



Sterfte en verjonging in bosreservaten

Alterra-rapport 2086
ISSN 1566-7197

E. Verkaik

Sterfte en verjonging in bosreservaten

In opdracht van het ministerie van LNV, uitgevoerd binnen het domein NLP, thema Terrestrische EHS en Natura 2000
Projectcode [BO-11-006-04-002] Bosontwikkeling

Sterfte en verjonging in bosreservaten

E. Verkaik

Alterra-rapport 2086

Alterra Wageningen UR
Wageningen, 2010

Referaat

Verkaik, E., 2010. *Sterfte en verjonging in bosreservaten*. Wageningen, Alterra, Alterra-rapport 2086. 40 blz.; 11 fig.; 13 tab.; 21 ref.

In dit rapport wordt de sterfte en verjonging die plaatsvindt in Nederlandse bosreservaten op een rij gezet. Hiervoor is gebruik gemaakt van de gegevens die verzameld zijn in steekproefcirkels. Het gemiddelde sterftepercentage in de reservaten was 1.7% en de bomen in de reservaten gingen vooral dood door concurrentie tussen de bomen onderling. De sterftepercentages verschilden duidelijk tussen bostypen. Ook de hoeveelheid verjonging verschilde sterk tussen de verschillende bostypen. Gemiddeld werden er 1336 'jonge bomen en struiken' per hectare gevonden (bomen met een diameter kleiner dan 5cm maar hoogte groter dan 50cm). Van de aanwezige verjonging groeide per jaar slechts een klein deel, zo'n 1.5-2.5%, op tot een boom of struik met een diameter groter dan 5 cm.

Trefwoorden: bosreservaat, bosdynamiek, bosstructuur, dood hout, forest reserves, natuurlijke verjonging, regeneration, sterfte, tree mortality, verjonging.

ISSN 1566-7197

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

© 2010 Alterra Wageningen UR, Postbus 47; 6700 AA Wageningen; Nederland
Telefoon 0317 48 07 00; fax 0317 41 90 00; 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 Wageningen UR.

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 2086

Wageningen, oktober 2010

Inhoud

Samenvatting	7
1 Inleiding	9
2 Sterfte in de bosreservaten	11
3 Verjonging in de bosreservaten	19
3.1 Aantallen en soorten	19
3.2 Invloed van wild op de verjonging	25
3.3 Doorgroeien van verjonging tot boom of struik	26
4 Belangrijkste bevindingen	31
Literatuurlijst	33
Bijlage 1 Reservaten eerste opname	35
Bijlage 2 Reservaten tweemaal opgenomen	37
Bijlage 3 Ligging van de reservaten	39

Samenvatting

Goed gedocumenteerde gegevens over de hoeveelheden verjonging en de sterftepercentages in het Nederlandse bos zijn schaars. In dit rapport wordt de sterfte en verjonging die er plaatsvindt in Nederlandse bosreservaten op een rij gezet. Hiervoor is gebruik gemaakt van de gegevens die verzameld zijn in steekproefcirkels.

Het gemiddelde sterftepercentage in de reservaten was 1.7% en de bomen in de reservaten gingen vooral dood door de concurrentie tussen de bomen onderling. De sterftepercentages verschilden duidelijk tussen bostypen. In bos gedomineerd door zomereik werden hoge sterftepercentages gevonden wat dikwijls veroorzaakt werd door sterfte van eiken in doorgeschoten eikenhakhout.

Ook de hoeveelheid verjonging verschildte sterk tussen de verschillende bostypen. Gemiddeld werden er 1336 'jonge bomen en struiken' per hectare gevonden (bomen met een diameter kleiner dan 5cm maar hoogte groter dan 50cm). In beukenbos kwam slechts weinig verjonging voor en betrof het vaak een beperkt aantal soorten, met name beuk zelf of hulst. In bos gedomineerd door inlandse eik was de diversiteit aan soorten in de verjonging ook niet groot maar de verjonging kwam in veel grotere aantallen voor dan in beukenbos. Vooral de soorten lijsterbes en vuilboom kwamen daar algemeen voor. In grove dennenbos en berkenbos was een diverse verjonging aanwezig, waarin vooral grove den, berk, zomereik en Amerikaanse vogelkers veel voorkwamen. Een vergelijking van de verjonging in reservaten op de Veluwe met de verjonging in reservaten buiten de Veluwe geeft aan dat vooral grove den en in mindere mate beuk meer voorkomen in de Veluwe reservaten. Wellicht dat beide soorten voordeel hebben van de aanwezigheid van wild. Lijsterbes lijkt er vooral last van te hebben. Van de aanwezige verjonging groeide per jaar slechts een klein deel, zo'n 1.5-2.5%, op tot een boom of struik met een diameter groter dan 5 cm.

1 Inleiding

Er is natuurlijk al zeer veel bekend over de verjonging en sterfte in Nederlandse bossen. Meestal betreft dit echter kwalitatieve beschrijvingen. Goed gedocumenteerde gegevens over de hoeveelheden verjonging of over het sterftepercentage zijn schaars, ook in de internationale wetenschappelijke literatuur. Voor het schatten van de toekomstige bosontwikkeling, bijvoorbeeld met behulp van simulatiemodellen, zijn dit soort kwantitatieve gegevens echter wel van groot belang.

In de Nederlandse bosreservaten worden al jaren op systematische wijze gegevens verzameld over onder andere de aanwezige bomen en verjonging. Deze gegevens worden deels verzameld in een kernvlakte van één hectare en deels in steekproefcirkels. In ieder reservaat is een ruitennet aangebracht van 50 bij 50 meter en een selectie van deze ruitennetpunten is aangewezen als middelpunt van proefcirkels. Deze steekproefcirkels hebben elk een oppervlakte van 500 m². In dit rapport is gebruik gemaakt van informatie uit deze steekproefcirkels om de sterfte en de verjonging die er in bosreservaten plaatsvindt in te schatten. Al eerder werd er, ook in kwantitatieve zin, bericht over de verjonging en sterfte in de bosreservaten (Clerkx en Van Hees, 1999b; Van Hees en Clerkx, 1999). Voor die rapportages werden gegevens uit de steekproefcirkels van 20 bosreservaten gebruikt. Inmiddels zijn er gegevens van veel meer reservaten beschikbaar dan destijds. Daarnaast zijn hier een aantal aspecten onderzocht die toen niet werden meegenomen.

Voor de analyses is hier gebruik gemaakt van dezelfde verzamelingen steekproefcirkels als die eerder werden gebruikt om de populatieopbouw en stam- en kroonvorm van het bos in de reservaten weer te geven (Verkaik, 2008). In dat rapport staat ook meer informatie over de achtergrond van de data uit de steekproefcirkels. Meer informatie over de bosreservaten in het algemeen staat bijvoorbeeld in het rapport van Bijlsma (2008).

De hier gebruikte gegevens van de bosreservaten betreft enerzijds de gegevens van de eerste opname van 1889 steekproefcirkels uit 46 reservaten (bijlage 1). Daarnaast betreft het de gegevens van 453 steekproefcirkels uit dertien reservaten die inmiddels tweemaal zijn opgenomen (bijlage 2). Die gegevens zijn onder andere gebruikt om de sterfte uit te rekenen. In veel steekproefcirkels is grove den de hoofdboomsoort, waarbij met hoofdboomsoort wordt bedoeld die boomsoort die meer dan 50% van het totale grondvlak van de steekproefcirkel uitmaakt (tabellen 1 en 2). Kenmerkend voor veel steekproefcirkels is dat ze gelegen zijn op droge, kalk- en leemarme zandgronden.

Tabel 1

De verdeling van de 1889 steekproefcirkels, waarvan de gegevens van de eerste opname werden gebruikt, over fysiotopen en hoofdboomsoorten. Zie De Waal (2007) voor een uitleg van het begrip fysiotop.

Fysiotop	Afkorting	Hoofdboomsoort					Totaal aantal cirkels	Aandeel totaal (%)
		Grove den	Zomer- eik	Beuk	Berk	Overig		
Grondwatergevoede zand- en leemgronden	Hg		7			92	99	5.2
Droge kalkrijke leemgronden	Hk		4			44	48	2.5
Droge, kalkarme leemgronden	HI	3	4	12	14	107	140	7.4
Droge, leemhoudende zandgronden	HIz	57	66	46	36	210	415	22.0
Hoogveengronden	Hr				2	18	20	1.1
Droge, kalk- en leemarme zandgronden	H _z	617	153	3	28	167	968	51.2
Droge, kalkrijke duinen	Kk		51			28	79	4.2
Laagveengronden	Lv		5			30	35	1.9
Binnendijkse kleigronden	Rg		15	5		65	85	4.5
Totaal aantal cirkels		677	305	66	80	761	1889	
Aandeel van totaal (%)		35.8	16.1	3.5	4.2	40.3		100

Tabel 2

De verdeling van de 453 steekproefcirkels die tweemaal zijn opgenomen over fysiotopen en hoofdboomsoorten (tijdens opname 1). Zie De Waal (2007) voor een uitleg van het begrip fysiotop.

Fysiotop	Afkorting	Hoofdboomsoort					Totaal aantal cirkels	Aandeel totaal (%)
		Grove den	Zomereik	Beuk	Berk	Overig		
Grondwatergevoede zand- en leemgronden	Hg						0	0
Droge kalkrijke leemgronden	Hk						0	0
Droge, kalkarme leemgronden	HI		1	4	4	9	18	4.0
Droge, leemhoudende zandgronden	HIz	31	12	13	29	84	169	37.3
Hoogveengronden	Hr						0	0
Droge, kalk- en leemarme zandgronden	H _z	143	51		2	24	220	48.6
Droge, kalkrijke duinen	Kk						0	0
Laagveengronden	Lv						0	0
Binnendijks kleigronden	Rg		5	1		40	46	10.2
Totaal aantal cirkels		174	69	18	35	157	453	100
Aandeel van totaal (%)		38.4	15.2	4.0	7.7	34.7		

2 Sterfte in de bosreservaten

Wanneer een steekproefcirkel tweemaal is opgenomen is het mogelijk de sterfte te berekenen die heeft plaatsgevonden in de tijd tussen de opnamen. Gemiddeld was er tien jaar verstreken tussen de eerste en de tweede inventarisatie van de 453 steekproefcirkels die tweemaal waren opgenomen. In die periode waren er gemiddeld per steekproefcirkel negen stammen doodgegaan van de 47 die er bij de eerste inventarisatie aanwezig waren. Omgerekend betekent dit dat er per jaar in de bosreservaten gemiddeld zo'n achttien bomen per hectare dood zijn gegaan. Het sterftepercentage komt daarmee op 1.7%, uitgerekend met de formule: $\text{sterftepercentage} = 100 * (1 - (N_t/N_0)^{1/t})$ (Sheil and May, 1996). Hierbij is N_0 het aantal bomen bij de eerste inventarisatie, N_t het aantal bomen dat bij de tweede inventarisatie nog leeft en t de tijdsperiode tussen de twee inventarisaties.

