



---

# Ecologie van bosbodems

Een verkennende studie naar ecologisch functioneren van bosbodems op zandgronden

J.J. de Jong, J. Bloem, S.P.J. v. Delft, P.W.F.M. Hommel, A. Oosterbaan en R.W. de Waal



ALTERRA  
WAGENINGEN UR

---



---

# Ecologie van bosbodems

Een verkennende studie naar ecologisch functioneren van bosbodems op zandgronden

J.J. de Jong, J. Bloem, S.P.J. v. Delft, P.W.F.M. Hommel, A. Oosterbaan en R.W. de Waal

Dit onderzoek is uitgevoerd door Alterra Wageningen UR in opdracht van en gefinancierd door Staatsbosbeheer en het Ministerie van Economische Zaken, in het kader van het Beleidsondersteunend onderzoekthema 'Biodiversiteit terrestrisch' (projectnummer BO-11-019.01-019).

Alterra Wageningen UR  
Wageningen, juni 2015

---

Alterra-rapport 2657  
ISSN 1566-7197

---


Jong, J.J. de, J. Bloem, S.P.J. v. Delft, P.W.F.M. Hommel, A. Oosterbaan en R.W. de Waal, 2015. *Ecologie van bosbodems; Een verkennende studie naar ecologisch functioneren van bosbodems op zandgronden*. Wageningen, Alterra Wageningen UR (University & Research centre), Alterra-rapport 2657. 90 blz.; 37 fig.; 28 tab.; 133 ref.

De bodem van een bos is bepalend voor het functioneren van het bos als productie- en ecosysteem. Het is het substraat waar organismen in leven en waar planten in wortelen. De bodem houdt vocht en nutriënten vast en levert deze aan planten en het bodemleven, terwijl planten organische stof aan de bodem leveren. De wijze waarop dit allemaal gebeurt, bepaalt in grote mate welke organismen er in en op voor kunnen komen en hoe die functioneren. De bodemorganismen en voedingstoestand van de bodem worden beïnvloed door beheer en externe factoren, zoals depositie. Kennis van de onderlinge relaties tussen de factoren die de bodemvruchtbaarheid bepalen of door de bodemvruchtbaarheid bepaald worden, is daarom van groot belang voor een duurzaam bosbeheer. Dit rapport bevat een verkenning van de kennis die er aanwezig is op dat gebied.

The soil of a forest is a driving factor for the functioning of the forest as a production system of ecosystem. It is the medium where soil organisms live and plants root. The soil holds water and nutrients, which are supplied to plants and soil organisms. Plants on their turn supply the soil with organic matter. These processes and functions largely determine what organisms live in the soil and how the function. The soil and its functioning is largely influenced by forest management and external (environmental) conditions. Knowledge of the factors influencing the functioning of the forest soils is therefore important for a sustainable management of forests. This report outlines an inventory of the knowledge available of this functioning of Dutch forest soils.

Trefwoorden: Bossen, bosbodem, ecologie, bodemvruchtbaarheid, nutriënten, vitaliteit, groei, humusvorming, humusvormen, bodemorganismen, kringloop

Dit rapport is gratis te downloaden van [www.wageningenUR.nl/alterra](http://www.wageningenUR.nl/alterra) (ga naar 'Alterra-rapporten' in de grijze balk onderaan). Alterra Wageningen UR verstrekt geen gedrukte exemplaren van rapporten.

 2015 Alterra (instituut binnen de rechtspersoon Stichting Dienst Landbouwkundig Onderzoek), Postbus 47, 6700 AA Wageningen, T 0317 48 07 00, E [info.alterra@wur.nl](mailto:info.alterra@wur.nl), [www.wageningenUR.nl/alterra](http://www.wageningenUR.nl/alterra). Alterra is onderdeel van Wageningen UR (University & Research centre).

- Overname, verveelvoudiging of openbaarmaking van deze uitgave is toegestaan mits met duidelijke bronvermelding.
- Overname, verveelvoudiging of openbaarmaking is niet toegestaan voor commerciële doeleinden en/of geldelijk gewin.
- Overname, verveelvoudiging of openbaarmaking is niet toegestaan voor die gedeelten van deze uitgave waarvan duidelijk is dat de auteursrechten liggen bij derden en/of zijn voorbehouden.

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 2657 | ISSN 1566-7197

Foto omslag: Gemengd bos Veluwezoom

---

# Inhoud

	<b>Woord vooraf</b>	<b>5</b>
<b>1</b>	<b>Inleiding</b>	<b>7</b>
	1.1 Aanleiding	7
	1.2 Doelstelling	7
	1.3 Leeswijzer	8
<b>2</b>	<b>Nutriënten in bosbodems</b>	<b>9</b>
	2.1 Beschikbare gegevens	9
	2.2 Gehaltes in horizonten	11
	2.3 Voorraden in de bodem	15
<b>3</b>	<b>Kringloop van nutriënten</b>	<b>18</b>
	3.1 Algemeen	18
	3.2 Productie	18
	3.3 Gehalten van nutriënten	21
	3.4 Jaarlijkse netto-opname	22
	3.5 Voorraden nutriënten in bomen	24
	3.6 Balansen van nutriënten	26
	3.6.1 Strooisel input	26
	3.6.2 Totale balans	28
<b>4</b>	<b>Humusvorming in bosbodems</b>	<b>29</b>
	4.1 Humusvormen in bossen; de verschillende humussystemen	29
	4.2 Moedermateriaal en humusvorming	32
	4.3 Opslag van organisch materiaal en nutriënten in humus	34
	4.4 Bodemorganismen en humusvorming	38
	4.5 Voorkomen van humusvormen	40
<b>5</b>	<b>Bodemleven in bossen</b>	<b>41</b>
	5.1 De bodem, bodemprocessen en organismen	41
	5.2 De organismen per groep	42
	5.2.1 Bacteriën	42
	5.2.2 Schimmels	43
	5.2.3 Protozoën	44
	5.2.4 Aaltjes (nematoden)	44
	5.2.5 Potwormen (enchytraeën)	45
	5.2.6 Regenwormen	45
	5.2.7 Mijten en springstaarten	46
	5.3 Effecten van het bodemleven op de plantengroei	46
	5.4 Bacterie- en schimmel-gedomineerde bodems	48
	5.5 Bodemvruchtbaarheid en zuurgraad	49
	5.6 Effecten van beheer op bodemleven	57

---

<b>6</b>	<b>Bodemvruchtbaarheid en vegetatie</b>	<b>60</b>
6.1	Vegetatie in bossen	60
6.1.1	Wat is (bos)vegetatie?	60
6.1.2	Betekenis bostypen voor het beheer	60
6.1.3	Hoofdindeling bostypen	60
6.2	Relatie tussen vegetatie en humusvorm	62
6.2.1	Ondergroei en humusvorm	62
6.2.2	Boomsoort en humusvorm	64
6.3	Relatie tussen vegetatie en bodemvruchtbaarheid	66
<b>7</b>	<b>Groei en vitaliteit van bomen</b>	<b>69</b>
7.1	Algemeen	69
7.2	Effect van bodemvruchtbaarheid naar boomsoort	72
<b>8</b>	<b>Synthese</b>	<b>75</b>
8.1	Onderlinge relaties	75
8.2	Manieren om processen te beïnvloeden	76
8.3	Vragen	78
	<b>Literatuur</b>	<b>81</b>
	<b>Bijlage 1 Achtergrond kringloop nutriënten in bomen</b>	<b>87</b>

---

# Woord vooraf

Bossen zijn een belangrijk onderdeel van de Nederlandse natuur. Veel van de bossen zijn ooit aangelegd op de armste gronden met als doel om zandverstuiving tegen te gaan en (mijn)hout te produceren. De bossen zijn sinds die aanleg – grotendeels een eeuw geleden – sterk door mensen beïnvloed door onder andere bodembewerking, bemesting, ontwatering, aanplant van bomen, introductie van nieuwe boomsoorten, grotendeels gericht op die houtoogst.

Tegenwoordig worden ze veelal beheerd om meerdere functies te vervullen, vooral natuur, recreatie en nog steeds houtproductie. De houtproductie krijgt recent weer hernieuwde aandacht, mede in het kader van de biobased economy. De oogst van takhout gaat daarbij steeds meer een rol spelen. Er zijn echter zorgen of die extra oogst niet ten koste zal gaan van de bodemvruchtbaarheid in de bossen, die toch al grotendeels op arme bodems staan en te maken hebben met externe milieu-invloeden zoals verzuring. Er zijn verkennende studies gedaan naar de balans van aan- en afvoer van voedingsstoffen in bossen, die in verschillende situaties negatief uitpakt. Daarbij is echter nog niet gekeken naar de wijze waarop de bodem ecologisch functioneert.

Dit rapport geeft een verkennende studie weer naar verschillende aspecten die een rol spelen bij het ecologisch functioneren van bosbodems. In dit onderzoek zijn gegevens op een rij gezet en zijn mechanismen weergegeven. Het doel daarvan was enerzijds om te kijken naar wat er bekend is van dit ecologische functioneren, maar daarnaast ook om te kijken wat niet bekend is, maar wat wel van belang is om te weten wat het effect is van bijvoorbeeld beheer. Kortom, welke vragen zijn relevant. Een deel van de vragen is binnen deze studie ook al beantwoord, maar nieuwe gegevens leveren snel weer nieuwe vragen op. De bodems van bossen zijn complexe systemen, en zoals bij meer complexe systemen, blijkt dat hoe meer je ervan weet, hoe meer je ontdekt dat je niet weet. Dit onderzoek beoogt dan ook niet uitputtend te zijn; het is een eerste verkenning. Het geeft wel duidelijke aanknopingspunten voor beheer en verder onderzoek.

Deze studie is gefinancierd door Staatsbosbeheer (contactpersoon Erwin Al) en het ministerie van Economische zaken (als onderdeel van het BO-onderzoek; projectnummer BO-11-019.01-019, contactpersoon Peter van der Knaap).

De tussenresultaten van deze studie zijn in april gepresenteerd aan Erwin Al (Staatsbosbeheer), Hans Gierveld (St. Twickel), Peter van der Knaap (Ministerie van Economische Zaken) Jan den Ouden (Wageningen Universiteit), Anne Reighelt (VBNE) en Frank Sterck (Wageningen Universiteit), die met kritische vragen en opmerkingen sturing hebben gegeven aan de laatste fasen van dit onderzoek.





---

# 1 Inleiding

## 1.1 Aanleiding

De bodem van een bos is bepalend voor het functioneren van het bos als productie- en ecosysteem. Het is het substraat waar organismen in leven en waar planten in wortelen. De bodem houdt vocht en nutriënten vast en levert deze aan planten en het bodemleven. De wijze waarop dit gebeurt, bepaalt in grote mate welke organismen er in en op voor kunnen komen en hoe die functioneren. Recentelijk is er bijvoorbeeld sprake geweest van ernstige vitaliteitsproblemen bij eiken, die mogelijk verband hebben met de voedingstoestand van de bodem. De bodem en het functioneren daarvan worden op hun beurt weer beïnvloed door de organismen, bijvoorbeeld door het type organisch materiaal dat ze produceren en aan de bodem toevoegen en de omzetting van die organische stof in verschillende humusvormen.

Externe factoren, zoals depositie van stikstof, spelen een belangrijke rol in het functioneren van de bodem. Daarnaast heeft het beheer een directe invloed. Zo is er de recente ontwikkeling naar het steeds meer oogsten van het takhout bij houtoogst, waardoor – in vergelijking met regulier beheer van de laatste tijd (alleen stamhout oogsten) – minder tak- en top hout achterblijft dat via vertering wordt toegevoegd aan het organische materiaal en de nutriëntenvoorraad. Deze ontwikkeling kan leiden tot een verarming voor bepaalde nutriënten, zo blijkt uit eerste recente verkennende studies van Alterra.

Over de mogelijkheden voor (compenserende) maatregelen voor behoud of herstel van nutriëntenvoorraad en bosbodemmilieu is nog weinig bekend. Wel is duidelijk uit verschillend (recent) onderzoek dat zowel in bossen met houtoogst als in natuurbossen op zandgronden belangrijke (bufferende) mineralen uit het bosbodemmilieu verdwijnen. Dit kan consequenties hebben voor vitaliteit van bomen, maar ook voor dierlijke voedselketens. Omdat bos een vegetatievorm is die vele decennia ontwikkeling nodig heeft om tot volle wasdom te komen, hangt herstel van de bosbodem niet alleen af van compensatie van nutriënten op één moment. Het complex van bodemorganismen speelt een belangrijke rol bij de wijze van herstel van de nutriëntenkringloop. Dit onderzoek richt zich daarom op wat in de literatuur bekend is over ecologische processen die van belang zijn bij bodemherstel en de conclusies die daar nu aan verbonden kunnen worden voor aanpak van bosbodemherstel.

## 1.2 Doelstelling

Dit onderzoek is erop gericht om vanuit integratie van kennis een beeld te krijgen hoe de bosbodem functioneert. Vanuit dit inzicht wordt gekeken of de bodem duurzaam beter kan functioneren in termen van nutriëntenleverantie en of hiervoor adviezen voor bosbeheer gegeven kunnen worden.

De centrale vraag in dit onderzoek luidt dan ook: Hoe beïnvloedt bodemvruchtbaarheid (de beschikbaarheid van nutriënten) het ecologisch functioneren van bosbodems en, andersom, hoe wordt de beschikbaarheid van nutriënten in bosbodems door dit functioneren beïnvloed?

Hierbij komen de volgende onderwerpen aan bod:

- beschikbaarheid van nutriënten in de bodem;
- de rol van bomen in de nutriëntenkringloop;
- de relatie tussen bodemvruchtbaarheid en humusvorming;
- de relatie tussen bodemvruchtbaarheid aanwezige vegetatie;
- de relatie tussen bodemvruchtbaarheid bodemorganismen;
- de relatie tussen bodemvruchtbaarheid, groei en vitaliteit van bomen.

Van de bovengenoemde relaties worden ook onderlinge verbanden in beeld gebracht.

---

In dit project wordt kennis van verschillende disciplines (bodembodemkunde, humusvorming, vegetatieontwikkeling, bodemecologie, bosgroei en vitaliteit) samengebracht, om zicht te krijgen op het functioneren van bosbodems en de relatie daarvan met het functioneren van bodemleven en vegetatie. Het geeft inzicht in enkele belangrijke mechanismen in de bodem op armere of rijkere gronden. Waar mogelijk zullen hieruit conclusies getrokken worden over de wijze waarop dit functioneren door beheer kan worden beïnvloed, bijvoorbeeld om de vitaliteit van de bomen te verbeteren.

Voor dit onderzoek wordt alleen gebruikgemaakt van bestaande literatuur en andere kennisbronnen. Daarbij is de focus beperkt tot de zandgronden (van leemarm tot leemrijk) en staat de bosbodem centraal vanaf de strooisel- en humuslaag tot en met het onderliggende moeder materiaal.

## 1.3 Leeswijzer

Dit rapport bevat een aantal hoofdstukken waarin vanuit verschillende disciplines gekeken wordt naar de nutriënten in de bosbodem. In hoofdstuk 2 wordt ingegaan op de gehalten van enkele nutriënten in verschillende bodems (groeiplaatsen) en bodemlagen. Hoofdstuk 3 laat de kringloop van nutriënten zien voor verschillende uitgangssituaties die als voorbeelden zijn gekozen. In hoofdstuk 4 wordt de relatie tussen nutriënten en humusvorming beschreven. Het bodemleven en de relatie met bodemvruchtbaarheid komen aan bod in hoofdstuk 5. In hoofdstuk 6 wordt de relatie tussen bodemvruchtbaarheid en vegetatie beschreven en in hoofdstuk 7 staat de relatie met boomgroei en vitaliteit centraal. Er is soms overlap in de onderwerpen in de hoofdstukken, omdat soms onderlinge relaties tussen de onderwerpen besproken worden. Zo wordt in het hoofdstuk over humusvorming ingegaan op het bodemleven dat erbij hoort, en wordt in het hoofdstuk over vegetatie ingegaan op humusvormen. Hoofdstuk 8 bevat echter ten slotte een synthese van de gegevens die in de eerdere hoofdstukken is behandeld.

## 2 Nutriënten in bosbodems

### 2.1 Beschikbare gegevens

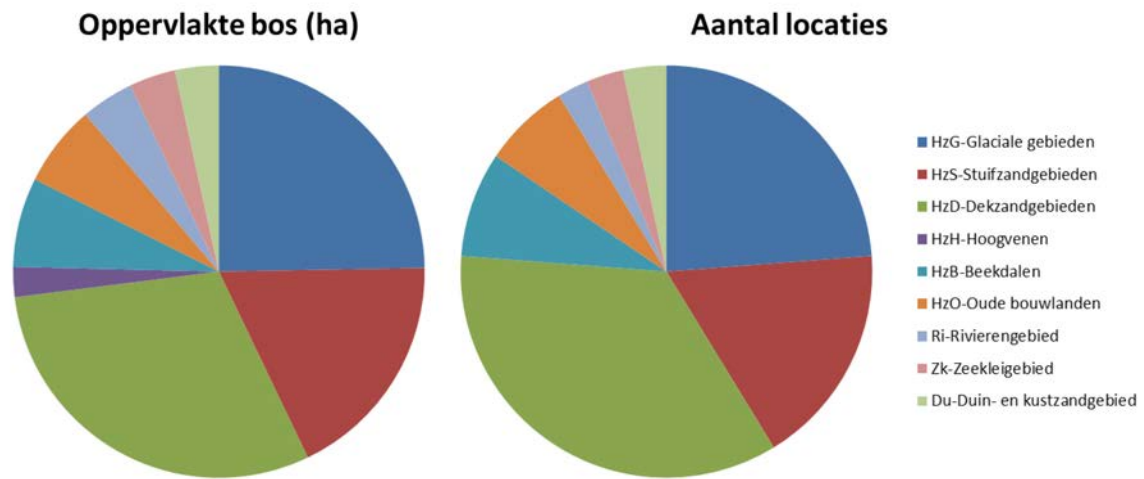
Om een indruk te krijgen van beschikbare gegevens over nutriënten in bosbodems is een aantal verkennende overzichten gemaakt op basis van bij Alterra beschikbare gegevens. Daarvoor is gebruikgemaakt van 180 profielen uit de database HumBase (Van Delft, 2013) en 26 profielen uit het BosEcoSystemen onderzoek BES (o.a. Stortelder *et al.*, 1998). De locaties zijn geselecteerd binnen bossen op zandgronden en voor zover hierbij bodemchemische gegevens beschikbaar zijn. HumBase is een database waarin humus- en bodemprofielbeschrijvingen zijn opgeslagen die voornamelijk afkomstig zijn uit bossen en natuurterreinen. Naast de profielbeschrijvingen is een groot aantal bodemchemische analyses en veldbepalingen van de bodem-pH opgeslagen. Een deel van de locaties in HumBase is ontleend aan het bosecosystemenonderzoek; de hier genoemde 26 zijn aanvullend daarop.

De geselecteerde gegevens zijn op basis van geomorfologie en bodem ingedeeld bij landschaps-ecologische eenheden van de Landschapsleutel (Kemmers *et al.*, 2011; Van Delft *et al.*, 2015). De variatie in bodemkenmerken is ook bepaald binnen deze eenheden. In Tabel 1 en Figuur 1 is het aantal locaties binnen deze eenheden vergeleken met het areaal bos binnen deze eenheden op de Landschappelijke Bodemkaart Nederland (Maas *et al.* (in voorbereiding); Van Delft, 2015). Het areaal bos is bepaald op basis van het Landelijk Grondgebruiksbestand Nederland versie 7 (LGN7; Hazeu *et al.*, 2014) en een overlay met een selectie van de Landschappelijke Bodemkaart Nederland waarin de eenheden van de 'Hogere zandgronden', het 'Duin- en kustzandgebied' en de zandgronden binnen het 'Rivierengebied' en het 'Zeekleigebied' zijn opgenomen. Binnen de ecoregio 'Hogere zandgronden' zijn de eenheden in Tabel 1 en Figuur 2 uitgesplitst op het niveau van ecosectie, de zandgronden binnen 'Rivierengebied', 'Zeekleigebied' en 'Duin- en kustzandgebied' zijn geaggregeerd op het niveau van ecoregio. De verdeling van het aantal locaties over de eenheden op dit niveau blijkt zeer goed overeen te komen met het areaal bos op de zandgronden. De ruimtelijke verdeling van de locaties is weergegeven in Figuur 2. Deze is niet erg homogeen verdeeld over het land. Een groot aantal is te vinden op de Veluwe en de Utrechtse Heuvelrug. Ook komen veel punten als clusters voor, omdat de gegevens verzameld zijn binnen diverse projecten die in een aantal gevallen in een relatief klein gebied zijn uitgevoerd.

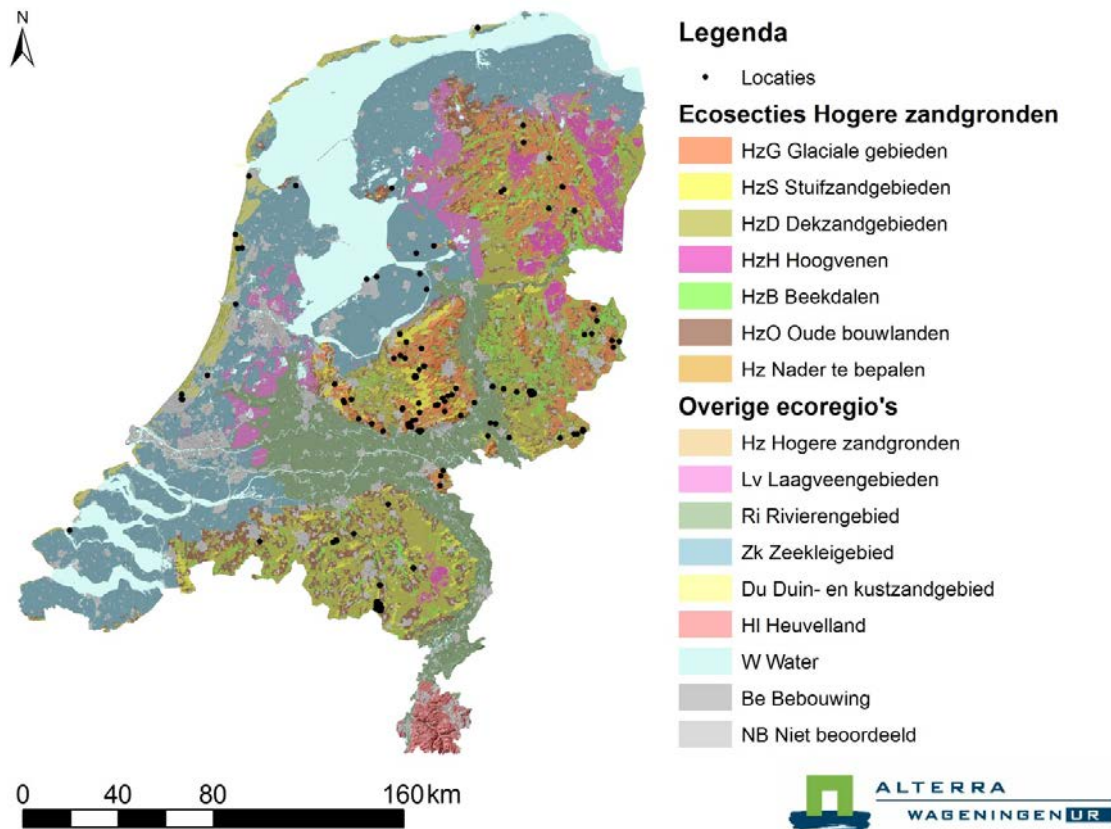
Tabel 1

*Verdeling van het aantal geselecteerde locaties over de landschaps-ecologische eenheden van de Landschapsleutel, vergeleken met het areaal bos binnen deze eenheden in LGN7.*

Ecoregio	Ecosectie	Opp bos (ha)	Aantal locaties
Hz-Hogere zandgronden	HzG-Glaciële gebieden	77375	49
	HzS-Stuifzandgebieden	56890	36
	HzD-Dekzandgebieden	94325	72
	HzH-Hoogvenen	7393	
	HzB-Beekdalen	21924	17
	HzO-Oude bouwlanden	20067	14
Ri-Rivierengebied		12976	5
Zk-Zeekleigebied		11358	6
Du-Duin- en kustzandgebied		10776	7
Totaal		313084	206



**Figuur 1** Verdeling van het aantal geselecteerde locaties over de landschaps-ecologische eenheden van de Landschapsleutel, vergeleken met het areaal bos binnen deze eenheden in LGN7.



**Figuur 2** Ligging van de geselecteerde locaties ten opzichte van de landschaps-ecologische eenheden van de Landschappelijke Bodemkaart Nederland.

In Tabel 2 is de verdeling van de geselecteerde locaties over de primaire standplaatsen gegeven. Hoewel een aantal primaire standplaatsen kan voorkomen binnen verschillende ecoseries of ecoseries, is dat onderscheid hier niet gemaakt. Het aantal waarnemingen per primaire standplaats verschilt sterk, van 1 tot 58, waardoor een statistische beoordeling van eventuele verschillen niet altijd goed te maken is. De grootste aantallen komen voor binnen primaire standplaatsen die relatief veel voorkomen onder bos. Dat zijn vooral PS001 (Zd21), PS004 (Hd21), PS005 (Y21/23), PS011 (Hn21/23) en PS111 (zEZ21/23). Andere primaire standplaatsen komen aanmerkelijk minder vaak voor.

**Tabel 2**

*Verdeling van de aantallen locaties over primaire standplaatsen, per ecoregio. Tussen haakjes is een indicatie gegeven van bodemtypen die tot deze primaire standplaats behoren.*

Ecoregio	Primaire standplaats	Aantal locaties
Hz-Hogere zandgronden		
	PS001-Initiële droge basenarme zandgronden (Zd21)	34
	PS002-Initiële vochthoudende basenarme zandgronden (Zn21)	3
	PS004-Atmotrofe droge basenarme zandgronden (Hd21)	18
	PS005-Droge mineraalrijke zandgronden (Y21, Y23)	37
	PS006-Wisselvochtige mineraalrijke keileemgronden (met schijnspiegels) (KX)	9
	PS010-Atmotrofe basenarme zandgrond met stagnerend regenwater en schijnspiegels (Hn21x)	4
	PS011-Atmotrofe vochtige zandgronden (Hn21, Hn23)	58
	PS012-Minerotrofe zandgronden met lateraal toestromend zacht grondwater (pZn21, pZn23)	1
	PS013-Lithotrofe zandgrond gevoed door zwakke kwel (pZg21, pZg23)	5
	PS014-Beek- of rivierkleien gevoed door lokale zwakke kwel (kpZg23)	4
	PS020-Droge lössleemgronden (Ld5)	1
	PS111-Hoge zandgronden met een zwart bouwlanddek (zEZ21)	12
	PS112-Hoge zandgronden met een bruin bouwlanddek (bEZ21)	2
Ri-Rivierengebied		
	PS034C-Grofzandige rivierzandgronden (kalkarm) (Zb30)	1
	PS035C-Fijnzandige rivierzandgronden (kalkarm) (Zb21)	4
Zk-Zeekleigebied		
	PS043A-Kalkrijke, afgesloten strandvlaktes (Zn40A)	4
	PS043C-Kalkarme, afgesloten strandvlaktes (Zn21)	1
	PS111-Hoge zandgronden met een zwart bouwlanddek (zEZ21)	1
Du-Duin- en kustzandgebied		
	PS002-Initiële vochthoudende basenarme zandgronden (Zn21)	1
	PS051-Ontkalkte basenarme droge duinen (Zd21)	6
	Eindtotaal	206

## 2.2 Gehaltes in horizonten

Van 120 profielen waren analysegegevens beschikbaar van een of meer horizonten, in totaal van 429 monsters. Niet in alle monsters zijn dezelfde bepalingen gedaan omdat de keuze voor bepalingen afhankelijk was van het doel van het onderzoek waarvoor zij genomen zijn. Daarnaast verschilt ook de bemonsteringsdiepte sterk, afhankelijk van het doel van het onderzoek. In een aantal profielen zijn monsters strikt binnen een horizont (bijvoorbeeld Ah) genomen en kunnen de dieptes verschillen; bij andere profielen zijn juist vaste dieptes gehanteerd (bijvoorbeeld 0-5 cm of 5-25 cm) waardoor binnen één monster meerdere horizonten bemonsterd zijn. Daarom zijn de monsters niet zomaar met elkaar te vergelijken. Om een vergelijking mogelijk te maken, is eerst per monster vastgesteld uit welke horizont het afkomstig is en als het uit meerdere horizonten komt, wat het aandeel is in elke horizont. Omwille van het overzicht zijn de horizonten vervolgens ingedeeld in horizontgroepen volgens Tabel 3. Per profiel zijn ten slotte de gehalten in elke horizontgroep berekend, voor zover daarin analysegegevens beschikbaar zijn. Als één monster overeenkomt met de horizontgroep is de waarde van dat monster aangenomen voor de gehele horizontgroep; wanneer meerdere monsters (deels) in de groep genomen zijn, is het gehalte afgeleid van het gewogen gemiddelde op basis van de mate waarin elk monster samenvalt met de horizontgroep.

**Tabel 3***Indeling van horizonten in horizontgroepen voor de schematisatie van bodemprofielen.*

Horizontgroep	Horizonten	Omschrijving
S	L + F + H	Strooisellaag
B	A + E	Bovengronden
BO	AC + B + BC	Overgangshorizonten
O	C	Ondergrond

In het onderstaande is een samenvatting gegeven van de waarden per primaire standplaats en per horizontgroep. Hiervoor is steeds zowel het gemiddelde (Gem.) als de mediaan (Med.) bepaald van de waarde per horizont. Als de waarden van een variabele normaal verdeeld zijn, zullen gemiddelde en mediaan ongeveer gelijk zijn. Bij een aantal variabelen is de verdeling scheef en wijkt de mediaan af van het gemiddelde, omdat er bijvoorbeeld relatief veel monsters met een lage waarde voorkomen, maar enkele een veel hogere waarde hebben. De spreiding is bepaald door middel van het 10%- en 90%-percentiel (P10 en P90) die een schatting geven van de waarde waartussen 80% van de waarnemingen binnen deze eenheid zullen liggen.

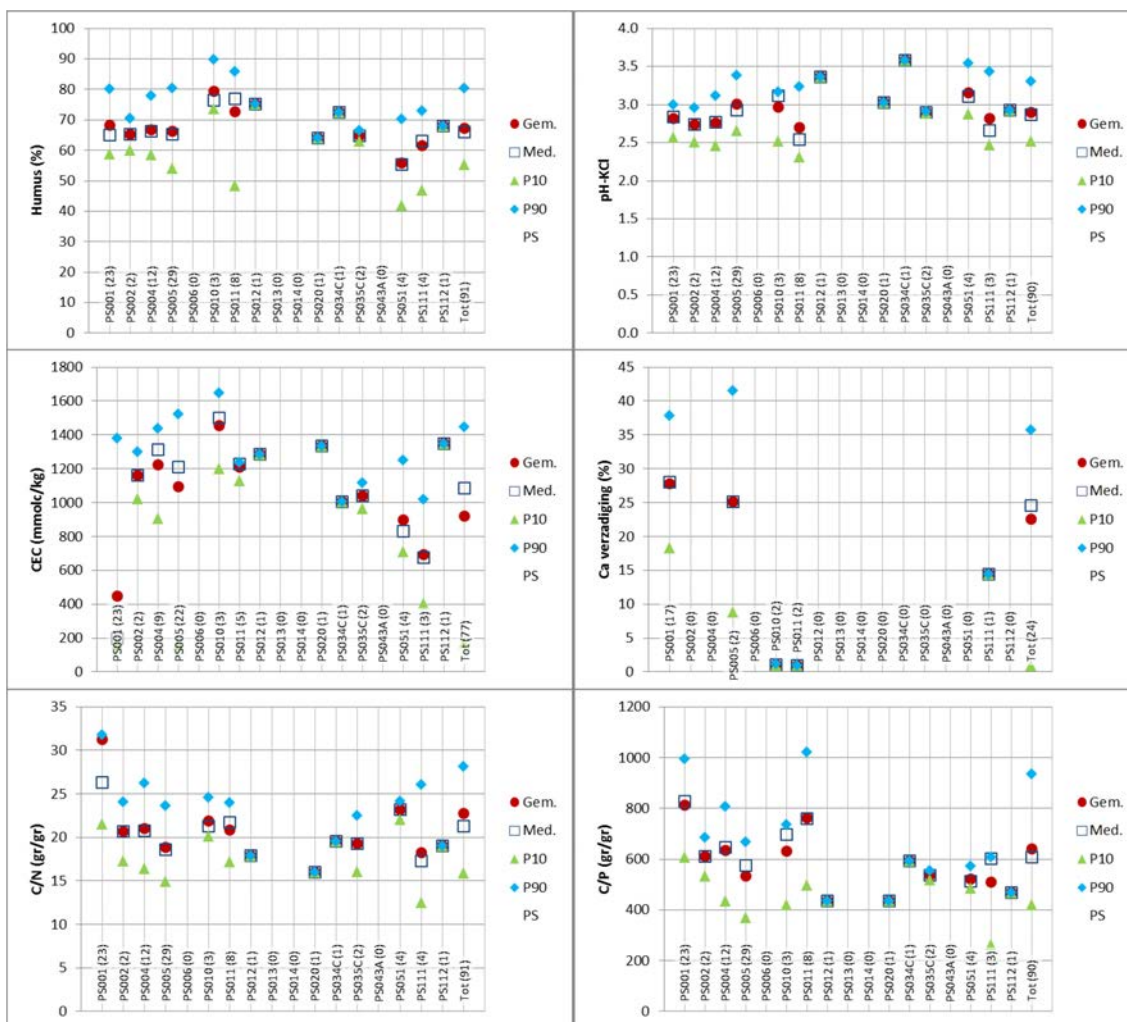
In de figuren is steeds het aantal verwerkte monsters tussen haakjes aangegeven.

