vanaf ca. 1996) de vegetatie en de verjonging gemonitord in de 14 x 7 deelplots van 10 x 10 m. Hierdoor kunnen veranderingen in de kruidlaag en in het kronendak in samenhang worden geanalyseerd. Voor 1996 werd de

vegetatie in de kernvlakte alleen gemonitord in een zeer smalle centrale strook in het midden van de kernvlakte (50 plots van 2 x 2 m) (vergelijk figuur 3.2).

De monitoringdata van bosstructuur en vegetatie worden opgeslagen in een Access-database, gekoppeld aan een ArcGIS geodatabase waarin al het kaartmateriaal en andere ruimtelijk expliciete gegevens zijn opgeslagen.

1.3 Bosreservaten in de Biesbosch

In de Biesbosch liggen twee bosreservaten: Keizersdijk en Oude Kat (Figuur 1.1). Beide liggen in het door Staatsbosbeheer beheerde deel van het Nationaal Park De Biesbosch en het Natura 2000-gebied Biesbosch.



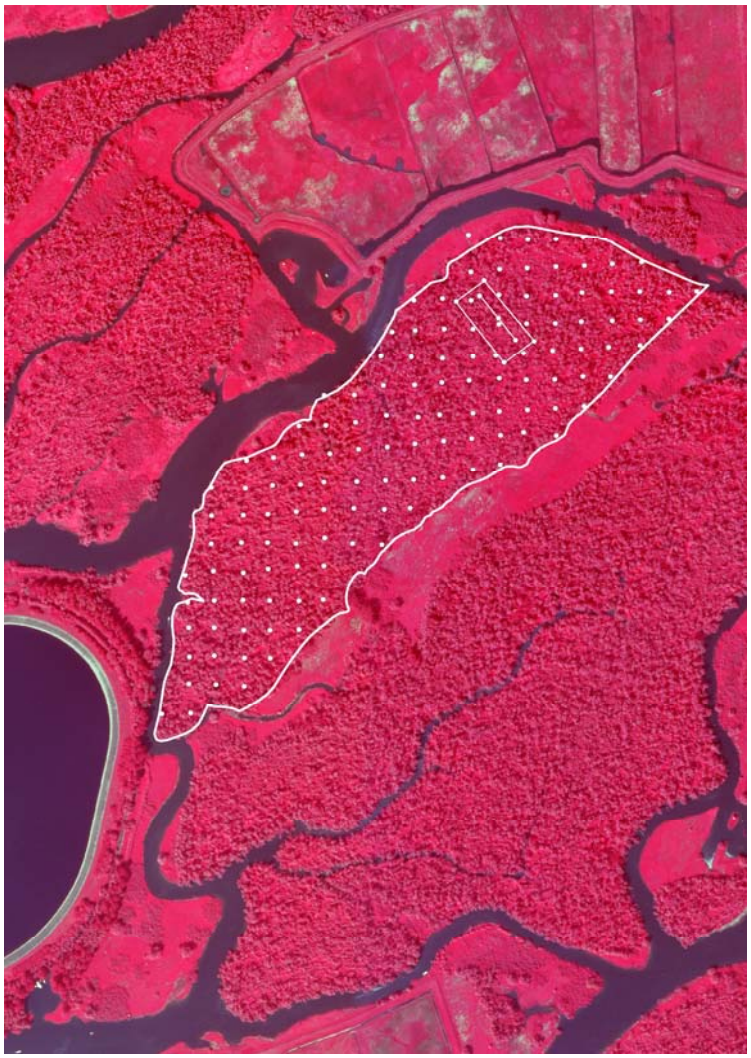
Figuur 1.1. De ligging van de bosreservaten Oude Kat in de Sliedrechtse Biesbosch (bovenste stip) en Keizersdijk in de Brabantse Biesbosch (onderste stip). De zwarte lijn is de omgrenzing van het Natura 2000-gebied Biesbosch.

1.3.1 Keizersdijk

Keizersdijk is in 1990 formeel aangewezen als bosreservaat rond een kernvlakte die in de periode 1983-1986 is aangelegd. Algemene informatie over het reservaat is te vinden in Mekkink (1994) en Hoogstra (1997).

Het reservaat wordt begrensd door (voormalige) kreken (Figuur 1.2). Na de afsluiting van de Haringvliet in 1970 veranderde het getijdenverschil van ca. 2 m naar

gemiddeld 20 cm. Alleen in extreme situaties wordt het reservaat tijdelijk en plaatselijk overstroomd via voormalige kreekjes en sloten. Het bos is een voormalige gelijkjarige wilgengriend (wilgenstoven) die sinds WO II al niet meer in cultuur is. De boomlaag bestaat vrijwel geheel uit *Salix* x *rubens*, de veel aangeplante hybride van Schietwilg (*S. alba*) en Kraakwilg (*S. fragilis*). Langs het Buiten Kooigat staan binnen het reservaat enkele oude Zwarte populieren (*Populus nigra*).

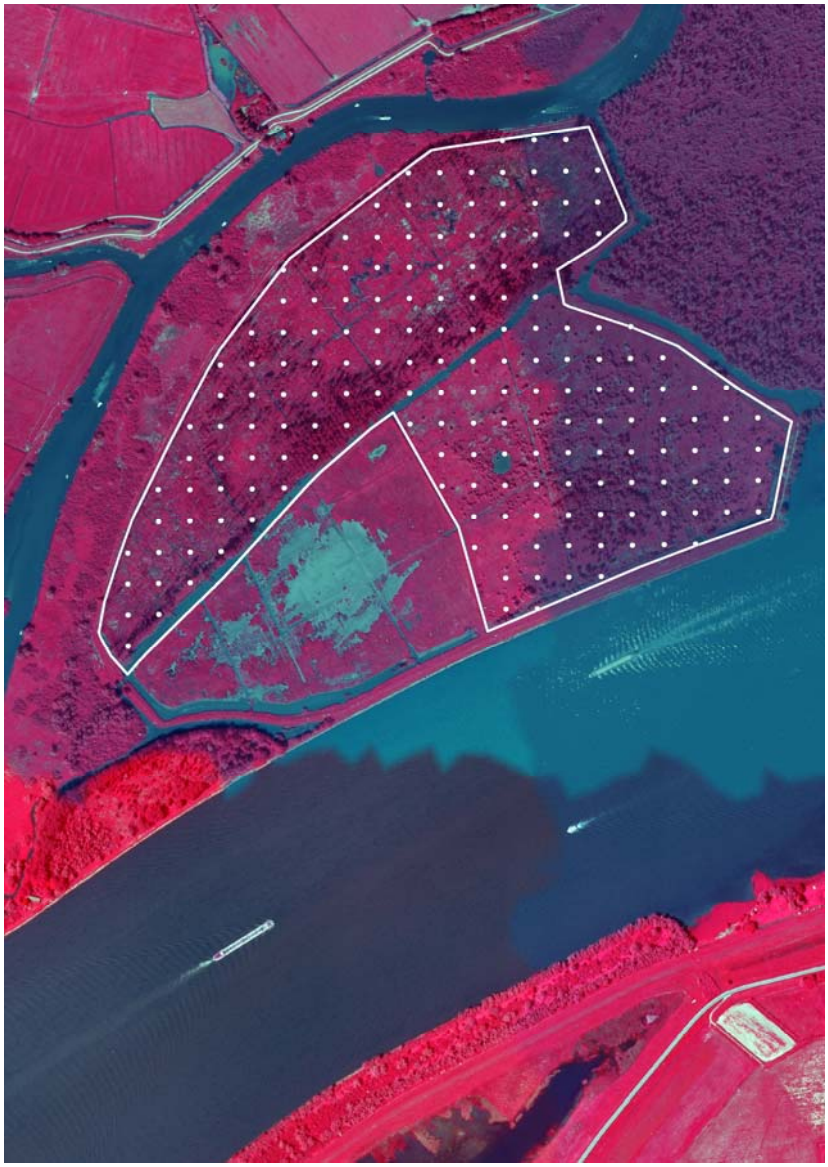


Figuur 1.2. False colour-luchtfoto van bosreservaat Keizersdijk uit 2006 met de omgrenzing van het reservaat en de ligging van de kernvlakte en het ruitennet (zie hoofdstuk 2).

De in de periode 1986-2008 verzamelde structuurgegevens worden geanalyseerd in hoofdstuk 2. De vegetatiebiotopen worden op hoofdlijnen beschreven in hoofdstuk 3.

1.3.2 Oude Kat

De Oude Kat is sinds 1999 bosreservaat. Het bestaat uit twee polders die door een voormalige kreek (Katse Gat) worden gescheiden: de Huiswaard ten noorden, en de Oude Kat (in strikte zin) ten zuiden van de kreek. De polder Oude Kat grenst aan de Nieuwe Merwede. Het zuidwestelijk deel van deze polder bestaat uit grazige vegetaties en behoort niet tot het bosreservaat (Figuur 1.3).



Figuur 1.3. False colour-luchtfoto van bosreservaat Oude Kat uit 2006 met de omgrenzing van het reservaat. Het reservaat ligt langs de druk bevaren Nieuwe Merwede.

De Huiswaard en het tot het bosreservaat behorende (zuidoostelijk) deel van de polder Oude Kat bestonden voornamelijk uit opstanden van Canadapopulier met

een onderlaag van zwarte els en een kruidlaag van brandnetels, geplant in 1958-59 resp. 1959-60 (door de AMEV). In december 1994 is de kade aan de oostzijde ter hoogte van het Katse Gat doorgestoken waardoor beide polders via het Wantij weer werden aangesloten op het getijderegime. Nadien zijn met zware machines de populieren in polder Oude Kat geveld en afgevoerd. De Huiswaard was te nat voor houtoogst; hier zijn de populieren blijven staan en grotendeels afgestorven. In februari 1996 is ook de kade aan de westzijde ter hoogte van de kreek doorgestoken. Sindsdien heerst er in de laagste delen van het bosreservaat een getijverschil van 70-80 cm. De ontpoldering van Polder Kort en Lang Ambacht langs de Beneden Merwede sinds 2007 heeft verder geleid tot een getijregime met 4 uur opkomend en 8 uur afgaand water (voorheen 6 uur op en 6 uur af), waardoor met name de Huiswaard langer onder water staat (med. Jacques van der Neut).

In de Huiswaard is nauwelijks sprake van de vestiging van boomsoorten. Het contrast met de Oude Kat is in dit opzicht opvallend. De vestiging van wilgen in dit zuidoostelijk deel van het reservaat heeft zich voorgedaan na sterke bodemverstoring bij het vellen en afvoeren van de populieren (med. Jacques van der Neut).

In 2004 is in 4 blokken van 40x40 m in de polder Oude Kat de bosstructuur opgenomen waarbij van alle bomen met een dbh>5 cm de stamvoeten zijn ingetekend en soort, dbh en aanzethoogte, tophoogte, periferiehoogte van de kroon zijn opgenomen (voornamelijk uit zaagvlakken geregeneerde Canadapopulier en uit zaad gevestigde schietwilg). Deze eerste gegevens geven nog vrijwel geen informatie over de bosontwikkeling en zijn in dit rapport niet uitgewerkt. Waarschijnlijk zijn de vier plots door het sinds 2007 gewijzigde getijderegime praktisch niet meer toegankelijk.

De vegetatie van bosreservaat de Oude Kat worden op hoofdlijnen beschreven in hoofdstuk 3.

2 Bosstructuur Keizersdijk

2.1 Werkwijze

2.1.1 Steekproefcirkels

Zowel in 1992, 2002 als 2008 werd de bosstructuur in de steekproefcirkels van het reservaat beschreven. In 1992 werd dat in 44 steekproefcirkels gedaan, bij de tweede opname betrof het 26 steekproefcirkels, terwijl bij de derde opname de bosstructuur van 24 cirkels werd beschreven. Zeventien steekproefcirkels werden in alle jaren opgenomen en hieronder worden de ontwikkelingen in deze zeventien cirkels geschetst.

Een steekproefcirkel bestaat uit een cirkelvormig proefvlak met een straal van 12.6 m en een oppervlakte van 500 m^2. De bosstructuur in de cirkels is opgenomen volgens de standaardmethode zoals beschreven in Broekmeyer et al. (1997). Hierbij zijn in de opgenomen steekproefcirkels van alle levende en dode bomen met een diameter groter dan 5 cm een aantal kenmerken genoteerd, zoals de diameter, de hoogte en de boomsoort. Daarbij worden niet alleen de boomvormende houtige plantensoorten meegenomen, maar ook de struikvormende soorten. Bij de opname van een steekproefcirkel wordt onderscheid gemaakt tussen bomen die meerstammig en enkelstammig zijn. Enkelstammige bomen hebben volgens de gebruikte methode slechts één stam met een diameter groter dan 5 cm op borsthoogte, terwijl meerstammige bomen op borsthoogte meerdere stammen hebben met een diameter groter dan 5 cm. Bij de eerste opname, in 1992, zijn van de zijstammen aan meerstammige bomen waarschijnlijk niet altijd de diameters genoteerd. In de database hebben veel van de zijstammen die toen werden opgenomen namelijk een diameter van 0 cm. Om die reden worden hier vooral de gegevens van de bomen gepresenteerd. Deze bomen kunnen dus zowel meerstammig als enkelstammig zijn. Bij de opnamen in 2002 en 2008 zijn wel de diameters van alle zijstammen opgenomen.

2.1.2 Kernvlakte

De huidige kernvlakte van 140x70 m (vergelijk figuur 1.2) is in 1992 voor het eerst geheel opgenomen. Hierbij werd de tussen 1983 en 1986 aangelegde kernvlakte van 140x50 m weliswaar als uitgangspunt gebruikt, maar alle bomen werden opnieuw ingemeten en van nieuwe nummers voorzien. Op grond van de stamposities van enkele opvallend dikke bomen, is de kernvlakte uit 1986 gegeorefereerd aan die van 1992. De 'oude' kernvlakte ligt vrijwel geheel tussen y=13 en 63 van de nieuwe kernvlakte (vergelijk fig. 2.8). Van alle in 1992 levende bomen in deze strook zijn de posities zo goed mogelijk teruggezocht in de kernvlakte van 1986 wat een vertaaltabel van boomnummers tussen 1986 en 1992 heeft opgeleverd. De meeste analyses van de vegetatieontwikkeling in de periode 1986-2008 betreffen alleen de strook die al in 1986 is opgenomen.