De sterfte is niet gelijk over de reservaten verdeeld (tabel 3). Opvallend is de hoge sterfte in het Starnumansbos. Dit reservaat bestaat voor een groot deel uit voormalig eikenhakhout (Clerkx and Van Hees, 1999a) en binnen dit eikenhakhout vindt relatief veel sterfte plaats. In de reservaten Zeesserveld en Lheebroek is de sterfte het laagst, met gemiddeld slechts 0.5 en 0.7 procent. Beide reservaten bestaan grotendeels uit stuifzandbebossingen met grove den, die aan het begin van de vorige eeuw, in 1912 en 1925, zijn aangelegd (Clerkx et al., 2002; Clerkx et al., 2003). De sterfte onder deze grove dennen is op dit moment laag.

Tabel 3

Het gemiddelde sterftepercentage per reservaat. Zie bijlage 3 voor de ligging van de reservaten.

Naam	Sterftepercentage
Zeesserveld	0.5
Lheebroek	0.7
Pijpebrandje	1.0
Het Leesten	1.2
Galgenberg	1.5
Hollandse Hout	1.6
Tussen de Goren	1.6
Vijlnerbos	1.9
Meerdijk	2.0
Vechtlanden	2.1
Zwarte Bulten	2.1
Riemstruiken	2.3
Starnumansbos	4.1

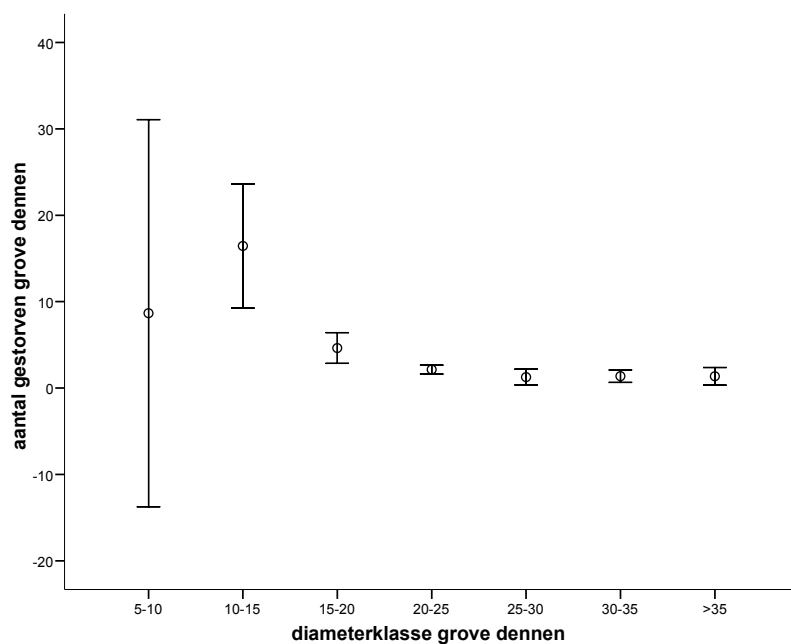
De sterfte is ook niet gelijkmatig over de hoofdboomsoorten verdeeld (tabel 4). De bossen werden ingedeeld in hoofdboomsoorten op basis van het grondvlak. Wanneer het grondvlak in een steekproefcirkel voor meer dan 50% uit beuk bestond werd die cirkel tot hoofdboomsoort beuk gerekend. Vooral in de cirkels met een groot aandeel zomereik was het sterftepercentage hoog. Dit komt door de vele steekproefcirkels met eikenhakhout uit het Starnumansbos waar de sterfte hoog is. Maar ook in cirkels met veel zomereik in andere reservaten is de sterfte vaak hoog.

Tabel 4

Het gemiddelde sterftepercentage per hoofdboomsoort.

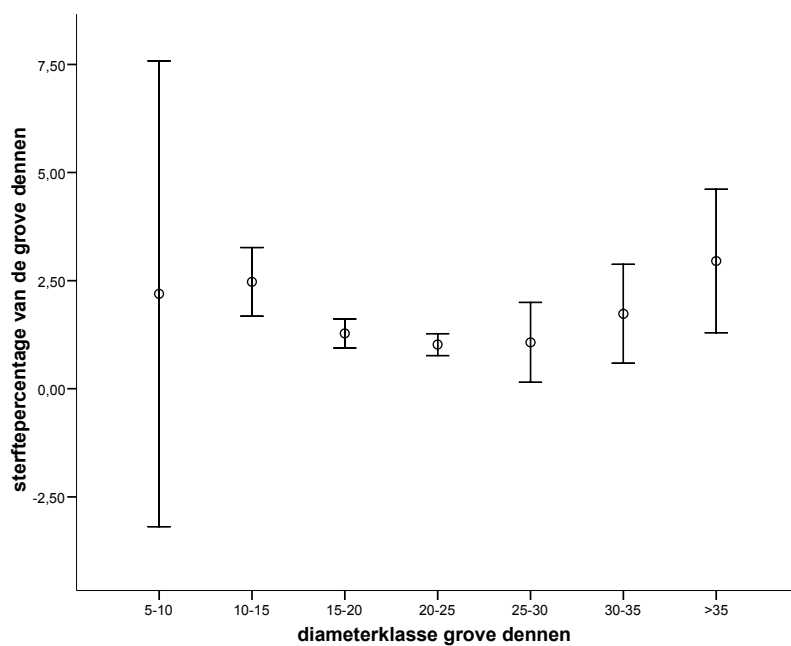
Hoofdboomsoort	Aantal cirkels	Sterftepercentage
Ruwe berk	35	1.1
Douglas	19	1.1
Beuk	18	1.3
Japanse lariks	21	1.3
Zwarte els	12	1.6
Grove den	174	1.7
Zomereik	69	2.9

Het grootste aantal bomen blijkt dood te gaan wanneer de gemiddelde diameter van de bomen nog klein is. In steekproefcirkels gedomineerd door grove den bijvoorbeeld neemt het aantal grove dennen dat sterft af met toenemende diameter van de grove dennen (figuur 1). De kans dat een boom dood gaat vertoont echter een ander verloop met de diameter. Het sterftepercentage, het aantal bomen dat per jaar doodgaat als percentage van het aantal levende bomen, vertoont normaal namelijk een u-vormige curve wanneer het wordt uitgezet tegen de diameter (Ozolincius et al., 2005; Coomes en Allen, 2007). De kans voor een boom om dood te gaan is groot wanneer de boom nog klein is, neemt daarna af en neemt vervolgens weer toe bij grotere diameters. Iets soortgelijks werd gevonden voor de grove dennen in de reservaten. Bij grote diameters gaan weliswaar weinig bomen dood, maar er zijn er ook nog maar weinig in leven. De kans dat ze doodgaan is daarom relatief groot (figuur 2).



Figuur 1

Voor steekproefcirkels gedomineerd door grove den is op de x-as in diameterklassen de gemiddelde diameter van al de grove dennen weergegeven en is op de y-as het aantal grove dennen weergegeven dat per steekproefcirkel was gestorven op tijdstip twee ($\pm$ standaardfout).



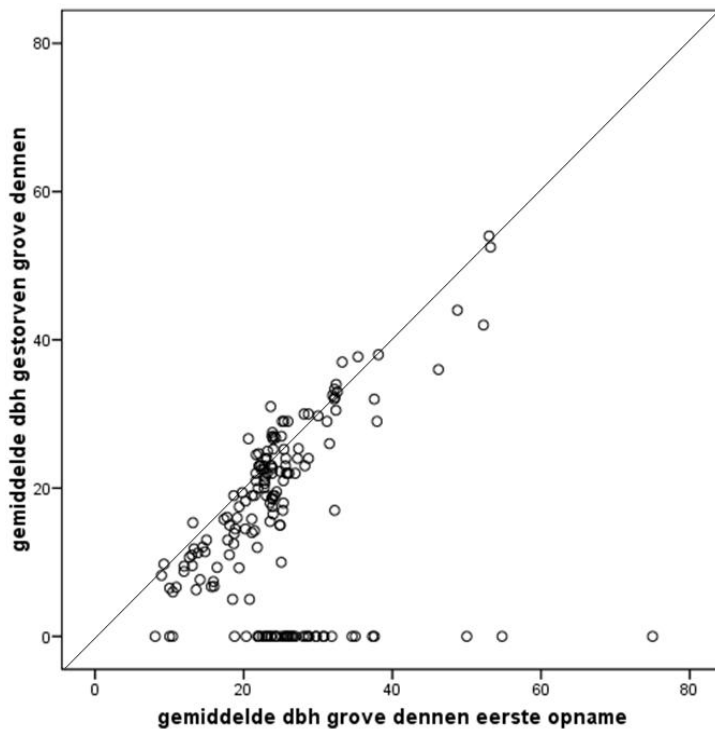
Figuur 2

Voor steekproefcirkels gedomineerd door grove den is op de x-as in diameterklassen de gemiddelde diameter van al de grove dennen weergegeven en op de y-as het sterftepercentage voor deze grove dennen ($\pm$ standaardfout).