### **Strooiselhorizonten**

Voor de strooiselhorizonten is een aantal bodemchemische karakteristieken weergegeven in Figuur 3. De samenstelling van strooiselhorizonten is deels afhankelijk van de bosopstand en het type strooisel dat daardoor geproduceerd wordt, maar wordt ook beïnvloed door de bodemeigenschappen van de standplaats waarop het bos staat. Verschillen tussen primaire standplaatsen kunnen enerzijds verklaard worden door de invloed van deze standplaats op strooiselomzetting (afhankelijk van zuurgraad, vocht), anderzijds is de standplaats ook van invloed op de boomsoortkeuze en daardoor op de samenstelling van het strooisel. De gemiddelde waarden van het organische stofgehalte bedragen over het algemeen 60 à 70%, waarbij de mediane waarde weinig afwijkt van het gemiddelde en er dus sprake lijkt van een normale verdeling. Wat hogere waarden worden gevonden bij PS010, PS011 en PS012, die overeenkomen met veldpodzolgronden en gooreerdgronden, deels met keileem in de ondergrond (zie Tabel 2). Mogelijk spelen relatief vochtige omstandigheden hier een rol bij tragere afbraak en daardoor hogere gehalten organische stof.

De strooiselhorizonten in bos op zandgronden zijn tamelijk zuur, met pH-KCl die vaak tussen 2.5 en 3.0 gemeten wordt. Binnen de droge zandgronden zijn PS005 (moderpodzolgronden) en PS051 (droge duinen) iets minder zuur. De (in dit rapport gebufferde) CEC varieert sterk tussen de primaire standplaatsen. Deze maat voor de zuurbuffer hangt samen met het organische stofgehalte en de aard van de organische stof (mate van omzetting), die bepaalt hoeveel kationen per kg gebonden kunnen worden. Van een beperkt aantal profielen is de calciumverzadiging in de strooisellaag bepaald. Gemiddelde waarden liggen rond 25 à 30, hetgeen overeenkomt met het omslagpunt waar beneden de zuurgraad niet meer gebufferd wordt door de binding van basische kationen aan de organische stof. Bij PS010 en PS011 wordt een zeer lage calciumverzadiging gevonden, PS111 (zwarte eerdgronden) nemen een tussenpositie in.

De kwaliteit van de organische stof wordt afgemeten aan de C/N- en C/P-verhouding, die aangeven hoeveel N en P voorkomen in relatie tot C. Een lagere waarde wordt als eutroof beschouwd, een hogere als oligotroof. De gemiddelde waarden voor C/N bedragen vaak ca. 20, met hogere waarden voor PS001 (arme stuifzandgronden) en PS015 (ontkalkte duinen). Stikstofrijkere strooisellagen worden gevonden bij PS005 (moderpodzolgronden), PS012 (gooreerdgrond), PS020 (leemgronden), PS111 en PS112 (eerdgronden). Voor fosfor zijn de verschillen tussen primaire standplaatsen groter en zijn dezelfde patronen te herkennen.



**Figuur 3** Enkele bodemchemische kenmerken van strooiselhorizonten, samengevat per primaire standplaats.

### Bovengronden

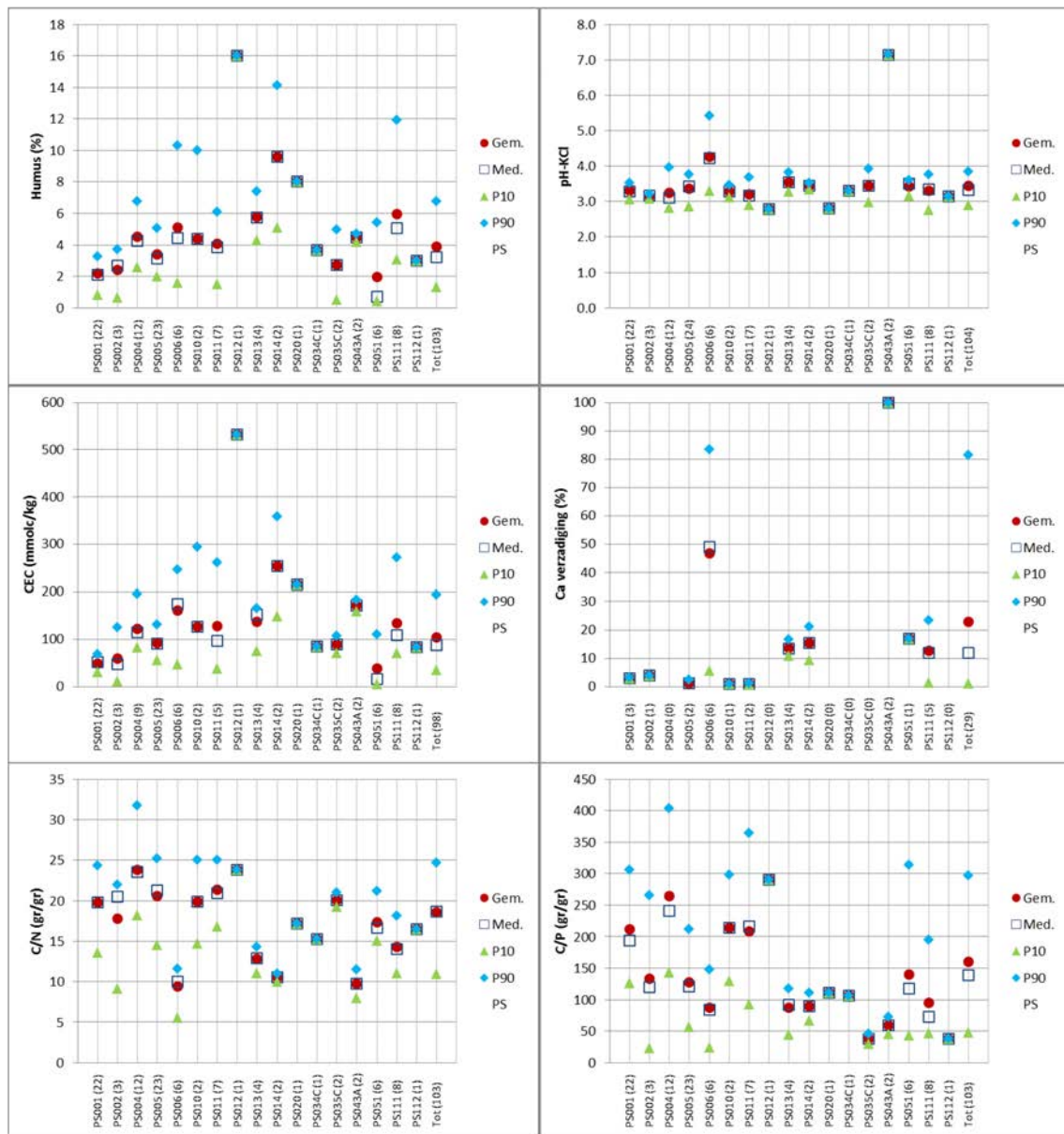
In Figuur 4 is een aantal kenmerken van de bovengronden uitgezet. Hierbij zijn over het algemeen meer analysegegevens beschikbaar dan voor de strooiselhorizonten. Verschillen tussen primaire standplaatsen komen in de chemische eigenschappen van de bovengrond beter tot uiting dan bij de strooiselhorizonten. Het organische stofgehalte is (uiteraard) het laagst (ca. 2%) in de vaaggronden (PS001, PS002, PS035C, PS051) waar nog geen of weinig bodemvorming heeft plaatsgevonden. In podzolgronden en keilemgronden (PS004, PS005, PS006, PS010, PS011) zijn de gemiddelde waarden 3 à 5%. Ook de zandgronden uit het zeeleigebied (PS043A) horen hierbij. Hogere organische stofgehalten worden gevonden in goed vochthoudende standplaatsen of onder invloed van kwel (PS012, PS013, PS014, PS020). Bij de zwarte eerdgronden (PS111) is het organische stofgehalte verhoogd door vroegere bemesting.

De pH-KCl van de bovengronden is wat hoger dan van de strooiselhorizonten (3 à 4) met subtiële verschillen, die verband kunnen houden met de mineralogische samenstelling van het moedermateriaal bij PS005 (moderpodzolgronden) en PS006 (keileem). Bij PS013 en PS014 (beekerdgronden zonder en met kleidek) speelt aanvoer van gebufferd grondwater waarschijnlijk een rol bij een hogere pH-KCl. Door het kalkrijk substraat heeft PS043A een veel hogere pH-KCL (7) dan de andere primaire standplaatsen.

De zuurbuffercapaciteit (CEC) in de bovengronden vertoont grotendeels dezelfde patronen als het organische stofgehalte, omdat de CEC voor een groot deel afhankelijk is van bindingsplaatsen aan licht negatief geladen humusdeeltjes. Daarnaast speelt binding aan lutumdeeltjes een rol bij PS006, PS014 en PS020. De bezetting van het adsorptiecomplex (CEC met calciumionen calciumverzadiging) is bepalend voor het niveau waarop de zuurgraad gebufferd wordt. Binnen de vaaggronden en podzolgronden (PS001, PS002, PS004, PS010, PS011) is deze zeer laag (<5%) omdat hier geen

aanvulling van basen (met name calcium) plaatsvindt. Bij PS051 (duinzand) en PS111 (zwarte eerdgrond) is de calciumverzadiging tussen 10 en 20% iets hoger, maar nog steeds laag. Dat geldt ook voor PS013 en PS014 waar binnen de onderzochte profielen wel enige aanvoer van gebufferd water plaatsvindt, maar niet genoeg om het adsorptiecomplex voldoende op te laden. In een normaal functionerende beekerdgrond met kwelinvloed is een calciumverzadiging van ca. 50% te verwachten. Bij de keileemgronden (PS006) is de calciumverzadiging wel op dat niveau, althans bij een deel van de profielen, want de spreiding is groot. In het kalkrijke zand van PS043A is de calciumverzadiging uiteraard 100%. Het lijkt erop dat de primaire standplaatsen met een betere zuurbuffer ook wat rijkere humus hebben dan de zuurdere standplaatsen.

De C/N-verhouding is duidelijk lager bij PS006, PS013, PS014 en PS043A. Bij PS111 hangt de lagere C/N-verhouding samen met de vroegere bemesting. Voor de C/P-verhouding geldt ook dat de beter gebufferde bodems een lagere waarde hebben, maar dat geldt tevens voor een aantal andere, minder gebufferde primaire standplaatsen. De duinvaaggronden (PS001) en humuspodzolgronden (PS004, PS010, PS011) hebben wel duidelijk een hogere C/P-verhouding die past bij armere, zuurdere bodems.



**Figuur 4** Enkele bodemchemische kenmerken van bovengronden, samengevat per primaire standplaats.



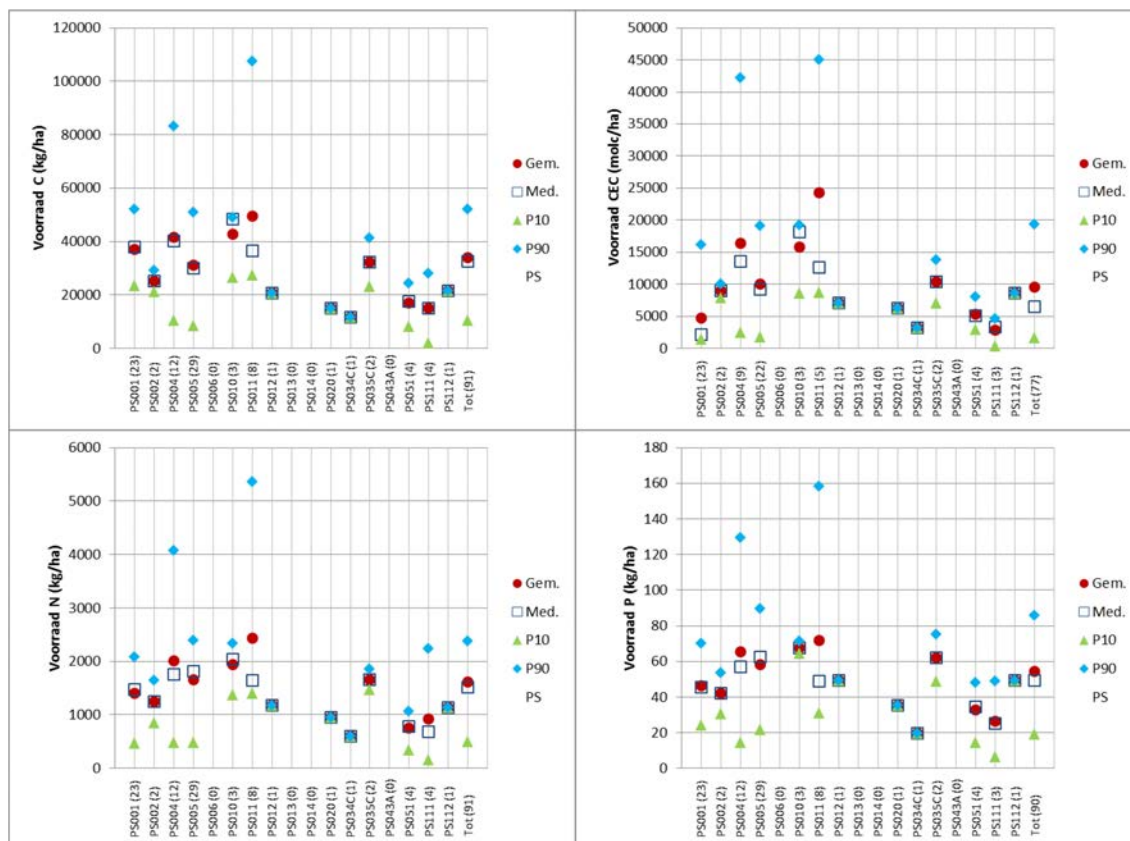
## 2.3 Voorraden in de bodem

De voorraad van nutriënten is bepaald voor de strooiselhorizonten en de bovengronden, omdat de opname vooral in deze horizonten plaatsvindt en hier ook het grootste deel van de wortels geconcentreerd is. Het effect van voorraden in de ondergrond is wel van belang voor de hoeveelheden die beschikbaar kunnen komen uit vertering, maar de mate waarin de vrijgekomen nutriënten opgenomen kunnen worden, is sterk afhankelijk van de ontsluiting van dit compartiment door wortels. De voorraden zijn afgeleid van de gehalten en de dikte en dichtheid van de horizonten. De dichtheid is niet rechtstreeks gemeten, maar via een vertaalfunctie afgeleid van het organische stofgehalte.

### Voorraad in strooiselhorizonten

Voorraden in strooiselhorizonten hangen sterk samen met de dikte van het strooiselpakket, maar worden ook wel beïnvloed door de samenstelling van het strooisel. De dikte van het strooiselpakket wordt bepaald door de jaarlijks aangevoerde hoeveelheid en het type strooisel (afhankelijk van boomsoorten en groei) en de mate van omzetting door bodemleven (afhankelijk van zuurgraad, vocht en voedselrijkdom). Zowel de groei van de bomen als de houtsoortkeuze en samenstelling en activiteit van bodemleven worden deels door dezelfde bodemfactoren bepaald. Daarom is er wel enig verband te verwachten tussen primaire standplaatsen en de voorraden. De overige voorraden zijn wel vrij sterk gecorreleerd met de voorraad organische stof, wat te verwachten is, omdat de gehele massa van de strooisellagen grotendeels door de hoeveelheid organische stof wordt bepaald.

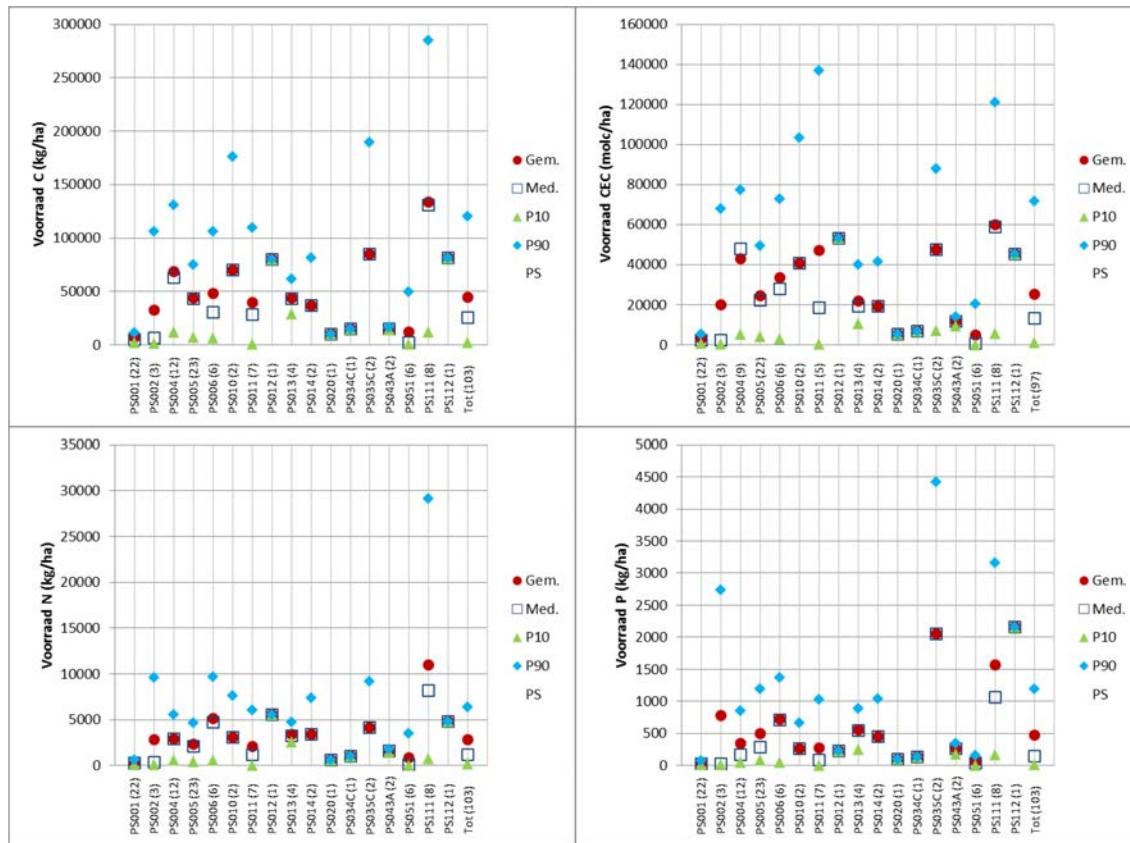
In het algemeen lijkt het erop dat op minder goed gebufferde (zuurdere) bodems de voorraden kleiner zijn dan op de beter gebufferde bodems. Dit uit zich ook in de verhoudingen met C (C/N; C/P), zie § 2.2, waar blijkt dat de armere bodems hogere C/N- en C/P-verhoudingen hebben, ofwel minder nutriënten bij een gelijke hoeveelheid organische stof.



**Figuur 5** Voorraden koolstof, zuurbuftercapaciteit (CEC), stikstof en fosfor opgeslagen in de strooiselhorizonten.

## Voorraad in bovengronden

De voorraden in de bovengronden staan in Figuur 6. Ook hier zijn de voorraden van nutriënten en de CEC deels bepaald door de voorraad koolstof, maar de relatie is minder duidelijk dan bij de strooiselhorizonten. De voorraad koolstof hangt direct af van organische stofgehalte en dikte van de bovengrond. Daarom zijn de voorraden in de vaaggronden (PS001, PS002 en PS051) gering. Dat geldt dan ook voor de CEC en nutriënten in deze overwegend leemarme afzettingen. De spreiding voor C en CEC is in een aantal gevallen wel erg groot, mogelijk door verschillen in dikte van de bovengrond. Voor de nutriënten is de spreiding wat minder groot, wel is de voorraad N en P in de eerdgronden PS111 en PS112 duidelijk groter dan in de meeste andere bodems. Opvallend is de grote voorraad P in fijnzandige rivierzandgrond, PS035C.



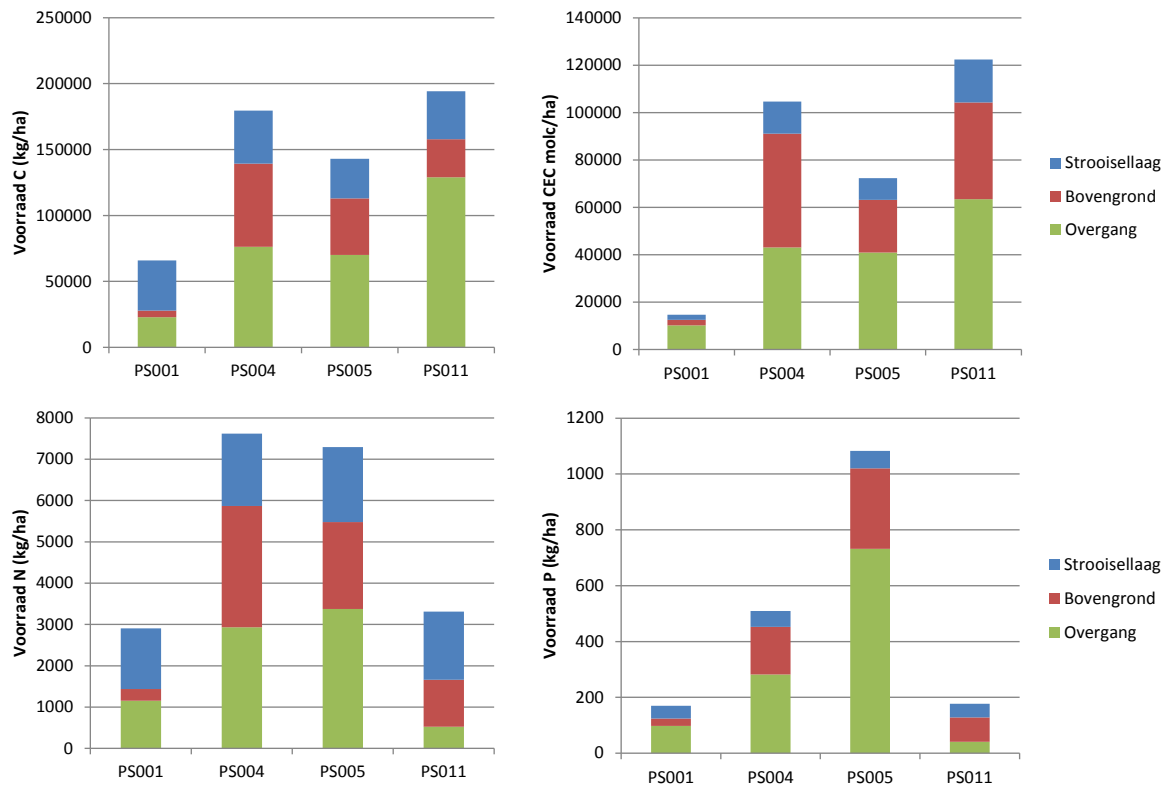
**Figuur 6** Voorraden koolstof, zuurbuffercapaciteit (CEC), stikstof en fosfor opgeslagen in de bovengronden.

## Verhouding voorraden in strooisellagen en bovengrond

Op basis van de gegevens van de voorgaande paragrafen zijn in Figuur 7 de voorraden koolstof en nutriënten weergegeven voor de verschillende lagen van de belangrijkste primaire standplaatsen. Daaruit blijkt dat de totale voorraad C in de bodem bij PS001, de duinvaaggronden met relatief weinig bodemontwikkeling, aanzienlijk lager is dan bij de andere drie primaire standplaatsen, maar dat het verschil voor de strooisellaag klein is. De strooisellaag heeft hier ook de belangrijkste voorraad C. Voor de CEC geldt dat de strooisellaag de kleinste voorraden bevat en het grootste deel in de overgangslagen zit. Opvallend is dat bij de armere humuspodzolen (PS004 en PS011) de voorraad CEC van de bovengrond relatief groot is, maar dat die bij de rijkere moderpodzolen (PS005) kleiner is. Daarnaast valt op dat de voorraad CEC bij de duinvaaggronden (PS001) aanzienlijk kleiner is voor alle lagen.

De voorraden N zijn bij PS004 en PS005 aanzienlijk hoger dan bij PS001 en PS011, en zitten vooral in de overgangslaag en de bovengrond. Bij PS001 en PS011 bevat de strooisellaag een belangrijk deel van de voorraad N.

Bij P valt op dat de mineraalrijkere zandgronden (PS005) aanzienlijk grotere voorraden hebben dan de overige drie primaire standplaatsen. Verder is te zien dat de voorraden P in de strooisellaag klein zijn ten opzichte van die in de overgangslaag en bovengrond.



**Figuur 7** Voorraden koolstof, zuurbuftercapaciteit (CEC), stikstof en fosfor in de verschillende bodemlagen (mediaan).

---

## 3 Kringloop van nutriënten

### 3.1 Algemeen

De opname en teruggave aan de bodem van nutriënten door bomen is een belangrijk onderdeel van de kringloop van nutriënten in bossen. De opgenomen nutriënten worden verdeeld over de verschillende delen van een boom, eventueel gevolgd door latere translocatie binnen de boom. Deels worden nutriënten daarmee voor langere tijd vastgelegd (levende bomen), deels worden ze via houtoogst afgevoerd, deels komen ze via afgestoten delen (blad, naalden, takken, stammen, vruchten, wortels) weer in en op de bodem en deels komen ze vrij snel via directe uitspoeling (met name bladeren) terug in de bodem.

Op basis van verschillende bronnen is een inschatting gemaakt van de fluxen van de belangrijkste nutriënten voor enkele belangrijke boomsoorten. Daarbij is uitspoeling uit organen (m.n. blad) buiten beschouwing gelaten, omdat hiervan onvoldoende gegevens gevonden zijn. Ofwel, er wordt uitgegaan van de netto-opname.

Dat neemt niet weg dat die uitspoeling niet van belang is: door opname uit de diepere bodem en uitspoeling uit bladeren komen nutriënten uiteindelijk in de bovengrond terecht, wat van invloed kan zijn voor de bodemvegetatie en humuslaag. Met name de uitspoeling uit bladeren van K kan meerdere kilo's per hectare per jaar zijn, en van Ca kan het ook enkele kilo's per ha per jaar zijn (Duchesne *et al.*, 2001). De uitspoeling verschilt per boomsoort. Alleen al in de periode van bladval (tijdens translocatie van nutriënten in september) vonden Hagen-Thorn *et al.* (2006) een uitspoeling uit bladeren van K van 0,7 kg/ha/jr (berk, eik) tot 2 kg/ha/jr (es), en voor Ca was dit circa 0,06-0,17 kg/ha/jr (berk, eik, linde) tot 1,4 kg/ha/jr (es).

In deze studie is een inschatting gemaakt van de kringloop van nutriënten voor vier verschillende boomsoorten met verschillende groeisnelheden. Het betreffen voorbeeldsituaties die een indicatie zijn voor verschillende, in de praktijk voorkomende situaties op verschillende groeiplaatsen:

- grove den, groeiklasse 6
- Douglas, groeiklasse 10
- beuk, groeiklasse 8
- (zomer)eik, groeiklasse 6

De groeiklasse betreft hier de maximale gemiddelde bijgroei van stamhout (> 7 cm diameter, in m<sup>3</sup>/ha/jr) volgens Janssen *et al.* (1996).

De berekeningen zijn gemaakt over een periode van 100 jaar, wat leidt tot

- een opbouw van voorraad aan biomassa en nutriënten (stammen, takken, blad, wortels) en
- een kortere cyclus van biomassa en nutriënten: vooral bladval, sterfte van takken (spontaan en bij snoeien bij dunningen), turnover van wortels, val van zaden, bloemen etc.

De ontstane voorraad zou eventueel geoogst kunnen worden. Daarbij is dan de keuze om takhout (met naalden) al dan niet te laten liggen, terwijl het stamhout normaal gesproken vrijwel geheel wordt afgevoerd en wortels en blad achterblijven.

### 3.2 Productie

#### **Stamhout**

De productie van biomassa van een boom wordt verdeeld over een aantal verschillende organen. De productie is voor een belangrijk deel afhankelijk van de boomsoort, leeftijd en groeiplaats. Het belangrijkste deel van de biomassa van een boom wordt vastgelegd in de stam. De nutriënten in de stam liggen daarmee voor langere tijd vast en/of worden met houtoogst afgevoerd. Het stamhout is een veel gemeten deel van de biomassa. De volumeproductie ervan (in m<sup>3</sup>/ha/jr) wordt als maat

---

gebruikt voor de productiviteit van de groeiplaats en is in deze studie als basis gebruikt. Het volume kan eenvoudig omgerekend worden in massa door middel van de gemiddelde dichtheid van hout. In deze studie is voor de schattingen van de bijgroei uitgegaan van de OPTAB opbrengsttabellen van Janssen *et al.* (1996) voor de betreffende groeiklasse per boomsoort (§ 3.1). Daarbij is voor het naaldhout de grondvlakbijgroei gecorrigeerd, aangezien is gebleken dat de gemodelleerde bijgroei achterblijft bij gemeten bijgroei in bossen. De correctie is gedaan door vanaf een leeftijd van 50 jaar de grondvlakbijgroei met 0,5 m<sup>2</sup>/ha/jr te verhogen en die in gelijke mate te verdelen over de oogst en de staande voorraad.

Bij een regulier bosbeheer is het stamhout op twee belangrijke manieren onderdeel van de kringloop: het wordt geoogst (dunningen) en het is onderdeel van de (staande) voorraad.

### Takhout

Takhout vormt eveneens een belangrijke component. De gemiddelde productie van takhout in verschillende literatuurbronnen bedraagt voor Nederland relevante boomsoorten circa 2,2 ton ds/ha/jr (Cannell, 1982). De totale aanwezige biomassa kan worden bepaald door de expansiefactor, die de verhouding tussen takhout en stamhout aangeeft. Een expansiefactor van 0,15 geeft aan dat er naast iedere ton stamhout 0,15 ton takhout aan een boom zit.

De totale productie is in deze studie ingeschat op basis van de expansiefactoren (volgens De Vries *et al.*, 1990, zie Tabel 4) en

1. de staande houtvoorraad respectievelijk
2. oogst door dunningen (stamhout) op verschillende momenten in een omloop, en
3. de takval per jaar.

Daarmee zijn de drie manieren waarop takhout onderdeel is van de kringloop in beeld gebracht.

---

**Tabel 4**

*Expansiefactoren voor takhout volgens De Vries et al. (1990)*

Boomsoort	Expansiefactor
grove den	0,15
Douglas	0,11
beuk	0,27
eik	0,34

Takval bedraagt op basis van verschillende literatuurbronnen gemiddeld ca. 1 ton ds/ha/jr, maar verschilt aanzienlijk. Hierbij is overigens niet goed bekend in welke situaties het ging om bossen met respectievelijk bossen zonder oogst. Het is te verwachten dat er in bossen met oogst minder spontane takval is dan in bossen zonder oogst. Voor spontane takval is uitgegaan van de waarden in Tabel 5 op basis van Cannell (1982), Hansen *et al.* (2009), Pausas (1997) en Genouw *et al.* (2006). In bossen met houtproductie wordt doorgaans tak- en tophout achtergelaten na oogst en komt bij de strooiselinput. Het wordt berekend op basis van de expansiefactoren voor takhout (zie boven).

### Wortels

Van de productie van wortels is relatief weinig bekend. De waarden die in de literatuur zijn gevonden, lopen sterk uiteen. Waarden van 0,3-8,4 ton ds/ha/jr worden aangegeven voor in Nederland relevante boomsoorten (Cannell, 1982).

Er wordt onderscheid gemaakt tussen grove en fijne wortels, maar er worden in verschillende publicaties verschillende grenzen gehanteerd, doorgaans 1 of 2 mm doorsnede, maar soms ook 5 mm of 10 mm. Een onderscheid is echter wel van belang in verband met de verschillen in levensduur. Voor grove wortels is de gemiddelde productie van 8 opstanden 1,67 ton ds/ha/jr (relevante boomsoorten in Cannell, 1982) en de verhouding met de productie van stamhout is 0,23. Jenkins *et al.* (2003) komen op een vergelijkbare verhouding uit. Gill en Jackson (2000) berekenen voor de wortels een turnover van 0,1 (turnover = productie / aanwezige biomassa). Omdat er maar weinig soortspecifieke gegevens voorhanden zijn en de variatie daartussen relatief groot kan zijn, is ervoor gekozen om voor alle boomsoorten uit te gaan van een expansiefactor van 0,23 voor grove wortels.