In 2002 is de kernvlakte opnieuw geheel opgenomen waarbij de stamvoetenkaart van 1992 als uitgangspunt is gebruikt. Door de vele omgewaaide en regenerende wilgen was dit een uiterst lastige heropname. In 2008 is geen nieuwe kroonprojectiekaart gemaakt maar is voor alle in 2002 levende bomen nagegaan of ze nog als opgaande boom voorkwamen of waren omgewaaid. Van de opgaande bomen zijn dbh en tophoogte van de kroon opnieuw bepaald.

De kroonprojectiekaarten van 1986, 1992 en 2002 zijn per boomnummer gedigitaliseerd op enkele vaste punten langs de kroonprojectie of het dode liggende hout. Zie Koop (1989, Chapter 4) voor nadere informatie over het gebruikte boommodel. De gedigitaliseerde boomcoördinaten en de gegevens van de veldformulieren zijn op gestandaardiseerde wijze opgeslagen in een Access-database.

2.1.3 Analyse

De steekproefcirkels zijn geanalyseerd met procedures in Access (Verkaik 2008). Op grond van de in Access opgeslagen coördinaten van alle levende en dode bomen in de kernvlakte zijn met het programma AccessToArc (Bijlsma, ongepubliceerd) voor elk opnamejaar shapefiles van stamvoeten van levende en staande dode bomen, liggend dood hout en kroonprojecties gemaakt en tevens grids van kroonprojecties met een resolutie van 25x25 cm. Voor elke gridcel is in Access bekend welke boomkronen zich boven de cel bevinden en hoe deze in vertikale richting zijn begrensd. Hiermee is in feite een 3D-model van het kronendak beschikbaar waarmee veranderingen in o.m. gaps, kroonprojectieoverlap en kroonpakking kunnen worden geanalyseerd met behulp van MS-Access en ArcView (ArcMap). Het programma VisualizeForest (Bijlsma, ongepubliceerd) is gebruikt voor het maken van zijaanzichten van de bosstructuur.

In de steekproefcirkels worden ook gegevens over dood hout verzameld. Deze gegevens zijn onder andere gebruikt om de verteringssnelheid van wilgenhout te schatten. Hierbij is eerst het volume van het dode hout bepaald, volgens de volumefunctie van Wijdeven et al. (2005). De volumegegevens van stammen die zowel in 2002 als 2008 werden aangetroffen zijn vervolgens gebruikt om de verteringssnelheid en de verteringsconstante te berekenen, met behulp van de verteringsfunctie zoals beschreven in Harmon et al. (2004). Voor deze berekening zijn alleen de gegevens gebruikt van stammen die in volume waren gedaald over de periode 2002 - 2008. Een aantal dode stammen bleek in deze periode namelijk in volume toegenomen, en er is vanuit gegaan dat die toenamen op foute waarnemingen berustten.

De (statistische) verwerking van gegevens vond plaats in MS-Excel en SPSS.

2.2 Resultaten steekproefcirkels

2.2.1 Levende bomen

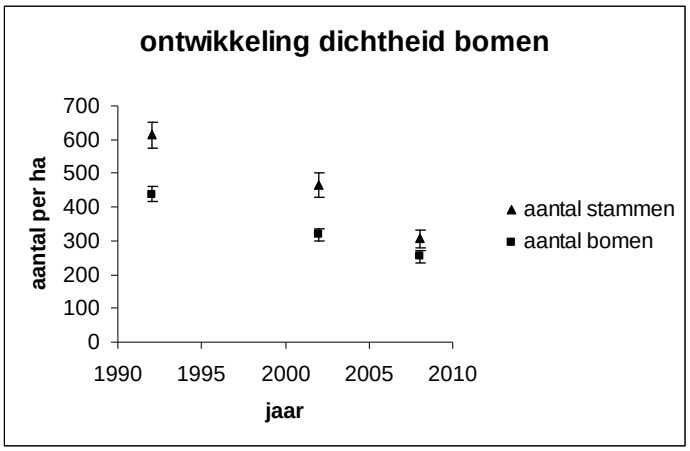
Wat betreft de boomsoortensamenstelling is er niet veel veranderd in de zeventien steekproefcirkels. In de 16 jaar tussen de eerste en de laatste opname zijn er geen boomsoorten bijgekomen. Er was en er is nog steeds vooral wilg (*Salix rubens*) in de cirkels aanwezig. Bij de eerste opname groeiden er verder nog een Zwarte els (*Alnus glutinosa*) en enkele vlieren (*Sambucus nigra*). In 2008 bleek de els nog te leven en was in dikte gegroeid. Sommige vlieren bleken gestorven en de twee vlieren die nog in leven waren, waren ook wat dikker geworden. De bosstructuur veranderde wel sterk in de steekproefcirkels.

Tabel 2.1.Gemiddelde (gem) en standaardfout (stderr) van een aantal kenmerken van de bosstructuur in bosreservaat Keizersdijk, afgeleid van metingen in de steekproefcirkels in 1992, 2002 en 2008.

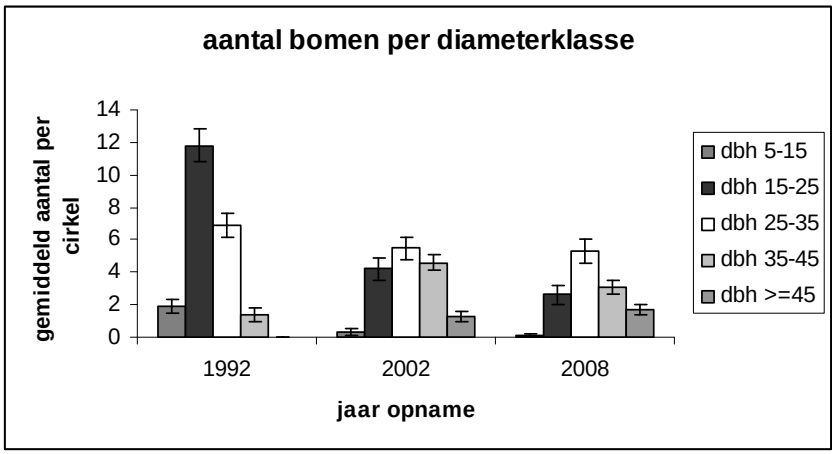
	1992		2002		2008	
	gem	stderr	gem	stderr	gem	stderr
Stamtal (n per ha)	614	38	466	37	306	27
Aantal bomen (n per ha)	439	22	318	19	253	19
Hoogte van de bomen (m)	15.1	0.6	15.9	0.6	11.0	0.6
Diameter van de bomen (cm)	23.2	0.5	31.3	0.8	33.0	0.7
Grondvlak van de bomen (m^2/ha)	19.8	1.1	26.0	1.4	22.4	1.2
Aantal staande dode stammen (n per ha)	13	5	20	5	28	10
Aantal liggende dode stammen (n per ha)	359	25	469	40	240	27
Scheefstaande en liggende levende bomen (als percentage van totaal aantal levende bomen)	27	4	25	4	57	5

Het aantal stammen en bomen nam sterk af gedurende de 16 jaar tussen de eerste en laatste inventarisatie (Figuur 2.1). Het stamtal daalde van ruim 600 stammen per hectare in 1992 tot gemiddeld 306 stammen in 2008 (Tabel 2.1). Het aantal bomen nam iets minder snel af (Figuur 2.1). Er zijn dus wat meer stammen doodgegaan dan bomen en de meerstammigheid nam dan ook af. Zo groeiden er in 1992 gemiddeld in een steekproefcirkel 1.4 stammen per boom, in 2008 waren dit er 1.2. Door de sterfte in het reservaat nam het grondvlak de laatste jaren ook af (Tabel 2.1). De opbouw van de wilgenpopulatie is in de loop van de tijd verschoven (Figuur 2.2). Waren er in 1992 in de meeste cirkels nog wilgen aanwezig met een diameter kleiner dan 15 cm, in 2008 kwamen die nauwelijks meer voor. In 2008 waren er in veel cirkels wel enkele bomen met een diameter groter dan 45 centimeter. De gemiddelde diameter van de bomen in de cirkels is dan ook duidelijk toegenomen (Tabel 2.1).

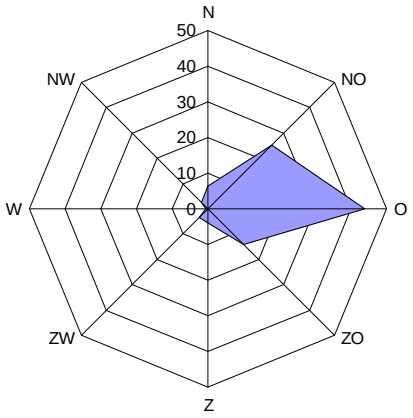
Een behoorlijk aandeel van de levende wilgen in het reservaat heeft een scheve stand of ligt zelfs helemaal om (Tabel 2.1). Vooral bij de laatste inventarisatie had een groot aandeel van de levende wilgen een scheve stand. Mede door dit omvallen van levende bomen is de gemiddelde hoogte van de bomen in het reservaat afgenomen (Tabel 2.1). Veel scheefstaande en omgevallen bomen hellen naar het oosten (Figuur 2.3), wat erop lijkt te duiden dat westenwind de oorzaak is van de scheve stand.



Figuur 2.1. Ontwikkeling van de dichtheid aan bomen en stammen in de zeventien steekproefcirkels in de Keizersdijk die driemaal werden geïnventariseerd.



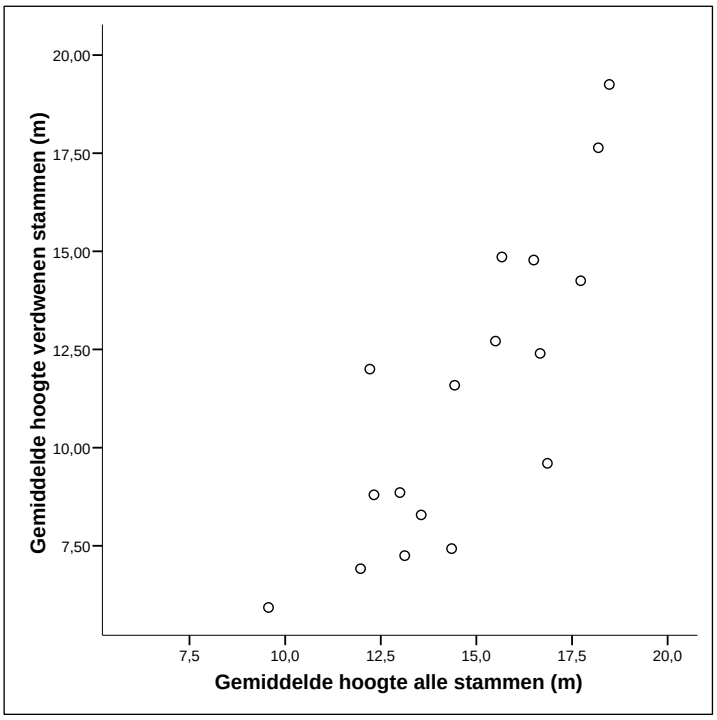
Figuur 2.2. De verdeling van de bomen over diameterklassen voor de verschillende jaren. Weergegeven is een gemiddelde verdeling per steekproefcirkel in de Keizersdijk.



Figuur 2.3. De richting van de kroontop ten opzichte van de stamvoet van levende scheefstaande of omgewaaide bomen in steekproefcirkels in 2008. Het betreft de gegevens van 205 bomen in 17 steekproefcirkels in de Keizersdijk.

2.2.2 Sterfte en dood hout

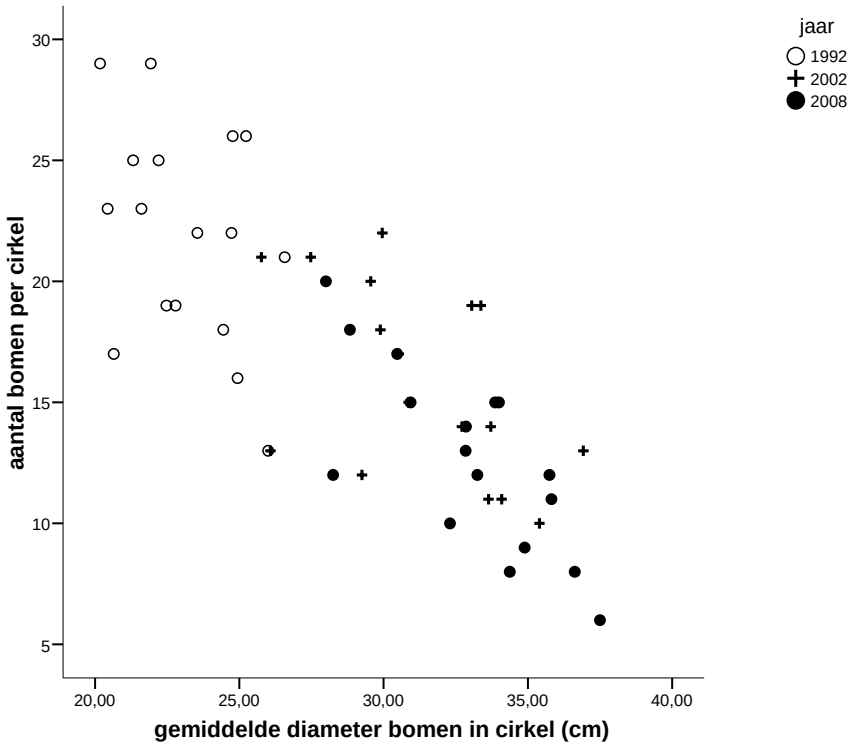
Zoals vermeld liep het aantal levende wilgen in de steekproefcirkels de afgelopen jaren sterk terug (Tabel 2.1). Het sterftepercentage, het aantal stammen dat per jaar doodgaat als percentage van het aantal levende stammen (uitgerekend volgens Sheil & May 1996), varieerde tussen de 3 en 10% voor de periode 1992 – 2008. Gemiddeld was het percentage voor de stammen 4.5% en voor de bomen 3.5%. Dit zijn hoge percentages vergeleken de sterftepercentages die werden gevonden in negen Nederlandse bosreservaten gedomineerd door Zomereik (*Quercus robur*) en Grove den (*Pinus sylvestris*). De sterftepercentages in die reservaten lagen namelijk rond de 1% (Van Hees & Clerkx 1999). Het percentage is wel vergelijkbaar met de waarden die werden gevonden in jong bos op zeeklei in de Flevopolder. In opstanden met onder andere es, beuk en zomereik, vonden we ook sterftepercentages van rond de 4% (Bijlsma & Verkaik 2008).