Hoe verhoudt het gevonden sterftepercentage van 1.7% zich tot wat er in andere studies wordt gevonden? Van Hees en Clerkx (1999) noemen een percentage van gemiddeld zo'n één procent voor de sterfte in bosreservaten. Het betreft in hun studie deels dezelfde reservaten die in dit rapport worden beschreven. Vanwaar dan dit verschil? Uit het artikel van Van Hees en Clerkx (1999) wordt niet duidelijk hoe de sterfte werd berekend en het zou kunnen dat er een andere formule is gebruikt om het sterftepercentage te schatten. Het zou ook kunnen zijn dat alleen bomen zijn geteld die op tijdstip 2 dood maar nog aanwezig waren, waarbij de verdwenen bomen niet zijn meegeteld. In de huidige studie zijn de verdwenen bomen wel geteld. Ozolincius et al. (2005) noemen een gemiddeld percentage van 0.6% voor bos in Litouwen. Daarbij hadden boomsoorten als zomereik en grove den lagere percentages (0.1-0.6%) dan bijvoorbeeld ruwe berk of els (0.2-0.8%). Echter, in die studie wordt nadrukkelijk alleen de zogenaamde groei onafhankelijke sterfte of 'allogenic mortality' berekend: de sterfte veroorzaakt door bijvoorbeeld overstroming, storm, brand of insectenplagen. Daarnaast bestaat er sterfte als gevolg van competitie tussen bomen onderling, de zogenaamde zelfdunning of 'auto-genic mortality' (Van Hees en Clerkx, 1999; Rouvinen et al., 2002; Ozolincius et al., 2005; Coomes en Allen, 2007). Beide vormen van sterfte zijn vaak niet goed van elkaar te scheiden. Zijn het vooral de onderstandige bomen die sterven, dan duidt dit wel op sterfte veroorzaakt door onderlinge competitie. Gaan vooral de dominante bomen dood, dan duidt dit op sterfte veroorzaakt door externe factoren (Ozolincius et al., 2005).

Voor het grove dennenbos in de bosreservaten lijkt te gelden dat zolang de gemiddelde diameter van de bomen in de steekproefcirkel kleiner is dan zo'n 20 cm, vooral bomen doodgaan die een kleinere diameter hebben dan de gemiddelde diameter (figuur 3). Deze bomen lijken dus vooral als gevolg van zelfdunning te sterven (Ozolincius et al., 2005). In steekproefcirkels waar de diameter van de bomen gemiddeld groter is dan zo'n 20 cm gaan soms ook de dikkere bomen dood (figuur 3). De sterfte onder dominante bomen zou veroorzaakt kunnen worden door externe factoren als bijvoorbeeld windworp, maar het zou ook kunnen zijn dat deze dikke bomen sterven omdat ze in de aftakelingsfase zijn terechtgekomen. De bomen gaan dan dood omdat ze meer energie kwijt zijn aan respiratie dan ze via fotosynthese verkrijgen (Rouvinen et al., 2002).

In veel Nederlandse bosreservaten bevindt het bos zich waarschijnlijk in een fase waarin bomen vooral doodgaan door zelfdunning. Figuur 3 geeft dat al aan. Worden de steekproefcirkels ingedeeld in ontwikkelingsfasen, op basis van de ontwikkeling van stamtal en diameter (Coomes en Allen, 2007), dan blijkt dat 71% van de steekproefcirkels die tweemaal werden geïnventariseerd zich bevindt in een zelfdunningsfase (figuur 4) (Verkaik, 2008). De gemiddelde diameter van de bomen in deze steekproefcirkels neemt toe terwijl het stamtal in deze cirkels afneemt.



Figuur 3

Ieder punt staat voor een steekproefcirkel. Voor de steekproefcirkels gedomineerd door grove den staat op de x-as de gemiddelde diameter van alle levende grove dennen in de steekproefcirkel tijdens opname één en staat op de y-as de gemiddelde diameter tijdens opname één van die grove dennen die bij opname twee waren gestorven.

Hoe groot is dit sterftepercentage als gevolg van zelfdunning? Omdat het grootste deel van het bos zich in een fase van zelfdunning bevindt geven de percentages in tabel 4 waarschijnlijk een goede indicatie. Een andere inschatting hiervan is te halen uit de zogenaamde zelfdunningslijn. Een oppervlakte bos kan niet oneindig veel bomen bevatten. Groeit een groot aantal jonge bomen gezamenlijk op, dan zal er een moment komen dat de bomen zo groot zijn geworden dat ze hinder ondervinden van elkaar. Bomen zullen door zelfdunning doodgaan. Er bestaat daarmee een relatie tussen het aantal bomen dat maximaal in een gebied kan groeien en de afmetingen ervan. Deze relatie wordt vaak beschreven door de functie: $\ln(N) = a + b \cdot \ln(d)$, waarbij a het snijpunt met de y-as is, $\ln(d)$ de natuurlijke logaritme van de gemiddelde diameter van de bomen en $\ln(N)$ de natuurlijke logaritme van het stamtal. In eerste instantie ging men ervan uit dat b voor gelijkjarige, ongedunde opstanden met een gesloten kronendak altijd een waarde had van -1.605. Uit verschillende studies blijkt echter dat deze parameter verschilt tussen boomsoorten (Pretzsch en Biber, 2005; Lhotka en Loewenstein, 2008).



Figuur 4

Bomen in de bosreservaten lijken vooral dood te gaan door onderlinge competitie.

Om informatie te krijgen over de zelfdunning in de bosreservaten zijn met behulp van regressie de parameters geschat van deze relatie. Omdat veel reservaten voor de aanwijzing als reservaat nog gedund werden door mensen zijn hierbij de gegevens van de eerste inventarisatie niet gebruikt. Het was immers de bedoeling om inzicht te krijgen in de natuurlijke zelfdunning die er plaatsvindt in de reservaten. Daarbij is ook onderzocht of er in de bosreservaten al verschillen zijn waar te nemen in de zelfdunningslijn tussen boomsoorten. Daarbij werd alleen de zelfdunning in bos gedomineerd door grove den en bos gedomineerd door zomereik geschat. Van bos gedomineerd door andere boomsoorten zijn er maar weinig waarnemingen bij de tweede inventarisatie wat het schatten onbetrouwbaar maakt.

Tabel 5

Schattingen van de parameters van het regressiemodel dat de relatie tussen $\ln(N)$ en $\ln(d)$ beschrijft (zie tekst).

	a, snijpunt y-as	Sig.	b, richtingscoefficient	Sig.	R2	n
Data van alle dubbel opgenomen cirkels	7.955 ± 0.137	0.000	-1.482 ± 0.046	0.000	0.70	446
Hoofdboomsoort grove den	8.288 ± 0.214	0.000	-1.606 ± 0.071	0.000	0.75	167
Hoofdboomsoort inlandse eik	7.943 ± 0.318	0.000	-1.494 ± 0.115	0.000	0.71	70

De gevonden waarden voor parameter b voor de data van de bosreservaten (tabel 5) liggen dicht bij waarden die in Pretzsch en Biber (2005) worden vermeld. Zij deden onderzoek in pure, onbeheerde opstanden in Duitsland en noemen waarden voor parameter b van -1.593 voor grove en -1.424 voor wintereik; zeer vergelijkbaar dus met de hier gevonden waarden (tabel 5). Dit geeft aan dat de afname van het stamtal zoals

die nu in de bosreservaten plaatsvindt vergelijkbaar is met sterfte door zelfdunning in dichte gelijkjarige onbeheerde monocultures.

De waarden van parameter a die werden gevonden voor de bosreservaten waren wel duidelijk lager dan de waarden genoemd in Pretzsch en Biber (2005) voor grove den en wintereik (11.5 respectievelijk 10.9). Bij een bepaalde gemiddelde diameter zijn de stamtallen in de bosreservaten dus lager dan de stamtallen in de onbeheerde monocultures in Duitsland waar de studie van Pretzsch en Biber (2005) op was gebaseerd. Dit wordt waarschijnlijk deels veroorzaakt door verschillen in standplaats. De bomen in Duitsland lijken op betere standplaatsen te groeien dan de opstanden gedomineerd door grove den en zomereik in de reservaten, die veelal op droog, kalk- en leemarm zand zijn gelegen (tabel 2). Daarnaast betreft het hier een vergelijking tussen de gegevens van zomereik met die van wintereik en gaat het in Pretzsch en Biber (2005) om monocultures terwijl de opstanden in de reservaten dat veelal niet zijn. Een ander verschil is dat de meeste opstanden in de reservaten in het verleden wel zijn gedund, terwijl de opstanden in de studie van Pretzsch en Biber (2005) nooit zijn gedund.

Zoals hierboven vermeld, werd in andere studies gevonden dat de waarde van parameter b vaak verschilt tussen boomsoorten. In de huidige studie werd geen significant verschil gevonden tussen de waarden van de constante van grove den en zomereik (tabel 5). Ook Pretzsch en Biber (2005) vonden geen significant verschil tussen de b-waarden van deze soorten. Wel bleek beuk een kleinere b-waarde te hebben (-1.789) dan andere boomsoorten (Pretzsch en Biber, 2005). Dit betekent dat de zelfdunning in beukenopstanden sterker toeneemt met toenemende gemiddelde boomdiameter dan de zelfdunning in opstanden van andere boomsoorten. Als oorzaak voor deze sterkere zelfdunning wordt de brede kroon van de beuk genoemd (Pretzsch en Biber, 2005). De mogelijkheid van een soort een brede kroon te vormen heeft echter alles met de stam- en houteigenschappen te maken (Dean en Baldwin Jr., 1996; Dean et al., 2002), zodat er relaties bestaan tussen de lichtonderschepping en de hout- en stameigenschappen van een soort met de zelfdunning en maximale boomedichtheid (Lhotka en Loewenstein, 2008; Anten en Schieving, 2010).

3 Verjonging in de bosreservaten

3.1 Aantallen en soorten

Binnen de steekproefcirkels worden op een gestandaardiseerde manier van alle aanwezige bomen en struiken met een diameter groter dan 5 cm gegevens verzameld. Daarnaast worden gegevens verzameld over de 'verjonging'; bomen en struiken met een diameter kleiner dan 5 cm, maar een hoogte groter dan 50 cm. Hier wordt informatie over deze verjonging gepresenteerd en het betreft voor ieder reservaat steeds de gegevens van de eerste inventarisatie.

De dichtheid aan jonge bomen en struiken per steekproefcirkel was gemiddeld 1336 per hectare. Niet overal komt evenveel verjonging voor. In 22% van de steekproefcirkels werd helemaal geen verjonging aangetroffen. Daarnaast waren er cirkels met zeer veel verjonging, zoals een cirkel in het Ossenbos waar een dichtheid van bijna 40.000 stuks per hectare Amerikaanse vogelkersen voorkwam. Ook in reservaat Houtribbos in de Flevopolder kwam veel verjonging voor (figuur 5). Hier betrof het veelal jonge gewone essen (*Fraxinus excelsior*). Een ander reservaat met een hoge dichtheid aan verjonging was Leyduin-Vinkenduin, waar gewone esdoorn (*Acer pseudoplatanus*) de verjonging domineerde. Lage dichtheden aan verjonging waren er in Herkenbos en de Hollandse Hout. Herkenbos, gelegen in de Meinweg, Limburg, bestaat uit voormalig eikenhakhout. In de Hollandse Hout liggen veel populierenopstanden, waarin een dichte kruidlaag van brandnetels aanwezig was met maar weinig verjonging.