Van grove wortels is weinig vrij weinig bekend over de massa die jaarlijks afsterft. Er is uitgegaan van een strooiselininput van grove wortels op basis van de wortelmassa van de gedunde bomen.

Bij een regulier bosbeheer zijn grove wortels op twee belangrijke manieren onderdeel van de kringloop: 1) het is onderdeel van de opgebouwde voorraad (wortels van levende bomen), en 2) het doet mee aan de korte cyclus (wortels van gedunde bomen komen op korte termijn vrij).

De productie van fijne wortels loopt eveneens sterk uiteen. Chen *et al.* (2004) leggen de relatie tussen boomsoort, de diameters van de bomen, stamtaal en de hoeveelheid fijne wortels en geven aan dat die hoeveelheid aanwezige biomassa per boom kan oplopen tot ca. 10 kg bij een stamdiameter van minder dan een meter. Op basis van die relaties is per boomsoort en leeftijd de biomassa van de fijne wortels bepaald. De gemiddelde waarden over 100 jaar zijn weergegeven in Bijlage 1.

De productie van de fijne wortels wordt vervolgens bepaald op basis van de turnover. De turnover geeft bij een gelijkblijvende totale massa aan hoeveel keer per jaar fijne wortels worden vervangen. Deze turnover is afhankelijk van een vrij groot aantal variabelen, zoals boomsoort, bodem (grotere turnover bij ongunstigere water- en nutriëntenvoorziening) en temperatuur (grotere turnover bij hogere temperatuur) (Vogt *et al.*, 1996)). Op basis van Chen *et al.* (2004) kan de turnover van fijne wortels op grofweg tussen de 1 en 2 geschat worden en resulteert in een productie van fijne wortels van circa 0,5 tot 2 ton ds/ha/jr. Er is echter veel discussie in de literatuur en veel variatie tussen de uitkomsten van verschillende analyses. In deze studie gaan we – in navolging van de Vries *et al.* (1990) – uit van een factor van 1,4 in alle situaties.

De fijne wortels zijn dus op twee manieren onderdeel van de kringloop: er is een massa aan fijne wortels die met de leeftijd van de opstand licht toeneemt en er is een (snelle) korte cyclus van groei en sterfte van fijne wortels (er is uitgegaan van een strooiselininput gelijk aan de jaarlijkse turnover).

### Blad

De bladproductie (incl. naalden) is gemiddeld ca. 3 ton ds/ha/jr, variërend van circa 1-7 ton ds/ha/jr, maar de meeste waarden liggen rond 2,5-3,5 ton ds/ha/jr, afhankelijk van boomsoort en groeiplaats. De voorraden (levend) blad verschillen eveneens sterk per boomsoort. Er is op basis van De Vries *et al.* (1990) in deze studie uitgegaan van 7,4 ton ds/ha voor grove den, 10,9 ton ds/ha voor Douglas, 2,9 ton ds/ha voor beuk en 3,3 ton ds/ha voor eik.

Bladval is een belangrijke input voor de humuslaag. Deze input is iets lager dan bladproductie, omdat voor bladval een deel van de biomassa wordt teruggetrokken en omdat er sprake kan zijn van vraat. De verschillen met de productie zijn echter relatief klein (ca. 10% wordt wel aangegeven) en de bladval bedraagt gemiddeld circa 2,5 ton ds/ha/jr. In deze studie is uitgegaan van de waarden in Tabel 5 op basis van Cannell (1982), Hansen (2009), Pausas (1997), Lin (2005) en Genouw (2006). Blad is dus op twee manieren onderdeel van de kringloop: er is een min of meer constante voorraad aan blad en er is een (snelle) korte cyclus van groei en sterfte.

Tabel 5

*Bladval en takval als input voor de strooisellaag.*

Boomsoort	Bladval (ton ds/ha/jr)	Takval (ton ds/ha/jr)
grove den	1,37	0,28
Douglas	1,84	0,52
beuk	2,61	0,66
eik	3,33	1,52

### Vruchten

Wellicht minder voor de hand liggend, maar toch niet onbelangrijk, is dat een deel van de productie (gemiddeld circa 0,5 ton ds/ha/jr) naar vruchten en andere aan voortplanting gerelateerde onderdelen (dennenappels etc.) gaat. Uiteraard is er een aanzienlijke variatie tussen de waarnemingen in de literatuur, die samenhangt met de boomsoort, leeftijd van de bomen en het toevallige moment van meten (denk aan mastjaren bij eik). Zo varieert de vruchtval bij verschillende waarnemingen van grove den van 0,7 tot 1,3 ton ds/ha/jr, bij eik van 0,05 tot 1,5 ton ds/ha/jr, bij douglas van 0,1 tot 0,35 ton ds/ha/jr (slechts twee waarnemingen) en beuk van 0,05 tot 0,77 ton ds/ha/jr. Voor de

berekeningen in deze studie is voor alle boomsoorten uitgegaan van het gemiddelde van 0,5 ton ds/ha/jr.

In Tabel 6 is samengevat op welke wijze de verschillende organen onderdeel uitmaken van de kringloop. Daarbij dient opgemerkt te worden dat de voorraad stamhout bij regulier beheer uiteindelijk wordt afgevoerd. Er is een trend naar afvoer van takhout bij eindvelling (al dan niet met blad/naalden), maar wortels blijven normaal gesproken achter bij eindvelling. Bij dunning is die mogelijkheid er ook, maar is naar verwachting minder snel praktisch, aangezien dit voorsnog financieel minder aantrekkelijk is. Fijne wortels en blad zijn mede onderdeel van de voorraad, maar door de snelle turnover is het aandeel in de korte cyclus vele malen groter.

Tabel 6

*Wijze waarop verschillende organen onderdeel zijn van de kringloop bij regulier beheer. + is het meest relevant; (+) is beperkt relevant; (/) is relevantie neemt toe in de toekomst.*

Onderdeel	Voorraad	Oogst	Korte cyclus
Stam	+	+	
Takken(val)	+	(/)	+*
Blad(val)	(+)		+
Vruchten			+
Grove wortels	+		+
Fijne wortels	(+)		+

\*: snoeihout en takval

### 3.3 Gehalten van nutriënten

De gehalte aan nutriënten verschillen sterk tussen de verschillende organen en in mindere mate tussen boomsoorten. In Bijlage 1 zijn de gehanteerde gehalten per boomsoort en orgaan weergegeven. Een globale indicatie per orgaan is weergegeven in Tabel 7.

Stamhout heeft de grootste biomassa van de boomorganen, maar bevat relatief lage concentraties nutriënten. De concentraties in takhout zijn grofweg drie- tot viermaal hoger. Dode takken bevatten lagere concentraties nutriënten dan levende, maar het is niet duidelijk in hoeverre die nutriënten zijn teruggetrokken of juist zijn uitgespoeld.

Vers blad bevat de hoogste concentraties aan nutriënten. De concentraties nutriënten (drooggewicht) in bladval zijn doorgaans lager dan in vers blad doordat voedingstoffen worden teruggetrokken en doordat ze gedurende het proces van afsterven al uitspoelen met regenwater. Gemiddeld zijn de concentraties N, P en K in bladval daardoor circa 40% lager dan in vers blad (Tabel 7). Ca en Mg worden relatief slecht teruggetrokken. Doordat de boom wel een deel van de goed oplosbare koolstofverbindingen (o.a. suikers) terugtrekt, neemt het drooggewicht van de bladeren eveneens af en stijgen in veel gevallen de concentraties Ca en soms Mg per eenheid drooggewicht.

De concentraties nutriënten in grove wortels zijn enigszins te vergelijken met die in takken. Er zijn echter relatief weinig gegevens over wortels beschikbaar. Voor fijne wortels zijn de gehalten hoger dan in grove wortels. Voor beide geldt dat er weinig waarnemingen zijn en dat de grens tussen grof en fijn varieert, waardoor een precies onderscheid moeilijk is. Er lijkt weinig verschil te zijn in concentraties tussen dode of levende wortels (Gordon en Jackson, 2000). In de berekeningen is daarom aangenomen dat er geen translocatie in wortels is en is voor fijne, grove, levende en dode wortels van dezelfde gehalten uitgegaan.

Van concentraties nutriënten in vruchten en aanverwante organen zijn geen gegevens gevonden. Hiervoor is gewerkt met de grove aanname dat de gehalten gelijk zijn aan die in het takhout. Dit kan leiden tot een overschatting (mogelijk hebben dennenappels lagere gehalten?) of een onderschatting (mogelijk hebben eikels een hoger gehalte?), maar het ontbreekt aan data om gehalten te onderbouwen. Voor de compleetheid zijn de vruchten toch meegenomen op basis van grove aannames.

Het is niet helemaal duidelijk in hoeverre er een verband is tussen de nutriëntengehalten in de bomen en de standplaatsen van de bomen waarvan bij verschillende bronnen de gehalten zijn bepaald. Mogelijk staat grove den gemiddeld op wat armere standplaatsen en verklaart dit de gemiddeld lagere nutriëntengehalten. Kofman (1983) vond tussen twee grove-dennenopstanden op resp. een iets rijkere holtpodzol en een iets armere haarpodzol nauwelijks verschillen in nutriëntengehalten in de stammen of tussen de kronen (takken en naalden). Hetzelfde geldt voor Japanse lariks. Douglas had op holtpodzolen echter wel gemiddeld hogere gehalten Ca in de kronen dan de grove-dennenopstanden op holtpodzolen. Dit wijst in de richting dat de verschillen in nutriëntengehalten voor een groot deel aan de boomsoort gerelateerd zijn, maar het onderzoek van Kofman was niet opgezet om dergelijke verbanden tussen boomsoort en bodem aan te tonen en het is hiermee statistisch niet onderbouwd.

Penninckx *et al.* (2001) laten aanzienlijke verschillen zien tussen nutriëntgehalten in stamhout van eik en beuk op dezelfde groeiplaats, wat erop wijst de nutriëntgehalten soortspecifiek zijn. Levy *et al.* (1996) laten daarnaast zien dat de nutriëntgehalten in tijd veranderen, wat wordt toegewezen aan veranderende bodemeigenschappen (o.a. door depositie). Dit wijst erop dat zowel de boomsoort als de beschikbaarheid van nutriënten in de bodem de gehalten aan nutriënten in het hout bepalen.

Tabel 7

*Indicatie van concentraties nutriënten in boomorganen.*

component	N	P	K	Ca	Mg
stamhout	0,1%	0,01%	0,1%	0,1%	0,02%
takhout	0,4%	0,05%	0,3%	0,3%	0,05%
dode takken	0,3%	0,02%	0,1%	0,2%	0,04%
vers blad/naald	1,6%	0,1%	0,7%	1,1%	0,2%
bladval/naaldval	1,0%	0,08%	0,5%	1,4%	0,2%
grove wortels	0,5%	0,07%	0,3%	0,2%	0,05%
fijne wortels	0,6%	0,1%	0,3%	0,2%	0,07%

### 3.4 Jaarlijkse netto-opname

Op basis van de jaarlijkse producties van biomassa en de nutriëntenconcentraties is een inschatting gemaakt van de gemiddelde jaarlijkse opname van nutriënten over een omloop van 100 jaar voor grove den (groeiklasse 6), Douglas (groeiklasse 10), beuk (groeiklasse 8) en eik (groeiklasse 6).

In Tabel 8 t/m Tabel 11 zijn voorbeelden gegeven voor producties van biomassa en netto-opname van nutriënten voor verschillende boomorganen. Hieruit blijkt dat er aanzienlijke verschillen zijn tussen nutriënten en boomsoorten. Van N worden de grootste hoeveelheden opgenomen, gevolgd door Ca. Het verschil in opname tussen N en Ca is bij beuk relatief klein en bij grove den relatief groot. Het kleine verschil bij beuk komt door de relatief grote productie van blad waar hoge concentraties Ca in zitten ten opzichte van bijvoorbeeld grove den. Bladval en fijne wortels zijn belangrijke factoren; een relatief groot deel van de nutriënten wordt continu en relatief snel gerecycled. Ook valt op dat wortels een belangrijke component zijn, terwijl hier juist maar betrekkelijk weinig gegevens van bekend zijn.

Het valt op dat de loofboomsoorten eik en beuk bij een (aanzienlijk) lagere volumeproductie (stamhout) toch aanzienlijk meer biomassa produceren dan Douglas. Dit wordt verklaard door een grotere dichtheid van het hout van loofbomen, een grotere productie van blad en een hogere expansiefactor voor takhout.



**Tabel 8**

Voorbeeld van de gemiddelde jaarlijkse massaproductie en netto-opname (opname excl. uitspoeling) van nutriënten gemiddeld over 100 jaar, voor grove den, groeiklasse 6.

	massa (ton ds/ha/jr)	N (kg/ha/jr)	P (kg/ha/jr)	K (kg/ha/jr)	Ca (kg/ha/jr)	Mg (kg/ha/jr)
Stam voorraad	1,54	1,85	0,15	0,77	1,39	0,31
Stam oogst	1,57	1,88	0,16	0,78	1,41	0,31
Takken voorraad	0,23	0,88	0,09	0,49	0,44	0,12
Takken, snoeihout	0,23	0,89	0,09	0,49	0,45	0,12
Bladval	1,37	10,46	0,90	3,37	6,46	0,68
Takval	0,28	0,80	0,05	0,27	0,54	0,12
Vruchten	0,50	1,90	0,20	1,05	0,95	0,25
Grove wortels voorraad	0,35	1,77	0,18	0,53	0,46	0,18
Grove wortels sterfte	0,36	1,80	0,18	0,54	0,47	0,18
Fijne wortels	1,49	9,27	1,30	4,58	2,89	1,05
Totaal	7,93	31,50	3,30	12,88	15,46	3,31

**Tabel 9**

Voorbeeld van de gemiddelde jaarlijkse massaproductie en netto-opname (opname excl. uitspoeling) van nutriënten gemiddeld over 100 jaar, voor Douglas, groeiklasse 10.

	massa (ton ds/ha/jr)	N (kg/ha/jr)	P (kg/ha/jr)	K (kg/ha/jr)	Ca (kg/ha/jr)	Mg (kg/ha/jr)
Stam voorraad	2,68	2,95	0,27	1,07	1,88	0,27
Stam oogst	1,95	2,14	0,19	0,78	1,36	0,19
Takken voorraad	0,29	0,91	0,18	0,77	1,47	0,18
Takken, snoeihout	0,21	0,66	0,13	0,56	1,07	0,13
Bladval	1,84	16,04	2,21	4,42	25,81	2,95
Takval	0,52	1,22	0,14	0,62	2,68	0,27
Vruchten	0,50	1,55	0,30	1,30	2,50	0,30
Grove wortels voorraad	0,62	2,10	0,49	1,54	1,36	0,18
Grove wortels sterfte	0,45	1,52	0,36	1,12	0,99	0,13
Fijne wortels	1,95	12,07	1,69	5,97	3,77	1,36
Totaal	11,01	41,17	5,96	18,15	42,88	5,97

**Tabel 10**

Voorbeeld van de gemiddelde jaarlijkse massaproductie en netto-opname (opname excl. uitspoeling) van nutriënten gemiddeld over 100 jaar, voor beuk, groeiklasse 8.

	massa (ton ds/ha/jr)	N (kg/ha/jr)	P (kg/ha/jr)	K (kg/ha/jr)	Ca (kg/ha/jr)	Mg (kg/ha/jr)
Stam voorraad	2,21	3,09	0,44	2,21	2,43	0,66
Stam oogst	3,38	4,73	0,68	3,38	3,72	1,01
Takken voorraad	0,60	2,14	0,24	0,77	1,43	0,12
Takken, snoeihout	0,91	3,29	0,37	1,19	2,19	0,18
Bladval	2,61	23,57	2,08	9,73	31,51	3,15
Takval	0,66	1,79	0,12	0,39	1,62	0,12
Vruchten	0,50	1,80	0,20	0,65	1,20	0,10
Grove wortels voorraad	0,51	2,03	0,25	0,81	0,61	0,15
Grove wortels sterfte	0,78	3,11	0,39	1,24	0,93	0,23
Fijne wortels	2,38	14,73	2,06	7,28	4,59	1,66
Totaal	14,52	60,28	6,82	27,66	50,23	7,39

Tabel 11

Voorbeeld van de gemiddelde jaarlijkse massaproductie en netto-opname (opname excl. uitspoeling) van nutriënten gemiddeld over 100 jaar, voor eik, groeiklasse 6.

	massa (ton ds/ha/jr)	N (kg/ha/jr)	P (kg/ha/jr)	K (kg/ha/jr)	Ca (kg/ha/jr)	Mg (kg/ha/jr)
Stam voorraad	1,77	3,01	0,18	2,13	1,77	0,35
Stam oogst	2,33	3,96	0,23	2,80	2,33	0,47
Takken voorraad	0,60	1,51	0,12	1,08	2,53	0,18
Takken, snoeihout	0,79	1,98	0,16	1,43	3,33	0,24
Bladval*	3,33	44,46	3,25	6,79	33,04	3,78
Takval	1,52	2,88	0,14	1,25	6,56	0,40
Vruchten	0,50	1,25	0,10	0,90	2,10	0,15
Grove wortels voorraad	0,41	2,85	0,20	1,43	1,63	0,37
Grove wortels sterfte	0,54	3,75	0,27	1,88	2,14	0,48
Fijne wortels*	2,04	12,68	1,77	6,27	3,95	1,43
Totaal	13,84	78,33	6,42	25,94	59,38	7,85

\*: voorraad is over 100 jaar gemiddeld te verwaarlozen.

### 3.5 Voorraden nutriënten in bomen

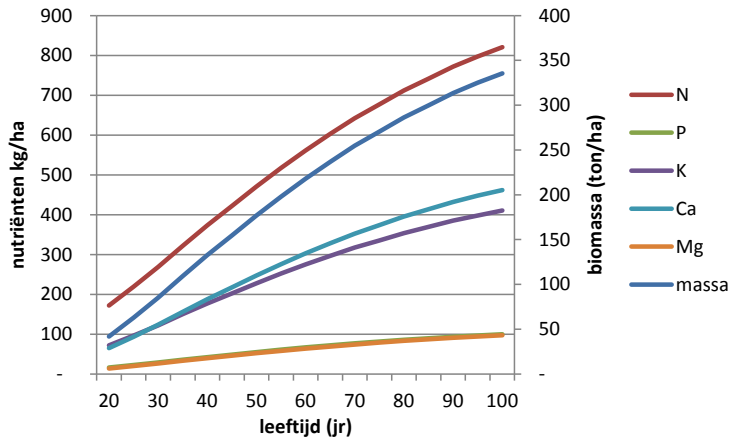
Bossen leggen aanzienlijke hoeveelheden biomassa vast en daarin zijn eveneens belangrijke hoeveelheden voedingstoffen vastgelegd. In Tabel 12 is voor vier boomsoorten bij verschillende groeiklassen aangegeven hoeveel biomassa en nutriënten er bij een leeftijd van 100 jaar zijn vastgelegd. Het betreft de organen die in Tabel 6 als voorraad zijn aangemerkt. De hoeveelheden verschillen aanzienlijk tussen de scenario's van boomsoorten en groeiklasse. Douglas (groeiklasse 10) en beuk (groeiklasse 8) leggen bijvoorbeeld circa tweemaal zoveel P vast als grove den en eik (beide groeiklasse 6). Eik legt daarentegen ondanks de relatief lage groei de meeste K, Ca en Mg vast in de biomassa, terwijl die vastlegging bij grove den relatief beperkt is.

In Figuur 8 is het verloop van de vastlegging in de tijd weergegeven voor beuk, groeiklasse 8.

Tabel 12

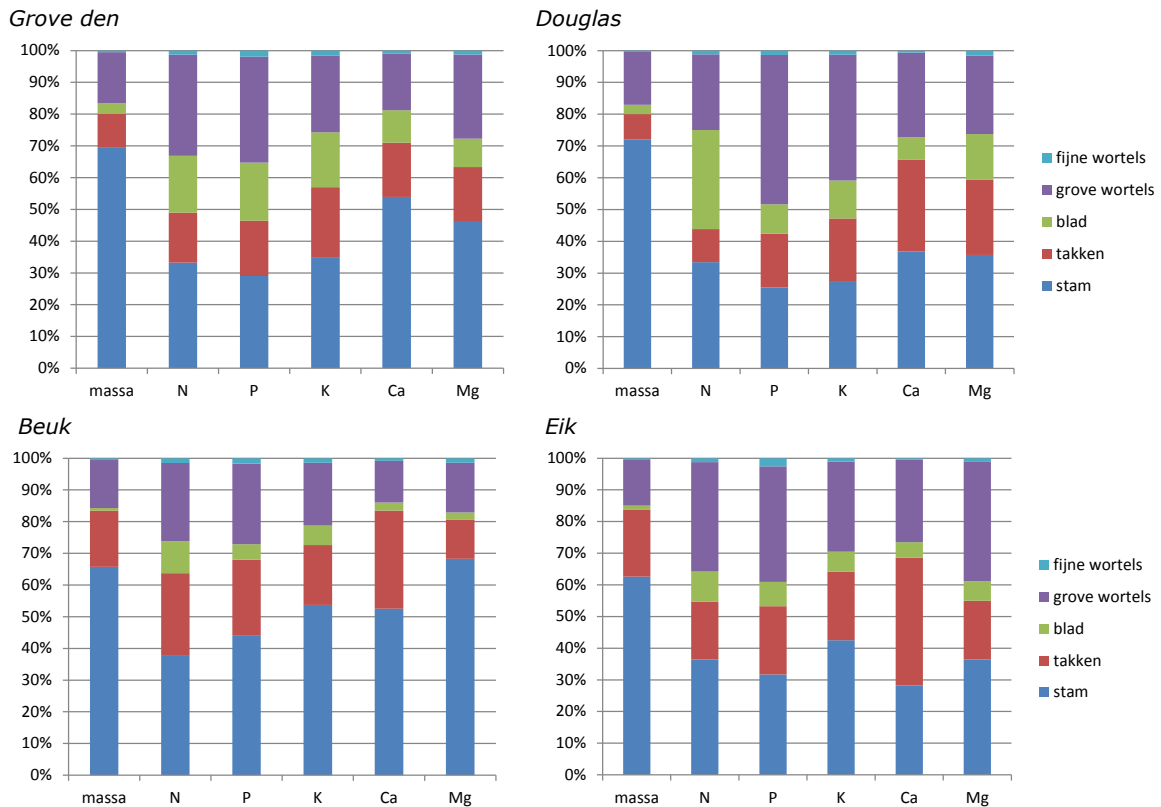
Massa en nutriënten vastgelegd in stammen, takken, wortels en blad in een opstand bij een leeftijd van 100 jaar voor verschillende boomsoorten en groeiklassen.

Soort en groeiklasse	massa (ton ds/ha)	N (kg/ha)	P (kg/ha)	K (kg/ha)	Ca (kg/ha)	Mg (kg/ha)
Grove den 6	221	557	53	221	257	67
Douglas 10	372	881	105	390	510	75
Beuk 8	336	820	100	410	462	97
Eik 6	283	826	56	500	627	97



**Figuur 8** Massa (rechter as) en nutriënten (linker as) vastgelegd in een opstand beuk, groeiklasse 8, over 100 jaar.

In Figuur 9 zijn de vastgelegde massa en nutriënten voor verschillende scenario's weergegeven bij een leeftijd van 100 jaar, verdeeld over verschillende organen van de bomen. Daaruit blijkt dat de stammen veelal het grootste aandeel hebben in de biomassa, maar dat grove wortels bijvoorbeeld het grootste aandeel bevatten van P bij grove den, Douglas en eik. Dit laatste is van belang, omdat die delen na eventuele oogst niet worden afgevoerd en dus weer in het systeem kunnen circuleren.



**Figuur 9** Verdeling over verschillende organen van biomassa en nutriënten na 100 jaar, vastgelegd in een opstand grove den (6, linksboven), Douglas (10, rechtsboven), beuk (8, linksonder) en eik (6, rechtsonder).

---

## 3.6 Balansen van nutriënten

### 3.6.1 Strooisel input

Voor enkele scenario's met regulier bosbeheer (afvoer van stamhout bij dunningen en opbouw van een houtvoorraad) geeft Tabel 13 een verdere uitsplitsing van de input van biomassa en nutriënten in de bodem. Daaruit blijkt dat zowel wortels als blad- en naaldval de grootste input zijn voor biomassa (organische stof) en nutriënten voor de strooisellaag. Voor grove den, Douglas en beuk leveren blad en wortels de grootste input aan nutriënten. Een uitzondering is Ca, dat voornamelijk via het blad geleverd wordt. Bij eik speelt blad ook de belangrijkste rol voor N, P en Mg. Takhout, zowel spontaan als van snoeihout van dunningen, is een relatief kleine component van de input van biomassa en nutriënten. Maar samen met de voorraad takken die is opgebouwd en in potentie bij oogst vrijkomt, is het wel een input die van belang is, vooral voor Ca bij eik.

In de tabel is ook aangegeven welk deel van de netto-opname van nutriënten door afstoting en sterfte weer in de bodem terugkomt via natuurlijke afstoting en snoeihout bij dunningen. Voor de totale biomassaproductie is dit grofweg de helft. Van de nutriënten komt grofweg 70-85% van de netto-opname gedurende de omloop weer terug in de bodem en op termijn deels weer beschikbaar voor de vegetatie. In de tabel is ten slotte aangegeven wat de gemiddelde nutriëntgehalten zijn van de totale strooiselinput. Daaruit blijkt dat de gehalten aan N, P en K gemiddeld weinig verschillen, maar dat voor Ca het gehalte bij grove den gemiddeld grofweg de helft is van dat van de andere boomsoorten, terwijl het gehalte van Mg bij grove den relatief laag is en bij Douglas relatief hoog.

Het blijkt ook dat de loofboomsoorten aanzienlijk grotere hoeveelheden strooisel produceren bij vergelijkbare groeiklassen. Dat komt vooral doordat ze meer bladval hebben, meer takhout hebben in verhouding tot stamhout (hogere expansiefactor) en doordat het hout een hoger soortelijk gewicht heeft.

Tabel 13

Indicatie van de input van biomassa en nutriënten van bomen aan de strooisellaag (**vet gedrukt in ton en kg**), daaronder de verdeling van die input over verschillende organen (snoeihout, bladval etc.), vervolgens de strooiselininput als percentage van de totale biomassa productie respectievelijk nutriëntenopname van bomen, en ten slotte het gemiddelde nutriëntengehalte van de gehele mix van de strooiselininput, voor vier uiteenlopende situaties (verschillende boomsoorten op verschillende groeiplaatsen).

Situatie	massa (ton ds/ha/jr)	N (kg/ha/jr)	P (kg/ha/jr)	K (kg/ha/jr)	Ca (kg/ha/jr)	Mg (kg/ha/jr)	
<b>grove den 6</b>	<b>strooisel incl. snoeihout</b>	<b>4,2</b>	<b>25,1</b>	<b>2,7</b>	<b>10,3</b>	<b>11,8</b>	<b>2,4</b>
	wv. snoeihout	6%	4%	3%	5%	4%	5%
	wv. bladval	32%	42%	33%	33%	55%	28%
	wv. takval	7%	3%	2%	3%	5%	5%
	wv. vrucht	12%	8%	7%	10%	8%	10%
	wv. wortel	44%	44%	54%	50%	29%	51%
	strooisel als % van totaal	51%	75%	78%	77%	74%	69%
	gemiddeld		0,59%	0,06%	0,24%	0,28%	0,06%
	nutriëntengehalte						
<b>Douglas 10</b>	<b>strooisel incl. snoeihout</b>	<b>5,5</b>	<b>33,1</b>	<b>4,8</b>	<b>14,0</b>	<b>36,8</b>	<b>5,1</b>
	wv. snoeihout	4%	2%	3%	4%	3%	2%
	wv. bladval	34%	48%	46%	32%	70%	57%
	wv. takval	10%	4%	3%	4%	7%	5%
	wv. vrucht	9%	5%	6%	9%	7%	6%
	wv. wortel	44%	41%	42%	51%	13%	29%
	strooisel als % van totaal	48%	77%	76%	73%	84%	84%
	gemiddeld		0,60%	0,09%	0,26%	0,67%	0,09%
	nutriëntengehalte						
<b>beuk 8</b>	<b>strooisel incl. snoeihout</b>	<b>7,8</b>	<b>48,3</b>	<b>5,2</b>	<b>20,5</b>	<b>42,1</b>	<b>5,4</b>
	wv. snoeihout	12%	7%	7%	6%	5%	3%
	wv. bladval	33%	49%	40%	48%	75%	58%
	wv. takval	8%	4%	2%	2%	4%	2%
	wv. vrucht	6%	4%	4%	3%	3%	2%
	wv. wortel	40%	37%	47%	42%	13%	35%
	strooisel als % van totaal	51%	76%	72%	71%	82%	71%
	gemiddeld		0,62%	0,07%	0,26%	0,54%	0,07%
	nutriëntengehalte						
<b>eik 6</b>	<b>strooisel incl. snoeihout</b>	<b>8,7</b>	<b>67,0</b>	<b>5,7</b>	<b>18,5</b>	<b>51,1</b>	<b>6,5</b>
	wv. snoeihout	9%	3%	3%	8%	7%	4%
	wv. bladval	38%	66%	57%	37%	65%	58%
	wv. takval	17%	4%	2%	7%	13%	6%
	wv. vrucht	6%	2%	2%	5%	4%	2%
	wv. wortel	30%	25%	36%	44%	12%	30%
	strooisel als % van totaal	61%	82%	85%	67%	83%	78%
	gemiddeld		0,77%	0,07%	0,21%	0,59%	0,07%
	nutriëntengehalte						

### 3.6.2 Totale balans

Door Bonten *et al.* (2015) zijn inschattingen gemaakt van de depositie, verwerking en uitspoeling van nutriënten. Deze zijn in Tabel 14 opgenomen. Daarnaast is ingeschat hoeveel nutriënten er bij verschillende boomsoorten en groeiklassen worden vastgelegd (staande voorraad en oogst) en worden opgenomen voor de kortere cyclus en dus weer via de strooisellaag in de bodem terugkomen op basis van de gegevens in voorgaande paragrafen.

Daaruit blijkt dat er in verhouding tot de input van depositie en verwerking aanzienlijke hoeveelheden nutriënten worden opgenomen, terwijl een belangrijk deel van die opname via sterfte van boomorganen weer vrijkomt.

Een belangrijk aspect hiervan is wellicht dat bij een voortgaande opbouw van de voorraad C in de bodem, en daarmee de voorraad nutriënten, een deel van de nutriënten wellicht voor een bepaalde tijd vast liggen in humus. Het zou goed zijn om dit effect door te rekenen.

**Tabel 14**

*Indicatie van de in- en uitvoer van nutriënten in kg/ha/jr. Depositie, verwerking en uitspoeling zijn afkomstig van Bonten et al. (2015).*

Input/output (+ / -)	Scenario	P	K	Ca	Mg
Depositie (+)		0,6	2,0	5,0	2,8
Verwerking <sup>*(+)</sup>		0,1	2,0 - 2,5 - 0,6	1,2 - 2,2 - 4,8	0,9 - 3,3 - 1,6
Uitspoeling (-)		0,12	3,9	4,3	2,2
Opname staande voorraad <sup>**</sup> (-)	grove den 6	0,8	3,1	4,2	1,1
	Douglas 10	1,5	5,3	7,1	1,0
	beuk 8	2,0	8,4	9,1	2,2
	eik 6	1,0	9,3	10,4	1,9
Opname korte cyclus <sup>***</sup> (+/-)	grove den 6	2,7	10,3	11,8	2,4
	Douglas 10	4,8	14,0	36,8	5,1
	beuk 8	5,2	20,5	42,1	5,4
	eik 6	5,7	18,5	51,1	6,5

\*: resp. basenarm zand (vooral o.a. humuspodzolen), basenrijk zand (vooral o.a. holtpodzolen), leem

\*\* : langetermijnvastlegging in staande voorraad

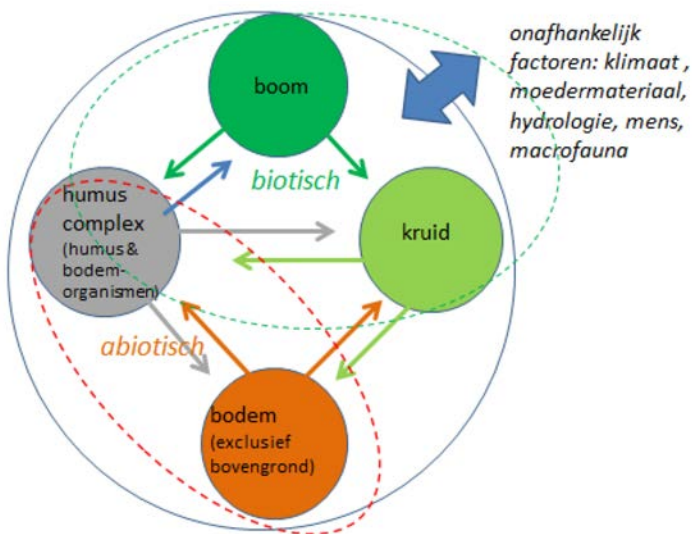
\*\*\*: opname, en komt op relatief kortere of langere termijn weer vrij via input van strooisel

# 4 Humusvorming in bosbodems

## 4.1 Humusvormen in bossen; de verschillende humussystemen

De humusvormen in bossen zijn in een natuurlijk systeem een weerspiegeling van de wederkerige relaties tussen vegetatie (bomen, struiken en ondergroei), bodemorganismen – en in mindere mate fauna – en het abiotisch milieu gevormd door klimaat, moedermateriaal (uitgangsmateriaal), geomorfologie en hydrologie. In de praktijk zijn, zeker in Nederland, vrijwel alle bossen antropogeen beïnvloed.