Figuur 2.4. De relatie tussen de hoogte van de stammen die sterven in de periode 2002-2008 en de hoogte van alle stammen (x-as) in de steekproefcirkels in de Keizersdijk in 2002.

De stammen die doodgingen in de periode 2002 tot 2008 waren in 2002 wat kleiner dan een gemiddelde stam (Figuur 2.4). Blijkbaar gingen vooral kleinere bomen dood en bleven hogere bomen vaker leven. Ook de diameter van de gestorven stammen was lager dan de gemiddelde diameter van alle stammen. In de literatuur wordt wel onderscheid gemaakt tussen sterfte als gevolg van competitie tussen bomen onderling, de zogenaamde zelfdunning, en sterfte veroorzaakt door 'verstoringen' als storm of brand (Van Hees & Clerkx 1999; Coomes & Allen 2007). Zijn het vooral de

onderstandige bomen die sterven, dan duidt dit op sterfte veroorzaakt door onderlinge competitie. Gaan vooral de dominante bomen dood dan duidt dit op sterfte veroorzaakt door externe factoren. De gegevens wijzen er dus op dat de wilgen in de periode 2002-2008 vooral zijn afgestorven als gevolg van onderlinge competitie. Al bij de eerste opname waren er in de cirkels veel liggende dode stammen aanwezig (Tabel 2.1). Blijkbaar was er ook voor 1992 al grote sterfte onder de wilgen in het reservaat. De onderlinge competitie of zelfdunning die er plaats vindt in het reservaat lijkt de verklaring voor het sterke verband dat er is tussen de gemiddelde diameter van de levende bomen in de cirkels en de dichtheid aan bomen (Figuur 2.5). In de loop van de jaren is de gemiddelde diameter van de bomen duidelijk toegenomen. Zoals hierboven toegelicht waren het vooral de dunnere en kleinere bomen die stierven en de dikkere bomen die overleefden en daardoor nog dikker konden worden.



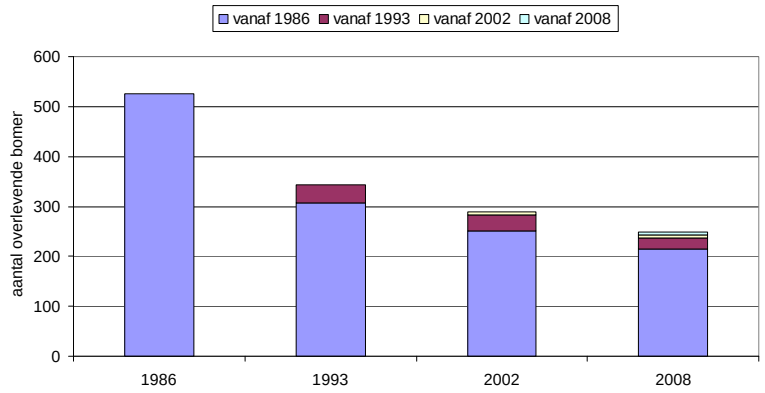
Figuur 2.5. De relatie tussen de gemiddelde diameter van de bomen in de steekproefcirkels en het aantal bomen per cirkel in de Keizersdijk.

Zowel in 1992 als bij de latere inventarisaties waren er voornamelijk liggende dode stammen aanwezig in het reservaat en maar weinig staande. Ondanks de hoge sterfte in veel cirkels daalde het aantal aanwezige dode stammen in de periode 2002 – 2008 (Tabel 2.1). Wilgen hebben zacht hout dat gemakkelijk verteert. De gegevens uit 2002 en 2008 over het aanwezige dode hout zijn gebruikt om een verteringssnelheid te schatten Voor deze schatting zijn de gegevens van 27 stammen gebruikt, die zowel in 2002 als in 2008 werden waargenomen (zie 2.1.3). In 2002 hadden deze stammen

een gemiddelde diameter van 18 cm. Het hout van de meeste stammen was toen oppervlakkig of matig verteerd. In 2008 was de gemiddelde diameter van deze stammen gedaald tot 17 cm, maar vooral de lengte was afgenomen, van ongeveer 12 tot 7 meter. In 2008 was het hout van veel stammen matig of grotendeels verteerd. De gemiddelde verteringsconstante k (Harmon et al. 2004), bleek 0.092, wat neerkomt op een verteringsduur van ongeveer 11 jaar. Na ongeveer 7.5 jaar zou dan de helft van het volume van het dode hout zijn verdwenen. Wijdeven (2006) vond voor wilg een tragere vertering en noemt als gemiddelde verteringsduur van wilgenhout 52 jaar en geeft als snelle verteringsduur een tijd van 19 jaar. Die cijfers zijn gebaseerd op de gegevens van 20 stammen.

2.3 Resultaten kernvlakte

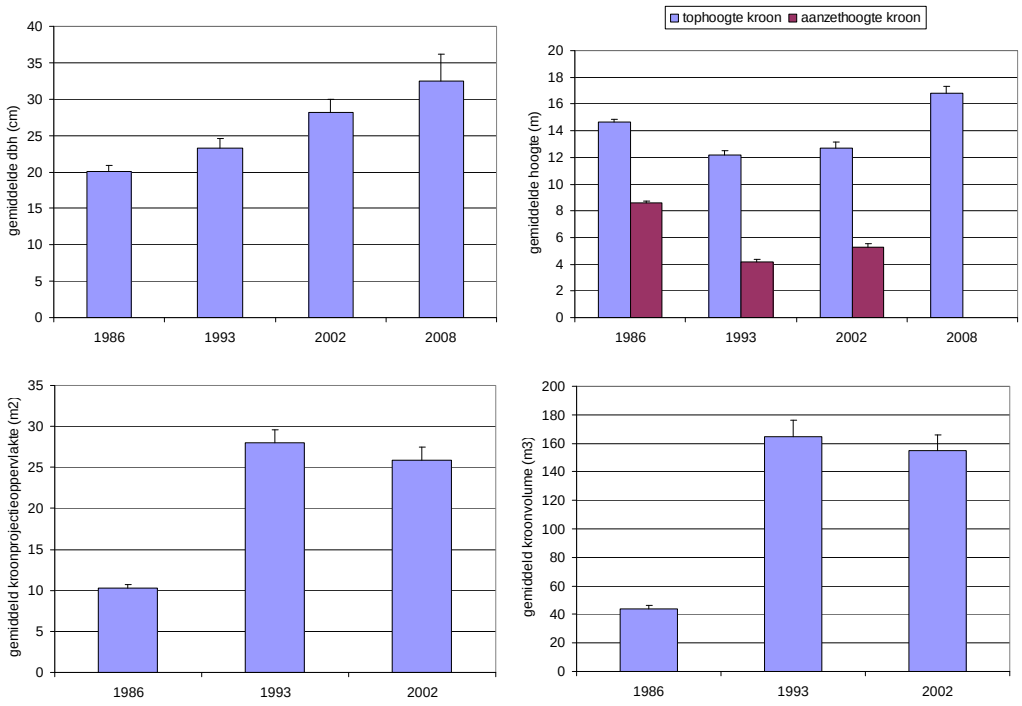
De structuurontwikkeling zoals afgeleid uit de steekproefcirkels vertaalt zich ook naar de kernvlakte. Het aantal bomen (uitsluitend wilg) dat in het kronendak overleeft neemt exponentieel af van 525 in 1986 naar 214 in 2008 (Figuur 2.6). Nieuwe vestigingen van wilg uit zaad komen waarschijnlijk niet voor (in ieder geval niet waargenomen); de weinige 'nieuwe' bomen zijn het gevolg van vegetatieve regeneratie uit omgewaaide bomen die bij de voorgaande opname als dood werden beschouwd.



*Figuur 2.6. Overlevende bomen in de kernvlakte van de Keizersdijk uitgaande van ruim 500 bomen in 1986. Het aantal neemt exponentieel af volgens Nt=N0*exp(-0.0143*t), met N0=485.5 op t=0 voor 1986 (regressie: p=0.03). Vanaf de jaren volgend op 1986 worden steeds kleine aantallen nieuwe levende bomen gevonden, waarschijnlijk vegetatieve regeneratie uit omgewaaide bomen die in de voorgaande opname als dood werden beschouwd.*

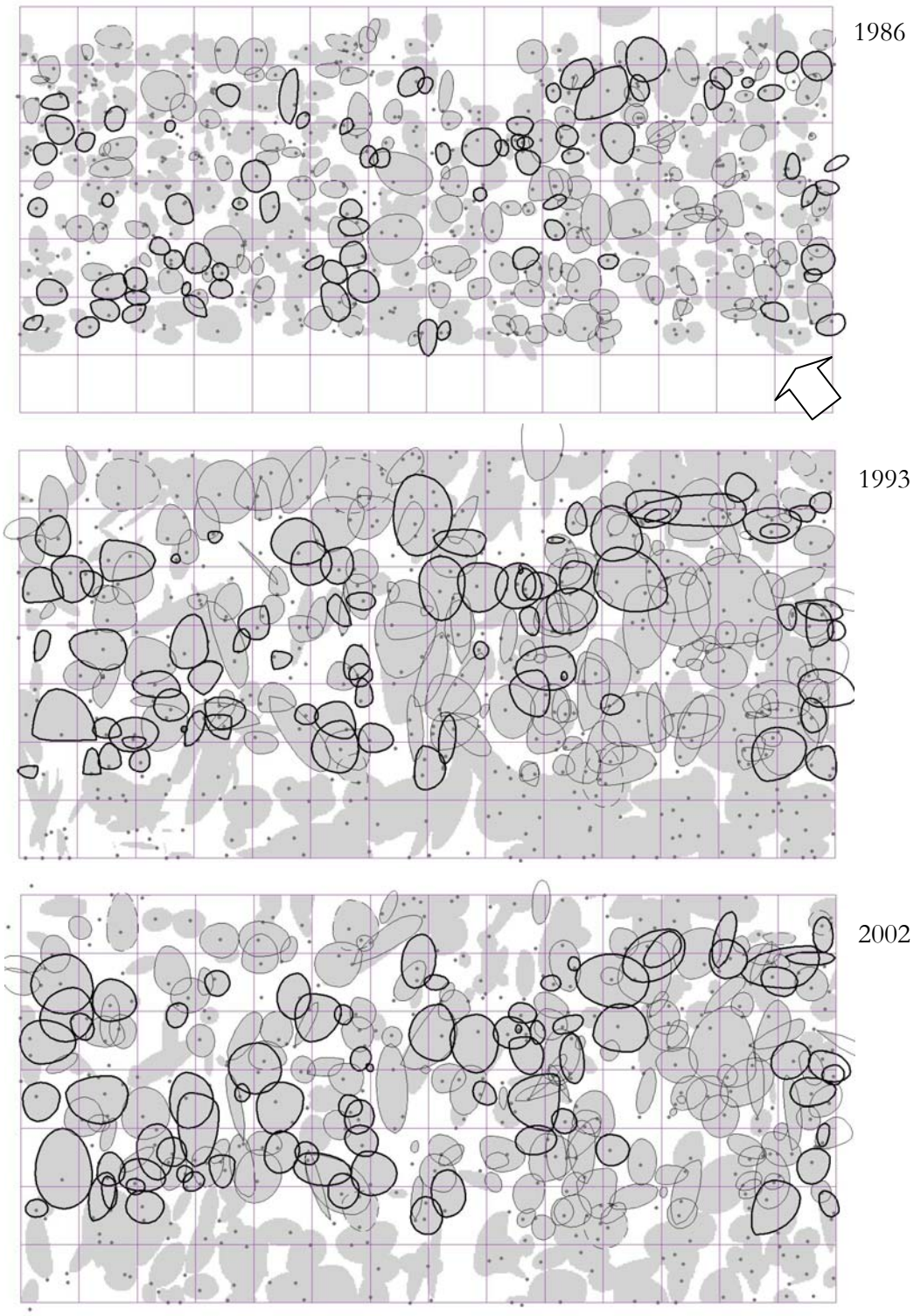
Van de 214 overlevende bomen in 2008 zijn er slechts 78 opgaand, de rest is omgewaaid. Figuur 2.7 geeft enkele statistieken van de ontwikkeling van structuurkenmerken. De figuren 2.8 en 2.9 geven een ruimtelijk beeld van de veranderingen in het kronendak op grond van de kroonprojecties resp. zijaanzichten.

De gemiddelde dbh van de overlevende bomen neemt gestaag toe van 20 tot 32 cm. De tophoogte neemt gemiddeld waarschijnlijk enigszins af na 1993 (vergelijk ook tabel 2.1); de toename in 2008 is alleen van de opgaande bomen afgeleid (Figuur 2.7). De gemiddelden van de kroonprojectieoppervlakte en het kroonvolume nemen tussen 1986 en 1993 sterk toe om vervolgens weer enigszins af te nemen: kleine kronen verdwijnen (1986-1993), het kronendak wordt in eerste instantie zowel hoger als dieper door een sterke toename van het gemiddeld kroonvolume (1993) maar de kroondiepte neemt vervolgens weer af (kroonaanzethoogte neemt toe ten opzichte van kroontophoogte) waarbij het gemiddeld kroonvolume daalt en het kronendak opener wordt. Deze tendens blijkt ook uit de ontwikkeling van de kroonpakking en Crown Area Index (CAI) voor de kernvlakte (Figuur 2.10).