Tabel 6

Het gemiddelde aantal jonge bomen en struiken in de bosreservaten, onderverdeeld naar fysiotoop (zie voor uitleg over het begrip fysiotoop, De Waal, 2007).

Fysiotoop	Dichtheid per ha
Binnendijkse kleigronden	2245
Droge, kalk- en leemarme zandgronden	1522
Droge, kalkarme leemgronden	433
Droge, kalkrijke duinen	1713
Droge, kalkrijke leemgronden	1369
Droge, leemhoudende zandgronden	862
Grondwatergevoede zand- en leemgronden	1092
Hoogveengronden	1356
Laagveengronden	3008

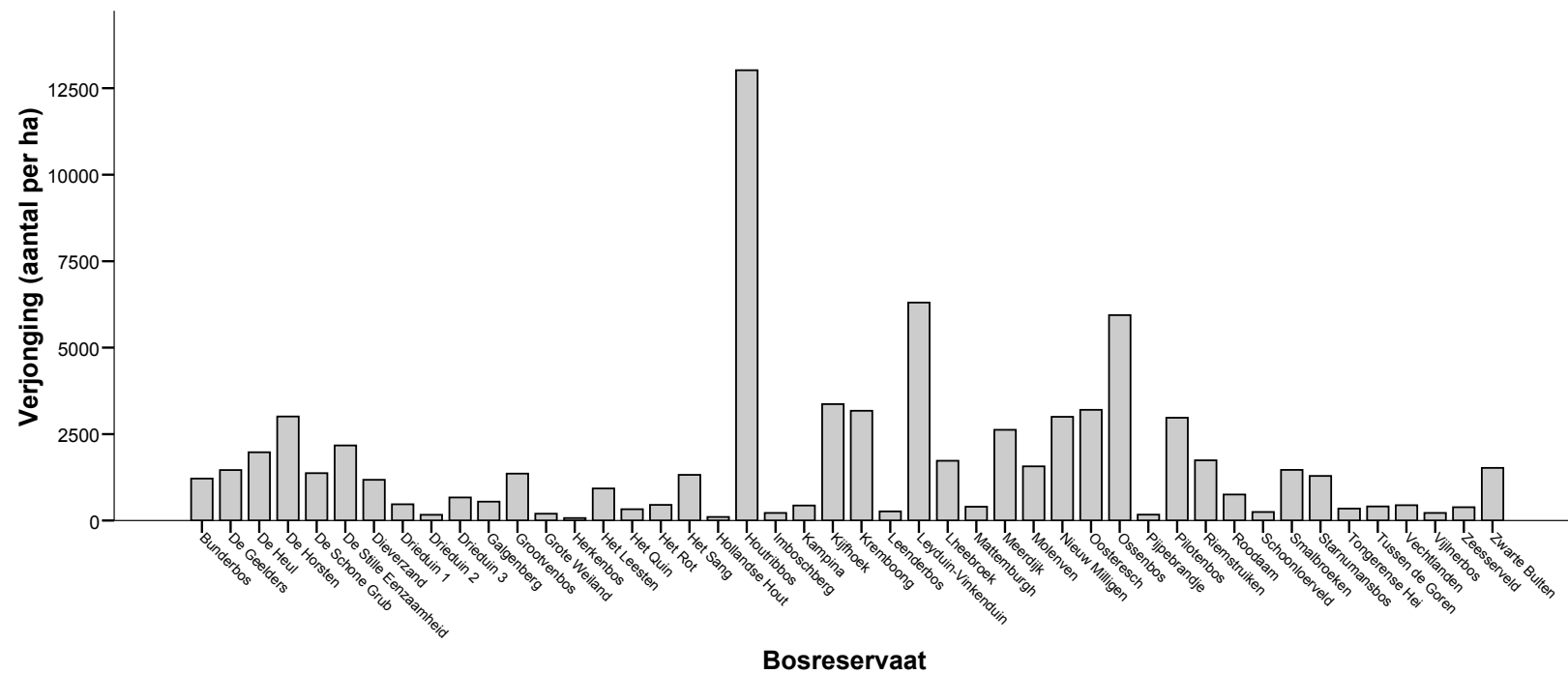
Er zijn ook verschillen in de aantallen verjonging tussen groeiplaatsen (tabel 6). Weinig verjonging werd er gevonden in de 140 cirkels op de droge kalkarme leemgronden. Het betreft hier steekproefcirkels in de reservaten Bunderbos, Vijlnerbos, Schoonloerveld en Het Rot. Alleen in reservaat Bunderbos was het aantal jonge bomen en struiken ongeveer gelijk aan wat er gemiddeld per reservaat wordt gevonden. In de overige drie reservaten kwam veel minder verjonging voor. Zo werd in reservaat Vijlnerbos slechts gemiddeld 220 jonge bomen of struiken per hectare gevonden. Hier lijkt het dichter worden van door beuk gedomineerd bos voor een teruggang in de verjonging te zorgen (Bouwma et al., 1997). Op laagveengrond werden de meeste

jonge bomen en struiken aangetroffen. Dit betrof 35 steekproefcirkels in reservaat de Horsten, waar op een overgang van zandgrond naar veen in bos met onder andere berk, zwarte els, gewone es en gewone esdoorn veel jonge bomen werden aangetroffen.

De dichtheid van het bos is mede bepalend voor de hoeveelheid verjonging die voorkomt. In het algemeen neemt de verjonging af wanneer het grondvlak toeneemt (figuur 6). Iets soortgelijkt vonden Goudzwaard et al. (2001) die onderzoek deden naar het effect van dunning op verjonging in eiken-dennenbos. Zoals verwacht nam vooral de dichtheid van lichtboomsoorten toe met de openheid van het bos (Goudzwaard et al., 2001).

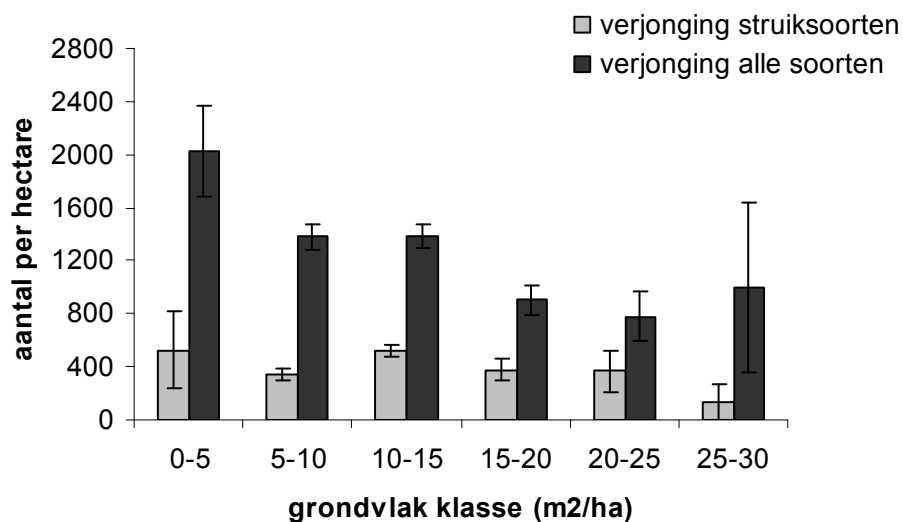
In figuur 6 is de verjonging van een aantal struikvormende soorten apart weergegeven. Het betreft hier de verjonging van de soorten lijsterbes, hazelaar, Amerikaanse vogelkers, vuilboom en krentenboompje. Deze verjonging lijkt toe te nemen wanneer het bos wat dichter wordt, wat vooral verklaard kan worden door de verjonging in grove dennenbos (figuur 7). Goudzwaard et al. (2001) vonden voor de struikvormende soorten lijsterbes en vuilboom geen relatie met dunningsintensiteit en dus grondvlak in eiken-dennenbos.

De soort waarvan de meeste verjonging werd gevonden was lijsterbes, met een gemiddelde dichtheid van 193 stuks per hectare. In 30% (579) van de cirkels werd deze soort aangetroffen. Er was één soort waarvan de verjonging in meer cirkels werd gevonden: zomereik, die voorkwam in 34% (647) van de steekproefcirkels. De gemiddelde dichtheid van deze soort was 121 stuks per hectare. Andere soorten die vaak werden aangetroffen waren grove den, met een gemiddelde dichtheid van 132 jonge bomen per hectare en Amerikaanse vogelkers in een dichtheid van 150 stuks per hectare.



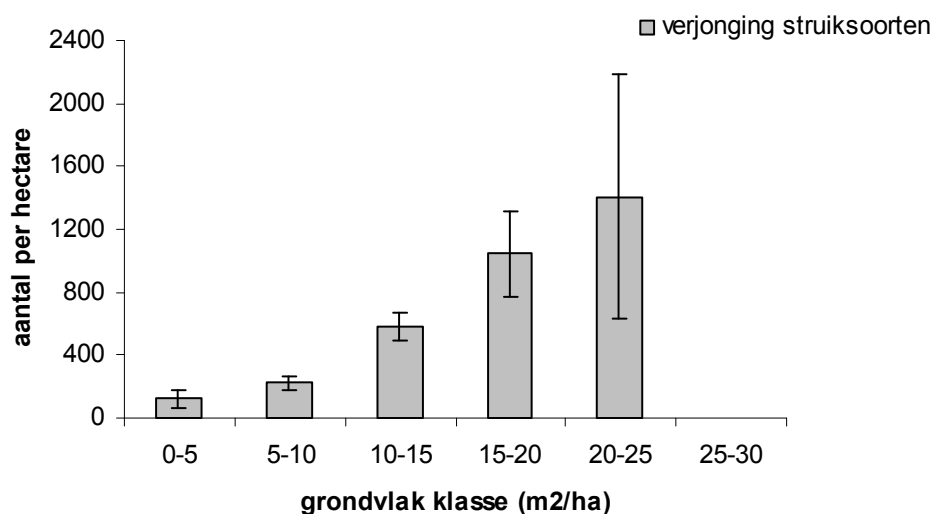
Figuur 5

De dichtheid van de verjoning in de verschillende bosreservaten.