De factoren die in het bosmilieu spelen, zijn te verdelen in onafhankelijke en afhankelijke factoren (Jenny, 1980; Stortelder, 1998). Onafhankelijke factoren zijn min of meer stabiele factoren die wel het bos beïnvloeden, maar niet afhankelijk zijn van de overige in het bos werkzame factoren. Macroklimaat, moedermateriaal, hydrologie en mens zijn de belangrijkste onafhankelijke factoren. Overigens is de onafhankelijkheid van deze factoren betrekkelijk in verband met klimaatsverandering en meer directe grootschalige ingrepen van de mens. De afhankelijke factoren in het bos beïnvloeden elkaar in wisselende mate. In Figuur 10 zijn de belangrijkste afhankelijke factoren sterk versimpeld weergegeven. Humusvormen en de daarin levende bodemorganismen zijn zo zeer aan elkaar gebonden dat ze hier als een factor zijn weergegeven. De grotere gewervelde fauna (herten, zwijnen, vogels etc.) zijn hier voor het gemak buiten beschouwing gelaten.



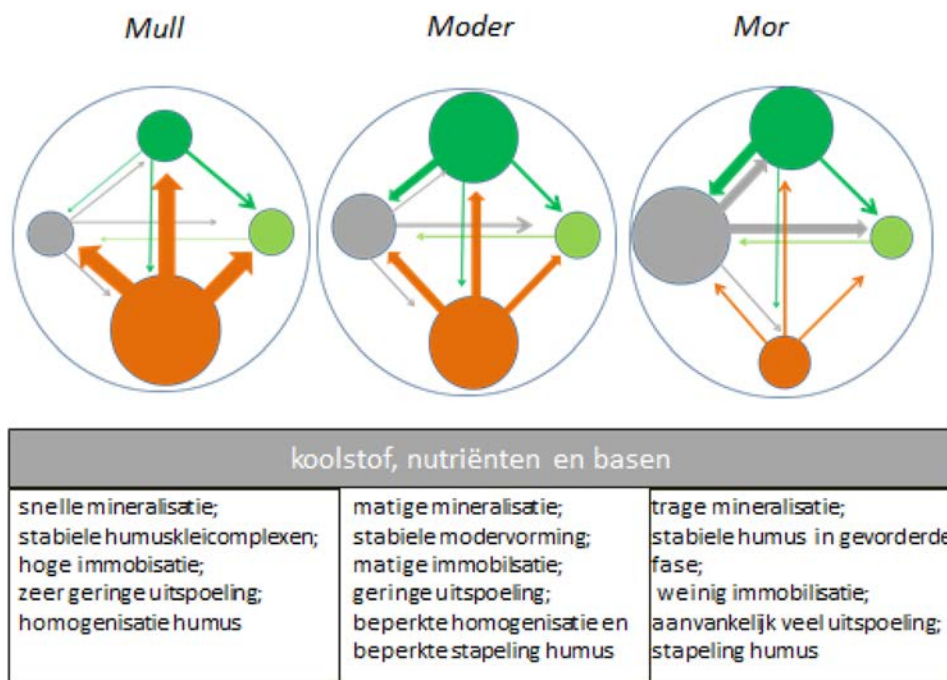
**Figuur 10** De belangrijkste afhankelijke factoren binnen een bosesysteem. In het humuscompartiment overlappen het biotische en het abiotische deel van het bosesysteem.

De afhankelijk factoren bepalen in hoge mate de nutriënten-, vochthuishouding en de concurrentieverhoudingen in het bos (Emme, 1995; Leuschner & Rode, 1999). De humusvorm met de daarin actieve bodemorganismen (het humuscomplex) is weliswaar niet de meest spectaculaire factor, maar vormt wel het middelpunt van het netwerk van afhankelijke factoren (Bever, 2002; Lavelle *et al.*, 2006; Ponge, 2012). Het vormt letterlijk en figuurlijk de overgang tussen het biotische en abiotische milieu. Daarbij is het op te vatten als het meest dynamische onderdeel van de bodem. De humusvorm (strooisellaag en de minerale bovengrond, resp. het ectorganische deel en het minerale, endorgane deel van de humusvorm; Green *et al.*, 1993) vervult binnen dit netwerk enkele belangrijke functies. Het vormt onderdeel van de nutriënten- en vochthuishouding en vormt het bewortelingsubstraat voor

de korte vegetatie. We zullen ons hier beperken tot de terrestrische, min of meer goed geaereerde humussystemen (de invloed van grond- en oppervlaktewater is hier buiten beschouwing gelaten). De humussystemen in het terrestrisch milieu zijn als volgt in te delen:

- het *mull*-systeem, waarin nutriëntenvoorziening vooral bepaald wordt door voedselrijkdom van de minerale ondergrond (de bodem exclusief de humusvorm). De bijdrage van de bomen, de kruidlaag en de humusvorm aan de nutriëntenkringloop is relatief gering (zie Figuur 11 links). De centrale humusvorm is de mull, een humusvorm waarin organisch materiaal als strooisel, dood hout en wortelresten snel omgezet wordt onder invloed van hoge activiteit van een complex netwerk van bodemorganismen (vooral bacteriën en macrofauna als regenwormen);
- het *mor*-systeem, waarin organisch materiaal slecht worden omgezet in een milieu waarin het moedermateriaal voedselarm is en daardoor minder bijdraagt aan de nutriëntenvoorziening. De rol van de humusvorm vervult een belangrijkere, maar ook andere rol in het ecosysteem vergeleken met het mull-systeem (Figuur 11 rechts). Door trage afbraak van het strooisel, waarbij vooral schimmels actief zijn, accumuleert een groot deel van de koolstof en nutriënten in de ectorganische humus laag;
- het *moder*-systeem: dit systeem kenmerkt zich door intermediaire humusvormen waarin de vertering van de organische stof ten opzichte van de *mull* traag verloopt, maar ten opzichte van het *mor*-systeem snel verloopt. Dit milieu kenmerkt zich daarnaast door een lage activiteit van macro-bodemfauna (regenwormen etc.) en een hoge activiteit van de microfauna. De nutriënten worden deels opgeslagen in zowel het minerale deel als het organogene deel van de humusvorm (Figuur 11 midden). De rol van de boomsoort is in dit overgangssysteem in veel gevallen doorslaggevend. Overigens wordt de mullmoder-humusvorm (zie hoofdstuk 5) ook tot het modersysteem gerekend.

Op grotere tijdschaal kunnen verschuivingen plaatsvinden van het ene systeem richting het andere, bijvoorbeeld van *mor* richting *moder*.



**Figuur 11** Het relatieve belang van de afhankelijk factoren in respectievelijk het mull-, moder- en morsysteem in de koolstof-, nutriënten- en basencyclus van een boscysteem. Boomlaag = groen; ondergroei = lichtgroen; de humusvorm = grijs; de minerale bodem (exclusief bovengrond) = oranje. Het gewicht van de verschillende **factoren binnen de nutriëntencyclus** is weergegeven door de grootte van de bollen en de dikte van de pijlen. Onder de figuren zijn de belangrijkste verschillen in koolstof-, nutriënten- en basenhuishouding weergegeven.



In Figuur 11 wordt een indruk gegeven van de rol die de verschillende afhankelijke factoren spelen binnen de nutriëntenhuishouding van het boscysteem. In het mullstelsel, dat in zijn stabielste vorm vooral op kleiig, kalkhoudend moedermateriaal te vinden is, speelt de overvloedige nutriëntenvoorraad in de minerale bodem de bepalende rol. Boomsoort, ondergroei en humuscomplex zijn ondergeschikt. Binnen het humuscomplex is de gedeeltelijke mineralisatie van organisch materiaal en de omzetting in humus-kleicomplexen en vooral de immobilisatie van nutriënten in de biomassa van het uitbundige bodemleven belangrijk. Opslag van koolstof en nutriënten is minder belangrijk dan snelle cycli waarin de nutriënten snel en makkelijk beschikbaar komen aan de vegetatie waarbij weinig nutriënten via uitspoeling het systeem verlaten. De humusvorm, als zichtbaar resultaat de activiteit van het bodemleven, speelt hier vooral een indicerende rol.



**Figuur 12** Voorbeelden van links naar rechts van mull-, moder- en mormoderhumusvormen.

In het morsstelsel – of eigenlijk mormoderstelsel – neemt de rol van de minerale bodem in de nutriëntenhuishouding verder af en neemt de rol van de humusvorm toe. Dit stelsel is in Noordwest-Europa vooral gekoppeld aan kalkarm, leemarm, zandig moedermateriaal. Mor-vorming op kleigronden is overigens beperkt tot tropische klimaatzones. Kenmerkend voor dit stelsel is de hoge gevoeligheid voor uitspoeling van nutriënten en basen door het geringe bindend vermogen van de minerale bodem en de geringe activiteit van de bodemfauna. Schimmels zijn de dominante omzetters van organisch materiaal. De gevoeligheid voor geringe beschikbaarheid van nutriënten wordt in ouder wordende systemen verlaagd en gecompenseerd door accumulatie van koolstof, nutriënten en basen in grotendeels ectorganische humusvormen met een hoog gehalte aan slecht afbreekbare lignine-rijke humustypen (Berg & MacLaugherty, 2008). De humusvorm functioneert (of althans streeft ernaar) als nutriëntenvoorraad, wortelsubstraat, zaai-bed, vochtvoorraad en filter voor het boscysteem. De rol als indicator van een veranderend milieu is gering. Vooral de functie van een dik ontwikkelde humusvorm voor de vochthuishouding van bos en hei wordt vaak over het hoofd gezien en daarmee onderschat (Leuscher & Rode, 1999; Bijlsma, 2013).

Het moder- en mullmoderstelsel werkt intermediair t.o.v. mull en mor. Het komt vooral voor op lemig maar kalkarm moedermateriaal. Deels wordt het strooisel omgezet in stabiele moderdeeltjes (zowel endorganisch als ectorganisch) en deels komt het in de vorm van mineralisatie beschikbaar en wordt deels vastgelegd in de biomassa van de meso-bodemfauna en wordt weer voor een ander deel tijdelijk opgeslagen in de vorm van halfverteerd ectorganisch strooisel. De minerale bodem speelt een minder grote rol in het stelsel in vergelijking met het mullstelsel en de rol van het humuscomplex

---

is wat groter. Het modersysteem twijfelt als het ware tussen de strategie van snelle omzetting en immobilisatie in de bodemorganismen en de strategie van accumulatie en vastlegging van humus en nutriënten in de humusvorm. In zo'n 'twijfelend' systeem speelt de kwaliteit van het strooisel, ofwel de boom- en struiksoorten, een doorslaggevende rol (Hommel *et al.*, 2007). Bomen en struiken met een relatief rijk, voor het bodem leven aantrekkelijk strooisel sturen de humusvorm richting mull, terwijl boomsoorten met slecht verteerbaar strooisel een ontwikkelingsrichting naar zure moder en mormoder bevorderen (Hommel *et al.*, 2007). In hoofdstuk 5 zal hier verder op ingegaan worden. De rol van de humusvorm is hier deels indicierend en deels dient het als 'voorraadkast' en buffer. In Nederland behoren de meeste bossen tot het moder- en morsysteem. In de volgende paragrafen beperken we ons dan ook voornamelijk tot deze twee systemen.

## 4.2 Moedermateriaal en humusvorming

Bodemvruchtbaarheid, hier opgevat als de beschikbaarheid van nutriënten en basen, wordt geacht beïnvloed te worden door de eigenschappen van het moedermateriaal. De relatie tussen geologie, ofwel de mineralogische samenstelling van de bodem en klimaat, is grofweg de belangrijkste factor in humusvorming (Green *et al.*, 1993; Ponge *et al.*, 2011). In het deel van het moedermateriaal waarin bodemvorming heeft plaatsgevonden, heeft in arme systemen grofweg een verarming van nutriënten plaatsgevonden door uitspoeling. Dat betekent dat in de diepere bodemlagen, waar het moedermateriaal vrijwel onveranderd is, er meer nutriënten en basen beschikbaar zijn in vergelijking met het verarmde minerale deel van de bodem. Bomen kunnen in principe door hun relatief diepe worteling deze bronnen benutten en inbrengen in de humuscyclus.

Ook kunnen bomen dieper gelegen, afwijkende, rijkere moedermaterialen benutten (bijvoorbeeld potkleien onder dekzand). Dit effect is in hoge mate boomsoort-afhankelijk (Hommel *et al.*, 2007). Binnen gebieden met vergelijkbaar moedermateriaal en klimaat is een factor als boomsoort van belang (Norden, 1994; Vesterdal, 1998; Hommel *et al.*, 2007). De bodemvruchtbaarheid van de bosbodem, en daarmee de ondergroei, wordt voor een groot deel bepaald door de eigenschappen het humuscomplex (door het holorganische en minerale deel en de daarin werkzame bodemorganismen). Zoals gezegd, wordt de humusvorm die ontstaat grotendeels bepaald door de aard van het moedermateriaal. In rijke systemen door de aanwezigheid van basen en nutriënten en in de arme systemen door het ontbreken daarvan. In grote lijnen wordt de humusvorm dus bepaald door klimaat, de nutriënten- en basenhuishouding in de minerale bodem, de vocht- en de kwaliteit en kwantiteit van de strooisel en dode wortel-input (Green *et al.*, 1993; Leuscher & Rode, 1999). Als we klimaat en grondwaterinvloed buiten beschouwing laten, is het moedermateriaal de belangrijkste bepalende factor voor de bodemvruchtbaarheid. In oude, arme bossystemen is de actuele, directe invloed van het moedermateriaal overigens minder dan in jonge systemen. Uiteraard werkt de invloed van het moedermateriaal via de boomwortels op de humusvorming via de bodemorganismen. In deze paragraaf zal op de schakel van bodemorganismen slechts beperkt ingegaan worden. Hiervoor wordt verwezen naar paragraaf 3 en vooral naar hoofdstuk 4.

### **Mullstelsysteem**

Meer nutriënten en basen betekenen bij voldoende aeratie van de bodem, een actief bodemleven, snelle omzetting van organische stof in stabiele (klei-)humuscomplexen en hoge mineralisatie (zie § 3.1). Vanuit de humusvorm bekeken, is er sprake een mullstelsysteem op kleiige of leemrijke substraten met een hoge pH. Kenmerkend is – naast de hoge activiteit van de bodemfauna – het ontbreken van een permanente strooisellaag (Figuur 3.1). Met ander woorden: het resulteert in een structuurrijke, minerale, endorganische humusvorm die synoniem is aan de bovengrond van de bodem. De bioactiviteit wordt in hoge mate bepaald door regenwormen en bacteriën. Immobilisatie door het bodemleven is hoog. Op het mullstelsysteem zal niet verder worden ingegaan.

### **Modersysteem**

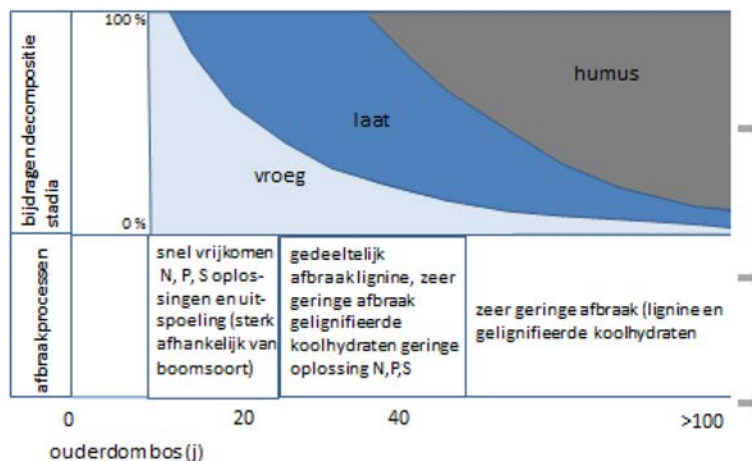
In matig rijke moedermaterialen (o.a. kalkarme lössleem en lemige zanden) verloopt vertering van het strooisel aanzienlijk langzamer dan in het mullstelsysteem. De pH, P- en K-gehalten en de basenverzadiging zijn in dit soort moedermateriaal hoger dan in de arme zandige gronden van het morsysteem. Ook het vochthoudende vermogen van het materiaal is aanzienlijk hoger dan in die arme zandgronden. In het zuurdere en voedselarmere bodemmilieu is vooral de mesofauna (springstaarten,

potwormen en mijten; zie hoofdstuk 4) actief. De meest specifieke humusvormen in de matig rijke substraten zijn de moder humusvormen. Deze humusvormen worden gekenmerkt door de aanwezigheid van een matig dikke, permanent aanwezige ectorganische laag met een hoog gehalte aan (sferoïdale) moderdeeltjes die min of meer geleidelijk overgaat in het minerale deel van de humusvorm (eveneens rijk aan moderdeeltjes; zie Figuur 10). De moderdeeltjes zijn stabiel en in geringe mate gevoelig voor uitspoeling. Ze worden veel aangevreten door bodemorganismen (zie hoofdstuk 4), waardoor ze in het veld moeilijker herkenbaar zijn. Op den duur kunnen de moderhumusvormen op een bepaald moeder materiaal onder invloed van bijvoorbeeld verandering van boomsoort, hydrologie of atmosferische depositie (Berg & Mc Clagherty, 2008) overgaan in meestal armere humusvormen.

Juist in dit milieu is de kwaliteit van het aangevoerde strooisel van belang voor de humusvorming. Bij aanvoer van gunstig strooisel (bijvoorbeeld Es, Linde, Esdoorn) kunnen mull-humusvormen ontstaan die echter – in tegenstelling tot die van voedselrijke substraten – op de langere termijn minder stabiel zijn; zij zijn afhankelijk van het voortbestaan van de boomsoortensamenstelling.

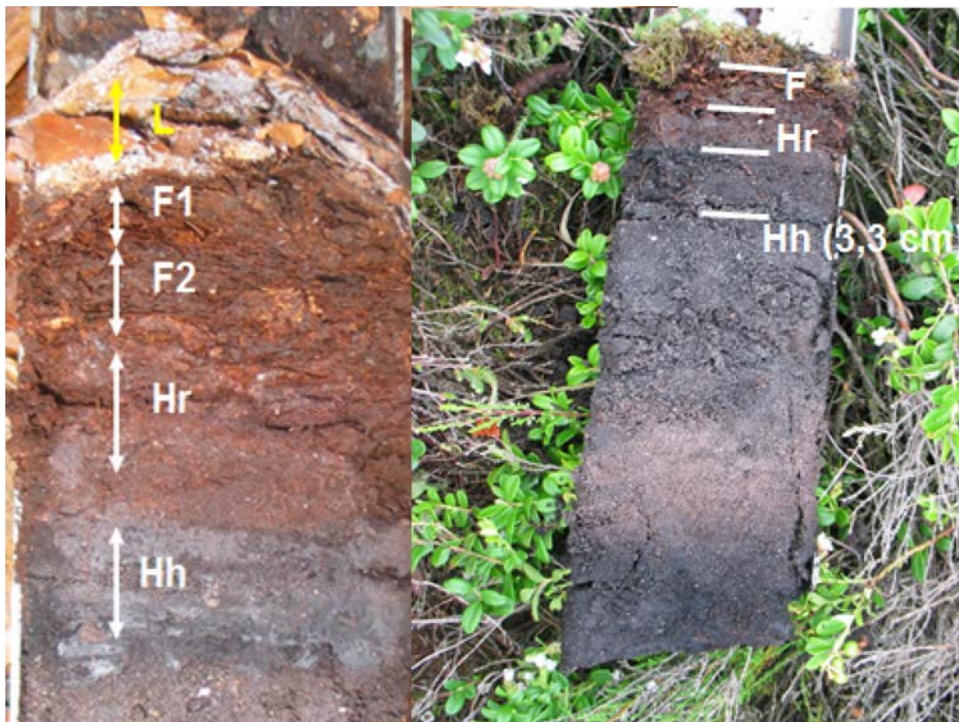
### Morsysteem

Op arme substraten als kalkloze zanden wordt de humusvorming vooral gestuurd door het gebrek aan basen. De humusvormen (mormoder tot mor; zie Green *et al.*, 1993; Van Delft *et al.*, 2007) kenmerken zich door stapeling van organische stof op de minerale bodem door een geringe activiteit aan bodemfauna. De zeer trage vertering (ook hier weer boomsoort-afhankelijk) verloopt grotendeels via schimmels. Het ectorganisch deel van de humusvorm ligt, door het gebrek aan homogeniserende bodemfauna, scherp op de minerale bodem. De meest kenmerkende humuslaag in de humusvormen wordt gevormd door de ligninerijke, stabiele amorfe humuslaag (H- of OH-laag; Green *et al.*, 1993; Van Delft *et al.*, 2007; Zanella *et al.*, 2011). Deze ligninerijke H-laag is te zien als antwoord van het ecosysteem op de armoede van het moeder materiaal en verdere verarming door uitspoeling. Een van de belangrijkste kenmerken van de humusystemen op de arme substraten is de functie van recycling van de nutriënten en basen in het bossysteem. Recycling van nutriënten en basen en beperking van het verlies door uitspoeling via de bodem zijn in de bosesystemen van de arme substraten van levensbelang. De factor tijd is voor de humusontwikkeling een zeer belangrijke factor. Voor de opbouw van een substantiële, goed functionerende (bufferende) humusvorm is tijd nodig. In bossen zal de vorming humuslaag (voor dit systeem amorf) op zijn minst 40 jaar nodig zijn (Emmer, 1995). Bij bebossing van jonge substraten (bijv. stuifzand) of in bosbouwssystemen waarin de humuslaag verwijderd of aangetast is, ontbreekt deze recycling (Sevink & De Waal, 2010).



**Figuur 13** Verschillende fasen in humusontwikkeling in het arme morsysteem. In de vroege fasen is het systeem gevoelig voor uitspoeling van belangrijke nutriënten. In de humusfase (oud bos) worden in de dikke ligninerijke, stabiele humus de belangrijkste nutriënten en basen vastgehouden om zo, meestal met tussenkomst van mycorrhiza, weer beschikbaar te komen voor boom en ondergroei (naar Berg & McLaugherty, 2009; Bijlsma *et al.*, 2014). Op deze wijze compenseert het systeem de relatieve armoede van het moeder materiaal.

Meier en Leuschner (2005) hebben op basis van een steekproef van 180 strooisellagen in oud beukenbos in 9 substraattypen aangetoond dat op onvruchtbaarder moedermateriaal geen aanpassing plaatsvindt in de vorm van een efficiëntere resorptie van de bladeren van bomen t.o.v. rijker substraat, wat suggereert dat de bomen geen vitaliteitsproblemen ondervinden. Alleen hoge gehalten van Ca, Mg en vooral Mn in nutriëntrijk moedermateriaal vertalen zich in hogere gehalten in de nutriëntenkringloop. Hun conclusie is dat verschillen in moedermateriaal voor anderen nutriënten wordt gecompenseerd door een ander mechanisme. Dat mechanisme moeten we volgens Meier en Leuschner zoeken in het functioneren van de strooiselcyclus: een efficiëntere strooiselcyclus, waarin zo veel mogelijk wordt voorkomen dat de vitale en schaarse nutriënten de wortelzone uitspoelen naar de diepe ondergrond. Het voordeel voor de boom is dat er minder energie (ook vernieuwen van fijne wortels; verlagen van de turnover) in de opname van nutriënten gestoken hoeft te worden, zo is de gedachte. Vooral de amorfe H-laag is in staat nutriënten en basen vast te houden. Overigens kan bij humuspodzolen een goed ontwikkelde humus-B een soortgelijke functie vervullen (Nielsen *et al.*, 2002). Uiteraard speelt hier ook de diepere beworteling van bomen een rol, waardoor rijkere lagen in de ondergrond kunnen worden benut.

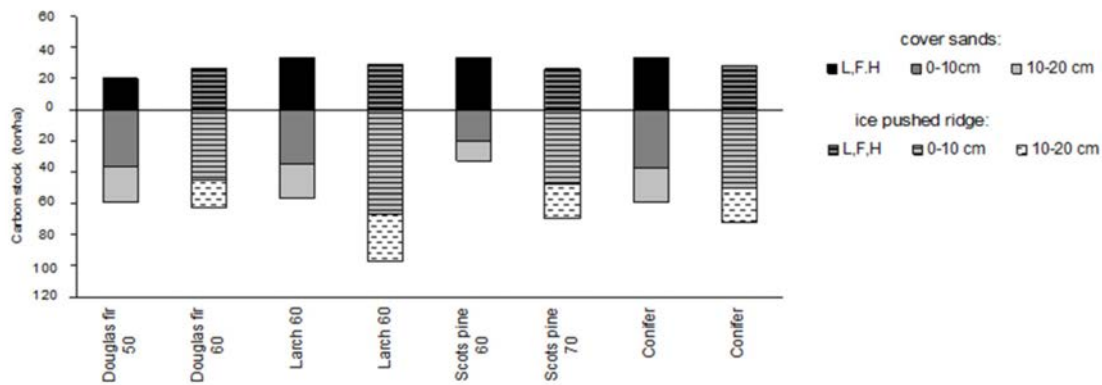


**Figuur 14** Een dikke amorfe H-laag die dominant is in een oud bos (link) en in oude heide (rechts) dat in de 'humusfase' verkeert.

### 4.3 Opslag van organisch materiaal en nutriënten in humus

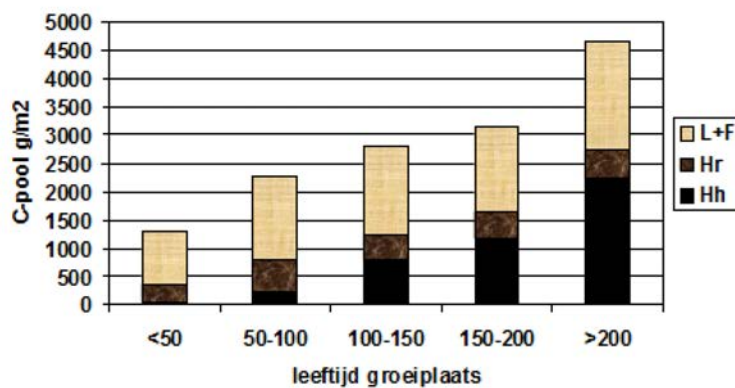
#### Input organische stof en koolstof

Uit bovenstaande blijkt dat de input van organisch materiaal in de humusvorm een belangrijk onderdeel vormt van de nutriëntenkringloop. De minerale samenstelling van het moedermateriaal is van groot belang. Maar binnen gebieden met vergelijkbaar moedermateriaal zijn de aard en de hoeveelheid organisch materiaal van belang. De input van het humuscompartiment bestaat onder natuurlijke omstandigheden vooral uit blad, dode wortels, dode takken en dood stamhout van zowel bomen als struiken (zie Tabel 1 en 7, hoofdstuk 2). In de mullsystemen zijn vrijwel alle organisch gebonden nutriënten opgeslagen in de minerale bovengrond. In de mor- en modersystemen wordt een belangrijk deel van de organisch gebonden nutriënten in de vorm van bovengrondse organische stof (strooisel) opgeslagen op de minerale bodem (Figuur 15).



**Figuur 15** Koolstofvoorraden in humusvormen onder verschillende naaldhoutsoorten op respectievelijk leemarme dekzanden (coversands; morsysteem) en zwak lemige stuwwallen (ice pushed ridge; modersysteem). De hoeveelheid opgeslagen C is evenredig met de hoeveelheid van de belangrijkste nutriënten. Duidelijk is dat ook in arme, vrij jonge bossystemen de minerale bovengrond de belangrijkste mineralenpool is, maar ook dat de hoeveelheid in het ectorganisch deel beslist niet verwaarloosbaar is (Schulp, 2012; De Waal et al., 2013).

### Eik op zwak lemige droge zanden



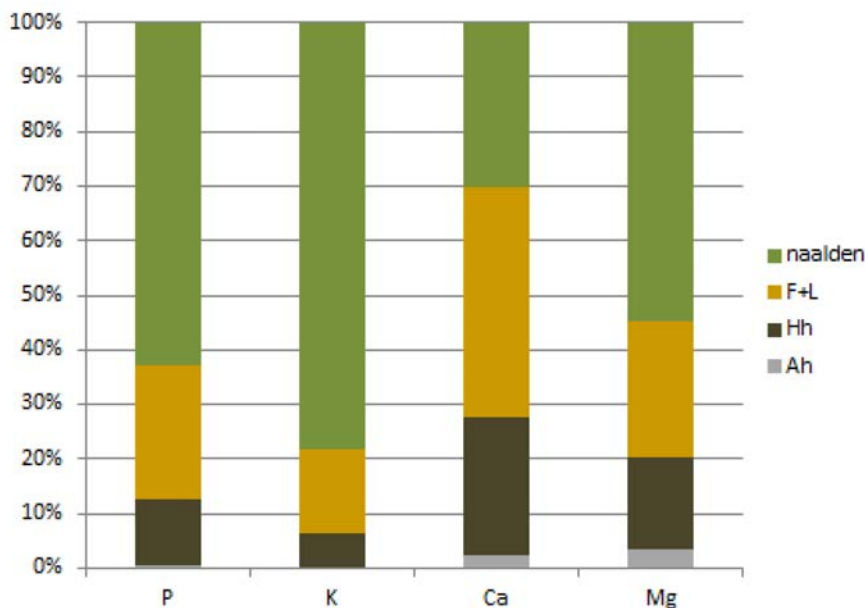
**Figuur 16** Opbouw van de hoeveelheid ectorganische C in een ouder wordend eikenbos in een morsysteem (bron: BES-bestand). De hoeveelheid C opgeslagen in de L-, F- en H-horizont is aan een optimum gebonden. De hoeveelheid opgeslagen C in de amorfe H-laag is theoretisch onbeperkt (Berg & Laskovski, 2006).

De hoeveelheid opgeslagen organische stof of koolstof hangt daarbij ook in hoge mate van de leeftijd van het bos en groeiplaats af (Figuur 16). Voor bijvoorbeeld een 120 jaar oud beukenbos op ontkalkte lössgrond (arm modersysteem) in Midden-Duitsland is ongeveer twee keer zoveel organische stof aanwezig in de ectorganisch humuslagen als in de biomassa (Ulrich, 1973). Berg & Laskovski (2006) stellen dat de accumulatie van strooisel in een gematigd klimaat in arme systemen in theorie onbegrensd is, zolang het bossysteem ongestoord blijft (geen bosbrand, stormschade of houtoogst). In de arme modersystemen is bij opstanden van 60 jaar twee- tot driemaal zoveel organische stof opgeslagen in het minerale deel van de humusvorm als in het ectorganisch deel (Figuur 16). In oude mormodersystemen zal de verhouding eerder 1:1 zijn. Op zandgronden met een mormodersysteem accumuleert onder oud loofbos 10 kg /m<sup>2</sup> (120 jaar oud) op de minerale bodem, terwijl dit op rijke moder- of mullmodersystemen rond de 2 kg/m<sup>2</sup> is. In mullsystemen accumuleert vrijwel geen uitwendig strooisel door hoge mineralisatie en homogenisatie, maar wordt gedeeltelijk in endorganische lagen vastgelegd. Uiteraard verschilt de input van organische stof ook per boomsoort (zie ook hoofdstuk 2). Podrazsky et al. (2009) schatten de hoeveelheid organische stof in de ectorganische humusvorm van oude opstand op arme gleygronden op ruim 130 t/ha. Het leeuwendeel (80%) bevindt zich in de H-laag (hoog soortelijk gewicht).

Beheer heeft invloed op de opbouw van organische stof in de bodem. Vesterdal *et al.* (1995) laten zien dat (vooral bij armere (mor)bodems) bij intensievere oogst minder C in de bodem accumuleert. Pötzelsberger en Hasenauer (2015) concluderen dat bij uitkapbos de hoeveelheid C in de bodem groter is dan gelijkjarig bos met fijnspar onder verder gelijke omstandigheden.