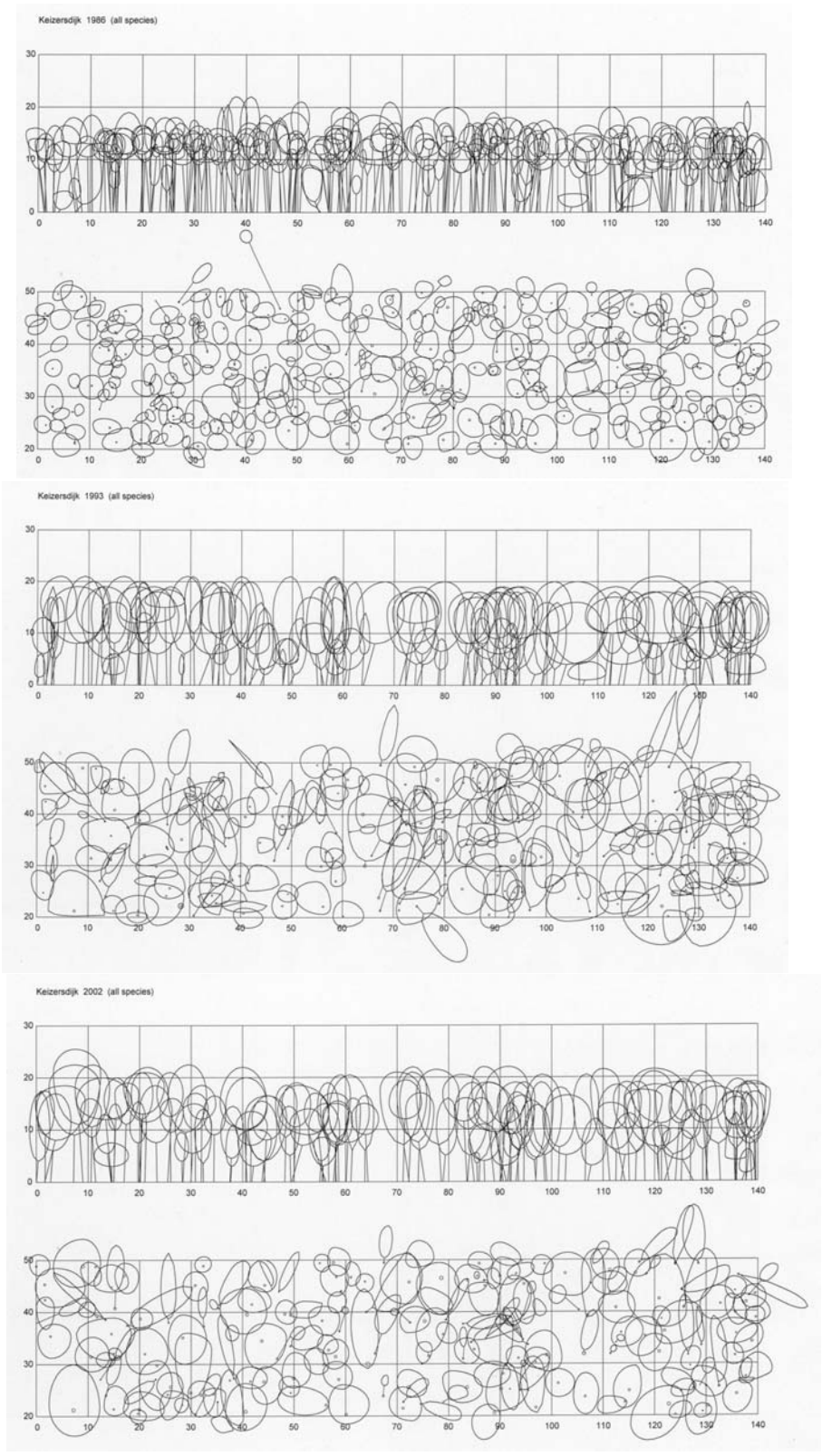


Figuur 2.7. Veranderingen in structuurkenmerken van levende bomen in de kernvlakte van de Keizersdijk: gemiddelde en standaardfout van dbh, tophoogte en aanzethoogte van de kroon, kroonprojectieoppervlakte en kroonvolume van levende bomen in de periode 1986-2008. NB. Voor 2008 zijn alleen de opgaande bomen betrokken in de analyse.

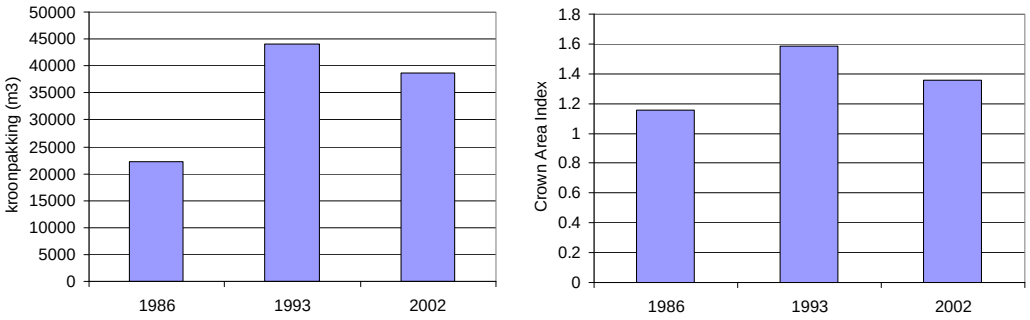
De openheid van het kronendak verandert navenant. Het aandeel open plek in de kernvlakte neemt tussen 1986 en 1993 af van 36 naar 24% en neemt tot 2002 dan weer toe tot 28% (Tabel 2.2 en Figuur 2.11). Deze dynamiek is niet alleen het gevolg van veranderingen in stamtal en kroondiepte maar ook van veranderingen in het aandeel scheefstaande en omgewaaide, levende bomen. Dit aandeel verdubbelt in de kernvlakte ruimschoots tussen 1986 en 1988 tot bijna 90% en is nog steeds ruim 60% in 2002. De richting van de scheefstaande bomen in het reservaat is als gevolg van overwegend W-winden vooral NO-O-ZO (Figuur 2.3).



Figuur 2.8. De ontwikkeling van het kronendak in de kernvlakte van de Keizersdijk. Afgebeeld zijn kroonprojecties (grijs) en stamvoeten van levende bomen. Krooncontouren betreffen bomen die vanaf 1986 hebben overleefd tot in 2008. Dikke contour: in 2008 opgaand; dunne contour: in 2008 omgewaaid. Aan de kernvlakte van 1986 is een noordpijl toegevoegd.



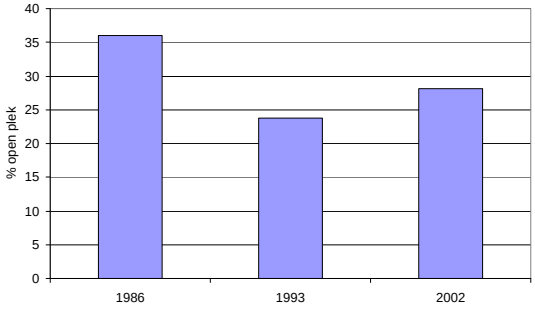
Figuur 2.9. De ontwikkeling van het kronendak in de kernvlakte van de Keizersdijk. Afgebeeld zijn zijaanzichten en kroonprojecties van levende bomen in 1986, 1993 en 2002. NB. In de zijaanzichten zijn alleen de kronen afgebeeld van de bomen waarvan de stambasis binnen de kroonprojectie valt. De vele scheefhangende kronen zijn wel zichtbaar in de kroonprojecties.



*Figuur 2.10. Veranderingen in kroonpakking en Crown Area Index (CAI) in de kernvlakte van de Keizersdijk. Kroonpakking is het voor overlap gecorrigeerde totale door boomkronen ingenomen volume (NB in het beschouwde deel van de kernvlakte tussen x=0-140 en y=13-63 m is het totaal beschikbare volume ca. (63-13)*140*20=140000 m³). De CAI is de ratio van de gesommeerde oppervlakte van kroonprojecties en de totale door kronen bedekte oppervlakte. Bij een CAI=1 is dus geen enkele kroonoverlap; bij een CAI=2 is elke m² van de totale kroonprojectie bedekt door twee kronen.*

Tabel 2.2 en Figuur 2.11. Percentage oppervlakte bosbodem met een bepaalde opeenvolging van open kronendak (0; open plek, "gap") of bedekking door één of meer kronen (1) in de kernvlakte van de Keizersdijk. Slechts 5.3% van de bosbodem ligt in een open plek gedurende de gehele periode 1986-2002 (1986=1993=2002=0), tegenover 40.9% met een continue kroonbedekking (1986=1993=2002=1). In de figuur is het percentage open plek in de kernvlakte per jaar samengevat.

1986	1993	2002	% bosbodem
0	0	0	5.3
0	0	1	5.2
0	1	0	6.9
0	1	1	18.6
1	0	0	6.3
1	0	1	7.0
1	1	0	9.7
1	1	1	40.9



2.4 Waarnemingen aan vegetatieve regeneratie

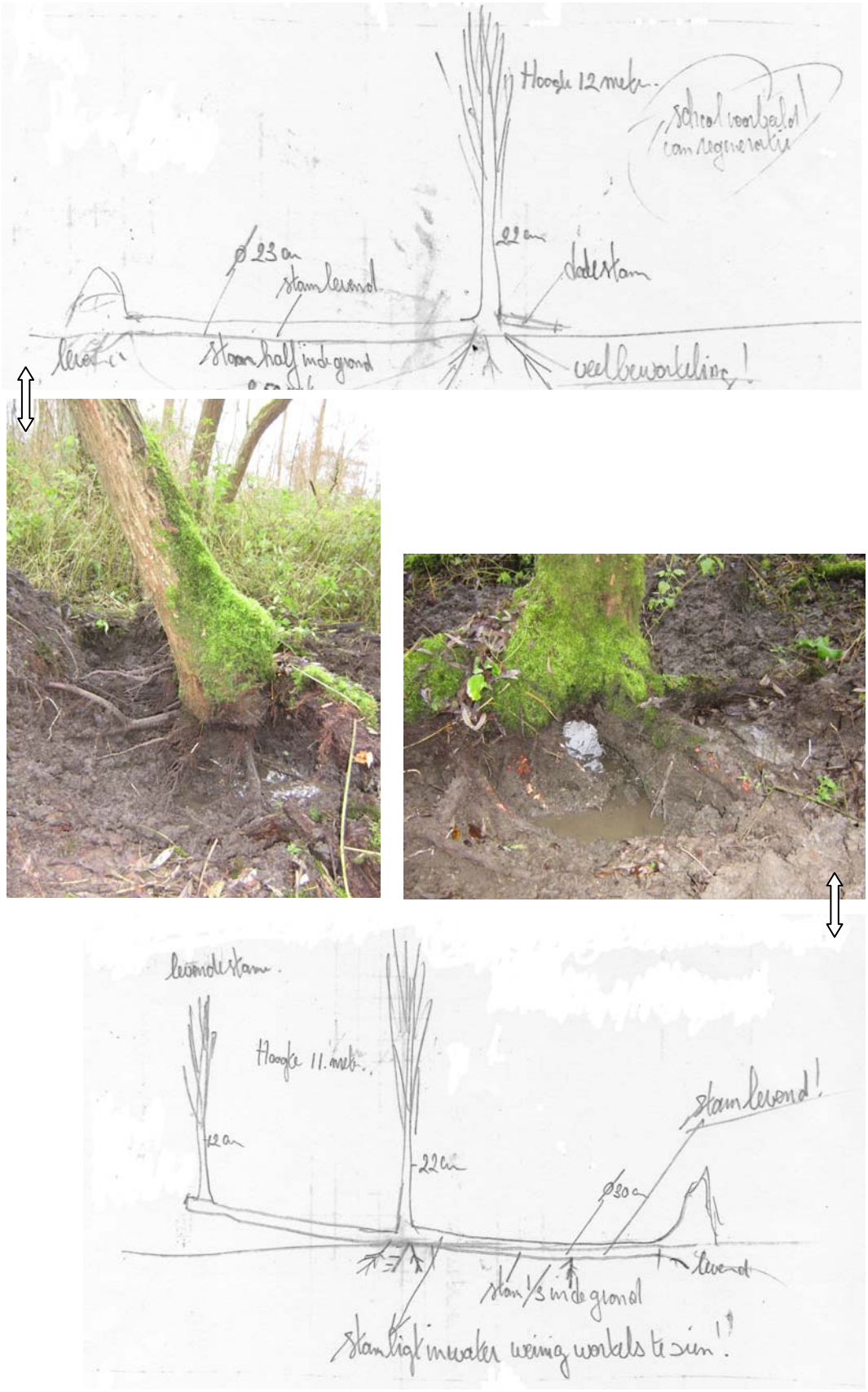
In 2008 werd in de steekproefcirkels van de Keizersdijk vastgesteld dat ongeveer 40% van de omgewaaide, liggende wilgen nog in leven was. Bij deze bomen zijn blijkbaar niet alle wortels in de kluit afgebroken tijdens de val, waardoor de bomen bleven leven. Afgebroken wilgentakken vormen gemakkelijk wortels en kunnen zich tot volledige bomen ontwikkelen. Dit kenmerk werd in de griendcultuur gebruikt om wilgen op een eenvoudige manier te vermeerderen (Van der Pas in Schmidt 1989; Weeda et al. 2003).