Figuur 6

De steekproefcirkels zijn op basis van hun grondvlak ingedeeld in klassen en op de y-as is per grondvlak klasse de gemiddelde dichtheid van de verjonging ($\pm$ de standaardfout) van alle boom- en struiksoorten weergegeven en daarnaast is de verjonging van een aantal struiksoorten (lijsterbes, hazelaar, Amerikaanse vogelkers, vuilboom en krentenboom) apart weergegeven.



Figuur 7

De steekproefcirkels waar grove den de hoofdboomsoort was zijn op basis van hun grondvlak ingedeeld in klassen en per grondvlak klasse is op de y-as de gemiddelde dichtheid van de verjonging ($\pm$ de standaardfout) van een aantal struiksoorten weergegeven. Het betreft verjonging van de soorten lijsterbes, hazelaar, Amerikaanse vogelkers, vuilboom en krentenboom.

De hoeveelheid verjonging en ook de boomsoorten die zich verjongen verschilden tussen de hoofdboomsoorten. In bossen gedomineerd door beuk werd vaak weinig verjonging gevonden (tabel 7). Al waren er ook steekproefcirkels in dit bostype waar wel veel verjonging voorkwam. Deze lagen vooral in reservaat Pilotenbos (Amsterdam), waar verjonging van zowel gewone esdoorn als gewone es veel voorkwam. In de overige steekproefcirkels in beukenbos kwam verjonging van deze soorten veel minder voor en was vooral verjonging van hult en beuk algemeen.

In bos gedomineerd door inlandse eik valt vooral de vele verjonging van lijsterbes en in mindere mate ook vuilboom op. Beide soorten werden in eikenbos in verschillende reservaten in behoorlijke aantallen gevonden. Gewone esdoorn was in een klein deel (43 cirkels) van de steekproefcirkels gedomineerd door inlandse eik (350 cirkels) aanwezig, maar vaak wel in hoge aantallen, vooral in reservaat Leyduin-Vinkenduin). Clercx en Van Hees (1999b) bespreken ook de verjonging in de Nederlandse bosreservaten. In eikenbos vonden ook zij vooral verjonging van lijsterbes en vuilboom, maar noemen de hoge dichtheid gewone esdoorn niet. De verschillen komen waarschijnlijk doordat zij zich baseren op de gegevens uit 20 reservaten terwijl in dit rapport de gegevens uit 46 reservaten zijn gebruik.

In bos gedomineerd door grove den kwamen verschillende boomsoorten algemeen in de verjonging voor, waarvan grove den, Amerikaanse vogelkers, berk en zomereik het meest algemeen waren. Hetzelfde werd gevonden door Clercx en Van Hees (1999b).

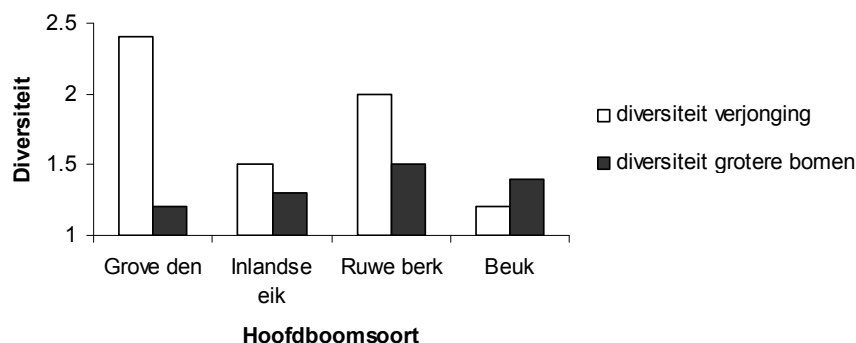
Tabel 7

De gemiddelde aantallen ($\pm$ standaardfout) verjonging in verschillende bostypen en de meest voorkomende soorten.

Hoofdboomsoort	Dichtheid per ha	Veel voorkomende soorten in de verjonging
Grove den	1367 ($\pm$ 83)	Grove den, Amerikaanse vogelkers, berk, zomereik
Inlandse eik	1409 ($\pm$ 116)	Lijsterbes, vuilboom (gewone esdoorn)
Ruwe berk	1180 ($\pm$ 240)	Grove den, Amerikaanse vogelkers, zomereik, ruwe berk
Beuk	497 ($\pm$ 194)	(gewone esdoorn, gewone es) beuk, hult

Hoe verhoudt de diversiteit van de verjonging zich tot de diversiteit van de boomlaag? De diversiteit van de verjonging werd berekend door het totale aantal jonge bomen te delen door het aantal jonge bomen van de soort met het grootste aantal jonge bomen, gebaseerd op de Berger-Parker diversiteits index. Een hoge waarde van deze index geeft aan dat er diverse boom- en struiksoorten voorkomen in het bos doordat de soort met het hoogste aantal individuen een relatief klein aandeel heeft in de totale verjonging. Een lage waarde geeft juist aan dat de verjonging vooral uit één soort bestaat. Op soortgelijke manier werd de diversiteit van de heersende bomen en struiken berekend, door het totale grondvlak te delen door het grondvlak van de soort met het grootste aandeel in het grondvlak.

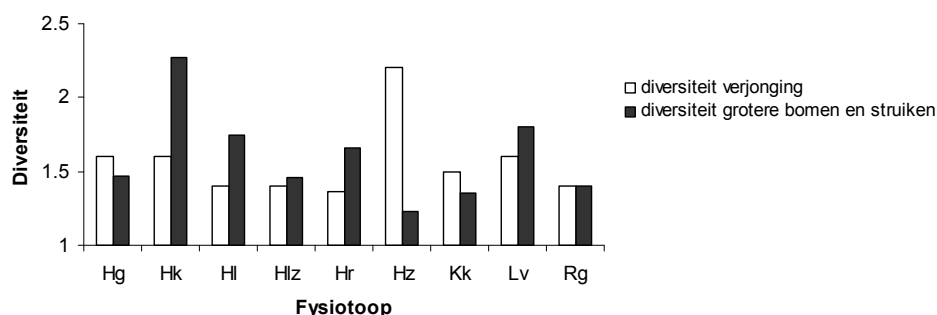
De diversiteit aan boom- en struiksoorten in de steekproefcirkels verschilt tussen bostypen (figuur 8). De diversiteit aan bomen en struiken was laag in bossen gedomineerd door grove den, terwijl zoals hierboven ook beschreven in de verjonging van dit bostype vaak diverse soorten algemeen voorkwamen. Bos met een groot aandeel ruwe berk had ook een diverse verjonging, maar daar was de diversiteit in de boom en struiklaag ook relatief groot. De verjonging in bos gedomineerd door beuk was weinig divers.



Figuur 8

De diversiteit van de verjonging en van de bomen en struiken in verschillende bostypen. Voor de berekening van de Berger-Parker diversiteits index zie de uitleg in de tekst.

De hoge diversiteit van de verjonging onder grove dennen blijkt ook wanneer de diversiteit van de verschillende fysiotopten wordt weergegeven (figuur 9). Op droge, kalk- en leemarm zandgronden (Hz), waar veel grove dennenbos is gelegen (tabel 1), was de diversiteit van de verjonging hoog en van de boom- en struiklaag laag. Wat ook opvalt is de hoge diversiteit van de boom- en struiklaag van de droge, kalkrijke leemgronden (fysiotoop Hk), terwijl de diversiteit van de verjonging daar veel lager is. Het betreft hier 48 steekproefcirkels gelegen in het Savelsbos, reservaat de Schone Grub, waar een gemengde boom- en struiklaag aanwezig is maar waar de verjonging soms gedomineerd wordt door één soort; vaak door gewone es of gewone esdoorn.



Figuur 9

De diversiteit van de verjonging en van de bomen en struiken in de bosreservaten, weergegeven voor de verschillende fysiotopten. Voor de berekening van de Berger-Parker diversiteits index zie de uitleg in de tekst. Hg: grondwatergevoede zand- en leemgronden; Hk: droge kalkrijke leemgronden; Hl: droge kalkarme leemgronden; Hlz: droge leemhoudende zandgronden; Hr: hoogveengronden; Hz: droge kalk- en leemarme zandgronden; Kk: droge kalkrijke duinen; Lv: laagveengronden; Rg: binnendijkse kleigronden.

Hoe ontwikkelt de verjonging zich in de loop van de tijd? De gegevens uit de dertien reservaten die tweemaal werden openomen laten zien dat de aantallen jonge bomen en struiken in het berkenbos en grove dennenbos niet sterk zijn veranderd (tabel 8). In bos gedomineerd door beuk werd bij de tweede opname geheel geen verjonging gevonden, terwijl bij de eerste opname in beukenbos in de reservaten Speulderbos en Vijlnerbos nog wel wat verjonging aanwezig was. Het beukenbos in deze reservaten werd dichter en donkerder, waardoor de verjonging waarschijnlijk verdween. In bos gedomineerd door inlandse eik nam de verjonging duidelijk toe. Dit is vooral het gevolg van de ontwikkeling in de reservaten Vechtlanden en Hollandse Hout; in de overige reservaten met inlandse eik vonden geen sterke veranderingen in de aantallen plaats. In reservaat Vechtlanden

namen in voormalig eikenhakhout vooral de aantallen lijsterbes, vuilboom en in mindere mate ook krenten-boompje toe. In de Hollandse Hout in de Flevopolder werd in een opgroeiend eikenbos bij de tweede opname zeer veel verjonging van gewone es gevonden. Bij de voorgaande opname was die verjonging nog afwezig.

Tabel 8

De gemiddelde dichtheid van de verjonging (aantal per hectare) in steekproefcirkels die tweemaal werden opgenomen.