### Gehalten van nutriënten in strooisel

Naast de hoeveelheid organische stof is de concentratie van nutriënten in de verschillende stadia van vertering van de organische stof bepalend voor de totale voorraad. De voorraad nutriënten die in de humusvorm wordt vastgelegd, worden vooral bepaald door het moedermateriaal (en klimaatype), de boomsoort en de leeftijd van de opstand. De verschillende humushorizonten die de verschillende stadia van humusvertering vertegenwoordigen, leiden tot verschillende concentraties aan nutriënten. De concentraties aan P, K, Ca en Mg binnen het humusprofiel zijn in het algemeen het hoogst in de weinig verteerde strooisellaag (L en F) en het laagst in de amorfe H-laag. Ca en Mg en N en P worden vrij effectief vastgehouden in de H-laag, terwijl K het meest mobiel is (Nielsen *et al.*; Podrasky *et al.*, 2009). De relatieve gevoeligheid voor uitspoeling van K wordt gecompenseerd in de nutriëntencycles door een veel hogere efficiëntie bij de resorptie van K voor de bladval (Meier & Leuschner, 2009; Hagen Thorn, 2005). Op arme gronden creëren de oude bossystemen met het dikker worden van de H-laag dus een stabiele voorraad aan basen en nutriënten, terwijl in jonge systemen de nutriënten vooral beschikbaar zijn in de F-laag door relatief snelle mineralisatie van organische stof. Vooral K en Mg worden snel gemineraliseerd (Gosz, 1973). De snel beschikbare nutriënten in de strooisellaag worden vooral aangevoerd via bladstrooisel. Takhout heeft in het algemeen een wat lager gehalte aan nutriënten en speelt een kleinere rol, terwijl via dood stamhout, met relatief lage gehalten aan nutriënten, bij regulier bosbeheer met oogst de minste nutriënten in de humusvorm terechtkomen (zie hoofdstuk 3, o.a. Tabel 7). Humusvormen met een hoog gehalte aan houtresten hebben echter wel een bijzonder hoog vochthoudend vermogen.



**Figuur 17** Relatieve concentraties van P, K, Ca en Mg in een oud naaldbos met o.a. Grove den op arme gronden (Podrasky *et al.*, 2009). De concentraties van naalden (voor de val) zijn ontleend aan Berg & McLaugherty.

Figuur 17 geeft een overzicht over de verandering van concentraties in de verschillende humuslagen en naalden aan bomen voor een oud gemengd naaldbos (Podrasky *et al.*, 2009; Berg & McLaugherty, 2009). Daarin valt op dat P- en vooral K-concentraties in de naalden (nog niet gevallen) hoog zijn ten opzichte van de concentraties in deels verteerd strooisel (F + L), grotendeels verteerde humus (Hh) en de minerale Ah-laag. Deze nutriënten worden minder goed in de H-laag vastgehouden dan Ca en Mg. Voor K is dit enerzijds het gevolg van een hoge resorptie en anderzijds de hoge mobiliteit in het

humussysteem, met andere woorden: het spoelt snel uit (Berg & McLaugherty, 2008; Nielsen *et al.*, 2000). Voor P geldt dit overigens in mindere mate. De beperkte resorptie van Ca leidt tot hogere concentraties in het ectorganische humusprofiel (relatief door verminderd gewicht van het strooisel door mineralisatie). Ca – en in mindere mate Mg – wordt blijkbaar relatief goed vastgehouden in de humusvorm en de levende naalden/bladeren. In jong bos (zie § 4.2) zijn de L- en F-laag relatief het dikst en dragen dus het meest bij aan de nutriëntenhuishouding. In een ouder bos waar een dikke recalcitrante humuslaag is ontstaan (H), wordt P beter geconserveerd in de amorfe humuslaag (Hh) dan in een jonger systeem. Terwijl ook hier weer Ca en Mg goed geconserveerd worden. In absolute hoeveelheden is de voorraad nutriënten vanwege hun grote dichtheid het grootst in de H- en de Ah-horizont (zie ook Figuur 15). Zoals al is vastgesteld, kan in oude, arme humussystemen de dikte van de recalcitrante H-laag in theorie onbegrensd toenemen. De dikste H-lagen die in Nederland zijn aangetroffen zijn dikker dan 10 cm tot meer dan 20 cm (o.a. Mantingher bos, Norger holt, Jolderen bos; BES-gegevens, Stockmar, 1975; De Waal, 1996).

Naast het moeder materiaal en de leeftijd van de opstand zijn, zoals al opgemerkt, de boom- en struiksoort van belang voor de hoeveelheid nutriënten die in omloop komen. Op matig arme moder- en mullmoder groeiplaatsen (kalkarm leemhoudend zand) kan de boomsoort de ontwikkeling sturen in de richting van een mull dan wel moder of zelfs mormodersysteem (Hommel *et al.*, 2007). Onder bomen en struiken met een relatief rijk strooisel als Linde, Es, Esdoorn of Hazelaar neigt de ontwikkeling naar een arm mullstelsel (zure variant met een uiterst dunne strooisellaag en een matige activiteit van wormen), onder Haagbeuk naar het modersysteem en onder Eik, beuk en naaldhout naar een mormodersysteem. Lijsterbes en Berk hebben in extreem arme zure milieus een 'verbeterend' effect op vertering van de humus (Emmer, 1995). Uit gegevens (o.a. Nörden, 1994; Vesterdal & Raulund-Rasmussen, 1998; Hommel *et al.*, 2007; Berg & McLaugherty, 2008) blijkt dat de boomsoorten met rijkstrooisel (o.a. Es, Esdoorn, Linde) vooral een hogere Ca-gehalte (en een hogere calciumverzadiging) hebben dan bomen met een arm strooisel (Eik, Beuk en naaldbomen). Uit onderzoek van Meier en Leuschner blijkt dat alleen hoge gehalten aan Ca substantieel invloed hebben op de gehalten in het strooisel.

Tabel 15

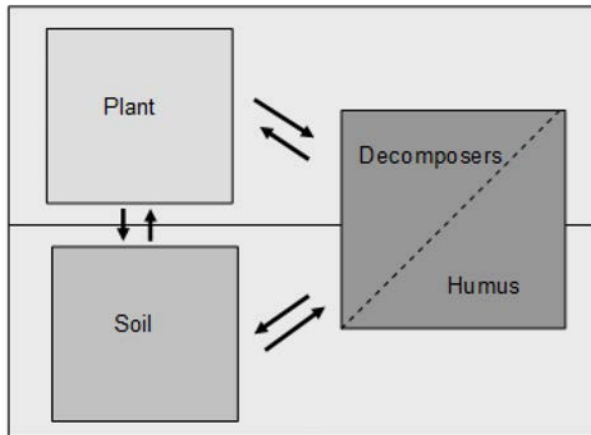
*Gehalten van nutriënten (gemiddeld) in blad van verschillende boomsoorten (op basis van Hagen-Thorn 2006; Berg en McLaugherty, 2014; Dziadowiec, 1987; Jacob, 2009; Carnol, 2013).*

Boomsoort	N	P	K	Ca	Mg
Berk	1,31%		0,52%	1,02%	0,18%
Beuk	0,90%	0,08%	0,37%	1,21%	0,12%
Corsicaanse den	0,47%	0,05%	0,35%	0,78%	0,13%
Eik	1,33%	0,10%	0,20%	0,99%	0,11%
Es	1,57%	0,07%	0,88%	2,88%	0,29%
Esdoorn	0,95%	0,14%	1,03%	2,51%	0,22%
Fijnspar	0,80%	0,07%	0,24%	1,20%	0,07%
Grove den	0,76%	0,07%	0,25%	0,47%	0,05%
Linde	1,33%	0,11%	0,62%	2,65%	0,21%
Douglas	0,87%	0,12%	0,24%	1,40%	0,16%
Gemiddeld	1,00%	0,09%	0,45%	1,43%	0,13%

Een andere bijdrage aan het strooisel die invloed heeft op humusvorming is de atmosferische depositie. Toevoer van stikstof kan via de atmosfeer in een bepaald stadium van vertering van invloed zijn op de humusomvorming. In late en humusfasen van ontwikkeling (Figuur 3.3.1) heeft atmosferische depositie van N een remmende invloed op de humusafbraak (Matzer, 1997; Berg & McLaugherty, 2008).

## 4.4 Bodemorganismen en humusvorming

De humusvorming wordt in die mate gestuurd door de bodemorganismen dat men kan spreken over een systeem waarin de humusvorm in strikte zin de abiotische component van het humussysteem vormt en de bodemorganismen het levende deel vormen. De abiotische component is de weerslag van de activiteit van de bodemorganismen (of het ontbreken daarvan). Classificatiesystemen zijn dan ook gebaseerd op zichtbare gevolgen van de biologische activiteit (vooral de Europese classificatie van Zanella *et al.*, 2011). Het bodemleven en zijn milieu, de humusvorm, vormen het systeem waarin allerlei terugkoppelingsprocessen plaatsvinden tussen bodem en plant (Bever, 2002; Ponge, 2012; Lavelle *et al.*, 2006).

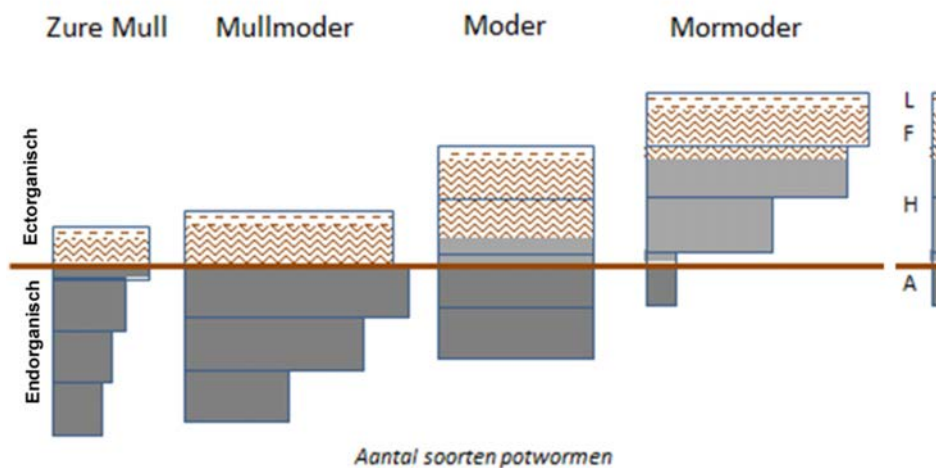


**Figuur 18** De bodemorganismen zijn zo verweven met de humusvorm dat ze opgevat worden als een systeem (Naar Graefe & Beylich, 2006).

Elke verandering in het abiotische deel van de humusvorm is sterk gerelateerd aan veranderingen van het biotische deel van de bodemorganismen. Het zo gedefinieerde humussysteem (humusvorm en bodemleven) is te zien als een knooppunt van zelfregulerende eigenschappen van de bovengrondse en de ondergrondse delen van het ecosysteem (Bever, 2002; Ponge, 2012). De hoofdindelingen van de systemen mull, moder en mor(modere)indeling is in mindere of meerdere mate indirect gebaseerd op de dominante activiteit van bodemorganismen: resp. regenwormen, springstaarten, mijten en potwormen en ten slotte schimmels (zie ook § 4.1) en de waarneembare geleding in humuslagen (Green *et al.*, 1993; Van Delft *et al.*, 2007; Zanella *et al.*, 2011).

Uit Figuur 19 blijkt dat per humusvorm vooral het aantal soorten, de diversiteit aan soorten en de horizont waarin de organismen actief zijn, onderscheiden. De potwormen waar de figuur betrekking op heeft, zijn actief in het verkleinen van strooisel, vermenging, aggregaatvorming en het luchtiger maken van de structuur. Zij voeden zich met bacteriën en schimmel waardoor ze bijdragen aan het remobiliseren van de in bacteriën en schimmels vastgelegde nutriënten. Hun voorkomen is sterk aan het voorkomen van deze micro-organismen gekoppeld (Graefe, 2004). Zij zijn daarbij vooral actief in een pH(CaCl<sub>2</sub>)-bereik van 3 tot 4.2. Bij hogere pH's komen er in de regel (er zijn uitzonderingen) rijkere mulls voor. In deze mulls zijn vooral regenwormen actief waardoor alle strooisel snel verteerd wordt en vermengd wordt met de minerale bovengrond. Dit kan afhankelijk van de soort regenwormen tot vrij diep plaatsvinden. Zij zullen verder buiten beschouwing gelaten worden. Regenwormen komen in het algemeen niet voor bij pH's (KCl, CaCl) beneden de 4.5. Er bestaan echter aanwijzingen dat bij aanvoer van aantrekkelijk strooisel een lagere pH getolereerd wordt (Hommel *et al.*, 2007).





**Figuur 19** Activiteit van potwormen en het aantal soorten per humusvorm en per horizont in een Beuken-Parelgroenbos bij Duisburg. Elk omkaderd blokje vertegenwoordigt een diepte van 2,5 cm (Naar Graefe, 2004).

Uit Figuur 19 blijkt dat elke humushorizont verschilt in activiteit van de bodemfauna (zowel aantal en soort). Dat impliceert ook dat met het ouder worden of het veranderen van het bosecosysteem niet alleen de uiterlijke humusvorm verandert (ontstaan en het dikker worden van de amorfe H-laag), maar ook de samenstelling van de bodemfauna en daarmee de complexe voedselkringloop. In een vergevorderd stadium van afbraak van dood hout en takken, waarin minder soorten voorkomen, is het dode hout als onderdeel te zien van het humusprofiel.

Macro-detrivoren als duizendpoten en pissebedden zijn vooral gebonden aan dood hout. Op rijke bodems geeft de pH in dood hout een goede indicatie van de staat van vertering (de pH neemt af naarmate de vertering vordert). In arme en zure omgeving echter niet; daar is de pH bij aanvang al relatief laag.

De boomsoort, de bodem en het humusprofiel bepalen de snelheid van omzetting (Zuo *et al.*, 2014). Voor een boomsoort als Berk en Fijnspar in een arm, zuur afbraakmilieu zal de activiteit van de macro-detrivoren in het begin van het afbraak veel lager zijn dan in op een rijke standplaats. De activiteit van deze organismen neemt doorgaans toe bij het vorderen van de afbraak. In het eindstadium van vertering zal op bodem liggend dood hout onderdeel van de humusvorm worden met zijn eigen specifieke eigenschappen (bijv. Lignomormoder; zie Van Delft *et al.*, 2006).

De invloed van specifieke mycorrhiza-soorten (zie hoofdstuk 5) is vooral in het morsysteem met zijn voorraad nutriënten in recalcitrante humus van groot belang (zoals de rol van de ericoïde mycorrhiza) in heidesystemen). Naar specifieke relaties tussen mycorrhiza-soorten en humusvormen of humushorizonten is echter nog weinig onderzoek gedaan.

### Invloed van grotere gewervelde fauna

Graafactiviteiten van macrofauna kunnen wel invloed hebben op de humusvertering en daarmee op de nutriëntenvoorziening. Door verstoring van het humusprofiel wordt de mineralisatie van organische stof verhoogd en of kan wat basenrijker materiaal uit de ondergrond voor een verrijkend effect zorgen. Zo kan het wroeten van zwijnen grote invloed hebben op de mineralisatie van organische stof, de hoeveelheid beschikbare nutriënten en daarmee de humusvorm (Groot Bruinderink *et al.*, 2009). Zwijnen kunnen daarbij relatief grote oppervlakken verstoren (De Waal *et al.*, 2012).

Naar invloed van andere input, bijvoorbeeld via (macro)dierlijke resten, is in dit rapport geen specifiek onderzoek gedaan. Stoffelijke resten kunnen zeer plaatselijk in bijvoorbeeld arme standplaatsen tot een verhoging van bijv. het calciumgehalte en pH leiden, maar in de praktijk hebben de onderzoekers nooit duidelijke effecten hiervan op de vegetatie waargenomen. Hoogstwaarschijnlijk is de hoeveelheid nutriënten zeer gering in vergelijking met de totale voorraad. Onder min of meer natuurlijke omstandigheden wordt het totale effect dan zodanig verdund (er is sprake van verspreiding door vogels, vossen, muizen etc.) dat er geen invloed op de bodem en vegetatie merkbaar is. Alleen bij grote concentraties van stoffelijke resten zou effect kunnen optreden (zoals het effect overigens wel bekend is van begraaftplaatsen).

## 4.5 Voorkomen van humusvormen

Voor de locaties die gebruikt zijn bij het bepalen van hoeveelheden nutriënten in de bosbodems (hoofdstuk 2) is in Tabel 16 aangegeven welke humusvormen voorkomen op de verschillende primaire standplaatsen. De humusvormen zijn hiervoor gegroepeerd in humussystemen binnen de ordes mulle, mullmoder, moder, mormoder en mor. De primaire standplaatsen zijn geordend in de volgorde van de dominante humussystemen binnen elke primaire standplaats. Hierdoor worden clusters zichtbaar van primaire standplaatsen waarop humussystemen van de opvolgende orden voorkomen.

De voedselrijkere en meer gebufferde primaire standplaatsen staan aan de linkerkant, met vooral mull-systemen die bepaald worden door een actief bodemleven en weinig accumulatie van ruw organisch materiaal. Het betreft kalkrijke zandgronden, kwelgevoede gronden, gronden met keileem en gronden met een landbouwdek. Enkele keren komt mull voor op de minder rijke zandgronden. Meer centraal komt een groep primaire standplaatsen voor die als matig voedselarm en zwak gebufferd beschouwd kunnen worden. Omdat afbraakprocessen hier vooral door mesofauna en in mindere mate door macrofauna plaatsvinden, komen hier veel mullmoders voor. Dit betreft vooral mineraalrijke zandgronden (PS011: holtpodzolen, horstpodzolen). Daarnaast komen bij de voedselarmere en zuurdere bodems (PS043C en PS011) vooral moderhumusvormen voor met afbraak door mesofauna.

In het rechtse deel komen de armste en zuurste primaire standplaatsen voor met mormoders en morhumusvormen. Hierin wordt afbraak gedomineerd door schimmels en speelt bodemfauna een ondergeschikte rol. Het betreft hier basenarme zandgronden, maar deze humusvormen komen ook voor bij de mineraalrijke zandgronden.

Naast de dominante humussystemen komen in veel primaire standplaatsen ook andere humussystemen voor, waarbij opvalt dat dit over het algemeen 'armere' systemen betreft dan de dominante systemen. Dat kan wijzen op verzuurde vormen binnen een primaire standplaats.

Tabel 16

*Het voorkomen van Humusvormen (gegroepeerd in humussystemen) per primaire standplaats. Voor codes primaire standplaatsen zie Tabel 1.*

Humussysteem	Primaire Standplaats															Eindtotaal			
	PS043A	PS013	PS014	PS006	PS051	PSi11	PS012	PS020	PS034C	PS010	PSi12	PS005	PS043C	PS011	PS002		PS035C	PS004	PS001
Rijke mulls	4			1															5
Lemige zure mulls		5	3	5															13
Arme zandmulls					3	1						2		2			1	1	10
Oud bouwlandmulls						5													5
Zure Mullmoders				2		4	1	1	1	2	1	14		4	1	1	3	1	36
Moders			1	1								1							3
Zure Moders					1	1				2	1	3	1	21		1	5	3	39
Mormoders					2							7	16	3	2	6	13		49
Oud bos mormoders						2						3	9					1	15
Ruwmor(moders)												7	5			3	15		30
NB														1					1
Eindtotaal	4	5	4	9	6	13	1	1	1	4	2	37	1	58	4	4	18	34	206

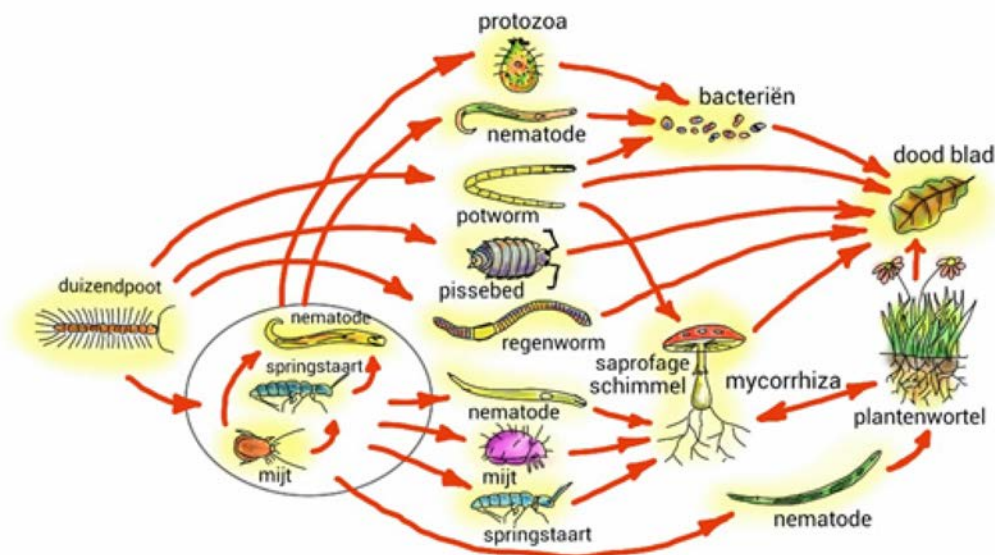
---

# 5 Bodemleven in bossen

## 5.1 De bodem, bodemprocessen en organismen

De bodem is dynamisch op een grote tijdschaal. De vorming van een bodemprofiel kan relatief snel gaan (tientallen jaren), maar kan tienduizenden jaren voortgaan volgens een cyclisch proces van opbouw en afbraak. Nadat een bodem door wind, water of ijs wordt afgezet, is de ontwikkeling van vegetatie een essentieel element in de bodemvorming. 'Jonge' bodems bevatten meestal veel mineralen en kalk, maar weinig organische stof. Plantaardig materiaal dat via fotosyntheseprocessen gevormd wordt, is de primaire bron van energie en koolstof voor het terrestrische ecosysteem, inclusief de bodem. De wortelstelsels van planten en het bodemleven zijn van groot belang voor de bodemstructuur en omgekeerd. Hierdoor bouwt zich een humusprofiel op, waardoor de bodem vruchtbaarder wordt. De bodem is niet alleen een onmisbare schakel in onze leefomgeving, de bodem is zelf een levend systeem. In de bovenste bodemlaag bevindt zich een onvoorstelbare hoeveelheid leven. In een gezonde akker is per hectare de ondergrondse biomassa van alle organismen samen te vergelijken met 60 schapen of 5 koeien. Bij grasland en bos is het vaak nog hoger. De biodiversiteit is ook overweldigend. In een schep zwarte tuingrond is de biodiversiteit vergelijkbaar met die van de flora en fauna van het Amazone-regenwoud. Al dat leven maakt samen het bodemecosysteem: een complex van organismen met een onderlinge samenhang in een dynamische omgeving, via interacties zoals predator-prooi-relaties en de omzetting van energie en stoffen (Rutgers *et al.*, 2007).

In de bodem heeft elk organisme een functie en een eigen plek in het zogenaamde voedselweb (Figuur 20). Grote groepen organismen hebben zich gespecialiseerd in de afbraak van dood organisch materiaal (decompositie). Andere groepen organismen voeden zich met bacteriën (de bacterie-etters), schimmels (schimmeleters), plantenwortels (plantenetters) of dieren (rovers en toppredatoren). Sommige soorten bodemorganismen zijn zeer kieskeurig en voeden zich met slechts enkele andere soorten. Andere zijn niet kieskeurig, de alleseters (omnivoren). Je kunt op verschillende manieren naar het bodemvoedselweb kijken, bijvoorbeeld via de samenhang tussen de voedselgroepen, via de stromen van koolstof en energie of via het evenwicht tussen grote en kleine organismen. Het verschil in afmeting tussen een bacterie en een regenworm bestrijkt ongeveer vijf ordes van grootte (een factor 100.000). In een evenwichtige bodem zijn er veel kleine en weinig grote organismen in een specifieke verhouding aanwezig. Het bodemvoedselweb is van cruciaal belang bij strooiselafbraak, nutriëntenkringloop en humusvorming.



**Figuur 20** Het bodemvoedselweb (Ron de Goede, Bodemkwaliteit, Wageningen Universiteit).

## 5.2 De organismen per groep

### 5.2.1 Bacteriën

De kleinste en meest talrijke organismen zijn de bacteriën met een omvang van een paar micrometer (1/1000 mm; Figuur 21). Ze komen praktisch overal voor. In een theelepeltje zwarte grond zitten enkele miljarden bacteriën, verdeeld over tienduizenden soorten. Het begrip 'soort' heeft voor bacteriën niet dezelfde betekenis als bij hogere organismen. De meeste bacteriën delen zich ongeslachtelijk, maar zijn wel in staat om op andere manieren genetisch materiaal op te nemen. Bacteriën worden vooral onderscheiden op basis van de omzettingen van organische verbindingen. De meeste soorten zijn nog niet geïdentificeerd. Desondanks is over de betekenis van bacteriën voor het bodemecosysteem al veel kennis verzameld. Door hun kleine afmetingen kunnen ze heel efficiënt nutriënten opnemen. Ze concurreren met plantenwortels om mineralen. Ze zijn direct betrokken bij vrijwel elke kringloop van stoffen, zoals die van koolstof, stikstof, fosfaat, ijzer en zwavel. Hierdoor hebben ze een belangrijke invloed op de levering van nutriënten aan planten en zelf zijn bacteriën een voedingsbron voor vele andere dieren. Zonder de aanwezigheid van bacteriën stopt de bodem direct met alle functies. Belangrijke groepen bacteriën zijn de afbrekers ('decomposers') van organische stof (bijvoorbeeld cellulose). De meeste bacteriën breken vooral gemakkelijk afbreekbare organische stof af. Actinomyceten zijn bacteriën die net als schimmels draden vormen. Actinomyceten kunnen moeilijk afbreekbare organische stof zoals cellulose en chitine afbreken. Een tweede groep bacteriën leeft niet van dode organische stof, maar vormt een levensgemeenschap (symbiose) met planten. Voorbeelden zijn stikstof-fixerende bacteriën op de wortels van Robinia, Gagel en Els. Deze bacteriën krijgen koolstofverbindingen (voedsel) van de plant en binden stikstof uit de lucht. De stikstof komt in de vorm van ammonium vrij die weer door planten kan worden benut. Een derde groep bacteriën haalt de energie niet uit organische stof, maar uit oxidatie van anorganische verbindingen zoals stikstof, zwavel, ijzer en waterstof. Dit zijn zogenaamde chemo-autotrofe bacteriën. Hiertoe behoren de nitrificerende bacteriën die ammonium omzetten in nitraat. Eigenlijk kan de bodem beschouwd worden als een grote bioreactor, waarin de bacteriën samen met de schimmels het leeuwendeel van alle omzettingen voor hun rekening nemen. In tegenstelling tot een bioreactor is de bodem slecht gemengd en zeer heterogeen. Hierdoor zijn er onnoemelijk veel gradiënten en microniches, en kan de biodiversiteit enorme proporties aannemen. Sommige bacteriën kunnen snel groeien en daardoor snel reageren op veranderingen in omstandigheden en beschikbaarheid van voedsel. Bacteriën groeien minder snel in zure en voedselarme bodems.

---

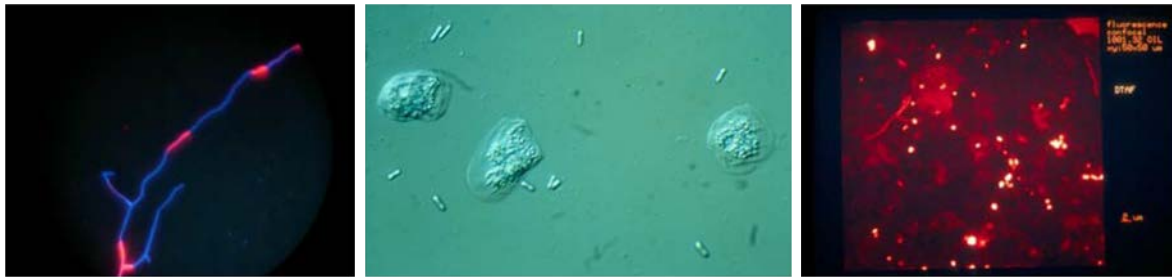
## 5.2.2 Schimmels

Een andere groep micro-organismen zijn de schimmels (Figuur 21). Schimmels vormen draden (hyfen) met een dikte van slechts enkele micrometers en een lengte van wel enkele meters. Door hun draden kunnen schimmels voedsel en water van verschillende plekken halen. Daardoor kunnen ze beter tegen drogere en voedselarme omstandigheden. Ook kunnen ze beter tegen zure bodems dan bacteriën. In tegenstelling tot veel bacteriën groeien ze niet onder zuurstofarme omstandigheden, zoals in natte gronden. De meeste schimmels laten zich nauwelijks boven de grond zien, al kent iedereen de paddenstoelen die uit de grond komen om een groot aantal sporen te verspreiden. Het grootste deel van de betreffende schimmel bevindt zich echter onder de grond als mycelium. Natuurlijke bodems, zoals hei, bos en half-natuurlijk grasland, bevatten meer schimmels dan landbouwbodems. Schimmels zijn belangrijk bij de afbraak van moeilijk afbreekbare organische stof, zoals lignine, een bestanddeel van planten.

Naast vrij levende saprotrofe schimmels komen in de bodem ook schimmels voor die een levensgemeenschap met plantenwortels vormen, de mycorrhiza's (letterlijk 'schimmelwortels'). Alle boomsoorten in Nederland gaan associaties aan met bepaalde bodemschimmels voor het verwerven van nutriënten. Deze associatie is mutualistisch, dat wil zeggen: voor beide partijen voordelig (Kuyper *et al.*, 2010). Voor de plant bestaat het voordeel allereerst uit een verhoogde opname van nutriënten, waarvoor de mycorrhiza-schimmel energierijke stoffen terugkrijgt van de plant. Andere voordelen voor de plant zijn een verhoogde wateropname en een zekere bescherming tegen abiotische (zware metalen, aluminium) en biotische (pathogenen) stress. Ook de meeste struik- en kruidachtige planten in bossen vormen mycorrhiza.

De meest voorkomende mycorrhiza behoren tot de ectomycorrhiza of de endomycorrhiza. Ectomycorrhiza infecteren de wortels van vele bomen en struiken en vormen een uitwendige mantel om de wortels. Endomycorrhiza penetreren de wortel en vormen daarin boomvormig vertakte structuren (arbuscules), waar de uitwisseling van nutriënten en suikers plaatsvindt. De meeste endomycorrhiza-schimmels vormen buiten de wortel blaasjes met vetachtige reservestoffen. Endomycorrhiza worden ook wel arbusculaire mycorrhiza (AM) genoemd. Wat hun ecologisch functioneren betreft, zijn de overeenkomsten tussen mycorrhizatypen belangrijker dan de verschillen. De biomassa van het schimmelmateriaal is zeer hoog. Onder voedselarme omstandigheden kunnen er tot tien gemycorrhizeerde worteltopjes per cm<sup>3</sup> grond worden aangetroffen, en de lengte van het schimmelnetwerk kan gemakkelijk honderden meters tot een kilometer per cm<sup>3</sup> grond bedragen. Met dit uitgebreide mycelium kan de plant een veel groter volume grond exploreren met een veel groter contactoppervlak voor de uitwisseling van nutriënten en water.

Bomen met ectomycorrhiza vinden we vooral op een voedselarme zandbodem, terwijl bomen met arbusculaire mycorrhiza vaker worden aangetroffen op vochtigere en voedselrijkere standplaatsen. De schimmels reageren niet alleen op de standplaatsverschillen, maar lijken, evenals de bodemfauna, ook causaal betrokken bij de ontwikkeling van verschillende humusprofieltypen. Op voedselarme standplaatsen, waar de dominante bomen ectomycorrhiza vormen, vinden we mor- en moderprofielen, terwijl op basenrijkere standplaatsen, waar we bomen met arbusculaire mycorrhiza vinden, een mullprofiel wordt gevormd. Een hoge lichtbeschikbaarheid (fotosynthese) en beperkte beschikbaarheid van nutriënten zijn gunstig voor de ontwikkeling van mycorrhiza (in Binkley en Fisher, 2012). Zowel mycorrhiza-schimmels als vrij levende schimmels zijn een belangrijke voedselbron voor bodemdieren.



**Figuur 21** Drie groepen micro-organismen. Links: schimmeldraden (actieve en niet-actieve delen zijn verschillend gekleurd, vergroting 400x); Midden: protozoën (en kleinere bacteriën; vergroting 800x); Rechts: bacteriën (fluorescerend gekleurd, oplichtende puntjes tussen allerlei bodemdeeltjes; vergroting 1000x).

### 5.2.3 Protozoën

Protozoën zijn microscopisch kleine, eencellige dieren met afmetingen van 5 tot 500 micrometer (Figuur 21). Ze kunnen niet tegen droogte. Het zijn bacterie-eters die net als bacteriën leven in de waterfilm rond en tussen gronddeeltjes en op organisch materiaal, zoals plantenresten. In tegenstelling tot grotere bacterie-eters, kunnen ze zich bewegen in de meeste kleine poriën in de grond. Bij de vertering komen mineralen (zoals stikstof en fosfaat) vrij die daardoor weer beschikbaar komen voor plantengroei (nutriëntenkringloop). Protozoën kunnen bijna net zo snel groeien als bacteriën, en zijn daardoor in staat de hoeveelheid bacteriën onder controle te houden. Deze begrazing stimuleert de activiteit van de bacteriën, net als een grasmaaier de groei van het gazon. Protozoën worden op hun beurt weer gegeten door grotere beestjes, en vormen zo een schakel in het voedselweb.