Op de liggende, nog levende stammen ontstaan één of meer nieuwe stammen. De omgewaaide stammen die op de bodem liggen, of in contact met water staan, blijken aan de stam nieuwe wortels te vormen. Op den duur ontstaan zelfs dikke wortels

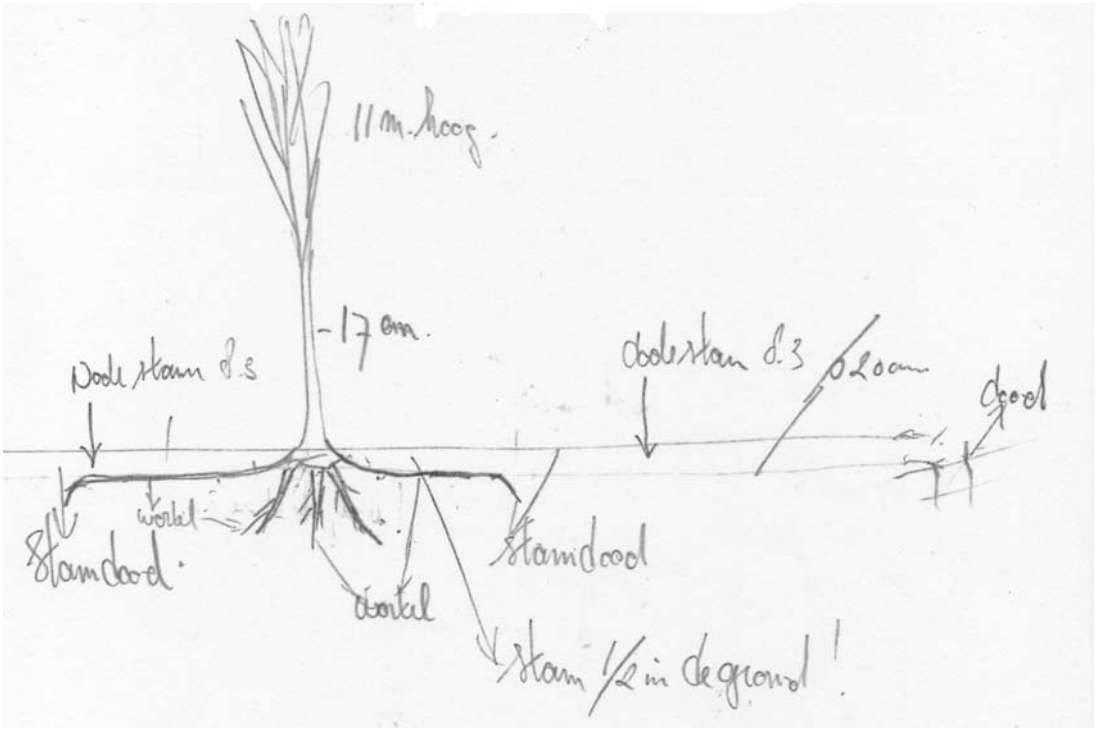
waardoor de nieuwe stammen onafhankelijk worden van de wortels aan de oude kluit. Wanneer de wortels in de kluit van deze wilgen alsnog breken, of wanneer de omgewaaide stam zelf afbreekt, door bijvoorbeeld het gewicht van de uitlopende zijtakken, zullen veel van deze bomen waarschijnlijk alsnog doodgaan. Toch blijft een gedeelte van deze omgevallen bomen voortleven.

Er kunnen grofweg twee typen regeneratie worden onderscheiden: enkelstammige en meerstammige regeneratie. Bij enkelstammige regeneratie worden één of hooguit enkele nieuwe stammen gevormd (Figuur 2.12 en 2.13). Meerstammige regeneratie bestaat uit een rij kamvormige geplaatste nieuwe stammen (Figuur 2.14 en 2.15). In beide gevallen kan de oorspronkelijke stam vanaf de wortelkluit nog leven (Figuur 2.12 en 2.14) of zijn afgestorven (Figuur 2.13 en 2.15). Het is ons niet bekend wat de stammigheid van de regeneratie bepaalt. Het is wel opvallend dat stammen met een gering contact met de bodem vaak meerstammige regeneratie laten zien.

Welk percentage van de omgewaaide levende stammen uiteindelijk daadwerkelijk nieuwe bomen vormt, is niet vastgesteld. In het verleden zijn de liggende levende wilgen nog niet als een aparte categorie onderscheiden ten opzichte van staande levende wilgen. Enkelstammig geregenereerde wilgen zijn bovengronds niet altijd makkelijk te herkennen (vergelijk fig. 2.13). Wij vermoeden dat de veel voorkomende meerstammige vorm van regeneratie uiteindelijk weinig zal bijdragen aan de verjonging van het kronendak omdat de stabiliteit van de kamvormig gerangschikte nieuwe kronen gering is. Als de nieuwe stammen hoger worden, wordt het risico op gezamenlijk omwaaien steeds groter, waarbij de verbinding met de oorspronkelijke wortelkluit wordt verbroken en alle regeneratie sterft (Figuur 2.15). Als dit laatste niet gebeurt, kan op de oorspronkelijke stam opnieuw meerstammige regeneratie optreden, loodrecht op de eerste kam van regenererende stammen. Dergelijke spectaculaire vormen hebben we aangeduid als wentelwilgen (Figuur 2.16).



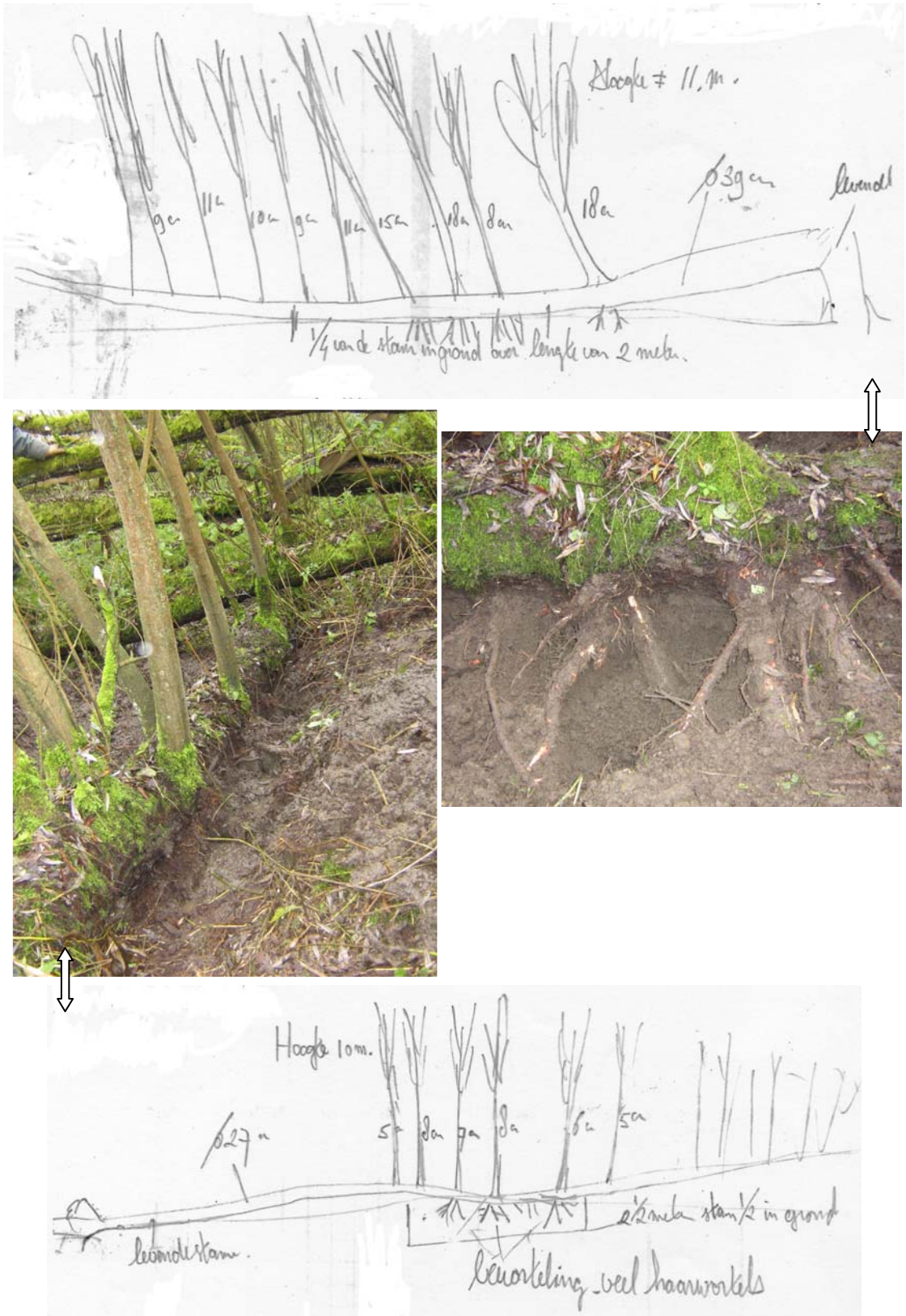
Figuur 2.12. Voorbeelden van enkelstammige regeneratie van wilg uit omgewaaide stammen in de Keizersdijk. De omgewaaide stam tussen wortelkluit en nieuwe stam is nog levend. De stammen zijn deels uitgegraven (tekeningen: Geurt van Roekel).







Figuur 2.13. Voorbeeld van enkelstammige regeneratie van wilg uit omgewaaide stammen in de Keizersdijk. De omgewaaide stam tussen wortelkluit en nieuwe stam is afgestorven. De stammen zijn deels uitgegraven (tekening: Geurt van Roekel).



Figuur 2.14. Voorbeelden van meerstammige regeneratie van wilg uit omgewaaide stammen in de Keizersdijk. De omgewaaide stam tussen wortelkluit en nieuwe stam is nog levend. De stammen zijn deels uitgegraven (tekeningen: Geurt van Roekel).



Figuu 2.15. Bosreservaat Keizersdijk. Boven: Voorbeeld van meerstammige regeneratie van wilg uit omgewaaide stammen. De omgewaaide stam tussen wortelkluit en nieuwe stam is afgestorven. De stammen zijn deels uitgegraven (tekening: Geurt van Roekel). Onder: Meerstammig geregeneerde wilgen lopen een groot risico gezamenlijk om te waaien. Op de voorgrond een geheel dode, liggende kam van wilgenregeneratie, juist zichtbaar tussen de jonge brandnetel.





Figuur 2.16. Bosreservaat Keizersdijk. Voorbeelden van wentelwilgen: meerstammig geregenereerde wilgen die na (deels) weer te zijn omgewaaid, opnieuw meerstammig kunnen uitlopen, vrijwel loodrecht op de eerste kam van geregeneerde stammen.

2.5 Discussie

Bosreservaat Keizersdijk maakt een spectaculaire structuurontwikkeling door vanuit een uniforme, doorgeschoten wilgengriend naar een *jungle* met hoogopgaande bomen, regenerende omgewaaide bomen, veel dood hout en open ruimtes. Dit alles wordt afgewisseld met metershoge wortelkluiten en omvangrijke wortelkuilen. Eén aspect is niet veranderd: de soortensamenstelling van de boomlaag. Deze bestond uitsluitend uit wilg (*Salix* x *rubens*) en bestaat nog steeds uit deze wilg. De soortsdiversiteit van kruid- en moslaag is wel sterk toegnomen (zie hoofdstuk 3). De figuren 2.17 en 2.18 geven op basis van foto's uit 1986 en 2008 een goede indruk van enorme veranderingen in bosstructuur.



Figuur 2.17. Bosreservaat Keizersdijk in 1986. Bosstructuur juist buiten de kernvlakte.



Figuur 2.18. Bosreservaat Keizersdijk in 2008. Bosstructuur juist buiten de kernvlakte. Inzet: Kale kleiplekken met holten aan de voet van opgaande wilgen ontstaan door het 'soppen' van bomen in de natte klei bij harde wind.



Figuur 2.19. Bosreservaat Keizersdijk in 2008. Er zijn sinds 1986 langgerekte open ruimtes ontstaan.

De gemiddelde sterfte van stammen in de steekproefcirkels in de periode 1992-2008 is zeer hoog (4.5%). Het aantal levende bomen in de kernvlakte nam in de periode 1986-2008 exponentieel af. Van de ca. 500 bomen in de kernvlakte in 1986 zijn er in 2008 nog ruim 200 in leven waarvan slechts ca. 75 als opgaande boom. Hiermee gepaard gaan een toename ven de gemiddelde dbh en veranderingen in kroonvolume: in eerste instantie een sterke toename, gevolg door een minder sterke afname. Deze structuurveranderingen zijn het gevolg van en wellicht een aanpassing aan de betrekkelijk harde, overwegend Z-, ZW- en W-winden die hier nog sterk aan kracht winnen dankzij het ten ZW van het reservaat gelegen spaarbekken (Honderd en Dertig; vergelijk figuur 1.2). Het meeste dode hout is afkomstig van in oostelijke richting omgewaaide bomen. Een groot deel van de levende bomen hangt scheef naar het N-NO. Bij harde wind staan de opgaande wilgen hoorbaar te 'soppen' in de klei waarbij kale kleiplekken en holten tussen de wortels ontstaan (med. Dirk Feij; Figuur 2.18 inzet).

Een opvallende verandering in de structuur van het reservaat is de komst van langgerekte open ruimtes met een vooral NO-O-oriëntatie, soms grazig maar vaker met een ruigtvegetatie (Figuur 2.19). Tegelijkertijd komen de opgaande bomen in 2008 vaak voor in stroken (coulissen) die een soort netwerk vormen die de langgerekte open ruimtes omsluiten (vergelijk figuur 2.8: 2002). Deze structuur is goed zichtbaar op de luchtfoto uit 2006 (Figuur 2.20).



Figuur 2.20. Bosreservaat Keizersdijk, false colour-luchtfoto uit 2006. De boomkronen vormen een netwerkpatroon van coulissen waarbinnen zich langgerekte, overwegend ZW-NO georienteerde open ruimtes bevinden. Het noorden ligt boven.

Dit ruimtelijk patroon is mogelijk het resultaat van 'wave dieback', een fenomeen dat is beschreven van sterk aan een overheersende wind blootgestelde bossen op berghellingen of langs de zeekust. Het doet zich vooral voor in bossen met één hoofdboomsoort (beschreven voor o.a. zilverspar en hemlockspar) en begint in een gap na het omwaaien van een hoge boom. Bomen in de van de overheersende wind afgekeerde zijde van de gap (lij) lopen het grootste risico op omwaaien, waardoor de gap zich hier uitbreidt. Uiteindelijk kunnen strookvormige gaps ontstaan, min of meer evenwijdig aan de overheersende windrichting. In de in de literatuur beschreven

situaties vindt verjonging plaats in de beschutte randen van de strookvormige gaps, dus aan de windzijde (loef). Door dit proces van afsterven en verjongen, is sprake van een verjongingsgolf die zich benedenwinds verplaatst ('wave regeneration'). De situatie in de Keizersdijk is in zoverre vergelijkbaar dat het kronendak bestaat uit één soort en dat het gebied onder invloed staat van een relatief krachtige overheersende wind. Er vindt echter geen verjonging plaats van wilg uit zaad en er is dus geen sprake van 'golfverjonging'. Doordat vegetatieve regeneratie plaatsvindt op wilgen die in de richting van de overheersende wind zijn omgewaaid, wordt de coulissenstructuur versterkt.