	Opname 1	Opname 2
Alle cirkels	877	985
Hoofdboomsoort grove den	994	862
Hoofdboomsoort inlandse eik	1234	2215
Hoofdboomsoort ruwe berk	593	555
Hoofdboomsoort beuk	84	0

3.2 Invloed van wild op de verjonging

Om te onderzoeken hoe de aanwezigheid van wilde zwijnen en herten de verjonging beïnvloedt is onderscheid gemaakt tussen de Veluwe reservaten (Tongerense Heide, De Stille Eenzaamheid, Pijpebrandje, Nieuw Milligen, Imboschberg, Zwarte Bulten, Ossenbos, Het Leesten en Riemstruiken) en een aantal reservaten buiten de Veluwe. Omdat de Veluwe reservaten allemaal gelegen zijn op de fysiotopen droge, kalk en leemarme zandgronden (Hz) en droge, leemhoudende zandgronden (Hlz) zijn ze vergeleken met reservaten die ook op die fysiotopen aanwezig waren. Reservaat Ossenbos, gelegen op de Veluwe, is bij de vergelijking weggelaten omdat daar veel groot gegroeide Amerikaanse vogelkersen aanwezig zijn met daaronder zeer veel verjonging van deze soort. Het voorkomen van veel grotere Amerikaanse vogelkersen is in het Nederlandse bos een vrij uitzonderlijke situatie en om die reden zijn de gegevens uit dat reservaat weggelaten.



Figuur 10.

Verjonging van beuk lijkt in de reservaten op de Veluwe wat meer voor te komen dan in reservaten buiten de Veluwe.

Voor grove dennenbos en berkenbos zijn de gevonden aantallen verjonging op de Veluwe hoger dan buiten de Veluwe (tabel 9). Vooral kleinere verjonging, tot een hoogte van 2 m, was in deze bostypen meer aanwezig en vooral verjonging van grove den kwam meer voor. Hoe is dat te verklaren? Begrazing op de Veluwe lijkt er voor te zorgen dat er een minder dichte struiklaag aanwezig is (Kuiters en Slim, 2000) en wellicht begunstigt de afname van de struiklaag de verjonging van de lichtboomsoort grove den. Wellicht speelt ook het gewroet van zwijnen een rol. Door het wroeten zal er meer minerale bodem beschikbaar zijn, wat gunstig kan zijn voor de vestiging van pionierboomsoorten als berk of grove den, maar ook voor de verjonging van de meer schaduw-verdragende beuk (figuur 10) (Van Wieren et al., 1997). In de reservaten op de Veluwe lijkt verjonging van lijsterbes in grove dennenbos, berkenbos en beukenbos wat minder voor te komen dan daarbuiten (tabel 9). Dit komt waarschijnlijk door de hogere graasdruk op de Veluwe. Uit onderzoek naar het effect van begrazing op verjonging blijken vooral de soorten zomereik, lijsterbes en ruwe berk last te hebben van begrazing, terwijl beuk en grove den veel minder worden gegeten (Kuiters en Slim, 2000; Goudzwaard et al., 2001).

Tabel 9

De gemiddelde dichtheid van de verjonging (aantal per hectare) in vier bostypen, in reservaten gelegen op de Veluwe en in reservaten gelegen op dezelfde fysiotopen maar buiten de Veluwe. De aantallen zijn opgesplitst naar afmeting en zijn opgesplitst naar verjonging van een aantal veel voorkomende boomsoorten.

Hoofdboomsoorten	Gelegen op de Veluwe of buiten de Veluwe	Totaal aantal verjonging (aantal per ha)	Kleine verjonging (50-200cm)	Grote verjonging (>200cm)	ruwe berk	zomereik	grote den	vuilboom	lijsterbes	beuk	Amerikaanse vogelkers	overige soorten
Grove den	Veluwe	1484	1053	431	126	223	556	152	28	66	23	310
	anders	959	682	276	98	174	116	84	191	11	42	242
Inlandse eik	Veluwe	1556	1140	415	1	4	61	362	893	141	49	44
	anders	1387	923	464	22	89	17	123	343	32	43	718
Ruwe berk	Veluwe	1882	1358	525	11	450	1060	7	18	181	4	152
	anders	809	394	415	241	226	111	122	57	10	27	17
Beuk	Veluwe	52	47	6	0	1	0	0	29	14	1	7
	anders	768	741	28	0	0	3	0	0	59	3	704

3.3 Doorgroeien van verjonging tot boom of struik

Betekent de aanwezigheid van veel verjonging op tijdstip één dat er later veel nieuwe bomen in de steekproef-cirkel bijkomen, ofwel groeit de verjonging daadwerkelijk groter? Daar lijkt het vaak wel op. Voor de steekproefcirkels die tweemaal werden opgenomen werd namelijk een significante correlatie gevonden tussen de aanwezigheid van jonge bomen en struiken op tijdstip één en het aantal bomen met een diameter groter dan 5 cm dat zich in de periode tussen de twee opnamen vestigt (tabel 10). Vooral de aanwezigheid van grotere verjonging (dbh<5 cm, hoogte> 2 m) correleert vaak sterk met deze 'vestiging'. Hierbij is er wel een verschil tussen hoofdboomsoorten. Zo werden er voor grove dennenbos en berkenbos sterke correlaties gevonden tussen verjonging en vestiging maar waren deze correlaties voor bos gedomineerd door zomereik of beuk veel minder sterk (tabel 11). In bos met zomereik en vooral beuk is dikwijls verjonging aanwezig die niet of slechts zeer traag groter en dikker groeit.

Tabel 10

Correlatie van de vestiging van bomen en struiken met een diameter groter dan 5 cm in de steekproefcirkels in de periode tussen opname 1 en opname 2 met de aanwezigheid van verjonging, of met de aanwezigheid van kleine bomen (= correlatie significant betrouwbaarheid 95%; ** correlatie significant betrouwbaarheid 99%).*

Omschrijving	Definitie	Pearson correlatie
Aanwezigheid kleine verjonging	Aantal bomen op tijdstip 1 met dbh < 5 cm en 50cm < hoogte ≤ 200cm	0.165**
Aanwezigheid grote verjonging	Aantal bomen op tijdstip 1 met dbh < 5 cm en hoogte > 200cm	0.539**
Aanwezigheid verjonging	Aantal bomen op tijdstip 1 met dbh < 5 cm	0.409**
Aanwezigheid kleine bomen op tijdstip 1	Aantal bomen op tijdstip 1 met 5cm < dbh < 8cm	0.004
Aanwezigheid kleine bomen op tijdstip 2	Aantal bomen op tijdstip 2 met 5cm < dbh < 8cm	0.510**

Tabel 11

Correlatie tussen de vestiging van bomen en struiken met een dbh > 5cm tussen opname 1 en opname 2 en het voorkomen van kleine (dbh < 5cm, 200cm ≥ hoogte > 50cm) en grote verjonging (dbh < 5cm hoogte > 200cm) op tijdstip 1, voor een aantal bostypen (= correlatie significant betrouwbaarheid 95%; ** correlatie significant betrouwbaarheid 99%).*

Hoofdboomsoort en aantal cirkels	Soort verjonging	Pearson correlatie tussen de vestiging van de hoofdboomsoort en de aanwezigheid van verjonging van de hoofdboomsoort	Pearson correlatie tussen de vestiging van alle boomsoorten en de aanwezigheid van verjonging
Zomereik (n=69)	kleine	0.335**	-0.007
	grote	-0.010	0.293*
	klein + groot	0.159	0.167
Grove den (n=174)	kleine	0.195**	0.186*
	grote	0.947**	0.738**
	klein + groot	0.760**	0.531**
Beuk (n=18)	kleine	0.055	0.032
	grote	0.302	0.201
	klein + groot	0.113	0.062
Ruwe berk (n=35)	kleine	0.357**	0.573*
	grote	0.523**	0.298
	klein + groot	0.516**	0.612**

Ook de aanwezigheid van bomen en struiken met een diameter tussen vijf en acht cm lijkt een goede indicatie te geven van de vestiging die er plaatsvindt in de bosreservaten. De aanwezigheid van deze kleine bomen tijdens opname twee en de vestiging van bomen en struiken in voorgaande periode blijkt namelijk te correleren (tabel 10). Veel van de kleine bomen en struiken die werden gevonden bij de tweede opname hebben zich dus waarschijnlijk in de voorgaande periode gevestigd.

Hoeveel bomen vestigen zich gemiddeld in een steekproefcirkel? Het gaat hier niet om de vestiging van verjonging, bomen en struiken met een diameter kleiner dan 5 cm en een hoogte groter dan 50 cm, maar om bomen en struiken met een diameter groter dan 5 cm. Gemiddeld komen er in de reservaten tien bomen en

struiken bij per hectare per jaar (tabel 12). Net als de hoeveelheid verjonging verschilt ook deze vestiging van grotere bomen en struiken sterk tussen de bostypen. Vooral in bos gedomineerd door beuk is de vestiging laag (tabel 12). Uit de gegevens blijkt dus ook dat van de verjonging, de aanwezige bomen en struiken met een diameter kleiner dan 5 cm en een hoogte groter dan 50 cm (tabel 8) er jaarlijks maar zeer weinig dikker worden dan die diameter van 5 cm (tabel 12). In de steekproefcirkels waar verjonging aanwezig was, was de vestiging per jaar slechts een fractie (1.5%-2.5%) van het aantal aanwezige zaailingen bij de eerste opname (tabel 13).

Tabel 12

De vestiging van bomen en struiken met een diameter groter dan 5 cm in de steekproefcirkels (in aantal per jaar per ha).

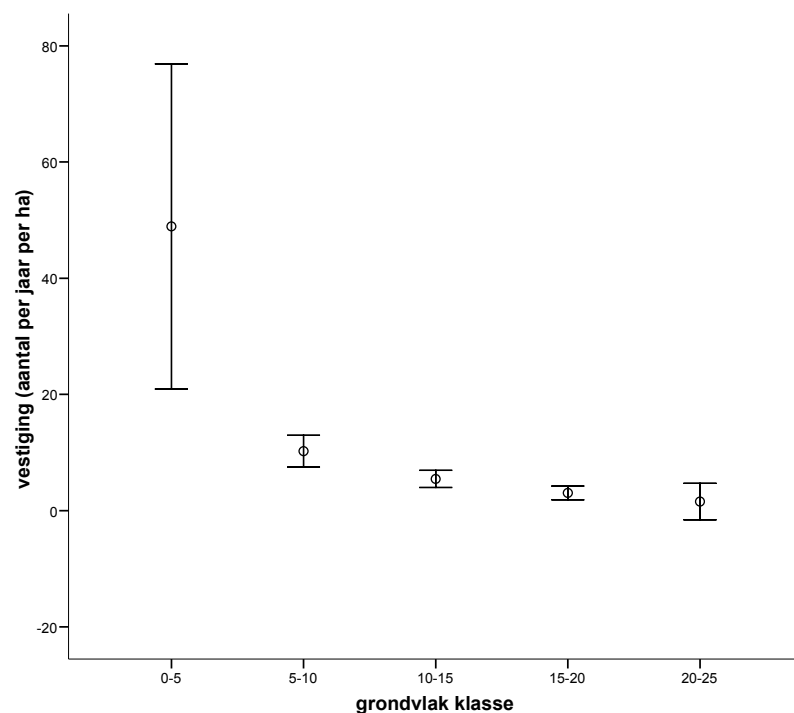
	Gemiddelde vestiging bomen en struiken	Veel voorkomende boomsoort die zich vestigt
Alle cirkels	10.0	grove den
Hoofdboomsoort grove den	14.7	grove den
Hoofdboomsoort zomereik	12.4	beuk
Hoofdboomsoort berk	9.2	grove den, zomereik
Hoofdboomsoort beuk	0.8	beuk

Tabel 13

De gemiddelde vestiging van bomen en struiken met een diameter groter dan 5 cm (in aantal per jaar per ha) in steekproefcirkels met en steekproefcirkels zonder verjonging, en voor de cirkels met verjonging de verhouding tussen de vestiging en de verjonging.