### 5.2.4 Aaltjes (nematoden)

Nematoden, in het Nederlands 'aaltjes' geheten, komen in alle bodems voor. In 100 gram grond bevinden zich tussen 2.000 en 10.000 nematoden, in een diversiteit van 20 tot 60 soorten. Ze zijn meestal tussen 0,2 en 3 mm lang en slechts 0,01 tot 0,06 mm dik (Figuur 22). De aaltjes zijn transparant of wit van kleur. Onder de microscoop zijn ze te zien als bewegende miniatuurpalingen. Nematoden voeden zich met bacteriën, schimmels, (kleine) dieren en planten. Aan de hand van de voornaamste voedselbron worden functionele groepen onderscheiden: bacterivore, fungivore, carnivore, omnivore, algenetende en herbivore nematoden. Nematoden dragen bij aan de ecologische functie van de bodem. Microbivore nematoden beïnvloeden bijvoorbeeld de mineralisatie van nutriënten door begrazing van bacteriën en schimmels. Herbivore nematoden voeden zich met sappen (celinhoud) uit plantenwortels en hebben zo invloed op de primaire productie in het terrestrische ecosysteem.



**Figuur 22** Nematoden (aaltjes). Nematoden zijn er in soorten en maten, maar ze worden vaak aan de monddelen geïdentificeerd. Van een iets grotere afstand (midden) lijken het kleine wormen.

### 5.2.5 Potwormen (enchytraeën)

Potwormen of enchytraeën zijn kleine witte wormen die verwant zijn aan regenwormen (Figuur 23). Ze verschillen van regenwormen door hun grootte (tot 2 cm lang en slechts 1-2 mm dik) en hun witte kleur. Potwormen komen in vrijwel elke bodem voor en hun dichtheid varieert van enkele honderden tot een paar miljoen per vierkante meter. In Nederland komen ruim 50 soorten voor. Hun betekenis voor de bodem kan worden vergeleken met die van regenwormen. Alleen de schaal waarop ze de bodem beïnvloeden, verschilt en ze voeren hun taak vooral uit op zuurdere bodems. Zodoende zijn ze een aanvulling op de activiteiten van regenwormen. Ze voeden zich met afgestorven resten van planten en dieren. Daarom worden de grootste aantallen aangetroffen in de meeste oppervlakkige bodemlagen en in de strooisellaag van bossen. Net als regenwormen zijn ze in staat om gangetjes te graven en zich actief door de bodem te bewegen. Hierdoor spelen ze een rol bij het mengen van organische resten door het bodemprofiel. Bovendien vormen de uitwerpselen van potwormen kleine bodemaggregaten die, samen met de door de bodem gemengde organische resten, bijdragen aan de bodemstructuur.

### 5.2.6 Regenwormen

In tegenstelling tot veel andere bodemdieren zijn regenwormen vanwege hun afmetingen goed zichtbaar ('macrofauna'; Figuur 23). In Nederland zijn ongeveer 25 soorten bekend; de meeste worden slechts zelden waargenomen, enkele zijn zeer algemeen. Op grond van hun voedselkeuze, gedrag en voorkomen in de bodem kunnen regenwormen worden ingedeeld in drie ecologische groepen. De betekenis van regenwormen voor het functioneren van de bodem hangt hier sterk mee samen. 'Pendelaars' zijn grote soorten die vooral verticale gangen maken en bladmateriaal tot diep in de bodem brengen. Zij bevorderen het gehalte aan organische stof en verbeteren de bodemvruchtbaarheid en het vochtregulerende vermogen. Regenwormen met een oppervlakkig gangenstelsel bevorderen de compostering van dood plantaardig materiaal. Hun uitwerpselen bevatten grote hoeveelheden stikstof, fosfaat en kalium. Dieper in de bodem levende wormen bewonen geen gangenstelsel, maar graven zich al etende voortdurend een weg door de bodem. Deze 'bioturbatie' stimuleert de microbiële activiteit en bevordert de beluchting van de bodem. Het voorkomen van regenwormen is afhankelijk van bodemeigenschappen zoals zuurgraad, vochtigheid, temperatuur en textuur. Daarnaast moet er ook voldoende voedsel aanwezig zijn. Regenwormen zijn erg gevoelig voor grondbewerking, droogte en verzuring.



**Figuur 23** Regenworm en potworm.

De regenworm (links) is een van de grootste bodembewoners en wordt beschouwd als 'bodemingenieur'. Regenwormen spelen een essentiële rol in de decompositie en fragmentatie van organische stof en de vorming van een goede bodemstructuur. Wormen vormen vaak het 'stapelvoer' voor kleine zoogdieren en vogels. De potworm (rechts) is veel kleiner en is ook belangrijk voor de decompositie.

### 5.2.7 Mijten en springstaarten

Na de bacteriën, protozoën en nematoden zijn mijten en springstaarten de meest talrijke kleine beestjes in de grond. Mijten (micro-arthropoden) lijken een beetje op kleine spinnetjes. Springstaarten (collembola) zijn een soort tjoepende insectjes. In een vierkante meter grond in Nederland leven 40 tot 120 duizend individuen. De meeste soorten zijn erg beweeglijk en verspreiden met hun poten of via hun uitwerpselen bacteriën en sporen van schimmels door de grond. In Nederland komen minstens 600 soorten voor die bij onderzoek in groepen worden ingedeeld op basis van hun voeding of hun levenscyclus. Schimmeletende grazers bijvoorbeeld nemen hapjes van schimmelmatten en eten daarbij hele draden op. Ze hebben behoefte aan een schimmelrijke bodem. Schimmeletende browsers eten alleen de inhoud van schimmels door de schimmeldraden lek te prikken en uit te zuigen. Hierdoor profiteren ze snel van de voedselrijke inhoud, maar dragen slechts beperkt bij aan stofstromen omdat de schimmeldraden onverteerd achterblijven. Er zijn ook verschillende rovers, bijvoorbeeld nematodeneters. Voorbeelden van levenscyclusgroepen zijn foretische of aseksuele soorten. Een foretische soort is aangepast aan een veranderlijk milieu. Worden de omstandigheden ongunstig, dan klampt hij zich vast aan grotere insecten, bijvoorbeeld muggen of vliegen en verplaatst zich zo snel naar een nieuwe habitat. Bepaalde groepen aseksuele soorten rekenen juist op een stabiel milieu. In een stabiel milieu is het een voordeel als de nakomelingen identiek zijn aan de ouders. Voedselgroepen en levenscyclusgroepen zijn waardevolle indelingen om inzicht te krijgen in de ecologische kwaliteit (mate van verstoring) van een bodem.



**Figuur 24** Afbeelding van een mijt (links) en een springstaart (rechts).

## 5.3 Effecten van het bodemleven op de plantengroei

Het bodemleven heeft een grote invloed op de plantengroei (Figuur 25). Direct door micro-organismen die in symbiose met de wortels leven en indirect door vrij levende organismen die via mineralisatie de nutriëntenkringlopen in stand houden.

In noordelijke en gematigde bossen zijn met name ectomycorrhiza (EM) onmisbaar voor de productiviteit van de planten. In deze ecosystemen is de beschikbaarheid van nutriënten gewoonlijk laag, en de meeste nutriënten zijn vastgelegd in organische verbindingen in strooisel en humus. Ectomycorrhiza kunnen nutriënten (zoals N, P, koper, ijzer en zink) uit strooisel halen via uitgebreide netwerken van schimmeldraden die nutriënten (en water) opzoeken en allerlei extracellulaire enzymen uitscheiden die organische stof afbreken. Potexperimenten en veldstudies lieten zien dat in noordelijke (boreale) bossen 80% van alle stikstof in de plant wordt verkregen door EM-schimmels. De werkelijke bijdrage van mycorrhiza aan de voeding en productie van planten in natuurlijke ecosystemen is echter lastig te bepalen, omdat mycorrhiza in alle bossen voorkomen. Daarom is het moeilijk om systemen met en zonder mycorrhiza te vergelijken. Er wordt geschat dat in nutriëntenarme systemen tot 90%



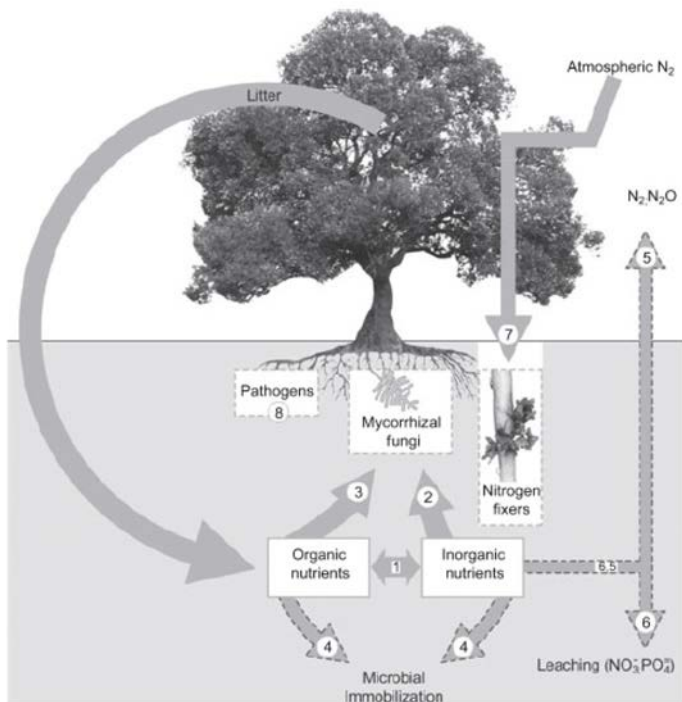
---

van de N en P kan worden geleverd door mycorrhiza-schimmels en stikstof-fixerende bacteriën (Van der Heijden *et al.*, 2008).

Proeven hebben laten zien dat mycorrhiza van groot belang zijn voor bomen. Ze voorzien bomen van water en nutriënten in ruil voor suikers (zie § 5.2.2). Ze kunnen dit veelal efficiënter dan de wortels van de bomen doordat ze in poriën kunnen dringen die voor haarwortels onbereikbaar zijn. Het totale contactoppervlak met grond van mycorrhiza kan dan ook vele malen groter zijn dan dat van de bomen zelf. Het effect is voor de bomen dan ook doorgaans gunstig. Zaailingen van *Pinus resinosa* die met mycorrhiza werden geïnfecteerd, ontwikkelden zich bijvoorbeeld aanzienlijk beter dan niet geïnfecteerde exemplaren (MacFall and Slack, 1991). Op bodems waar van nature geen mycorrhiza voorkomen, is soms nauwelijks verjonging van de grond te krijgen, terwijl dit wel lukt na toedienen van bosgrond van elders (Binkley en Fisher, 2012).

De indirecte effecten van het bodemleven lopen via het voedselweb van de afbrekers van organische stof (saprotrofen). Deze decomposers kunnen de plantengroei stimuleren door de afbraak van organische stof waarbij nutriënten vrijkomen (mineralisatie), maar ze kunnen de plantengroei ook remmen als de micro-organismen met de wortels concurreren en zelf de nutriënten gebruiken om te groeien, met name als er relatief veel koolstof beschikbaar is in verhouding tot nutriënten (hoge C/N-verhouding bijvoorbeeld). Dan worden de nutriënten vastgelegd (geïmmobiliseerd) in de biomassa van het bodemleven, en in dode resten daarvan. Geïmmobiliseerde nutriënten worden weer gemineraliseerd wanneer de micro-organismen worden begraaasd door bodemfauna, zoals protozoën, nematoden en micro-arthropoden (mijten en springstaarten). Als het strooisel een hogere C/N-verhouding heeft, zullen micro-organismen meer N vastleggen. Meer dan 95% van de stikstof in de bodem zit vastgelegd in dode organische stof in de vorm van onoplosbare polymeren, zoals eiwitten, nucleïnezuren en chitine. Deze polymeren worden afgebroken tot opgeloste organische stikstof (DON, dissolved organic N) door extracellulaire enzymen die door micro-organismen worden gemaakt. DON kan een behoorlijk deel van de totale opgeloste N-voorraad uitmaken, naast ammonium en nitraat. DON kan direct worden opgenomen door vrij levende micro-organismen of worden gemineraliseerd door de micro-organismen wanneer hun groei wordt beperkt door koolstof. Dan komt het in de vorm van ammonium beschikbaar in de bodemplossing. Ammonium kan door nitrificerende bacteriën worden omgezet in het veel mobielere nitraat. Dit kan door planten worden opgenomen, maar ook gemakkelijk verloren gaan door uitspoeling of door denitrificatie. Een andere mogelijkheid is dat planten DON direct opnemen in de vorm van aminozuren, waarbij dan de mineralisatiestap wordt overgeslagen. Dit is in veel ecosystemen aangetoond, met name in sterk N-gelimiteerde bodems van toendra's, laag productieve graslanden, noordelijke bossen en gematigde bossen.

Opname van nutriënten door micro-organismen heeft ook belangrijke gevolgen voor de opslag van nutriënten in het ecosysteem en de verdeling van nutriënten tussen planten en microbiële voorraden (pools). Micro-organismen kunnen snel veel stikstof vastleggen, waardoor verliezen via uitspoeling en denitrificatie voorkomen worden. Met name in het groeiseizoen kan de N dan geleidelijk weer vrij komen. In sterk N-beperkte systemen is de microbiële immobilisatie maximaal in de herfst, na het verdorren van de planten. Dan komt er veel voedsel beschikbaar voor de micro-organismen. Gedurende de winter wordt de N vastgehouden en in het voorjaar bij stijgende temperaturen komt de N geleidelijk weer beschikbaar voor de planten. Microbiële vastlegging is ook belangrijk voor het behoud (retentie) van stikstof in de bodem op de lange termijn. De in de microbiële biomassa vastgelegde nutriënten worden na het afsterven deels omgezet in meer stabiele organische pools. Het meeste onderzoek is gericht op stikstof, omdat dit het makkelijkst verloren gaat en daardoor vaak beperkend kan zijn. Maar deze processen gelden voor alle belangrijke nutriënten, ook voor P en K. Andere routes waardoor microben de beschikbaarheid van nutriënten kunnen beïnvloeden, omvatten de verwerking van minerale bodems via de uitscheiding van organische zuren en het oplossen van verschillende vormen van neergeslagen P. Met name plantenwortels en mycorrhiza-schimmels kunnen de diepere bodemlagen exploiteren omdat ze hun koolstof (energie) van boven aangeleverd krijgen. Als deze eenmaal gevestigd zijn, zullen ook de bacteriën en het bijbehorende voedselweb volgen.



**Figuur 25** Schema van de invloed van bodemmicro-organismen op de nutriëntenvoorziening en plantengroei in natuurlijke ecosystemen. Strooisel wordt afgebroken door bacteriën en schimmels (1), die op hun beurt weer worden begraasd door bodemfauna in het voedselweb (Figuur 20). Hierdoor komen nutriënten beschikbaar voor opname door mycorrhiza-schimmels (2) en plantenwortels, of voor immobilisatie (vastlegging) in microbiële biomassa en recalcitrante (moeilijk afbreekbare) organische stof (4). Mycorrhiza-schimmels kunnen ook organische nutriënten opnemen en deze leveren aan hun waardplant (3). Sommige planten kunnen organische nutriënten direct opnemen. Nutriënten kunnen ook verloren gaan uit de bodem door omzetting van ammonium in gasvormige stikstof door denitrificerende bacteriën (5) of door omzetting van ammonium in nitraat door nitrificerende bacteriën (6). Nitraat is veel mobieler in de bodem en spoelt gemakkelijk uit. Over uitspoeling van andere nutriënten (bijv. fosfaat) is nog weinig bekend. Stikstof-fixerende bacteriën zetten stikstof uit de lucht om in ammonium (7) en maken het beschikbaar voor plantengroei. Ten slotte zijn er de ziekteverwekkende micro-organismen die de plantengroei kunnen remmen (Van der Heijden et al., 2008).

## 5.4 Bacterie- en schimmel-gedomineerde bodems

Bacteriën en schimmels verschillen in eigenschappen en functies, zoals in het begin van dit hoofdstuk al is beschreven. Daarom wordt vaak onderscheid gemaakt tussen bodems met schimmel-gedomineerde of met bacterie-gedomineerde gemeenschappen en voedselwebben (Wardle et al., 2004). Bacterie-gedomineerde systemen, met een lage schimmel-bacterieverhouding, worden gekarakteriseerd door meer verstoffing, een hogere beschikbaarheid van nutriënten en neutrale of licht zure pH (Tabel 17). Vaak is het organische stofgehalte van de bodem lager door een hogere biologische activiteit. Schimmel-gedomineerde systemen daarentegen komen voor in minder verstoorde bodems, in latere successiestadia. Vaak zijn de bodems zuurder, is het organische stofgehalte hoger, maar is de kwaliteit van de organische stof laag wat betreft de afbreekbaarheid en nutriëntenbeschikbaarheid. Deze gemeenschapstypen kunnen in elkaar overgaan. Bacterie-gedomineerde gemeenschappen kunnen veranderen in schimmel-gedomineerde gemeenschappen, bijvoorbeeld tijdens primaire successie en na het verlaten van landbouwgrond (Bardgett, 2005). Schimmel-gedomineerde systemen (in graslanden) kunnen overgaan in bacterie-gedomineerde systemen als er meer wordt bemest en het beheer intensiever wordt (De Vries et al., 2006). Maar in hoeverre dat in bossen speelt – bijvoorbeeld door N-depositie – is niet bekend.

Tabel 17

Voorgestelde eigenschappen van schimmel- en bacterie-gedomineerde voedselwebben (Van der Heijden *et al.*, 2008).

Fungal dominated food web	Bacterial dominated food web
Closed nutrient cycles (internal cycling)	Open nutrient cycling (nutrient addition and loss)
Slow cycling of nutrients	Fast cycling of nutrients
Low nutrient availability	High nutrient availability
Slow growing plant species	Fast growing plant species
Low net primary productivity	High net primary productivity
Low leaf litter quality	High leaf litter quality
Low resource quality	High resource quality
Developed soils	Undeveloped soils
Rich in organic matter	Poor in organic matter
Late succession	Early succession

Er is nog weinig bekend over het effect van veranderingen in de schimmel-bacterieverhouding op plantengemeenschappen. In het algemeen wordt aangenomen dat bacterie-gedomineerde voedselwebben de mineralisatie en daarmee de nutriëntenbeschikbaarheid voor de planten verhogen, terwijl schimmel-gedomineerde voedselwebben langzame nutriëntenkringlopen bevorderen, waarbij de nutriënten meer worden vastgehouden en er minder verliezen optreden (Wardle *et al.*, 2004). Dit idee wordt gesteund door een aantal studies waarin een lagere schimmel-bacterieratio gepaard ging met snellere nutriënten kringlopen, en omgekeerd. Bardgett *et al.* (2006) lieten zien dat de aanwezigheid van de half-parasitaire kleine ratelaar in grasland leidde tot een grotere diversiteit in de vegetatie, die gepaard ging met een lagere schimmel-bacterieratio en een snellere stikstofcyclus. Wardle *et al.* (2004) vonden in langetermijnchronosequenties met duizenden jaren oude bodems een afname in plantenbiomassa met de tijd. Dit hing samen met een toenemende fosforbeperking voor de micro-organismen, waarbij de schimmel-bacterieratio toenam. Deze veranderingen leidden tot een langzamere strooiselafbraak en lagere mineralisatie van nutriënten. Hierdoor ontstond een negatieve terugkoppeling waarbij de nutriëntenbeperking toenam en het ecosysteem in productie achteruitging.

Zulke terugkoppelingen tussen planten en bodemgemeenschappen werken ook op het niveau van een individuele plant. Er wordt verondersteld dat bepaalde plantensoorten selecteren op bacterie- of schimmel-gedomineerde bodems. Hierdoor ontstaat een terugkoppeling met de dominantie en handhaving van deze soort in de plantengemeenschap. Snelgroeiende soorten produceren grote hoeveelheden strooisel en wortellexudaten van hoge kwaliteit, d.w.z. stikstofrijk en makkelijk afbreekbaar. Dit bevordert een bacterie-gedomineerd voedselweb met snelle nutriëntenkringlopen. De versnelde afbraak en mineralisatie versterken de dominantie van snelgroeiende plantensoorten in de gemeenschap. Daarentegen produceren langzaam groeiende planten strooisel van lage kwaliteit dat rijk is aan fenolen. Dit bevordert schimmel-gedomineerde voedselwebben met langzame nutriëntenkringlopen, waardoor de dominantie van langzaam groeiende plantensoorten die aangepast zijn aan een lage nutriëntenbeschikbaarheid, verder wordt versterkt. Dit suggereert een vorm van wederzijdse afhankelijkheid tussen planten- en microbiële gemeenschappen die samenhangt met de bodemvruchtbaarheid. Hoewel deze theorieën in de literatuur uitgebreid worden besproken, is er weinig empirisch onderzoek naar gedaan (van der Heijden *et al.*, 2008).

## 5.5 Bodemvruchtbaarheid en zuurgraad

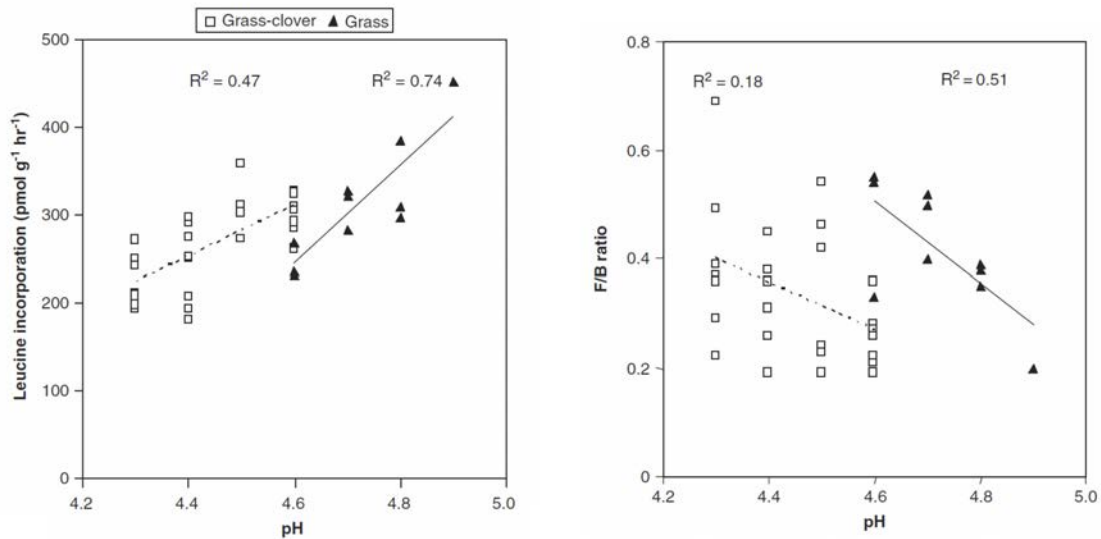
In het algemeen wordt aangenomen dat schimmel-gedomineerde bodems minder vruchtbaar zijn, terwijl in bacterie-gedomineerde bodems de beschikbaarheid van nutriënten voor de plantengroei hoger is. Maar met name in bossen en andere natuurlijke systemen gaan meer schimmels en lagere vruchtbaarheid vaak gepaard met een lagere pH. Dus is het moeilijk het effect van zuurgraad en

---

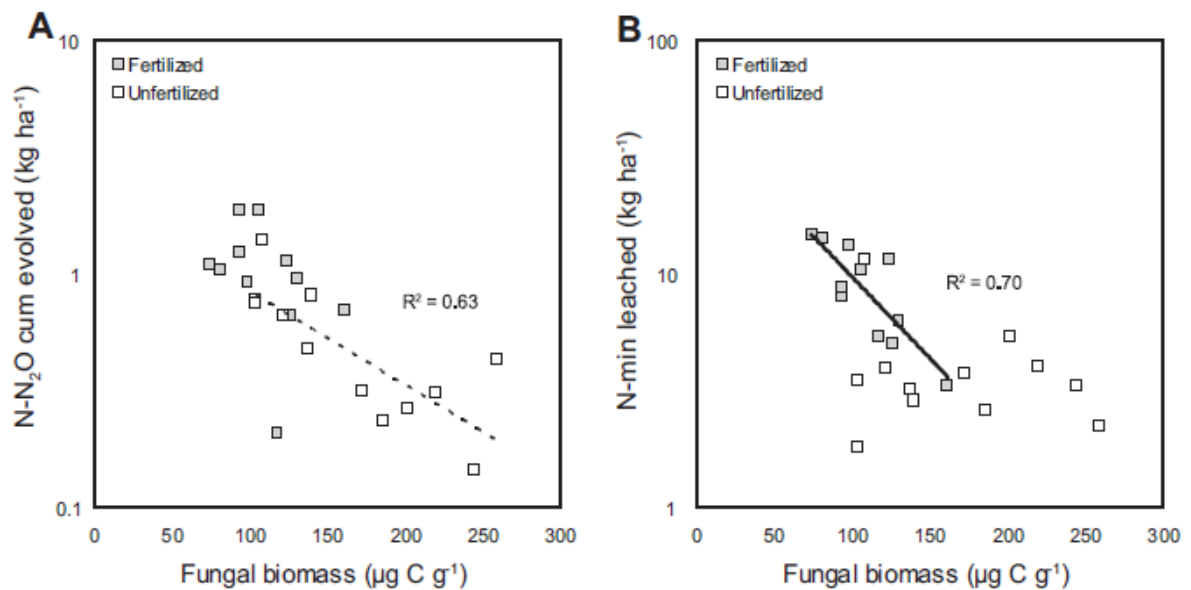
vruchtbaarheid te onderscheiden. Agrarisch grasland wordt regelmatig bekalkt. Daardoor zijn de verschillen in zuurgraad kleiner. Maar zelfs beperkte verschillen in zuurgraad kunnen een duidelijk effect hebben op de schimmel-bacterieratio. In grasland op zand bij biologisch proefbedrijf Aver Heino, vonden we bij een daling van minder dan een halve pH-eenheid, een duidelijke afname van de bacterieproductie (gemeten als 14-C leucine inbouw in eiwitten) en een stijging van de schimmel-bacterieratio (Figuur 26) (De Vries *et al.*, 2006). De bacteriën namen af, terwijl de schimmels gelijk bleven. Dit past in de algemene opvatting dat bacteriën slechter tegen verzuring kunnen dan schimmels (Rousk *et al.*, 2009).

Naast de zuurgraad had ook bemesting met dierlijke mest (0, 40, 80 en 120 kg N/ha) een duidelijk effect. Met minder mest nam de groeisnelheid van de bacteriën af, terwijl de schimmelbiomassa toenam. Waar de N-input werd gereduceerd van 120 kg N/ha/jr naar 40 en 0 kg N/ha/jr, steeg de schimmel-bacterieverhouding met ongeveer 25%, met name doordat de schimmelbiomassa toenam. Bij hogere schimmelbiomassa spoelde minder stikstof uit. Er was een negatieve correlatie tussen de schimmelbiomassa en de N-uitspoeling ( $r^2=0.59$ ) en de stikstofbalans ( $r^2=0.64$ ). Drie groeiseizoenen na de start van de proef was er geen effect van bemesting op de gewasopbrengst, zowel met alleen gras als met gras-klaver. Dus de lagere bemesting leidde wel tot meer schimmels, maar niet tot lagere gewasproductie. Vervolgens werden proefveldjes geselecteerd die gedurende 4 jaar consistent de grootste verschillen in schimmelbiomassa vertoonden, van ongeveer 50%. Intacte bodemkolommen, inclusief gras-klaver zode, met hoge en lage schimmelbiomassa, werden in de kas gezet en bemest met een bescheiden hoeveelheid kunstmest (gelijk aan 30 kg N/ha). Bij dezelfde kunstmestgift waren de verliezen door denitrificatie en uitspoeling respectievelijk 35 en 50% lager in de kolommen met een hogere schimmelbiomassa. Zowel de denitrificatie als de uitspoeling was duidelijk (negatief) gecorreleerd met de schimmelbiomassa (Figuur 27) (De Vries *et al.*, 2011).

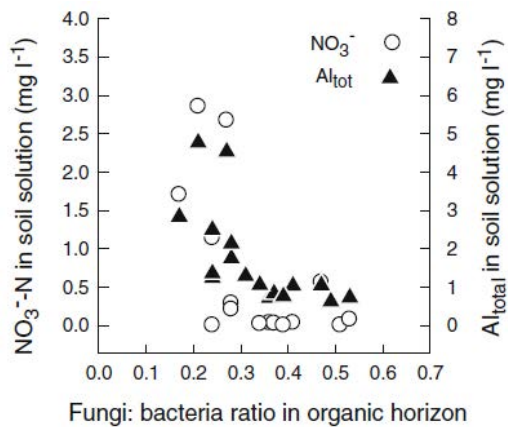
In bossen zijn vergelijkbare waarnemingen gedaan. Högberg *et al.* (2013) vonden in Zuid-Zweedse sparrenbossen lagere concentraties nitraat en aluminium in de bodemoplossing, als de schimmel-bacterieverhouding hoger was (Figuur 28). De schimmel-bacterieverhouding was een betere voorspeller van de  $\text{NO}_3^-$ -en Al-uitspoeling dan de pH of de C/N-ratio van de bodem. Als bos in een experiment met gelabelde C- en N-verbindingen (resp. isotopen  $^{13}\text{C}$  en  $^{15}\text{N}$ ) werd bemest met stikstof, ontvingen mycorrhiza-schimmels 60% minder  $^{13}\text{C}$  en werd er minder  $^{15}\text{N}$  geïmmobiliseerd. Dit ondersteunt de veronderstelling dat bij lagere N-beschikbaarheid de boomwortels meer koolstof leveren aan ectomycorrhiza-schimmels en de omringende micro-organismen, waardoor die meer stikstof opnemen uit de bodem. Actinomyeten en andere Gram-positieve bacteriën (bacteriën met een dikke wand van peptidoglycaan) vertoonden een positieve correlatie met de  $\text{NO}_3^-$ -concentratie. Bacteriën hebben een lagere C/N-verhouding en groeien beter in stikstofrijkere bodems. In een successiereeks van Noordelijke naaldbossen met toenemende bodemvruchtbaarheid (hoger N-totaal, lagere C/N-ratio) vonden Pennanen *et al.* (1999) een afnemende schimmelbiomassa, terwijl de bacteriebiomassa gelijk bleef. De dalende schimmel-bacterieverhouding bij stijgende vruchtbaarheid werd toegeschreven aan een afname van mycorrhiza bij toenemende beschikbaarheid van stikstof. Een lagere wortelmasse kan ook een rol spelen.



**Figuur 26** In grasland met gras-klover of alleen gras, leidde een betrekkelijk kleine daling van de pH tot een aanzienlijke afname van de bacterieproductie (14C leucine inbouw in eiwitten; links) en toename van de schimmel-bacterieverhouding (F/B, fungal/bacterial biomass ratio; rechts) (De Vries et al., 2006).



**Figuur 27** Relaties tussen stikstofverliezen in bemeste en onbemeste grondkolommen en de schimmelbiomassa. In de onbemeste kolommen nam de denitrificatie (N<sub>2</sub>O-productie) significant af met de schimmelbiomassa. In de bemeste kolommen nam de stikstofuitspoeling significant af met de schimmelbiomassa (De Vries et al., 2011).



**Figuur 28** Afnemende concentraties van nitraat en aluminium in de bodemoplossing bij een toenemende schimmel-bacterieverhouding in de organische (mor) laag van Zweedse sparrenbossen (Högberg *et al.*, 2013).

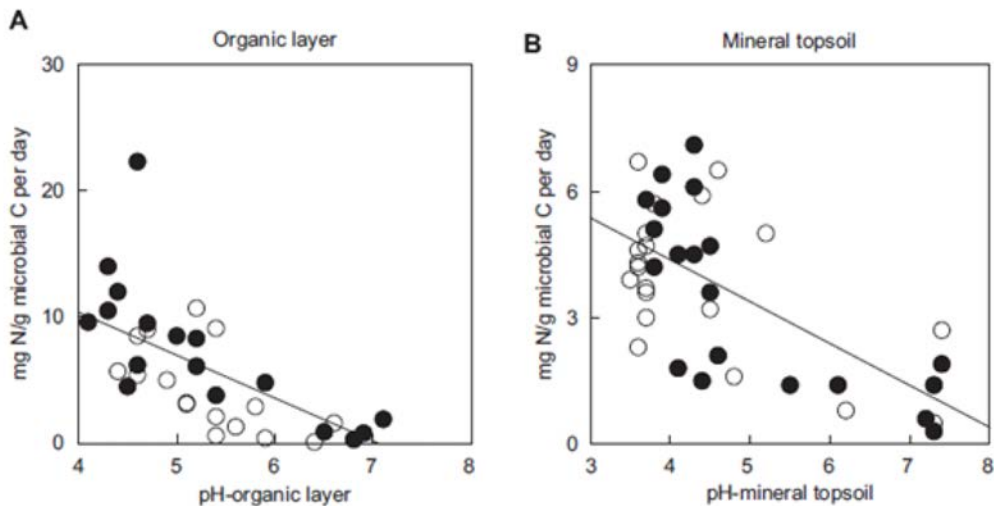
Nilsson *et al.* (2012) bemonsterden 33 fijnsparrenbossen in Denemarken en Zuid-Zweden met een gradiënt in C/N-ratio (14-35) in de organische bodemlaag. De schimmel-bacterieverhouding, de verhouding tussen ectomycorrhiza, de totale hoeveelheid schimmels en de myceliumproductie van ectomycorrhiza waren allemaal positief gecorreleerd met de C/N-ratio, terwijl de nitraatuitspoeling afnam met de C/N-ratio. Zowel ectomycorrhiza- als saprotrofe-schimmels leken een centrale rol te spelen in de stikstofvastlegging in de bosbodem. De N-retentie was het hoogst in bodems met een hoge C/N-verhouding, lage pH en onder oudere bomen. Oudere bomen gingen gepaard met een hogere C/N-verhouding. Leeftijd en C/N-verhouding zijn dus verstrengeld. Maar de C/N-ratio van de organische laag en de leeftijd van het bos vertoonden geen relatie met de pH. Het ontbreken van een pH-effect werd toegeschreven aan de relatief lage waarden (2.8-4.9) en beperkte verschillen vergeleken met andere studies.