In een recent review over de ontwikkeling van lijnvormige structuren in bossen onder invloed van windwerking, worden structuren evenwijdig aan de windrichting aangeduid als 'hedges' ter onderscheid van structuren die zich loodrecht op de windrichting ontwikkelen ('ribbons', 'waves') (Bekker & Malanson 2008). Dergelijke heggen zijn bekend uit het subalpiene gebied, waarbij vooral soorten zijn betrokken met het vermogen van vegetatieve regeneratie (afleggers).

De ontwikkeling in Keizersdijk is waarschijnlijk een aanpassing van een qua structuur uniform bos aan de externe factor wind. Het patroon is in bepaalde delen van reservaat beter ontwikkeld dan in andere delen. Nader onderzoek moet uitwijzen hoe de coulissenstructuur precies is ontstaan, zich handhaaft en doorwerkt op natuurwaarden.

3 De ontwikkeling van vegetatiediversiteit

Behalve de ontwikkeling van de structuur van de bosvegetatie is in 2008 ook de ontwikkeling van de vegetatiesamenstelling onderzocht. Dit gebeurde vergelijkenderwijs in twee terreinen in de Brabantse en twee in de Sliedrechtse Biesbosch. In beide gevallen was het ene terrein onderworpen aan een vorm van menselijk ingrijpen die in het andere terrein was uitgeschakeld: in de Brabantse Biesbosch hakken, in de Sliedrechtse Biesbosch polderen.

In totaal zijn 274 vegetatieopnamen gemaakt. De meeste hiervan betroffen 'microbiotopen' binnen de grienden:

- kreken en sloten,
- oevers,
- greppels,
- rabatten (de hogere stroken tussen greppels, hier akkers genoemd) en dammetjes,
- ontwortelingskluiten of -plakken
- ontwortelingskuilen,
- in of over het water liggende stammen.

Hier zijn zowel de vaatplanten (bloeiende planten en varens) als de mossen genoteerd. De microbiotopen zijn enerzijds de elementen waaruit de bosstructuur is samengesteld, anderzijds de plek waar de planten binnen het bos zijn gehuisvest. Sommige van deze microbiotopen kunnen in elkaar overgaan. Zo kan een rabat door het kantelen van een boom gedeeltelijk veranderen in een ontwortelingsplak, die na verloop van tijd afbrokkelt en inzakt en tenslotte weer op een (opgehoogde) rabat lijkt. Bomen kantelen vaak daar waar ze aan een sloot staan, waarna de ontwortelingskuil kan 'aantakken' bij die sloot.

3.1 Keizersdijk tegenover Driessen Hennip

In de Brabantse Biesbosch werd een voormalige, inmiddels verwilderde griend (het tegenwoordige bosreservaat Keizersdijk) vergeleken met een nog steeds gehakte griend (Driessen Hennip), even stroomopwaarts gelegen langs dezelfde kil (Buiten Kooigat). In de verwilderde griend zijn talrijke bomen met wortelstelsel en al gekanteld, waarna uit veel van de liggende stammen nieuwe boompjes groeien. De wortelplakken reiken tot twee meter boven het omringende maaiveld, de ontwortelingskuilen zijn tot een halve meter diep. Er is een grote verscheidenheid in licht- en vochttoestand. De top van de wortelplakken is sterk gedraineerd en bevindt zich het volle licht; vlak daarnaast liggen permanent onder water staande of permanent beschaduwde plekken, met alle overgangen (Figuur 3.1). Doordat de microbiotopen vlak bij elkaar liggen en in de loop van de tijd in elkaar kunnen overgaan, hebben ze veel plantensoorten met elkaar gemeen; er zijn er maar weinig die zich strikt tot één microbiotoop beperken. Keizersdijk met zijn talloze ontwortelingsplakken en -kuilen, in het water liggende stammen en open plekken

tussen de boomgroepjes vormt als het ware een carrousel waar steeds opnieuw instappunten worden aangeboden. Lichte plantenzaden en sporen van varens en mossen waaien aan; zaden, knoppen of wortelstokfragmenten van moerasplanten spoelen bij hoge rivierwaterstanden binnen via de kreken en worden mogelijk ook door watervogels aangevoerd. In Driessen Hennip zijn de instapmogelijkheden veel beperkter. Gekantelde bomen met ontwortelingsplakken en -kuilen zijn schaars. Het lichtregime vertoont weinig afwisseling. De flora van Driessen Hennip is dan ook veel minder soortenrijk dan die van Keizersdijk, vooral wat de mossen betreft (Tabel 3.1).



Figuur 3.1. Bosreservaat Keizersdijk. Voorbeelden van de impact van wortelkluiten en -kuilen op de bosstructuur. De onderste foto betreft het 'beemdgrasweitje' met (rechts) een wortelkluit met Hondstarwegras (zie tekst).

Tabel 3.1. Vergelijking van het aantal vaatplanten en mossen in Keizersdijk (Kz) en Driessen Hennip (DH), gespecificeerd per microbiotoop. Bomen en struiken zijn buiten beschouwing gelaten, evenals de mossen die op rechtopstaande stammen groeien (epifyten).

Microbiotopen	Vaatplanten		Mossen	
	Kz	DH	Kz	DH
Rabatten, dammen	49	28	8	2
Oevers, oeverwallen	29	26	5	2
Greppels	20	13	4	1
Sloten, kreken	40	23	0	0
Ontwortelingskuilen	40	3	18	3
Ontwortelingskluiten	41	10	23	8
In/over water liggende stammen	48	19	28	2
Totaal	87	52	36	8

3.1.1 Rijkere bosflora dankzij natuurlijke ontwikkeling van een griend, met Hondstarwegras als voorbeeld

Bij de vaatplanten heeft de grotere soortenrijkdom in Keizersdijk zowel betrekking op bosplanten als op moeras- en ruigteplanten. In alle drie groepen profiteren kritischer soorten van het staken van het kapregime in Keizersdijk en de dankzij natuurlijke ontwikkeling ontstane structuurdiversiteit. Als voorbeeld volgt hier een wat nadere bespreking van de plaats van bosplanten in de vegetatie van Driessen Hennip en Keizersdijk.

In Driessen Hennip komt op de rabatten een soortenarme begroeiing voor waarvan het 'basispakket' uit slechts vijf soorten vaatplanten plus één mos bestaat: Reuzenbalsemien (*Impatiens glandulifera*), Grote brandnetel (*Urtica dioica*), Kleefkruid (*Galium aparine*), Gewone smeerwortel (*Symphytum officinale*), Ruw beemdgras (*Poa trivialis*) en Gewoon dikkopmos (*Brachythecium rutabulum*). Reuzenbalsemien is een relatieve nieuwkomer, die in de Biesbosch oorspronkelijk als voedselplant voor bijen is uitgezaaid. Net als Gewone smeerwortel is zij een karakteristieke bewoner van ooibossen (Figuur 3.2). De overige soorten zijn zeer algemeen, weinig kieskeurig en kenmerkend voor zeer voedselrijke milieus. Van de bosplanten worden Reuzenzwenkgras (*Festuca gigantea*) en Bloedzuring (*Rumex sanguineus*) in Driessen Hennip nog het meest aangetroffen; behalve op de vlakke bosbodem staan ze ook in een aantal andere microbiotopen. Andere bosplanten, zoals Groot heksenkruid (*Circaea lutetiana*), Groot springzaad (*Impatiens noli-tangere*), Knopig helmkruid (*Scrophularia nodosa*), Mannetjesvaren (*Dryopteris filix-mas*) en IJle zegge (*Carex remota*), komen slechts sporadisch voor.

Op de rabatten en andere vlakke delen van Keizersdijk komt grotendeels hetzelfde basispakket voor als in Driessen Hennip, aangevuld met de vochtminnende ruigteplant Gewone engelwortel (*Angelica sylvestris*), terwijl Reuzenbalsemien haar plaats aan haar inheemse verwant Groot springzaad moet afstaan. Na Groot springzaad is Reuzenzwenkgras de meest frequent voorkomende bosplant; dit zijn ook de twee soorten met de ruimste spreiding over de diverse microbiotopen. Van de overige bosplanten groeit Groot heksenkruid het meest op de rabatten,

Speenkruid (*Ficaria verna*), Bloedzuring en Wijfjesvaren (*Athyrium filix-femina*) vooral op oeverwallen, IJle zegge en Mannetjesvaren op liggende stammen, Knopig helmkruid, Hondstarwegras (*Elymus caninus*) en Brede wespenorchis (*Epipactis helleborine*) op wortelplakken. Dit zijn voorkeuren, geen exclusieve keuzes.



Figuur 3.2. Reuzenbalsemien (Impatiens glandulifera), in de Biesbosch oorspronkelijk uitgezaaid als bijenplant, nu een karakteristieke bewoner van ooibossen. Links: zomeraspect. Rechts: najaaraspect.

De vondst van Wijfjesvaren als bodembewoner is opmerkelijk, omdat deze varen tot dusver nauwelijks uit het zoetwatergetijdengebied bekend was en nog eerder op liggende of staande stammen dan op de grond groeiend werd verwacht. Nog merkwaardiger was de ontdekking van een toefje Steenbreekvaren (*Asplenium trichomanes*) op een liggende wilgenstam, omdat dit varentje in Nederland vrijwel alleen op muren wordt aangetroffen. Bij deze Steenbreekvaren is er een gerede kans dat het om een eenmalig optreden in één enkel exemplaar gaat. Van sommige hiervoor genoemde bosplanten is de populatie evenmin groot: van Wijfjesvaren werden drie plekken met in totaal vijf toefen aangetroffen, van Brede wespenorchis eveneens drie plekken met samen zes bloeistengels en van Hondstarwegras drie plekken met enige tientallen pollen. Toch blijkt geen van deze drie soorten zich tot één microbiotoop te beperken. Al hebben ze hun favoriete plek, toch vinden blijkbaar ook regelmatig grensoverschrijdingen plaats.

Als voorbeeld kan Hondstarwegras dienen, een van de soorten waarvoor de Biesbosch binnen Nederland een belangrijke plaats inneemt (Weeda et al. 2003). De eerste groeiplaats bestaat uit een wortelplak en een 'beemdgrasweitje' (Figuur 3.1). Hoog op de zuidoostkant van de wortelplak, die zich ruim een meter boven het

maaiveld verheft, prijken Gewone smeerwortel, Ruw beemdgras en Hondstarwegras als voornaamste vaatplanten, terwijl de bodem eronder wordt afgedekt door Gewoon dikkopmos en andere slaapmossen. Smeerwortel, een robuuste, langlevende, nogal vochtbehoevende plant met een forse, raapachtige penwortel is vermoedelijk bij de ontworteling met de klei uit de grond getrokken. Op wortelplakken zijn ook wel kiemplanten van Smeerwortel te vinden, maar die ontwikkelen zich door vochtgebrek vaak niet erg vitaal. De twee grassen daarentegen die een kortere levenscyclus en wat geringere vochtbehoefte hebben, kunnen ook op de wortelplak gekiemd zijn. Vooral Hondstarwegras staat bekend als een plant van weliswaar vochtige maar goed gedraineerde standplaatsen (bijvoorbeeld de oevers van de Geul in Zuid-Limburg). De pollen bovenop de wortelplak zijn de meeste vitale die in Keizersdijk werden aangetroffen. Naast deze hoge en tamelijke verse wortelplak ligt een oudere versie, die al een stuk ingezakt en afgevlakt is en er als een langgerekte tafel uitziet. Ruw beemdgras heeft er de overhand gekregen, evenals op een aantal plekken in Keizersdijk die niet of nauwelijks (meer?) boven het omringende maaiveld uitsteken. Behalve Hondstarwegras handhaaft ook Knopig helmkruid zich als wortelplak-specialist in het tafelvormige beemdgrasweitje.
De tweede groeiplaats bestaat uit een andere afgevlakte ontwortelingsbult, een naburige rabat op een open plek en een liggende, 10 cm dikke wilgentak in de aangrenzende greppel. De vegetatie in deze drie microbiopen, waarvan behalve Smeerwortel en Grote brandnetel ook IJle zegge, Koninginnenkruid (*Eupatorium cannabinum*), Moeraswalstro (*Galium palustre*) en Groot springzaad deel uitmaken, wijst op vochtiger omstandigheden dan op de eerste groeiplaats. Op de derde groeiplaats werd één forse pol plus twee jonge polletjes Hondstarwegras aangetroffen op een rabat, eveneens op een vrij open plek.
De indruk wordt gewekt dat Hondstarwegras in de eerste plaats open plekken nodig heeft om te kiemen. Een ontwortelingsplak biedt bijzondere voorbeelden in de vorm van een (1) goed belichte, (2) goed gedraineerde en (3) hooggelegen standplaats. De eerste twee factoren begunstigen de zaadzetting, de derde factor de zaadverspreiding. In principe zal de plant echter de open plekken voor lief nemen die zij weet te bereiken, ook als het bijvoorbeeld om een liggende stam gaat, al lijken haar overlevingskansen hierop minder gunstig dan voor een meer vocht behoevende en verdragende bosplant als IJle zegge.