	Cirkels met verjonging			Cirkels zonder verjonging	
	Aantal cirkels	Gemiddelde vestiging	Verhouding vestiging en verjonging	Aantal cirkels	Gemiddelde vestiging
Data van alle dubbel opgenomen cirkels	351	12.7	0.017	102	0.8
Hoofdboomsoort grove den	129	19.4	0.016	45	1.0
Hoofdboomsoort zomereik	61	13.9	0.015	8	1.1
Hoofdboomsoort berk	35	9.2	0.020	0	nvt
Hoofdboomsoort beuk	12	1.1	0.025	6	0.0

Opvallend aan de boomsoorten die zich in de verschillende bostypen vestigen is de vestiging van grove den, in berkenbos en grove dennenbos (tabel 12). Het Nederlandse bos wordt immers dichter en dan lijkt er minder ruimte voor de vestiging van deze pioniersboomsoort. Net als verjonging (figuur 6) komt vestiging vooral voor in steekproefcirkels met een laag grondvlak, waar het bos dus relatief open is (figuur 11). Vooral in de reservaten Lheebroek, Zwarte Bulten en Galgenberg zijn er nog zeer open omstandigheden aanwezig in grove dennen- en berkenbos. De totale vestiging van grove den in die open steekproefcirkels is groter dan de vestiging van loofboomsoorten in dichtere grove dennen- en berkenbos.



Figuur 11

De vestiging ($\pm$ standaardfout) van bomen en struiken met een diameter groter dan 5 cm in de steekproefcirkels in relatie tot het totale grondvlak van alle bomen in de steekproefcirkel.

4 Belangrijkste bevindingen

- Het gemiddelde sterftepercentage in de reservaten was 1.7% en de bomen in de reservaten gingen vooral dood door de concurrentie tussen de bomen onderling. Dit blijkt uit het feit dat meestal de onderstandige bomen zijn doodgegaan (figuur 3). In bos gedomineerd door zomereik werden relatief hoge sterftepercentages gevonden (tabel 4) wat dikwijls veroorzaakt werd door sterfte van eiken in doorgesloten eikenhakhout.
- Gemiddeld werden er 1336 ‘jonge bomen en struiken’ per hectare gevonden (bomen met een diameter kleiner dan 5 cm maar met een hoogte groter dan 50 cm). Daarbij waren er grote verschillen tussen de bostypen. In beukenbos kwam slechts weinig verjonging voor en betrof het vaak een beperkt aantal soorten, met name beuk zelf of hulst (tabel 7). In bos gedomineerd door inlandse eik was de diversiteit aan soorten in de verjonging ook niet groot (figuur 8), maar de verjonging kwam in veel grotere aantallen voor dan in beukenbos. Vooral de soorten lijsterbes en vuilboom kwamen daar algemeen voor (tabel 7). In grove dennenbos en berkenbos was een diverse verjonging aanwezig waarin vooral grove den, berk, zomereik en Amerikaanse vogelkers veel voorkwamen (tabel 7).
- Van de aanwezige verjonging (tabel 8) groeide per jaar slechts een klein deel op tot een boom of struik met een diameter groter dan 5 cm (tabel 12).
- Een vergelijking van de verjonging in reservaten op de Veluwe met de verjonging in reservaten buiten de Veluwe geeft aan dat vooral grove den en in mindere mate beuk meer voorkomen in de Veluwe reservaten. Wellicht dat beide soorten voordeel hebben van de aanwezigheid van wild. Lijsterbes lijkt er vooral last van te hebben (tabel 9).
- In de reservaten vestigen zich gemiddeld per jaar zo’n tien bomen per hectare (tabel 12). Dit aantal is veel kleiner dan het aantal bomen dat er per jaar doodgaat, namelijk zo’n achttien per hectare. Dit heeft alles te maken met de fase van zelfdunning waarin veel bosreservaten zich bevinden. Bomen worden hoger en dikker en door onderlinge competitie gaan bomen dood. Op veel plaatsen is hierdoor maar weinig ruimte voor de vestiging van nieuwe bomen.

Literatuurlijst

Anten, N.P.R. en F. Schieving, 2010. The role of wood mass density and mechanical constraints in the economy of tree architecture. *The American Naturalist* 175(2): 250-260.

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

Bouwma, I.M., A.P.P.M. Clerx en A.F.M. van Hees, 1997. *Bosdynamiek in het Vijlnerbos*. IBN-rapport 327, IBN-DLO, Wageningen.

Clerx, A.P.P.M. en A.F.M. Van Hees, 1999a. *Bosdynamiek in het Starnumansbos*. IBN-rapport 398, IBN-DLO, Wageningen.

Clerx, A.P.P.M. en A.F.M. Van Hees, 1999b. Natuurlijke verjonging in bos op de arme zandgronden. *De Levende Natuur* 100 (5): 158-162.

Clerx, A.P.P.M., D.M. De Goede en M.E. Sanders, 2003. *Bosdynamiek in bosreservaat Zeesserveld*. Alterra-rapport 668, Alterra, Wageningen.

Clerx, A.P.P.M., S.M.J. Wijdeven en M.E. Sanders, 2002. *Bosdynamiek in bosreservaat Lheebroeker Zand*. Alterra-rapport 537, Alterra, Wageningen.

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

Dean, T.J. en V.C. Baldwin Jr., 1996. The relationship between Reineke's stand-density index and physical stem mechanics. *Forest Ecology and Management* 81: 25-34.

Dean, T.J., S.D. Roberts, D.W. Gilmore, D.A. Maquire, J.N. Long, K.L. O'hara en R.S. Seymour, 2002. An evaluation of the uniform stress hypothesis based on stem geometry in selected North American conifers. *Trees* 16: 559-568.

Goudzwaard, L., H.H. Bartelink en H.G.J.M. Koop, 2001. *Effecten van dunning en vraat op spontane verjonging in eiken-dennenbossen*. Alterra-rapport 269, Alterra, Wageningen.

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

Kuiters, A.T. en P.A. Slim, 2000. *Bosverjonging onder invloed van wilde hoefdieren in het Staatsdomein bij het Loo. Resultaten van 10 jaar onderzoek aan exclusies*. Alterra-rapport 165, Alterra, Wageningen.

Lhotka, J.M. en E.F. Loewenstein, 2008. An examination of species-specific growing space utilization. *Canadian Journal of Forest Research* 38: 470-479.

Ozolincius, R., V. Miksys en V. Stakenas, 2005. Growth-independent mortality of Lithuanian forest tree species. *Scandinavian Journal of Forest Research* 20 (Supplement 6): 153-160.

Pretzsch, H. en P. Biber, 2005. A re-evaluation of Reineke's rule and stand density index. *Forest Science* 51 (4): 304-320.

Rouvinen, S., R. Kuuluvainen en J. Siitonen, 2002. Tree mortality in a *Pinus sylvestris* dominated boreal forest landscape in Vienansalo wilderness, eastern Fennoscandia. *Silva Fennica* 36 (1): 127-145.

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

Verkaik, E., 2008. *Bosontwikkeling van het stopzetten van houthoogst. Een analyse van de bosstructuur in bosreservaten*. Alterra-rapport 1760, Alterra, Wageningen

Waal, R. de, 2007. Fysiotopen van Nederland. Een nieuwe standplaatsindeling op basis van abiotische kenmerken. *Stratios* (33/34): 14-24.

Wieren, S.E. van, G.W.T. Groot Bruinderink, I.T.M. Jorritsma en A.T. Kuiters, 1997. *Hoefdieren in het boslandschap*. Backhuys Publishers Leiden.

.

Bijlage 1 Reservaten eerste opname

Reservaten waarvan de gegevens van de eerste opname werden gebruikt. Zie bijlage 3 voor de ligging van de reservaten.