Hoewel algemeen wordt aangenomen dat schimmels beter tegen een lage pH kunnen dan bacteriën vinden we in de literatuur geen eenduidige effecten van de pH op de microbiële biomassa en de schimmel-bacterieverhouding. De groei van bacteriën neemt af bij een dalende pH. Rousk *et al.* (2009) vonden daarentegen een sterke toename van de groeisnelheid van schimmels met afname van de pH (pH-water, niet pH-KCl) van 8 naar 4.5. Beneden de pH 4.5 werd ook de groei van schimmels sterk geremd. Of dit alleen aan de pH ligt is niet vast te stellen, omdat die ook altijd gepaard gaat met veranderingen in beschikbaarheid van toxische metalen, zoals aluminium, en de beschikbaarheid van organische stof. De effecten op de biomassa en koolstof mineralisatie zijn veel kleiner. Minder afbraak door bacteriën kan worden gecompenseerd door meer afbraak door schimmels. Toename in biomassa, met name van bacteriën, kan worden onderdrukt door de opeenvolgende trofische groepen in het bodemvoedselweb. En microbiële gemeenschappen kunnen zich op langere termijn aanpassen aan stress. De vaak hogere schimmel-bacterieverhoudingen in zuurdere gronden kunnen deels samenhangen met de lagere vruchtbaarheid en de grotere rol van mycorrhiza-schimmels. Daarom zijn effecten van bodemvruchtbaarheid en verzuring in bossen niet goed van elkaar te scheiden. Naast de schimmel-bacterieverhouding treden er ook verschuivingen in de bacteriegemeenschap op. Verzuring leidde tot meer Gram-positieve bacteriën, terwijl bekalking en bemesting (met as) leidde tot meer Gram-negatieve bacteriën (Pennanen *et al.*, 1999; 2001). Ook hier was het niet zeker of dit lag aan de pH of aan de beschikbaarheid van organische stof. Gram-positieven hebben een dikkere celwand met een andere structuur dan Gram negatieve bacteriën. Dit kan met een zogenaamde Gram- kleuring worden zichtbaar gemaakt. In het algemeen komen Gram-positieven voor in minder voedselrijke, stabielere, omstandigheden dan Gram-negatieven.

Het meeste onderzoek naar bodemvruchtbaarheid en schimmels en bacteriën is uitgevoerd in noordelijke naaldbossen. Kooijman *et al.* (2008) onderzochten echter de beschikbaarheid van stikstof in beukenbossen op bodems met verschillende pH-waarden van 3.7 tot 7.0 (pH-KCl) in Luxemburg. Het gangbare idee dat de beschikbaarheid van stikstof toeneemt met de pH door een hogere netto-mineralisatie werd niet bevestigd. Bij toenemende kalkrijkdom nam de netto-mineralisatie af met een

factor 7 in de organische laag en een factor 4 in de bovenste laag van de minerale bodem (Figuur 29). Tegelijkertijd nam de microbiële stikstofbehoefte toe met de pH. De netto N-mineralisatie per eenheid microbiële biomassa of per eenheid door de microben verademde koolstof nam significant af. Deze resultaten konden worden verklaard met theoretische modellen. Ondanks een hoge (gemodelleerde) bruto N-mineralisatie in de organische en minerale laag nam de netto-mineralisatie af met de pH, omdat de immobilisatie door micro-organismen hoger werd. Dit werd toegeschreven aan een afnemende schimmel-bacterieverhouding. Hoe meer bacteriën, hoe hoger de microbiële stikstofbehoefte, hoe meer wordt vastgelegd. Omdat de biomassa van schimmels en bacteriën niet direct werd gemeten, kon deze verklaring niet worden bevestigd. Er werd verondersteld dat zure en kalkrijke bodems verschillende strategieën hebben om de stikstofbeschikbaarheid in het ecosysteem te handhaven. In kalkrijke grond lijkt de N-beschikbaarheid voor de vegetatie inderdaad te worden bevorderd door een hoge biologische activiteit en bruto N-mineralisatie. Veel van die stikstof kan worden geïmmobiliseerd door de snelgroeiende bacteriën, waardoor de netto-mineralisatie laag blijft. In zure grond daarentegen is de bruto-mineralisatie laag, maar zou de N-beschikbaarheid voor het gewas niet lager hoeven te zijn dan in kalkrijke grond, omdat de schimmel-gedomineerde micro-organismen een lagere N-behoefte hebben.

Het diepere bodemprofiel en de grotere activiteit van regenwormen dragen ook bij aan de stikstoflevering op kalkrijkere grond. Kooijman *et al.* (2009) en Kooijman en Smit (2009) onderzochten ook het effect van boomsoort en strooiselkwaliteit. Die effecten leken te worden overheerst door de invloed van het onderliggende bodemtype.



**Figuur 29** Netto N-mineralisatie per eenheid microbiële biomassa C in relatie tot de pH in vier beukenbossen met verschillende bodemtypen. Correlaties met de pH worden weergegeven voor gecombineerde data van nazomer (open symbolen) en voorjaar (gesloten symbolen). (A) de organische laag ( $n=36$ ,  $r^2=0.45$ ) en (B) de bovenste 5 cm van de minerale toplaag ( $n=40$ ,  $r^2=0.44$ ) (Kooijman *et al.*, 2008).

Kemmers (2012) onderzocht de mineralisatie en immobilisatie door het bodemvoedselweb in een reeks van groeiplaatsen in multifunctionele bossen met afnemende bodemzuurgraad: voedselarm naaldbos op stuifzand, voedselarm Eiken-Beukenbos op dekzand, voedselrijk Eiken-Beukenbos op preglaciale zanden (stuwwallen) en voedselrijk Eiken-Haagbeukenbos op kalkgrond. Deze reeks van voedselarm naar voedselrijk valt samen met een toenemende zuurbuftercapaciteit van de bodem, wat zich doorgaans uit in een afnemende bodemzuurgraad (een hogere pH). Op grond van de vegetatie en het humusprofiel werd binnen elk groeiplaatstype gezocht naar 'verzuurde' terreinen en terreinen met een karakteristieke ondergroei die als (niet-verzuurde) referentie werden beschouwd.

Uit de vergelijking van bosesystemen blijkt dat er duidelijke verschillen aanwezig zijn in N-voorraden, N-mineralisatie, N-immobilisatie en in aantallen per bodemfaunagroep. Van de onderzochte opstanden blijkt de voorraad N-totaal in de bodemlaag (incl. strooisellaag) tot 10 cm

---

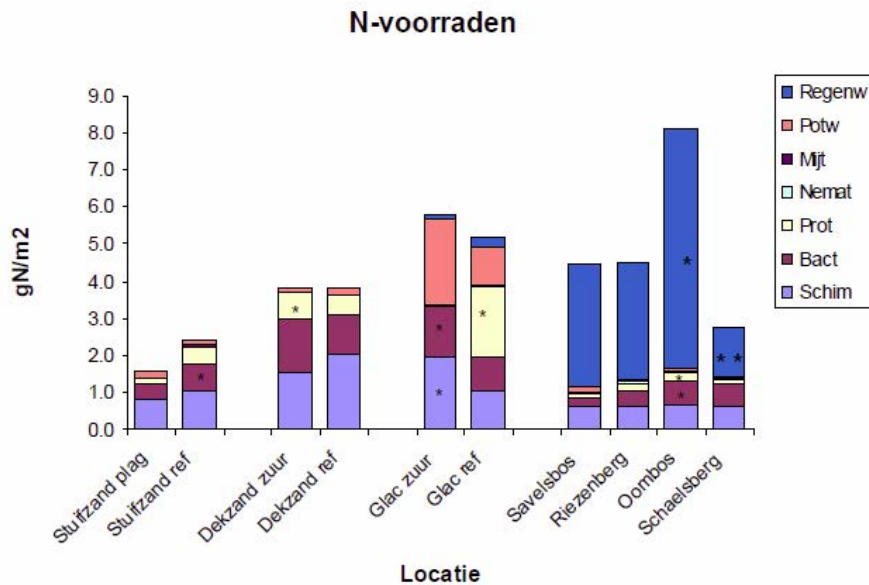
diepte te variëren tussen 150 en 400 gram N/m<sup>2</sup>. In stuifzanden is de N-voorraad het laagst. Tussen dekzand, preglaciaal zand en kalkgrond zijn de verschillen betrekkelijk gering. De hoeveelheid N die is vastgelegd in bodemfauna varieert tussen ca. 1,5 en 10,5 gram N/m<sup>2</sup> (Figuur 30). Van bossen op 'arme' naar 'rijke' gronden neemt het percentage van de massa N dat in microben (schimmels, bacteriën, protozoa) is vastgelegd af (Figuur 31). In dezelfde richting neemt het N-aandeel dat in de biomassa van de hogere trofische niveaus (macro- en mesofauna) is vastgelegd juist toe. De N die voor de vegetatie beschikbaar komt (netto N-mineralisatie; 0-10 cm diepte) varieert van 6 tot ca. 60 gram N/m<sup>2</sup>/jr (Figuur 32). De N-immobilisatie varieert van ca. 3 tot 70 gram N/m<sup>2</sup>/jr. De verhouding tussen N-mineralisatie en immobilisatie is sterk wisselend en o.a. gerelateerd aan de bodemzuurgraad. De bruto N-mineralisatie neemt toe van bossen op arme zure grond (stuifzand) via die op dekzand naar die op basenrijkere grond (preglaciaal zand). Opvallend is dat deze toename in de richting van bossen op kalkgrond niet doorzet. In de kalkrijke bossen treedt de grootste N-immobilisatie op, terwijl de netto N-mineralisatie er relatief gering is en in orde van grootte overeenkomt met die in bossen op dekzand. De N-immobilisatie neemt toe naarmate het aandeel meso- en macrofauna in de totale bodemfauna toeneemt (Figuur 33). Dit betekent dat er veel stikstof door de meso- en macrofauna in hun biomassa wordt vastgelegd dat afkomstig moet zijn van lagere trofische niveaus in het voedselweb. De jaarlijkse N-depositie bedraagt maximaal 20% van de bruto N-mineralisatie in de armste systemen tot minder dan 5% in de bossen op kalkgrond. We zien dus dat er in de reeks van groeiplaatsen steeds meer stikstof wordt vastgelegd in het bodemvoedselweb (N-immobilisatie) naarmate de pH van de bodem hoger is, en dat in dezelfde volgorde de hoeveelheid stikstof die beschikbaar is voor de vegetatie (netto N-mineralisatie) afneemt. Dit suggereert dat er bij verzuring een verschuiving in de stikstofbalans optreedt van N-immobilisatie naar netto N-mineralisatie, waardoor dus N voor de vegetatie ter beschikking komt. Op preglaciale zanden werd deze verschuiving inderdaad vastgesteld; op dekzanden kon dit effect echter niet worden aangetoond. Plaggen van bosgrond op stuifzand leidde tot minder N-immobilisatie en daardoor een verschuiving naar N-mineralisatie. Hakhoutbeheer daarentegen leek te hebben geleid tot een verschuiving naar N-immobilisatie. Hierbij werden gedurende ten minste 80 jaar niet-gekapte opstanden met een soortenarme ondergroei in het Savelsbos als referentie beschouwd en vergeleken met opstanden die een (Riezenberg) of meerdere (Oombos, Schaelsberg) kapcycli achter de rug hadden en waar een soortenrijke begroeiing was teruggekeerd.

De synthese van de onderzoeksresultaten is in Figuur 33 verbeeld als een conceptueel model. Het aandeel van de verschillende groepen bodemorganismen in de N-voorraad is schematisch weergegeven. In de figuur zijn de trends in de relatie tussen deze groepen en de zuurgraad, de N-mineralisatie en N-immobilisatie verwerkt, zoals die werden afgeleid uit regressieonderzoek. Hieruit bleek dat bij zuurder wordende omstandigheden de balans tussen N-immobilisatie en netto N-mineralisatie verschuift in het voordeel van de laatste. Verzuring en accumulatie van organische stof gaan gepaard met een toenemende schimmelbiomassa, maar een sterk afnemende massa regenwormen. Een verklaring van de verschuiving in de stikstofbalans kan dus zijn dat onder zuurder wordende omstandigheden de invloed van regenwormen en protozoa afneemt en die van nematoden en potwormen toeneemt. Onder zuurder wordende omstandigheden neemt ook de invloed van schimmels toe. Een negatieve correlatie van de schimmelbiomassa met de mineralisatie lijkt erop te wijzen dat schimmels stikstof vastleggen. Dit komt overeen met de hogere immobilisatie van N in schimmelrijke graslandbodem (De Vries *et al.*, 2011). De N-voorraad in schimmels kan weer vrijkomen in de vorm van minerale stikstof via begrazing van schimmels door potwormen, nematoden of mijten.

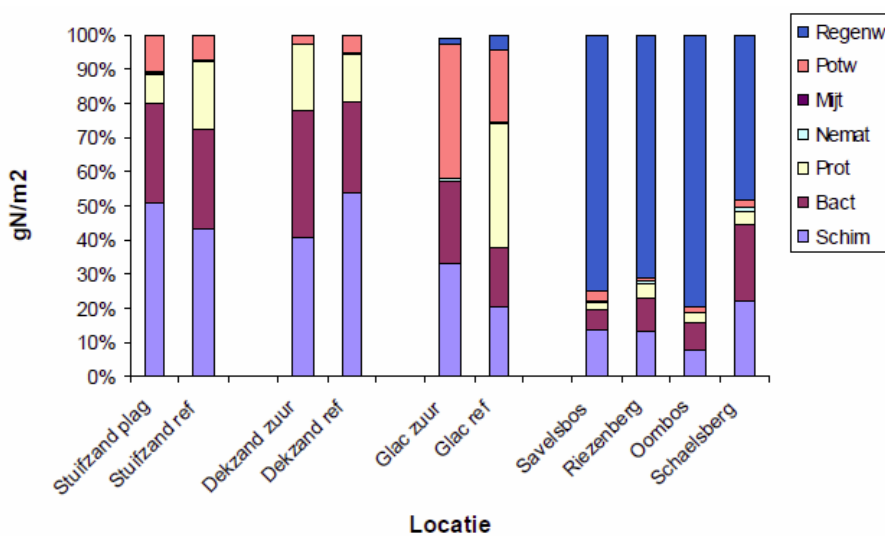
Onder zure omstandigheden lijken er dus twee kanalen in het bodemvoedselweb te zijn voor N-overdracht: 1) via schimmels naar potwormen en 2) via bacteriën naar nematoden. Omdat nematoden en in mindere mate potwormen kwantitatief van ondergeschikt belang zijn, lijken in zure systemen bacteriën en vooral schimmels in het bodemvoedselweb de belangrijkste N-sink te vormen. Naarmate de omstandigheden minder zuur zijn, neemt de schimmelinval af en worden de decompositie en N-mineralisatie overgenomen door bacteriën. Bacteriën worden begrast door nematoden en protozoa. Bacteriën en protozoa worden tijdens graafactiviteit van regenwormen via het maag-darmkanaal geïnoculeerd in microhabitats van de bodem, waardoor deze microben zich kunnen uitbreiden en meer stikstof in hun biomassa zal worden vastgelegd. Onder basenrijkere omstandigheden lijkt de N-transfer dus te verlopen van bacteriën via protozoa naar wormen, waarbij regenwormen de belangrijkste N-sink vormen.



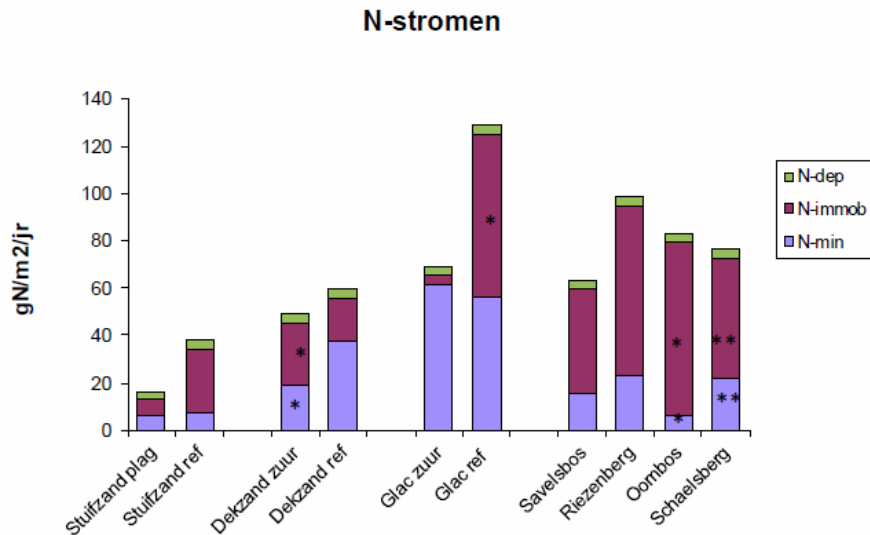
De conclusie van het onderzoek van Kemmers (2012) is dat verzuring leidt tot een verschuiving in de stikstofbalans naar meer netto N-mineralisatie ten koste van N-immobilisatie. Hiervan zullen opportunistische plantensoorten in de ondergroei profiteren door het extra N-aanbod om te zetten in biomassa, waardoor kritischer plantensoorten worden benadeeld. Door verzuring neemt de activiteit van bacteriën, protozoa en regenwormen af en die van schimmels, nematoden en potwormen toe. Omdat een dergelijke verschuiving ook werd waargenomen bij verzuring van schraalgraslanden (Kemmers *et al.*, 2011), lijkt hiermee een indirect mechanisme aan het licht te zijn gebracht, waarbij het bodemleven een doorslaggevende rol speelt bij de regulatie van het stikstofaanbod voor de vegetatie. Verzuring leidt tot een verschuiving in dit mechanisme, veroorzaakt een versterkt N-aanbod en daardoor verruiging van de vegetatie ten koste van de soortenrijkdom. Deze veronderstelling betekent ook dat de vegetatie minder gevoelig zou zijn voor N-depositie naarmate het bodemleven sterker is ontwikkeld en de stikstof uit de depositie kan vastleggen in hun biomassa.



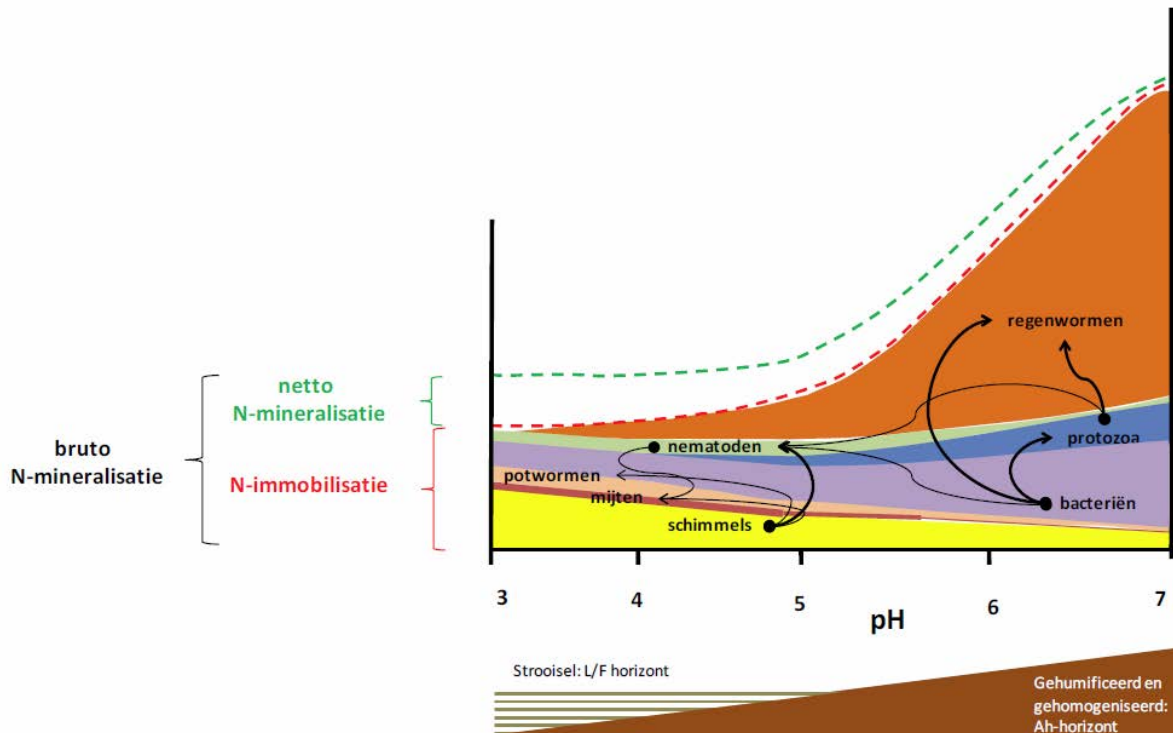
**Figuur 30** Stikstofvoorraden in een reeks van bossen met een toenemende zuurbuffercapaciteit van de bodem, wat zich doorgaans uit in een afnemende bodemzuurgraad (een hogere pH) (Kemmers, 2012).



**Figuur 31** Verdeling stikstofvoorraden in een reeks van bossen met een toenemende zuurbuffercapaciteit van de bodem (Kemmers, 2012).



**Figuur 32** N-stromen in een reeks van bossen met een toenemende zuurbuftercapaciteit van de bodem (Kemmers, 2012).



**Figuur 33** Schematische weergave van de N-voorraden in groepen bodemorganismen en de verschillende stikstofstromen in afhankelijkheid van de zuurgraad (pH). Verhoudingen zijn niet op schaal! De bruto N-mineralisatie verbeeldt de omvang van de stikstofstroom die door afbraakprocessen vrijkomt. De N-immobilisatie verbeeldt de stikstof die, na vrijgekomen te zijn, weer onmiddellijk door bodemorganismen in biomassa wordt vastgelegd. De netto N-mineralisatie verbeeldt de stikstofstroom die niet wordt vastgelegd door bodemorganismen en beschikbaar is voor plantaardige biomassaproductie. De pijlen verbeelden de belangrijkste N-stromen tussen bodemorganismen, die ontstaan door eten en gegeten worden in het bodemvoedselweb. De bron van alle omzetting is strooisel. Naarmate de pH hoger is, wordt strooisel sneller en vollediger afgebroken en blijven verteerde uitscheidingsproducten als gehumificeerde stabiele organische stof-verbindingen achter die o.a. door regenwormen met minerale delen vermengd worden tot een homogene Ah horizont.

---

## 5.6 Effecten van beheer op bodemleven

Uit het voorgaande blijkt dat er duidelijke verbanden zijn tussen zuurgraad, bodemvruchtbaarheid en bodemleven. Dat roept de vraag op in hoeverre het bodemleven actief gestuurd kan worden door het veranderen van de omstandigheden in de bodem.

Het spectaculairst zijn de resultaten bij het herstel van het bodemecosysteem in ernstig verontreinigde gebieden, zoals in open mijnbouwgebieden en rond bijv. zinksmelterijen. Op de Maatheide (Lommel, België) is de bodem zwaar verontreinigd met zink en andere zware metalen, waardoor het bodemleven was gedecimeerd tot minder dan 10% van de normale waarden en de vegetatie niet meer wou groeien in een gebied van 130 ha. Op proefvelden van 3 ha werden kleimineralen (beringiet) en compost op de grond gebracht en metaaltolerante grassen ingezaaid. De pH werd verhoogd van 5.5 naar 7.5 en zware metalen werden geadsorbeerd en vastgelegd waardoor de giftigheid sterk afnam. Door deze combinatie van maatregelen konden het bodemleven en de vegetatie zich vrijwel volledig herstellen (Bouwman *et al.*, 2001; Bouwman en Vangronsveld, 2004). Ook in de landbouw heeft beheer duidelijke effecten op het bodemleven. Op grasland leidt bemesting met dierlijke mest tot een veel hogere bacterieactiviteit, grotere hoeveelheden bacterivore nematoden en meer mineraliseerbare stikstof in vergelijking met kunstmest of een onbemeste controle. Ook was met dierlijke mest de pH hoger (5.9 vs. 5.1) (van Eekeren *et al.*, 2009). Met minder bemesting en bij een lagere pH daarentegen zien we de bacterieactiviteit afnemen en de schimmelbiomassa toenemen. Dit gaat gepaard met minder uitspoeling van stikstof (De Vries *et al.*, 2006; 2012; Thiele-Bruhn *et al.*, 2012).

In bossen kunnen vergelijkbare effecten van beheer worden verwacht, maar er is relatief weinig over bekend (Reid en Watmough, 2014). Bekalking heeft bijvoorbeeld sterke effecten op het bodemleven. In Zweedse naaldbossen die waren behandeld met kalk en as, waardoor de pH was gestegen van ongeveer 4 naar 7, nam de groeisnelheid van bacteriën toe met een factor 5 (Baath en Arnebrant, 1994). Frostegard *et al.* (1993) vonden een verschuiving van Gram-positieve naar Gram-negatieve bacteriën, wat wijst op een grotere voedselrijkdom. Ook actinomyceten namen toe. Er was echter geen effect op de hoeveelheid schimmels. In Noord-Italiaanse sparrenbossen vonden Badalucco *et al.* (1992) na bekalking een toename in microbiële activiteit en biomassa en een daling van de C/N-verhouding in de microbiële biomassa. De lagere C/N-ratio werd toegeschreven aan een lagere schimmel-bacterieverhouding na bekalking.

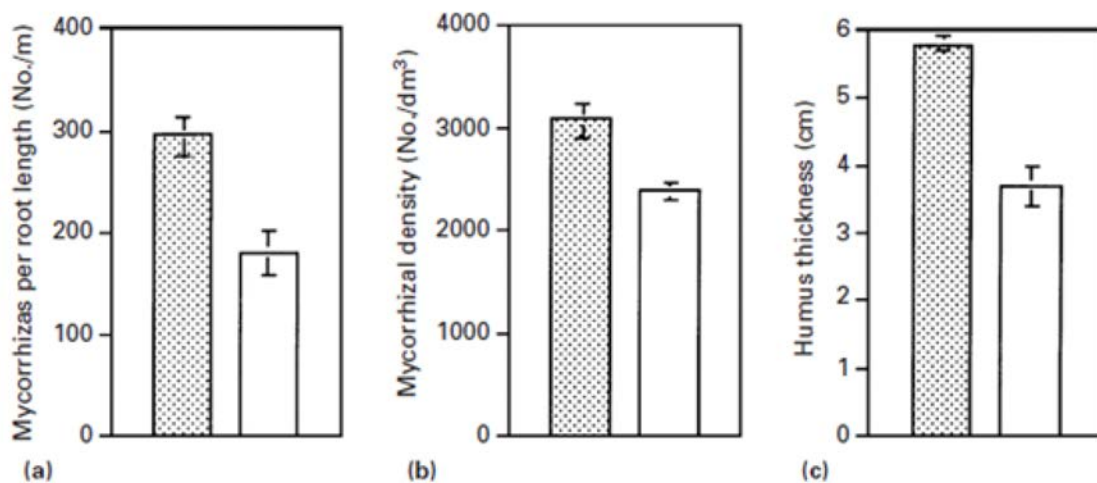
In het algemeen leidt bekalken tot een snellere mineralisatie en hogere beschikbaarheid van met name stikstof. In verzuurde bodems zijn positieve effecten van bekalken op mycorrhiza gevonden. Er zijn weinig gegevens over langetermijneffecten van bekalken op mycoflora (paddenstoelen). In Duitsland zag men door verbetering van de mycorrhiza-bezetting op wortels van jonge beuken soms een verbeterde natuurlijke verjonging van het bos. Effecten op de fauna zijn wisselend, maar overwegend is er een toename. Groepen die gebonden zijn aan de strooisellaag, zoals mijten en springstaarten, nemen overwegend af, terwijl de rol van grotere bodemdieren zoals regenwormen, pissebedden en miljoenpoten meestal juist toeneemt en er hierdoor vaak meer bioturbatie (menging van grond) optreedt (Wolf en Olsthoorn, 2006). Bij de evaluatie van bemesting en bekalking in Nederland vonden Wolf *et al.* (2006) maar beperkte effecten op de bodemfauna na bekalking en geen effecten na bemesting. De giften werden er niet bij vermeld, maar verwacht wordt dat het om snelwerkende middelen ging in beperkte hoeveelheden.

Bij het toedienen van N worden wisselende effecten op de microbiële activiteit in bossen waargenomen. Extra N leidt in verschillende bossen tot een afname van die activiteit (zie bijvoorbeeld Demoling *et al.*, 2008; Wallenstein *et al.*, 2006). Dat komt doordat de micro-organismen in C-gelimiteerde systemen bij toedoeing van N minder C van de vegetatie/bomen ontvangen, omdat die bij ruimere N-beschikbaarheid minder investeren in wortels en opname.

Ook het oogsten van hout kan directe en indirecte effecten hebben op het bodemleven. Siepel (2015) stelt dat de aantallen mijten en springstaarten niet achteruitgaan door het weghalen van hout, maar wel erg gevoelig zijn voor verstoring van de bodem en droogte na kappen. Hij adviseert de bodem te sparen en niet grootschalig te oogsten in het groeiseizoen.

Regelmatige verwijdering van takken ('forest residues') kan een sterk effect hebben op de hoeveelheid ectomycorrhiza (Figuur 34; Mahmood *et al.*, 1999). Er was weinig effect op de soortensamenstelling.

De afname wordt toegeschreven aan een dunnere humuslaag met grotere schommelingen in temperatuur en droogte.



**Figuur 34** Aantal mycorrhiza's per meter wortellengte, (b) per  $\text{dm}^3$  humus en (c) dikte van de humuslaag in ongestoorde proefvakken (grijze staven) en proefvakken waar na kaalkap en drie opeenvolgende dunningen gedurende 30 jaar niet alleen de stammen, maar ook kapresten zoals takken werden verwijderd (open staven) in een sparrenbos in Zuid-Zweden. Foutenbalken geven de standaardfout weer (Mahmood et al., 1999).

De effecten van houtoogsten op micro-organismen zijn complex. Mycorrhiza worden in het algemeen gereduceerd. Stikstof-fixeerders gaan naar verwachting ook in hoeveelheid achteruit, terwijl nitrificeerders en denitrificeerders lijken toe te nemen. Dit wijst op een grotere beschikbaarheid van minerale stikstof door oogst. De meeste bodemfaunagroepen gaan achteruit, sommige lijken niet te worden beïnvloed en enkele, met name springstaarten en potwormen, kunnen in aantal toenemen. Bij dunnen of kleinere open plekken maken zijn de effecten duidelijk minder groot dan bij grootschaliger kaalkap. Over effecten op langere termijn (>10 jaar) is nog weinig bekend (Marshall, 2000). Achteruitgang van bodemleven kort na het oogsten kan worden gevolgd door een geleidelijk herstel dat vele jaren kan duren.

Omdat uitputting van het bodemleven gepaard lijkt te gaan met lagere bodemvruchtbaarheid en een mogelijke afname van de gezondheid van het bos, lijkt het verstandig om de effecten van oogstpraktijken zo gering mogelijk te houden. Daarom wordt voor de relatief grootschalige bosbouw in bijvoorbeeld Scandinavië aanbevolen om, als het systeem productief gehouden dient te worden:

1. Branden, compactie en erosie zo veel mogelijk te beperken. Vuur reduceert de hoeveelheid organische stof en het bodemleven. Hierin zit het grootste deel van de nutriëntenvoorraad. Compactie is een belangrijke factor in de afname van productiviteit van bossen. Door dichtgedrukte poriën worden de toevoer van zuurstof en water verminderd en de afvoer van kooldioxide beperkt. Ook het bodemleven wordt geremd. Erosie vermindert zowel de voorraad nutriënten als het bodemleven.
2. Behoud organische stof, inclusief houtachtig strooisel. Uitlopende tanninen kunnen nitrificeerders remmen en waarschijnlijk uitspoeling van nitraat beperken.
3. Tak- en tophout op uitrijpaden verminderen negatieve effecten van machines en beperken afname van het waterhoudend vermogen en het bodemleven door bodemverdichting in veel gevallen.
4. Beperk een vegetatieloze periode na kap. Bevorder dus een snel herstel van de plantengroei en vooral verjonging. Struiken en successie met loofbomen kunnen aanzienlijke voordelen hebben, zoals verbeterde bodemvruchtbaarheid, minder ziekten en hogere bijgroei. Struiken kunnen essentieel zijn voor het behoud van mycorrhiza's en de uitwisseling van nutriënten tussen verschillende boomsoorten via mycorrhiza's kan voordelig zijn voor naaldbomen.