3.1.2 Ook moeras- en ruigteplanten gebaat bij structuurdiversiteit

Ter aanvulling worden hier nog enkele moeras- en ruigteplanten genoemd die profiteren van de toegenomen structuurdiversiteit van Keizersdijk. In twee ontwortelingskuilen, die niet met sloten of kreken in verbinding staan, verscheen Blauwe waterereprijs (*Veronica anagallis-aquatica*) en in één kuil Gevleugeld sterrenkroos (*Callitriche stagnalis*). Dit zijn minder algemene planten van pionierbegroeiingen op kaalgeschuurde kreekoevers, waarvan de zaden kennelijk ook geïsoleerde pionierplekken in bosachtige omgeving weten te bereiken, mogelijk via de poten van watervogels. Interessant is ook dat het amfibische (aan droogvallen aangepaste) Gevleugeld sterrenkroos in zo'n geïsoleerde ontwortelingskuil opduikt, terwijl in vlakbij gelegen kreken en sloten op ruime schaal de verwante hardwaterspecialist Stomphoekig sterrenkroos (*Callitriche obtusangula*) groeit: soms

geeft niet nabijheid maar specialisatie de doorslag (vergelijk de standplaatsgegevens van Lansdown 2008).

Op enkele rabatten in Keizersdijk werden kleine groepen Rivierkruiskruid (*Senecio sarracenicus*) aangetroffen, een vochtminnende ruigteplant die vrijwel uitsluitend langs rivieren voorkomt. Het is onzeker of deze plant zich in Nederland uitsluitend door middel van wortelstokfragmenten of ook door zaad voortplant. In het eerste geval is de vraag hoe zij Keizersdijk heeft bereikt: gezien de geringe omvang gaat het kennelijk om recente vestigingen, en het terrein is de laatste jaren niet of nauwelijks meer op het niveau van de rabatten overstroomd. Een andere interessante ruigteplant is Stijf barbarakruid (*Barbarea stricta*), een tweejarige plant die zich juist uitsluitend door zaad voortplant. Verspreid over een viertal plekken werden negen exemplaren waargenomen, één op een wortelplak, twee op een liggende stam en de overige in greppels. Blijkbaar voldoende basis om een zwervende populatie in stand te houden.

Nog een lichtpuntje: Late guldenroede (*Solidago gigantea*), elders (bijvoorbeeld op Tiengemeten) een geduchte indringer, laat zich in Keizersdijk van haar bescheidenste kant zich. Her en der in het bos staan kleine polletjes of losse stengels op de rabatten en op liggende stammen. Voor Driessen Hennip geldt trouwens hetzelfde – zolang de oeverwal van het Buiten Kooigat buiten beschouwing wordt gelaten, want die is over tientallen meters volledig met Late guldenroede overwoekerd.

3.1.3 Mossen op aarde en op liggende stammen

Als we de staande stammen (zie paragraaf 3.1.4) buiten beschouwing laten, blijken drie microbiotopen in Keizersdijk van bijzondere betekenis voor mossen: liggende stammen, wortelkluiten of -plakken en ontwortelingskuilen. In Driessen Hennip tonen alleen de (schaarse) wortelplakken iets van hun potentiële betekenis als mossenstandplaats: de gezamenlijke inventaris van acht bodembewonende mossen in dit terrein is op de wortelplakken te vinden, terwijl andere microbiotopen het niet verder brengen dan twee of drie mossen (Tabel 3.1). De volgende notities beperken zich tot de mosflora van Keizersdijk.

Onder de 28 mossoorten op vochtige, met meer of minder slib bedekte schors van de liggende stammen zijn er vijf die ook veel in natte duinvalleien, trilvenen en andere basenrijke, relatief voedselarme moerassen groeien: Veenknikmos (*Bryum pseudotriquetrum*), Gewoon puntmos (*Calliergonella cuspidata*), Stomp boogsterrenmos (*Plagiomnium ellipticum*), Moerasdikkopmos (*Brachythecium mildeanum*) en Groot vedermos (*Fissidens adianthoides*). De laatste drie staan als kwetsbaar op de Rode Lijst. Het is opmerkelijk dat in een zo voedselrijk gebied als de Biesbosch langs natuurlijke weg micromilieus kunnen ontstaan waar planten van voedselarmer milieu zich thuisvoelen, en dat binnen grondwaterbereik! Tot deze micromilieus behoren ook de ontwortelingskuilen, waar Veenknikmos, Gewoon puntmos en Stomp boogsterrenmos zich eveneens thuis blijken te voelen. Het enige mos met een uitgesproken voorkeur voor de kuilen is Oeverpluisdraadmos (*Amblystegium varium*), een vrij algemene maar lastig herkenbare soort van voedselrijke moerassen.

Liggende stammen en ontwortelingskuilen hebben nog meer mossen gemeen, waaronder drie tamelijk opvallende, ietwat vlezige levermossen: Parapluutjesmos (*Marchantia polymorpha*), Halvemaantjesmos (*Lunularia cruciata*) en Watervorkje (*Riccia fluitans*). De eerste twee vormen matjes die zich aan schors of slib hechten en dit als een schil tegen uitdroging beschutten. Watervorkje is eigenlijk een waterplant die als een wolkje net onder het wateroppervlak zweeft, maar kan in leven blijven als het door waterbeweging op een in het water liggende stam terechtkomt. Samen met andere mossen helpt het dan de schors nat te houden.

Een curieuze verschijning op liggende stammen is Gewoon haakmos (*Rhytidiadelphus squarrosus*): een van de gewoonste mossen op allerlei grazige plekken, maar niet direct een soort om op een omgevallen wilg in een verwilderde Biesboschgriend te verwachten. Toch werd dit mos in Keizersdijk een paar keer aangetroffen op een liggende stam, waar het over een aantal decimeters een hoogpolig tapijt vormde dat voor andere mossen geen plaats liet. Als tegenpool van dit robuuste, door heel Nederland algemene, andere mossen verdringende slaapmos kan Vloedvedermos (*Fissidens gymnandrus*) worden opgevoerd. Dit minieme topkapselmos – een van de weinige plantensoorten die voor het eerst uit Nederland werd beschreven – is gebonden aan het overspoelingsbereik van rivieren en heeft zijn zwaartepunt in het zoetwatergetijdengebied. De kleine veervormige blaadjes gaan vaak schuil onder het slib op de schors. Samen met zijn algemene verwant Kleivedermos (*Fissidens taxifolius*), Veenknikmos, Struikmos (*Thamnobryum alopecurum*) en Spatelmos (*Homalia trichomanoides*) werd het aangetroffen op de flank van stammen vlak bij sloten of kreken, waar Vloedvedermos een ijle en smalle zoom aan de onderrand van het mosdek vormde.

De wortelplakken hebben op mossengebied nu eens niets bijzonders en dan weer grote verrassingen in petto. 'Niets bijzonders' komt grotendeels voor rekening van Gewoon dikkopmos, dat vrijwel nooit ontbreekt, doordat het al aanwezig was als bodemmos voordat de plak klei met het wortelstelsel uit de grond werd getrokken. Op de voedselrijke kleigrond kunnen de dekens van dit slaapmos snel uitdijen en daarna kunnen de meeste andere mossen zich niet of met moeite staande houden, laat staan dat er nog vestigingskansen voor nieuwe soorten overblijven. Na de vorming van een wortelplak is er dus beperkte tijd voor pioniermossen om tevoorschijn te komen.

Op de 21 onderzochte wortelplakken in Keizersdijk werden 14 soorten topkapselmossen, 11 slaapmossen en 3 levermossen aangetroffen. De meeste topkapselmossen zijn pioniers. 7 van de 14 soorten werden slechts op één wortelplak gevonden, wat een hoge mate van toevalligheid suggereert. Het meest frequente topkapselmos bleek Veenknikmos: enerzijds opmerkelijk, omdat deze soort gewoonlijk in natter milieu groeit; anderzijds voor de hand liggend, omdat deze soort in de directe omgeving in twee minder veranderlijke micromilieus (liggende stammen en ontwortelingkuilen) aanwezig is en zich van daaruit kan vestigen. De meest bijzondere vondst betrof het zeldzame Zwanenhalsknikmos (*Bryum pallescens*), dat werd aangetroffen op twee plekken op ruim 400 m afstand van elkaar. Hier kan moeilijk toeval worden verondersteld. De kleinste groeiplaats ligt ten noordoosten, dus 'onder de wind' van

de grootste, waar de kussens van dit mos ongeveer 6 dm² besloegen. Er moet trouwens rekening mee worden gehouden dat bepaalde mossen in de bodem een voorraad lang kiemkrachtig blijvende sporen (sporenbank) opbouwen. Behalve voor knikmossen geldt dit onder meer voor Gewoon knikkertjesmos (*Physcomitrium pyriforme*), een algemene soort van natte, open plekken in weilanden, die in andere milieus plotseling kan verschijnen na verstoring. Vermoedelijk is zij dan gekiemd uit sporen die ter plaatse aanwezig waren in een periode waarin het desbetreffende terrein als weiland werd gebruikt.

3.1.4 Epifytische mossen

De sterk toegenomen soortdiversiteit van mossen in de Keizersdijk is het gevolg van de toegenomen biotoopdiversiteit (kuilen, kluiten, liggende stammen) dankzij spontane ontwikkeling. In grienden zonder zo'n ontwikkeling vormen alleen de wilgenstammen een geschikt biotoop voor mossen. Door Van der Pluijm (1995) is de grote soortenrijkdom van epifyten in de Biesbosch in kaart gebracht, waaronder diverse soorten die destijds nieuw waren voor Nederland. In 1986 heeft Arno van der Pluijm ook een mossenlijst voor de Keizersdijk opgesteld, met 32 soorten waaronder 18 vooral op levende boomstammen voorkomen, de hierboven voor liggende stammen genoemde soorten niet meegerekend. Hoewel in 2008 de epifytische mosflora slechts steekproefsgewijs is bekeken, zijn alle epifyten uit 1986 aangetroffen m.u.v. het Boomfranjemos (*Ptilidium pulcherrimum*). Verder werden er 8 nieuwe epifyten gevonden, waaronder de Rodelijstsoorten Recht palmpjesmos (*Isothecium alopecuroides*) en Blauw boomvorkje (*Metzgeria fruticulosa*). Het zeldzame Boommos (*Pylaisia polyantha*) vonden we op veel stammen en vaak in grote hoeveelheden; het excursieverslag uit 1986 spreekt van "enkele malen gevonden, eenmaal 4,5 m hoog op een dode dikke stam".

Het lijkt erop dat de toegenomen structuurvariatie ook zeer ten goede is gekomen aan de epifytische mosflora. Hierbij spelen de komst van open ruimtes en de verjonging van stammen door vegetatieve regeneratie een rol. De open ruimtes vergroten de variatie in stralingsklimaat. De verjonging van stammen biedt nieuwe mogelijkheden voor mosgemeenschappen van vroege successiestadia. Als gevolg van successie neemt de soortenrijkdom op wilgenstammen na 20 jaar af en komt een klein aantal slaapmossen tot dominantie (Van der Pluijm 1995).

3.2 Huiswaard/Oude Kat tegenover Stededijk

In de Sliedrechtse Biesbosch werden twee oude populieren-elzen-aanplantingen vergeleken, de ene in een polder (Stededijk), de andere in een voormalige polder waar het getij via twee openingen toegang heeft gekregen (de Huiswaard). Beide aanplantingen hebben een hogere rand en een komvormig centrum. Op de Huiswaard sluit de Oude Kat aan, die een overeenkomstig waterregime heeft, maar deels met wilgenbos begroeid en deels bosvrij is. Hier zijn aanvullende gegevens verzameld.

De randzone van het populierenbos in polder Stededijk ontwikkelt zich tot een loofbosvegetatie waarin struiken als Eenstijlige meidoorn en Vlier en kiemplanten van Zomereik en Es verschijnen. In de ondergroei zijn te onderscheiden:

1) bosplanten en frequente bosbegeleiders, zoals Reuzenzwenkgras, Bloedzuring, Speenkruid, Pinksterbloem (*Cardamine pratensis*) en Ruwe smele (*Deschampsia cespitosa*);
2) stikstofindicatoren met zwaartepunt in jong bos, zoals Dauwbraam (*Rubus caesius*), Hondsdraf (*Glechoma heeracea*), Look-zonder-look (*Alliaria petiolata*), Kleefkruid, Grote brandnetel, Ruw beemdgras en Kruipende boterbloem (*Ranunculus repens*);
3) graslandplanten, zoals Scherpe boterbloem (*Ranunculus acris*), Kropaar (*Dactylis glomerata*), Grote vossenstaart (*Alopecurus pratensis*), Paardenbloem (*Taraxaxum* sect. *Ruderalia*), Vijfvingerkruid (*Potentilla reptans*), Akkerdistel (*Cirsium arvense*) en Speerdistel (*Cirsium vulgare*).

De laatste groep heeft zich blijkbaar gehandhaafd vanuit het grasland waarop de populieren zijn aangeplant. In het komvormige centrum zijn veel bomen afgestorven. De ondergroei bestaat hier voornamelijk uit Speenkruid, Pinksterbloem en de onder (2) genoemde stikstofindicatoren. Op afwisselend natte en opdrogende plekken komt heel lokaal een moerasvegetatie voor en deze bestaat dan nog alleen uit soorten die tegen oppervlakkige uitdroging bestand zijn, zoals Oeverzegge (*Carex riparia*), Bitterzoet (*Solanum dulcamara*), Moeraswalstro, Moerasvergeet-mij-nietje (*Myosotis scorpioides*) en Penningkruid (*Lysimachia nummularia*).