No	Reservaat	Opname jaar	Aantal cirkels	Fysiotooop	Eigenaar
53	Bunderbos	2002	24	droge, kalkarme leemgronden	Staatsbosbeheer
35	De Geelders	1996	24	grondwatergevoede zand- en leemgronden	Staatsbosbeheer
41	De Heul	1999	36	droge, kalk- en leemarme zandgronden	Staatsbosbeheer
48	De Horsten	1999	35	laagveengronden	Het Koninklijk Huis
24	De Schone Grub	1992	48	droge, kalkrijke leemgronden	Staatsbosbeheer
47	De Stille Eenzaamheid	2000	42	droge, kalk- en leemarme zandgronden	Natuurmonumenten
25	Dieverzand	1992	23	droge, kalk- en leemarme zandgronden	Staatsbosbeheer
11	Drieduin 1	1990	24	droge, kalk- en leemarme zandgronden	Staatsbosbeheer
12	Drieduin 2	1990	25	droge, kalk- en leemarme zandgronden	Staatsbosbeheer
13	Drieduin 3	1990	25	droge, kalk- en leemarme zandgronden	Staatsbosbeheer
3	Galgenberg	1988	71	droge, leemhoudende zandgronden	Staatsbosbeheer
17	Grootvenbos	2001	20	hoogveengronden	Staatsbosbeheer
57	Grote Weiland	1999	23	grondwatergevoede zand- en leemgronden	Natuurmonumenten
52	Herkenbos	2000	55	droge, leemhoudende zandgronden	Staatsbosbeheer
14	Het Leesten	1988	69	droge, leemhoudende zandgronden	Staatsbosbeheer
15	Het Quin	1990	51	droge, kalk- en leemarme zandgronden	Staatsbosbeheer
44	Het Rot	1998	20	droge, kalkarme leemgronden	Staatsbosbeheer
16	Het Sang	1991	52	grondwatergevoede zand- en leemgronden	Staatsbosbeheer
33	Hollandse Hout	1995	51	binnendijkse kleigronden	Staatsbosbeheer
32	Houtribbos	1997	9	binnendijkse kleigronden	Staatsbosbeheer
56	Imboschberg	2000	51	droge, kalk- en leemarme zandgronden	Natuurmonumenten
49	Kampina	1998	39	droge, leemhoudende zandgronden	Natuurmonumenten
34	Kijfhoek	1997	29	droge, kalkrijke duinen	Duinwaterbedrijf Zuid-Holland
45	Kremboong	1998	17	droge, kalk- en leemarme zandgronden	Drents Landschap
23	Leenderbos	1992	50	droge, kalk- en leemarme zandgronden	Staatsbosbeheer
55	Leyduin-Vinkenduin	2003	33	droge, kalk- en leemarme zandgronden	Noordhollands Landschap
2	Lheebroek	1988	71	droge, kalk- en leemarme zandgronden	Staatsbosbeheer
51	Mattemburgh	1998	48	droge, kalk- en leemarme zandgronden	Brabants Landschap
8	Meerdijk	1991	17	binnendijkse kleigronden	Staatsbosbeheer
29	Molenvan	1995	12	droge, kalk- en leemarme zandgronden	Landschap Overijssel
10	Nieuw Milligen	1989	70	droge, kalk- en leemarme zandgronden	Staatsbosbeheer
19	Oosteresch	1991	50	droge, leemhoudende zandgronden	Staatsbosbeheer
60	Ossenbos	2003	39	droge, kalk- en leemarme zandgronden	Ministerie Defensie
9	Pijpebrandje	1988	65	droge, leemhoudende zandgronden	Staatsbosbeheer
38	Pilotenbos	1997	8	binnendijkse kleigronden	Gemeente Amsterdam
21	Riemstruiken	1991	50	droge, kalk- en leemarme zandgronden	Staatsbosbeheer
20	Roodaam	1992	50	droge, kalkrijke duinen	PWN
18	Schoonloerveld	1993	50	droge, kalkarme leemgronden	Staatsbosbeheer
50	Smalbroeken	1998	33	droge, leemhoudende zandgronden	Natuurmonumenten
1	Starnumansbos	1989	70	droge, kalk- en leemarme zandgronden	Staatsbosbeheer
31	Tongerense Hei	1994	56	droge, kalk- en leemarme zandgronden	Geldersch Landschap
4	Tussen de Goren	1988	67	droge, kalk- en leemarme zandgronden	Staatsbosbeheer
6	Vechtlanden	1989	33	droge, leemhoudende zandgronden	Staatsbosbeheer
5	Vijlnerbos	1989	46	droge, kalkarme leemgronden	Staatsbosbeheer
7	Zeesserveld	1989	37	droge, kalk- en leemarme zandgronden	Staatsbosbeheer
22	Zwarte Bulten	1991	71	droge, kalk- en leemarme zandgronden	Staatsbosbeheer

Bijlage 2 Reservaten tweemaal opgenomen

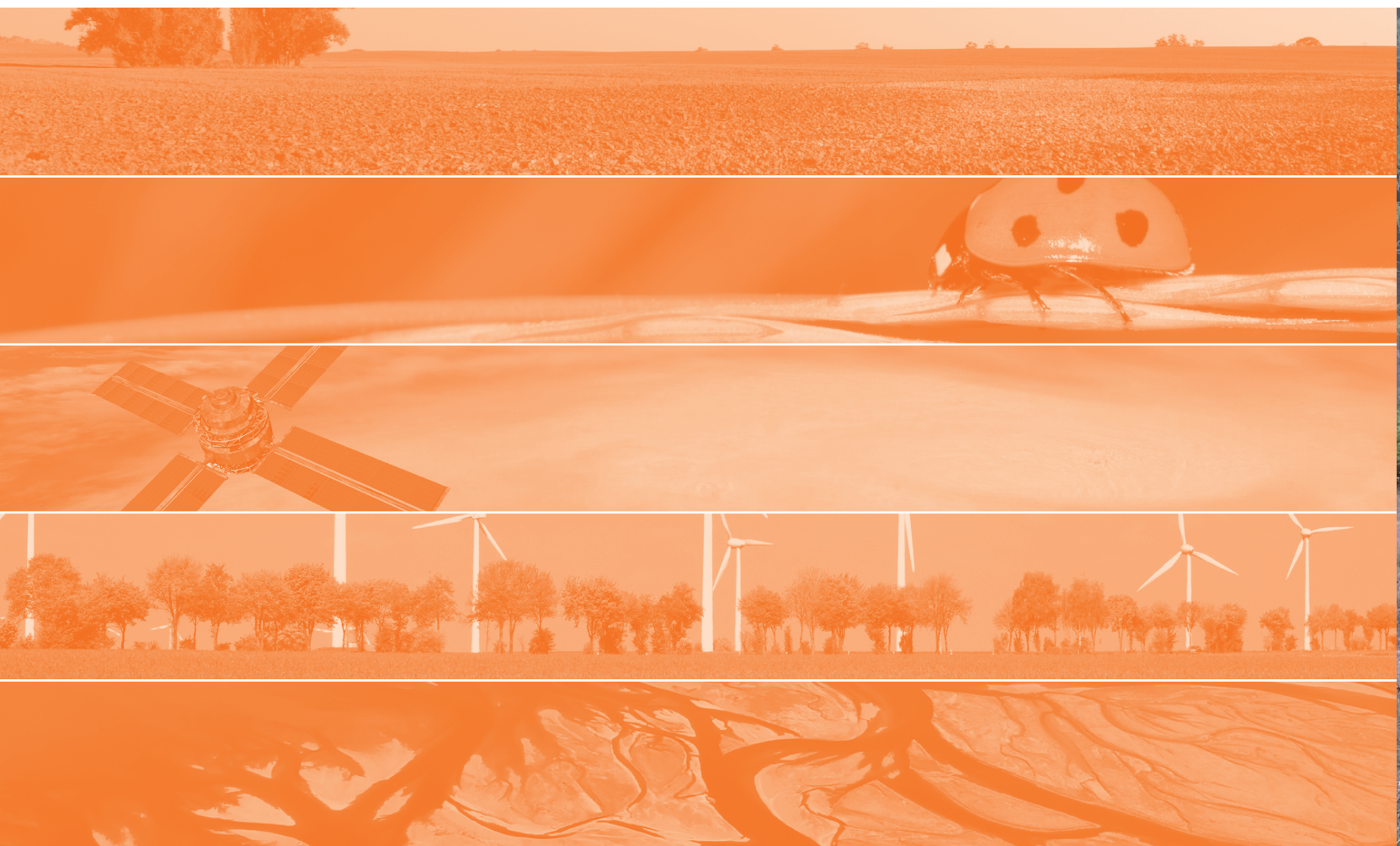
Reservaten waarvan zowel de gegevens van de eerste als van de tweede opname werden gebruikt. Zie bijlage 3 voor de ligging van de reservaten.

No.	Bosreservaat	Eerste opname	Tweede opname	Aantal cirkels	Fysiotop	Eigenaar
3	Galgenberg	1988	1995	69	droge, leemhoudende zandgronden	Staatsbosbeheer
14	Het Leesten	1988	2000	43	droge, leemhoudende zandgronden	Staatsbosbeheer
33	Hollandse Hout	1995	2007	29	binnendijkse kleigronden	Staatsbosbeheer
2	Lheebroek	1988	1999	34	droge, kalk- en leemarme zandgronden	Staatsbosbeheer
8	Meerdijk	1991	2000	17	binnendijkse kleigronden	Staatsbosbeheer
9	Pijpebrandje	1988	1998	27	droge, leemhoudende zandgronden	Staatsbosbeheer
21	Riemstruiken	1991	2007	26	droge, kalk- en leemarme zandgronden	Staatsbosbeheer
1	Starnumansbos	1989	1997	35	droge, kalk- en leemarme zandgronden	Staatsbosbeheer
4	Tussen de Goren	1988	1996	67	droge, kalk- en leemarme zandgronden	Staatsbosbeheer
6	Vechtlanden	1989	2000	30	droge, leemhoudende zandgronden	Staatsbosbeheer
5	Vijlnerbos	1989	1996	18	droge, kalkarme leemgronden	Staatsbosbeheer
7	Zeesserveld	1989	2000	18	droge, kalk- en leemarme zandgronden	Staatsbosbeheer
22	Zwarte Bulten	1991	2005	40	droge, kalk- en leemarme zandgronden	Staatsbosbeheer

Bijlage 3 Ligging van de reservaten



De ligging van de reservaten, waarbij onderscheid is gemaakt tussen reservaten waarvan alleen gegevens van de eerste opname zijn gebruikt en reservaten waarvan ook gegevens van de tweede opname zijn gebruikt. De nummers verwijzen naar de reservaatnummers in bijlagen 1 en 2.



Alterra is onderdeel van de internationale kennisorganisatie Wageningen UR (University & Research centre). De missie is 'To explore the potential of nature to improve the quality of life'. Binnen Wageningen UR bundelen negen gespecialiseerde en meer toegepaste onderzoeksinstituten, Wageningen University en hogeschool Van Hall Larenstein hun krachten om bij te dragen aan de oplossing van belangrijke vragen in het domein van gezonde voeding en leefomgeving. Met ongeveer 40 vestigingen (in Nederland, Brazilië en China), 6.500 medewerkers en 10.000 studenten behoort Wageningen UR wereldwijd tot de vooraanstaande kennisinstellingen binnen haar domein. De integrale benadering van de vraagstukken en de samenwerking tussen natuurwetenschappelijke, technologische en maatschappijwetenschappelijke disciplines vormen het hart van de Wageningen Aanpak.

Alterra Wageningen UR is het kennisinstituut voor de groene leefomgeving en bundelt een grote hoeveelheid expertise op het gebied van de groene ruimte en het duurzaam maatschappelijk gebruik ervan: kennis van water, natuur, bos, milieu, bodem, landschap, klimaat, landgebruik, recreatie etc.

Meer informatie: www.alterra.wur.nl