De Huiswaard is door het toelaten van het getij sterk vernat. In de randzone komen merendeels dezelfde bosplanten voor als in Stededijk, maar geen graslandplanten; in plaats daarvan vinden we hier moerasplanten en planten van natte ruigten, zoals Watermunt (*Mentha aquatica*), Gele lis (*Iris pseudacorus*), Moerasspirea (*Filipendula ulmaria*) en Gewone engelwortel. Verder vindt in de Huiswaard nauwelijks vestiging van nieuwe struik- en boomsoorten plaats. In het grootste deel van deze voormalige polder staat het water permanent boven het maaiveld. Hier zijn de bomen afgestorven en deels omgevallen, deels als skeletten overeind blijven staan. In het moeilijk toegankelijke terrein heeft zich vlakdekkend een moerasvegetatie van voedselrijk milieu ontwikkeld, zoals in Nederland buiten polderregimes maar zelden wordt aangetroffen (Figuur 3.3). Specifieke planten van het zoetwatergetijdengebied, zoals Bittere veldkers (*Cardamine amara*) en Spindotterbloem (*Caltha palustris* subsp. *araneosa*) worden in de kom niet aangetroffen, maar dit was ook vóór de vermindering van het getij als gevolg van de Deltawerken niet het geval, zoals blijkt uit de vegetatiebeschrijving van Zonneveld (1960). De betekenis van het terrein is veeleer dat hier een nieuwe situatie is gecreëerd die (1) een aanzet kan zijn tot nieuwe ontwikkelingen (bijvoorbeeld veenvorming) en (2) inzicht kan geven in vroegere omstandigheden. Verder komen er moerasplanten voor die in het waterrijke Nederland niet zeldzaam maar internationaal gezien wel opmerkelijk zijn, zoals Moeraskruiskruid (*Jacobaea paludosa*) en Moerasmelkdistel (*Sonchus palustris*), die bovendien in ons land respectievelijk hun west- en noordgrens bereiken.



Figuur 3.3. Bosreservaat Oude Kat. In het 'verdronken' populierenbos in de Huiswaard heeft zich een moerasvegetatie van voedselrijk milieu ontwikkeld, zoals in Nederland buiten polderregimes maar zelden wordt aangetroffen. Onder: Nederland is internationaal gezien belangrijk voor o.a. Moeraskruiskruid (Jacobaea palustris).

De Oude Kat (in strikte zin) levert in twee opzichten een belangrijke aanvulling op het beeld van de Huiswaaard. Ten eerste komt hier soortenrijk wilgen-elzenbos voor met een hechtere en duurzamere structuur dan het populieren-elzenbos aan de rand van de Huiswaard. Ten tweede – het andere uiterste! – geeft een deel van de Oude Kat tot dusver niet het geringste teken van bos- of zelfs maar struweelontwikkeling te zien. Het gaat om een voormalig weiland dat na het staken van de beweiding is overgegaan in een dichte, ruige, grasvegetatie, waarin zich wel diverse kruidachtige planten hebben genesteld maar waarin geen enkele wilg of ander houtgewas voet aan de grond heeft gekregen. Ook in en langs geultjes en plasjes in weiland hebben zich, ondanks een ruim aanbod aan natte open grond, tot nog toe geen kiemplanten van wilgen vertoond. Zo'n 'bosvijandige' plek verdient met aandacht te worden gevolgd: wanneer en waar krijgt de eerste houtige pionier een voet tussen de deur?

4 Discussie

Een kernkwaliteit van de gezamenlijke riviertakken van het zoetwatergetijdengebied is de aanwezigheid van aanzienlijke oppervlakten zachthoutooibos (Natura 2000-habitattype 91E0A). Door de getijdenwerking heeft dit ooibos een geheel eigen karakter, ook op Europees niveau gezien: buiten Zuidwest-Nederland en het Vlaamse deel van het Schelde-estuarium komen nauwelijks vergelijkbare bossen voor (Weeda et al. 2008). Zachthoutooibossen hebben zich in het rivierengebied weliswaar plaatselijk kunnen uitbreiden dankzij natuurontwikkeling, maar worden in het winterbed vaak maar korte tijd gedoogd als gevolg van veiligheidseisen van Rijkswaterstaat (Bijlsma et al. 2008).

Binnen het geheel van de Biesbosch moet onderscheid worden gemaakt tussen de Brabantse, de Sliedrechtse en de Dordtse Biesbosch. Alle drie herbergen belangrijke oppervlakten zachthoutooibos. In de Sliedrechtse Biesbosch zijn de vroegere varianten binnen dit ooibos het best bewaard. Ook voltrekt de ontwikkeling van nieuw getijdenbos zich hier het meest voorspoedig (dank zij een getijdenamplitudo van ca. 70 cm). In de Brabantse Biesbosch, met een amplitudo van nog slechts 20 cm, is de verruiging van de ooibossen het ernstigst. Tegelijk zien we hier ook verrijking van het ecosysteem door influx van zeldzame bosplanten (Weeda et al. 2003; Weeda 2006).

Verruiging is niet alleen het gevolg van de demping van de getijden. Door het verdwijnen van de griendcultuur is het meeste wilgenbos inmiddels gelijkjarig opgaand bos dat door windworp geleidelijk wordt uitgedund. Ook hierdoor treedt in deze bossen verruiging op met brandnetels en andere ruigteplanten zoals Reuzenbalsemien waardoor de vestiging van boomsoorten wordt verhinderd (Siebel 1998). Deze ontwikkeling is wel aangeduid als 'crisis in de boomlaag' (Weeda 2006). Het onderzoek in bosreservaat Keizersdijk geeft sterke aanwijzingen dat bij een langdurig spontane ontwikkeling de structuur- en soortdiversiteit van voormalige wilgengrienden aanzienlijk toeneemt, dankzij de komst van wortelkluiten en -kuilen, dood hout, vegetatief regenererende wilgen en het ontstaan van open ruimtes. Merkwaardig genoeg worden deze open ruimtes niet altijd ingenomen door ruigteplanten maar ook wel door Ruw beemdgras, waardoor 'weitjes' ontstaan (zie figuren 2.19 en 3.1). Wat hierbij de sturende factoren zijn, is ons niet bekend. Ook in de polderbossen op zeeklei doet zich dit fenomeen voor (Bijlsma & Verkaik 2007).

De 'crisis in de boomlaag' wordt in Keizersdijk niet gecompenseerd door verjonging uit zaad. Nabij de aangeplante elzen en populieren zijn geen jonge exemplaren van deze boomsoorten gevonden. Ook hardhoutsoorten als eik, esdoorn en es zijn nog niet gesignaleerd, hoewel ze niet ver buiten het reservaat wel aanwezig zijn. Besdragende struiksoorten zoals meidoorn en vlier zijn heel schaars. In plaats van dit als een stagnerende ontwikkeling te beschouwen, lijkt het beter de toenemende variatie in structuur en soortensamenstelling van oude grienden als een specifieke kwaliteit van het getijdengebied te zien met een eigen, vooralsnog onbekende

ontwikkelingslijn, een *emerging ecosystem* (Van Andel & Aronson 2006). Er is nog veel onzekerheid in hoeverre zachthoutooibos zich überhaupt ontwikkelt tot wat als typisch hardhoutooibos wordt beschouwd. Voorbeelden in het winterbed van de grote rivieren zijn heel schaars (Wolf et al. 2001). In de Gelderse Poort zijn het vooral de vogels die wijzen op een ontwikkeling richting hardhoutooibos: Appelvink, Boomklever, Glanskop en Kleine bonte specht (Van Beers 2008). De Biesbosch bevat inmiddels belangrijke concentraties van Kleine bonte specht en Bosuil. Appelvink, Glanskop en Boomklever komen nog nauwelijks of niet voor (Bult et al. 2007).

Vooralsnog is de Keizersdijk nog lang niet uitontwikkeld. Vegetatieve regeneratie van wilgen geeft nog volop verjonging. Naar verwachting zullen zich in de open ruimtes, met name in de 'weitjes', vroeg of laat struiksoorten en wellicht tenslotte ook nieuwe boomsoorten vestigen.

Herstel van de getijdenwerking is de belangrijkste factor die het eigen karakter van de vloedbossen in de Biesbosch, speciaal in het Brabantse deel, kan versterken en in een 'goede staat van instandhouding' kan brengen. Hierdoor worden ruigteplanten als Grote brandnetel en Reuzenbalsemien teruggedrongen en wordt het bodem-oppervlak weer blootgesteld aan rivierwater, dat wil zeggen aan erosie en sedimentatie, waardoor weer kieming van wilgenzaad mogelijk wordt (Weeda et al. 2008).

Bosreservaat Oude Kat is een *eye-opener* als het gaat om het herstel van getijden-werking. Door de bekading is hier geen sprake van erosie en sedimentatie maar is een divers moeras ontstaan. Ook deze ontwikkeling kan beter als een specifieke kwaliteit worden beschouwd dan als een stagnatie van de bosontwikkeling. Meidoorn en Es hebben zich weliswaar uit zaad gevestigd in polder de Oude Kat, maar of dit een duurzame ontwikkeling zal inluiden na de gewijzigde waterhuishouding (door ontpoldering van Polder Kort en Lang Ambacht) is nog de vraag.

De *bottom line* is dat er geen referenties zijn voor de meer natuurlijke ontwikkeling van (voormalige) vloedbossen in ons land. De tweedeling in zachthout- en hardhoutooibos doet waarschijnlijk geen recht aan de diversiteit van bos- en moerasbeelden die in het winterbed van de grote rivieren en in het getijdengebied kan ontstaan bij een langdurig spontane ontwikkeling onder invloed van getijdenwerking en/of begrazing met inbegrip van beveractiviteit.

Literatuur

Andel, J. van & J. Aronson. 2006. Restoration Ecology. Blackwell, Oxford.

Beers, P. van. 2008. Kansen en knelpunten voor ontwikkeling beschermde habitats Gelderse Poort. Stichting Flora- en Faunawerkgroep Gelderse Poort.

Bekker, M.F. & G.P. Malanson. 2008. Linear forest patterns in subalpine environments. Progress in Physical Geography 32(6): 635–653

Bijlsma, R.J. 2008. Bosreservaten: koplopers in de natuurlijke ontwikkeling van het Nederlandse boslandschap. Alterra-rapport 1680, Wageningen.

Bijlsma, R.J. & E. Verkaik. 2008. De spontane ontwikkeling van een jong bos op zeeklei (bosreservaat Hollandse Hout, Oostelijk Flevoland). Alterra-rapport 1615, Wageningen.

Bijlsma, R.J., J.A.M. Janssen, R. Haveman, R.W. de Waal & E.J. Weeda (met medewerking van A.J.M. Koomen, D.R. Lammertsma, R. Loeb & G.J. Maas) 2008. Natura 2000 habitattypen in Gelderland. Alterra-rapport 1769, Wageningen.

Broekmeyer, M.E.A., A.P.P.M. Clerkx, A.F.M. Van Hees & H.G.J.M. Koop. 1997. Veldwerkhandleiding Bosreservaten, bosstructuur kernvlakte, steekproefcirkels, vegetatie. Interne handleiding IBN-DLO, Wageningen.

Bult, H., W. Poelmans, H. Sierdsema & R.M. Teixeira (red.) 2007. Atlas van de West-Brabantse broedvogels. NPN Media, Breda.

Coomes, D.A. & R.B. Allen. 2007. Mortality and tree-size distributions in natural mixed-age forests. Journal of Ecology 95: 27-40.

Harmon, M.E., J.F. Franklin, F.J. Swanson, P. Sollins, S.V. Gregory, J.D. Lattin, N.H. Anderson, S.P. Cline, et al. 2004. Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. Advances in Ecological Research 34: 59-234.

Hees, A.F.M. van & A.P.P.M. Clerkx. 1999. Dood hout in de bosreservaten. De Levende Natuur 100(5): 168-172.

Hoogstra, M.A. 1997. Algemene informatie van het bosreservaat 26. Biesbosch "Keizersdijk". IKC-Natuurbeheer, werkdocument nr. W-131, Wageningen.

Lansdown, R.V. 2008. Water-starworts (Callitriche) of Europe. B.S.B.I. handbook No. 11. Botanical Society of the British Isles, London.

Mekkink, P. 1994. De bodemgesteldheid van bosreservaten in Nederland. Deel 14. Bosreservaat 'Keizersdijk'. SC-DLO, Rapport 98.14, Wageningen.

Pluijm, A. van der. 1995. De mos- en korstmosflora van de Biesbosch. Inventarisatie-periode 1983-1992. SBB rapportnr. 1995-3. SBB regio Brabant-West, Tilburg.

Schmidt, P. 1989. Nederlandse Boomsoorten II. Syllabus behorende bij het caput selectum bosteelt. Wageningen, Vakgroep Bosbouw, Landbouwuniversiteit Wageningen.

Sheil, D. & R.M. May. 1996. Mortality and recruitment rate evaluations in heterogeneous tropical forests. Journal of Ecology 84: 91-100.

Siebel, H.N. 1998. Floodplain forest restoration. Tree seedling establishment and tall herb interference in relation to flooding and shading. IBN Scientific Contributions 9, Wageningen.

Verkaik, E. 2008. Bosontwikkeling na het stopzetten van houtoogst, een analyse van de bosstructuur in bosreservaten. Alterra-rapport 1760, Wageningen.

Weeda, E.J. 2006. Crisis in de boomlaag, feest in de kruidlaag: Carex strigosa Huds. terug langs de benedenrivieren. Stratiotes 32: 29-49.
Weeda, E.J., J.J.M. van der Neut, A.A.M. Boesveld & B.A.M. Weel. 2003. Nationaal Park De Biesbosch: schatkamer van de wilde flora. Staatsbosbeheer, Biesbosch Bezoekerscentrum, Drimmelen.
Weeda, E.J., R. Westra, C. Westra & T. Westra 2003. Nederlandse Oecologische Flora. Wilde planten en hun relaties 1. KNNV Uitgeverij/IVN.
Weeda, E.J., C. Schuiling, Th. Jacobs & J.P.M. Willemen. 2008. Inventarisatie ruimteclaims in rivierengebied ten behoeve van Natura 2000 en de Ecologische HoofdStructuur. Alterra-rapport 1638, Wageningen.
Wijdeven, S.M.J., O.H.B. Vaessen, A.F.M. Van Hees & A.F.M. Olsthoorn. 2005. Volume calculations of coarse woody debris. Alterra-rapport 1257, Wageningen.
Wijdeven, S.M.J. 2006. Factsheets Dood hout in het bosbeheer. Alterra-rapport 1430, Wageningen.
Wolf, R.J.A.M., A.H.F. Stortelder & R.W. de Waal e.a. (red.) 2001. Ooibossen. Bosecosystemen van Nederland 2. KNNV-Uitgeverij, Utrecht.
Zonneveld, I.S. 1960. De Brabantse Biesbosch. Een studie van bodem en vegetatie van een zoetwatergetijdendelta. Dissertatie Landbouwhogeschool Wageningen.