- 
5. Vermijd het ontstaan van extremen in het microklimaat. Veel bodemorganismen zijn gevoelig voor extremen in temperatuur en vocht. Dit kan worden vermeden door kleinere kapvlakken, of door alleen te dunnen.
  6. Zorg voor toevluchtsoorden (refugia) van waaruit geoogste gebieden kunnen worden gerekoloniseerd. Op microniveau vormen grof houtafval, stronken en intacte organische lagen centra voor rekolonisatie. Bovendien zouden plekken ongekapt bos op strategische plekken de verspreiding van weinig mobiele soorten mogelijk moeten maken.
  7. Op gedegradeerde locaties zou actieve introductie van symbiotische bacteriën, mycorrhizaschimmels en regenwormen positieve effecten kunnen hebben. Dit is al aangetoond bij het herstel van mijnbouwgebieden, kustduinen en andere plaatsen met veel erosie. Het zou ook kunnen werken op bijvoorbeeld door werkzaamheden aangetaste kale plekken in bossen.

Deze aanbevelingen gelden in meer of mindere mate ook voor de Nederlandse situatie. Met name van de laatste twee punten is het de vraag in hoeverre de schaal van de Nederlandse kapvlakten negatieve effecten hebben op het bodemleven en hoe snel dit weer herstelt.

Het oogsten door middel van kapvlakten reduceert in het algemeen de bodemorganismen die biologische processen uitvoeren, maar de organismen herstellen zich geleidelijk weer tot het niveau van voor de oogst. Dit gaat langzaam en kan langer duren dan de verwachte duur van de omloop. Er zijn nog niet voldoende gegevens om alternatieve oogstsystemen zoals coulissenkap (shelterwood) en wijdere rotaties goed te beoordelen, maar de effecten daarvan lijken minder drastisch te zijn (Marshall, 2000).

Overigens dient te worden aangetekend dat een aantal van de hierboven genoemde aanbevelingen die gunstig zijn voor de productiviteit dezelfde uitwerking heeft op de natuurwaarden. Kapvlakten kunnen bijvoorbeeld een habitat of groeiplaats zijn specifieke soorten die in gesloten bos geen plek vinden. En verschrallen, branden of andere verstoringen kunnen waardevolle situaties voor planten en dieren opleveren.

Hoewel het duidelijk is dat bodemchemische en -biologische eigenschappen worden veranderd door beheer, zijn de duur van de veranderingen en de invloed op de productiviteit van het bos niet altijd duidelijk. Bosesystemen worden verondersteld dynamisch en veerkrachtig te zijn. Verschuivingen in functionele groepen organismen hoeven niet direct de productie te veranderen en kortetermijneffecten hoeven niet indicatief te zijn voor langetermijneffecten. Het oogsten van tak- en tophout wordt verondersteld uiteindelijk te leiden tot minder organische stof in de bodem, slechtere bodemstructuur, minder nutriënten en water en minder productie op de lange termijn, maar deze effecten zijn niet in alle situaties waargenomen. Vanwege de zorgen over bodemvruchtbaarheid zijn in diverse regio's richtlijnen voor duurzaam beheer opgesteld. Geen van de zorgen over organische stof, noch over organismen en hun functies is echter voldoende onderzocht om eenduidige en algemene conclusies te trekken voor alle bossen. Er zijn volgens Grigal (2000) veel aanbevelingen die gebaseerd zijn op veronderstellingen, maar lang niet altijd zijn ze gebaseerd op feiten. Veel kennis van de gevolgen van bosbeheer op het bodemleven en de productiviteit zijn sterk locatie-specifiek en betreffen waarnemingen over een voor bosbouwbegrippen korte termijn. In Nederland zijn geen lange-termijnmeetreeksen (monitoring) of onderzoek beschikbaar van het bodemleven, en beperkt van de voorraden nutriënten of de organisch stof in de bodem (Schoonderwoerd *et al.*, 2006). Een belangrijk punt is dan ook dat niet goed bekend is of met het bosbeheer in de huidige vorm de bodemvruchtbaarheid en het bodemleven duurzaam in stand gehouden worden.

---

# 6 Bodemvruchtbaarheid en vegetatie

## 6.1 Vegetatie in bossen

### 6.1.1 Wat is (bos)vegetatie?

Vegetatie wordt gedefinieerd als de 'ruimtelijke massa van plantenindividuen, in samenhang met de plaats waar zij groeien en in de rangschikking die zij uit zichzelf hebben aangenomen' (Westhoff, 1951). In het Nederlandse bos waar vrijwel alle bomen zijn aangeplant en hun rangschikking binnen de opstanden grotendeels danken aan beheerkeuzes, vormt de boomlaag dus strikt genomen geen onderdeel van de vegetatie. Bomen zijn veeleer milieufactoren die samen met bodem, grondwater en beheer een sterke invloed uitoefenen op de vegetatie, dat wil zeggen op de spontane struik-, kruid- en moslaag.

Een strikte toepassing van de definitie betekent wel dat wij een principiële onderscheid zouden moeten maken tussen aangeplante en spontaan opgeslagen bomen. Dit is echter vaak niet mogelijk en in veel gevallen ook weinig nuttig. In de praktijk – en ook in deze studie – wordt daarom de boomlaag wel degelijk ook als onderdeel van de vegetatie beschouwd, maar is het de soortensamenstelling van de ondergroei die het bostype bepaalt. Ook dit scheidt helaas weer verwarring. In de naamgeving van de bostypen worden systematisch wel boomsoorten genoemd (bijvoorbeeld Abelen-Iepenbos, Vogelkers-Essenbos etc.), maar het is totaal geen vereiste dat de genoemde boomsoorten ook werkelijk in een opstand van dit type aanwezig zijn.

### 6.1.2 Betekenis bostypen voor het beheer

Bostypen worden gekenmerkt door een specifieke combinatie van soorten in de ondergroei. Voor het bosbeheer is dit op verschillende wijze relevant:

- het bostype geeft inzicht in de actuele (natuur)waarde van een opstand;
- bostypen kunnen per groeiplaatstype in ontwikkelingsreeksen worden geplaatst en geven daarmee zicht op potentiële flora en fauna en zijn daarom mede sturend voor het beheer;
- bostypen geven inzicht in de actuele toestand van de groeiplaats en daarmee in de bodemvruchtbaarheid en te verwachten opbrengsten (vgl. Bannink, Leys en Zonneveld, 1973). In het kader van deze studie is dit laatste punt het belangrijkste. Het zal in de volgende paragrafen nader worden uitgewerkt (§ 5.2 en 5.3).

### 6.1.3 Hoofdingeling bostypen

Bostypen worden gedefinieerd door een min of meer vaste combinatie van plantensoorten in de ondergroei, maar hebben daarbij een duidelijke relatie met het abiotisch milieu en het bodemleven. Sommige typen hebben een specifieke boomsoortensamenstelling, andere juist niet. De indeling in bostypen (Stortelder *et al.*, 1999) is hiërarchisch van opzet. Op het hoogste niveau worden zes hoofdtypen ('klassen') onderscheiden:

1. Wilgenvloedbossen: door diverse wilgensoorten gedomineerde bossen op laag gelegen gronden langs de grote rivieren en in het zoetwatergetijdengebied. Deels spontaan, deels (al dan niet doorgeschoten) grienden.
2. Elzenbroekbossen: door Zwarte els gedomineerde bossen van zeer natte, (matig) voedselrijke veenbodems. Deels spontaan, deels doorgeschoten hakhout.
3. Berkenbroekbossen: door Zachte berk gedomineerde bossen van zeer natte, voedselarme veenbodems. Grotendeels spontaan.
4. Loofbossen van vochtige tot (zeer) droge voedselarme zandgronden. De belangrijkste (meest voorkomende) boomsoorten zijn Zomereik, Beuk en Ruwe berk. Grotendeels aangeplant, deels als hakhout.
5. Naaldbosses van vochtige tot (zeer) droge voedselarme, relatief zure zandgronden. De belangrijkste (meest voorkomende) boomsoorten zijn Grove den, Japanse lariks, Fijnspar en

---

Douglasspar. Afgezien van de ook tot deze klasse gerekende jeneverbesstruwelen vrijwel uitsluitend aangeplant.

6. Loofbossen van vochtige tot (zeer) droge voedsel- en of kalkrijke gronden, variërend van klei- en lössgronden tot kalkrijke duinzanden. Zeer gevarieerde boomsoortensamenstelling; de belangrijkste boomsoorten zijn Zomereik, Gewone es, Gewone esdoorn, Zoete kers en (voorheen) Gladde iep. Grotendeels aangeplant, Gewone es vaak als hakhout.

De bossen van de pleistocene zandgronden behoren voor het overgrote deel tot klasse 4 en 5. Klasse 6 is nagenoeg beperkt tot enkele relatief voedselrijke groeiplaatsen. De belangrijkste voorbeelden van dergelijke groeiplaatsen zijn beekdalen, beek-overstromingsvlakten, sterk bemeste bosbodems (o.a. akkerranden) en de meest lemige delen van het stuwwallenlandschap. In het laatste geval is de relatieve rijkdom van het moedermateriaal alleen doorgaans niet voldoende om een rijk bostype tot ontwikkeling te laten komen. Er dient tevens sprake te zijn van een boomsoortensamenstelling waarin leveranciers van goed afbreekbaar strooisel domineren (zie § 5.2.2). Binnen de holocene zandgronden (de kustduinen) is er een groot – en geografisch abrupt – verschil tussen het noordelijke kalkarme deel en het zuidelijke (primair) kalkrijke deel. In het noordelijk deel komen nagenoeg alleen bossen behorend tot klasse 4 en 5 voor, in het zuidelijk deel vooral bossen behorend tot klasse 6.

De bossen van klasse 4 en 5 vertonen veel overeenkomsten in soortensamenstelling. Binnen de wereld van de (pleistocene) zandgronden zijn o.a. Gewoon gaffeltandmos, Bronsmos, Heideklauwtjesmos (indien terrestrisch groeiend), Bochtige smele, Pijpenstrootje en Blauwe bosbes kenmerkend (laatstgenoemde soort alleen op de wat oudere bosbodems). De meeste soorten in de ondergroei zijn geen typische bosplanten, maar komen ook buiten het bos veel voor, bijvoorbeeld op de heide of in heischrale graslanden. Echte bosplanten zijn zeldzaam en zijn grotendeels beperkt tot relatief (!) voedselrijke (lemige) bodems en oude bosgroeiplaatsen. Voorbeelden zijn Adelaarsvaren, Dalkruid, Witte klaverzuring en Gewone salomonszegel. Hiervan zijn alleen de eerste twee grotendeels beperkt tot de arme zandgronden.

Kenmerkend voor de bossen van zowel klasse 4 als klasse 5 is ook dat de belangrijkste variatie in ondergroei samenhangt met de ouderdom van de bosbodem. Globaal kunnen zes ontwikkelingsstadia aan de vegetatie worden afgelezen. Het eerste pionier-stadium is rijk aan (korst)mossoorten en opvallend arm aan vaatplanten, het daaropvolgende stadium is rijk aan grassen (met name Bochtige smele) die uiteindelijk de ondergroei volledig gaan domineren. Daarna volgt vestiging van dwergstruiken, met name Blauwe en/of Rode bosbes, en verjonging van beuk waardoor de grasdominantie geleidelijk wordt teruggedrongen. In het volgende stadium kunnen, vooral op de iets lemiger plekken, ook een of meer oud-bossoorten (zie hierboven) worden aangetroffen. Wanneer uiteindelijk de beuk in de boomlaag tot dominantie komt, verdwijnen de vaatplanten echter weer grotendeels van het toneel en bestaat de ijle ondergroei weer grotendeels uit mossen, zij het grotendeels andere soorten dan in het pionierbos.

Varianten op dit hoofdschema komen in beide klassen veel voor en zijn doorgaans terug te voeren op vochtige omstandigheden (meer Pijpenstrootje), lichtgebrek in jonge aanplant of in oudere opstanden met een 'donkere' boomsoort (o.a. Beuk, Fijnspaar of Douglasspar) of juist (al dan niet plotselinge) lichtstelling (bramendominantie). Parallel aan deze ontwikkelingsreeks zien wij ook veranderingen in het humusprofiel optreden (dikte, meer invloed van de boomsoort, zie § 6.2) en vindt met de toenemende ouderdom van de bosbodem ook verzuring van de minerale bovengrond plaats, met name op jonge bosgroeiplaatsen. Er is echter geen duidelijke causale relatie tussen de opeenvolging van humusvormen en de pH van de bovengrond.

Kenmerkend voor goed ontwikkelde bossen van klasse 6 is – anders dan in de bossen op voedselarme bodem – de grote variatie aan bloemplanten, waaronder veel zogenaamde 'oud-bossoorten'. Voorbeelden zijn Bosanemoon, Lelietje-van-Dalen, Slanke sleutelbloem, Eenbes en Gulden boterbloem. Op de meeste pleistocene groeiplaatsen met 'rijk' bos kunnen – althans buiten de beekdalen en beek-overstromingsvlakten – alleen de eerste twee van deze soorten worden aangetroffen en dat alleen sporadisch. Het gaat dan vooral om uitzonderlijk lemige groeiplaatsen en/of plekken die met een afwijkende boomsoort (met goed afbreekbaar 'rijk' bladstrooisel; zie § 5.2.2). Een geheel andere categorie zijn de nitrofiële soorten, zoals Gewone vlier, Zevenblad en Kleefkruid. De aanwezigheid van deze soorten op de pleistocene zandgronden wijst op een externe verstoring, bijvoorbeeld een hoge mestgift bij aanleg, inwaai van meststoffen van buiten het bos of meer lokaal op de plek waar een kadaver heeft gelegen of een hondenuitlaatplek. Waar deze soorten meer op de voorgrond treden, hebben wij met een 'rijk' bostype van doen (klasse 6; zie hierboven), ook als de

primaire groeiplaats 'arm' is. Een overzicht van de belangrijkste bostypen van de pleistocene zandgronden wordt gegeven in Tabel 18.

**Tabel 18**

*Belangrijkste bostypen van de pleistocene zandgronden.*

Bostype	Globale omschrijving
<b>Naaldbossen:</b>	
Kussentjesmos-Dennenbos SA Bochtige smele	Licht naaldbos met hoge bedekking Bochtige smele
Kussentjesmos-Dennenbos SA Bosbes	Licht naaldbos met veel bosbesstruiken
Kussentjesmos-Dennenbos SA Pijpenstrootje	Licht naaldbos met hoge bedekking Pijpenstrootje
RG Bronsmos - Fraai haarmos	Donker naaldbos met 'arme' mossen
RG Fijn snavelmos - Groot laddermos	Donker naaldbos met 'rijke' mossen
DG Gewone braam	Naaldbos met ondergroei van braamstruiken
<b>Loofbossen:</b>	
Berken-Eikenbos SA Bochtige smele	Licht loofbos met hoge bedekking Bochtige smele
Berken-Eikenbos SA Bosbes	Licht loofbos met veel bosbesstruiken
Berken-Eikenbos SA Pijpenstrootje	Licht loofbos met hoge bedekking Pijpenstrootje
Beuken-Eikenbos SA Bosbes	Oud 'arm' loofbos met oud-bossoorten en bosbes
Beuken-Eikenbos SA Adelaarsvaren	Oud 'arm' loofbos met Adelaarsvaren
Bochtige smele-Beukenbos	Oud beukenbos met weinig ondergroei
Eiken-Haagbeukenbos SA Witte klaverzuring	Oud 'rijker' loofbos met oud-bossoorten
RG Gewone braam	Loofbos met ondergroei van braamstruiken
RG Zomereik – Gaffeltandmos (*)	Eikenbos met weinig ondergroei (vooral mossen)
RG Beuk – Knopjesmos – Geelsteeltje (*)	Jong beukenbos met weinig ondergroei
RG Gladde witbol – Stekelvaren	Loofbos met veel witbol en/of stekelvarens
RG Nagelkruid – Hondsdraf – Zevenblad (*)	Loofbos met nitrofiële storingsindicatoren

SA: subassociatie van ...; RG rompgemeenschap; DG derivaatgemeenschap. Indeling in bostypen naar Stortelder *et al.*, 1999, m.u.v. toegevoegde typen gemarkeerd met (\*) (naar Schipper, 2002).

## 6.2 Relatie tussen vegetatie en humusvorm

### 6.2.1 Ondergroei en humusvorm

Hoewel de benaming van bostypen (bijvoorbeeld Eiken-Haagbeukenbos) anders doet vermoeden, worden bostypen in vegetatiekundige zin gedefinieerd door de soortensamenstelling van de ondergroei (zie § 6.1.1). De verschillende bostypen hebben een duidelijke relatie met humusvormen (Tabel 19). Globaal geldt dat de verschillende typen naaldbos gekenmerkt worden door humusvormen van het moder- en mormodertype; echte morprofielen komen slechts weinig voor. In de loofbossen zijn echte morprofielen afwezig. Er worden vaker mullmoders aangetroffen dan in de naaldbossen op de arme zandgronden, maar ook in het loofbos domineren de (mor)moders. Uitgesproken mullprofielen zijn zeer zeldzaam op de pleistocene zandgronden. Ze komen nog het meest voor in loofbossen met een relatief rijke (lemige) bodem en/of een boomsoort met goed afbreekbaar strooisel (o.a. Eiken-Haagbeukenbossen met Witte klaverzuring) en in/om bossen met een externe aanvoer van nutriënten, bijvoorbeeld langs akkerranden (o.a. RG Gladde witbol en RG Nagelkruid).



Tabel 19

Relatie tussen vegetatietypen en humusvormen (Bron: De Waal & Hommel, 2005).

Humusvorm:	mull	mullmoder	moder	mormoder	mor
Bostype:					
<b>Naaldbossen:</b>					
Kussentjesmos-Dennenbos SA Bochtige smele					
Kussentjesmos-Dennenbos SA Bosbes					
Kussentjesmos-Dennenbos SA Pijpenstrootje					
RG Bronsmos - Fraai haarmos					
RG Fijn snavelmos - Groot laddermos		?	?	?	
DG Gewone braam					
<b>Loofbossen:</b>					
Berken-Eikenbos SA Bochtige smele			?		
Berken-Eikenbos SA Bosbes					
Berken-Eikenbos SA Pijpenstrootje					
Beuken-Eikenbos SA Bosbes					
Beuken-Eikenbos SA Adelaarsvaren					
Bochtige smele-Beukenbos					
Eiken-Haagbeukenbos SA Witte klaverzuring					
RG Gewone braam					
RG Zomereik - Gaffeltandmos (*)					
RG Beuk - Knopjesmos - Geelsteeltje (*)					
RG Gladde witbol - Stekelvaren		?			
RG Nagelkruid - Hondsdraf - Zevenblad (*)					

SA: subassociatie van ...; RG rompgemeenschap; DG derivaatgemeenschap. Indeling in bostypen naar Stortelder *et al.*, 1999, m.u.v.

toegevoegde typen gemarkeerd met (\*) (naar Schipper, 2002). ?: onzeker traject (zeer weinig of geen waarnemingen). NB Deze tabel is gebaseerd op kleine aantallen representatieve vegetatieopnamen.

De combinatie van vegetatietype en humusvorm – zoals aangegeven in Tabel 19 – wordt in eerste instantie bepaald door het moeder materiaal, de (al dan niet aangeplante) boomsoort en het beheer, maar binnen dit kader speelt de factor tijd een uiterst belangrijke rol (zie hoofdstuk 4).

In de relatie tussen vegetatietypen en humusvormen is bovendien sprake van een wisselwerking. Het aanwezige humusprofiel bepaalt welke soorten op een bepaalde plek kunnen groeien, maar de aanwezige vegetatie is ook medebepalend voor de humusprofielontwikkeling. Eerstgenoemde relatie (invloed humusprofiel op ondergroei) is vooral van belang voor het verklaren van patronen in de verspreiding van bossoorten in de ondergroei, maar ook voor de spontane verjonging van boomsoorten. De tweede relatie (invloed ondergroei op humusprofiel) speelt in feite alleen bij dominante soorten met een grote biomassa productie (bijvoorbeeld Hazelaar, Braam, Adelaarsvaren en grassoorten als Bochtige smele en Pijpenstrootje) en is vooral van belang voor het duiden van het stadium in de bosontwikkeling (zie § 6.1.3) en de bodemvruchtbaarheid (zie § 6.3). Van de genoemde soorten heeft de Hazelaar duidelijk de positiefste effecten op de bodemvruchtbaarheid. De strooiselkwaliteit is vergelijkbaar met die van linde (zie § 6.2.2; Tabel 21) en bij onderzoek in eikenbossen in de Eifel bleek bijmenging van hazelaar te resulteren in een gunstiger basen- en fosfaathuishouding (Mohr & Topp, 2005). Naar de strooiselkwaliteit van bramen is in onze streken voor zover bekend geen onderzoek gedaan, maar in bossen in Noordoost-Amerika geldt braam als een soort met snel afbreekbaar strooisel; 70% van de stikstof uit het bramenstrooisel kwam binnen het jaar beschikbaar (White, Gaines & Boring, 1988). Het strooisel van Adelaarsvaren breekt daarentegen slecht af (34% in 18 maanden en is o.a. wat nutriënten- en lignine-gehalten vergelijkbaar met Struikheide (Anderson & Hetherington, 1999). Ook Bochtige smele en Pijpenstrootje hebben relatief slecht afbreekbaar strooisel. De invloed van grassen op de humusvorm is daarbij enigszins afwijkend van die van overige strooiselleveranciers, omdat dode wortels een substantiële bijdrage leveren aan de vorming van het ectorganische humusprofiel (M-horizont).

## 6.2.2 Boomsoort en humusvorm

Onder invloed van een wisseling van (dominante) boomsoort, door spontane ontwikkeling of aanplant, kan de humusvorm ingrijpend veranderen. De belangrijkste sturende factor hierbij is de afbreekbaarheid van het blad- of naaldenstrooisel. In het algemeen geldt dat eik, beuk en naaldbomen relatief slecht afbreekbaar strooisel hebben en soorten als linde, esdoorn en iep goed afbreekbaar strooisel (zie Tabel 20). Goed afbreekbaar strooisel heeft relatief hoge concentraties aan basische kationen (met name calcium) en lage concentraties slecht afbreekbare lignine (houtstof). Ook verschillen in gehalten aan afbraakremmers als looizuur spelen een rol. Doordat strooiselkwaliteit een complexe eigenschap van (boom)soorten is, kan geen exacte rangvolgorde van soorten worden gegeven. Zo worden linde en esdoorn beide tot de soortengroep met een goede strooiselkwaliteit gerekend (Tabel 21). Uit Figuur 35 blijkt echter dat lindestrooisel dat in een dennenbos op arme zandgrond werd ingebracht, in de eerste maanden beduidend sneller verteert dan eveneens van elders aangevoerd esdoornstrooisel (Muys, 1993). De strooiselafbraak werd hier waarschijnlijk vooral verzorgd door mesofauna en bacteriën, die verschillen in afbraaksnelheid door verschillen in ligninegehalte. Uit Tabel 21 blijkt daarentegen dat esdoornstrooisel bij een lagere pH nog in de bovengrond kan worden doorgemengd, mogelijk omdat het – nadat de lignine eenmaal is afgebroken – zo aantrekkelijk is voor regenwormen dat een lager dan normale pH getolereerd wordt. Goed afbreekbaar strooisel begunstigt het voorkomen van regenwormen en daarmee van doormenging van organische stof in de bovengrond en de ontwikkeling van mullprofielen. Slecht afbreekbaar strooisel (hoger gehalte aan moeilijker afbreekbare verbindingen zoals lignine) remt de activiteiten van de bodemfauna en vergroot het aandeel afbraak door schimmels. Dit resulteert in een ontwikkeling richting morprofielen met gebrekkige doormenging, bovengrondse stapeling van organisch materiaal en toenemende productie van humuszuren. Daarmee vergroot de kans op verzuring en uitspoeling van nutriënten. In intermediaire situaties wordt de afbraak voor een belangrijk deel verzorgd door kleinere bodemdieren als springstaart en de mesofauna (met name potwormen), resulterend in humusprofielen van het modertype (zie § 4.1).

Tabel 20

*Versillen in bladstrooiselkwaliteit op basis van afbraaksnelheid. De indeling is gebaseerd op gegevens van min of meer vergelijkbare standplaatsen (Bron: De Schrijver et al., 2010; naar Krapfenbauer & Gasch, 1989).*

Soort	heel goed	goed	matig	slecht
	< 1 jaar	< 2 jaar	< dan 4 jaar	> 4 jaar
Iep	■			
Els	■			
Es	■			
Haagbeuk	■	■		
Esdoorn	■	■		
Linde	■	■		
Lijsterbes	■	■		
Wilg	■	■		
Populier	■	■	■	
Eik	■	■	■	
Berk	■	■	■	
Beuk	■	■	■	■
Zilverspar	■	■	■	■
Fijnspar	■	■	■	■
Den	■	■	■	■
Douglasspar	■	■	■	■
Lariks	■	■	■	■

Verandering van boomsoort(samenstelling) kan dus op intermediaire bodems een verandering van de humusvorm bewerkstelligen, waarbij ook de zuurgraad en de beschikbaarheid van basen en nutriënten veranderen. Wisseling van (hoofd)boomsoort biedt daarmee de mogelijkheid om de

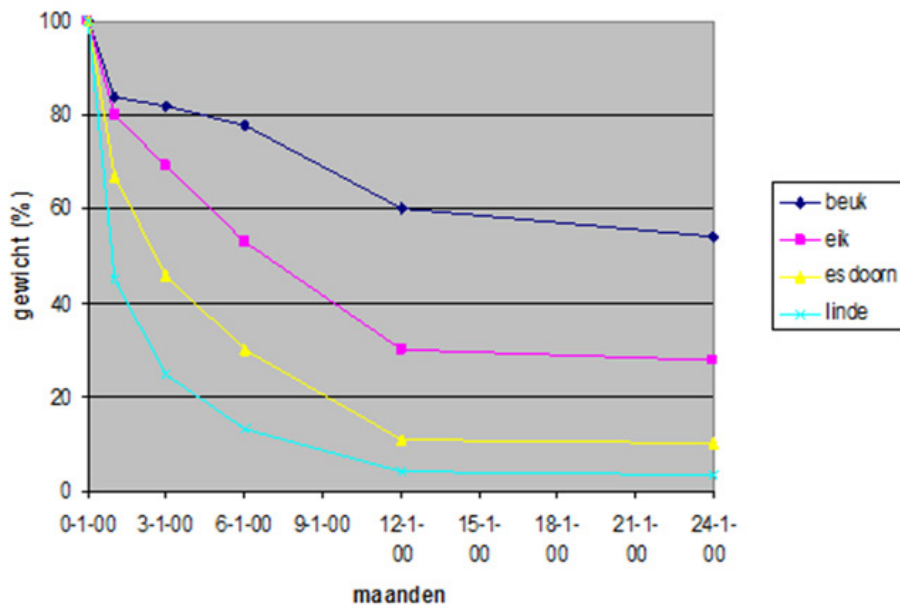
bodemvruchtbaarheid te verhogen of te herstellen. Onderzoek op de stuwwal van Doorwerth (Hommel *et al.*, 2002; Hommel & De Waal, 2004; Pulleman, 2005) laat zien dat dergelijke veranderingen zich reeds binnen enkele decennia kunnen voltrekken. In hoeverre de beoogde verandering ook werkelijk zal optreden, hangt daarbij vooral af van de ondergrond. Deze is immers medebepalend voor de kwaliteit van het strooisel (zie elders) en stelt beperkingen aan het assortiment boomsoorten dat op de betreffende groeiplaats kan worden aangeplant. Het vermogen van een boomsoort om in de praktijk een omslag van stapeling naar doormenging te bewerkstelligen, is daarmee groeiplaatsafhankelijk. Dit wordt geïllustreerd in Tabel 22. Daarin is aangegeven bij welke pH nog een omslag van stapeling (humusvorming richt mor) of doormenging (humusvorming richting moder) kan plaatshebben. De tabel suggereert dat van alle onderzochte soorten esdoorn het best in staat is bij een lage pH een mullprofiel te behouden dan wel te creëren (en daarmee verdere bodemverzuring en verlies aan bodemvruchtbaarheid te beperken).

Tabel 21

*Humusvormen in opstanden van diverse loofboomsoorten in een oud eiken-beukenbos op de stuwwal bij Doorwerth (leemgehalte bovengrond: 12 tot 17%) ruim 50 jaar na aanplant. Per opstand werden drie humusprofielen beschreven. De humusvormen zijn gerangschikt naar afnemende mate van strooiselvertering.*

Humusvorm		linde 1	haag- beuk	linde 2	esdoorn	beuk (jong)	linde 3 (*)	eik (oud)	eik (jong)	beuk (oud)
mull	ectozandmull	1								
mullmoder	zandxeromullmoder	1	2		1					
moder	wormxeromoder	1								
	humusxeromoder		1	3						
mormoder	vaagxeromormoder				1	3				
	humusxeromormoder						3	3		
	bosxeromormoder				1				3	2
	holtxeromormoder									1

(\*) met ondergroei van Adelaarsvaren.



**Figuur 35** Verschillen in afbraaksnelheid van bladstrooisel waarbij strooisel van verschillende loofboomsoorten werd ingebracht in een dennenbos op arme zandgrond (naar: Muys, 1993).

**Tabel 22**

De pH-waarde bij omslagpunt van doormenging naar stapeling van organische stof onder verschillende boomsoorten (bron: Rackham, 1980).

Boomsoort	pH-waarde bij omslagpunt
Tamme kastanje	$\geq 4.6$
Beuk	4.6
Eik (hakhout)	$\pm 4.4$
Haagbeuk	4.4 (4.2 – 4.7)
Berk	4.2
Linde	4.1 (4.0 – 4.2)
Es	4.1 (3.7 – 4.4)
Hazelaar	4.0 (3.5 – 4.4)
Iep (autochtoon)	3.9 (3.7 – 4.2)
Iep (niet autochtoon)	3.6
Esdoorn	3.5 (3.4 – 4.3)

Tussen haakjes: het traject waarin zowel doormenging als stapeling kan voorkomen.

Niet vermeld wordt welke bodemlaag bemonsterd is of welke analysemethode is gebruikt.

### 6.3 Relatie tussen vegetatie en bodemvruchtbaarheid

Uiteraard is er geen directe relatie tussen de vegetatie en de bodemvruchtbaarheid. Dit geldt zowel voor de (al dan niet aangeplante) boomsoort als voor de ondergroei. De vegetatie kan de bodemvruchtbaarheid echter wel beïnvloeden via het humusprofiel. De relatie tussen vegetatietype en humusvorm werd in de voorgaande paragraaf toegelicht (§ 6.2). De soortensamenstelling van de ondergroei (en daarmee het vegetatietype) vormt echter ook een afspiegeling van het totale complex van groeiplaatsfactoren en is daardoor tot op zekere hoogte indicatief voor de groeiplaats en daarmee ook voor de bodemvruchtbaarheid en de geschiktheid van de groeiplaats voor verschillende boomsoorten.

Bodemvruchtbaarheid is een complex begrip. Een praktische manier om verschillen in bodemvruchtbaarheid te relateren aan ecosystemen en/of vegetatietypen is de bodemvruchtbaarheid te definiëren in termen van biomassa-productie (aantal ton droge stof per hectare per jaar). De droge stof-bijgroei (hele boom) kunnen voor een bosesysteem worden ingeschat op basis van het bodemtype en de hoofdboomsoort (Nabuurs & Mohren, 1993; Jansen *et al.*, 1996; Tabel 23). Gebruikmakend van de relatie tussen bodemtype en hoofdboomsoort van het bostype kan vervolgens per bostype een indicatie voor de bodemvruchtbaarheid worden gegeven (De Waal & Hommel, 2005). Deze indicatie is echter niet zeer nauwkeurig. Daarom is in genoemde studie gekozen voor een grove indeling in vijf klassen (Tabel 24), ontleend aan onderzoek naar de relatie tussen productiviteit en trofiegraad in korte vegetaties (Schipper, 2002). In Tabel 25 wordt de indicatie voor de trofiegraad van de meest voorkomende bostypen op de pleistocene zandgronden weergegeven (zie ook § 6.1). Overigens is de inschatting van de droge stof een onderschatting van de totale productie, omdat de productie van blad, turnover van wortels, takval en vruchtdelen niet zijn meegenomen.

Tabel 23

*Droge stof-bijgroei hele boom NPP (netto primaire productie in ton droge stof/ha/jr; naar: Nabuurs & Mohren, 1993; Jansen et al., 1996), geschat voor verschillende bodemtypen (met code).*

Bodemtype	Grove den	Zwarte den	Douglas	Lariks	Spar	Eik	Beuk	Populier	Es	Els
venig (V / W)	4,5	6,7	7,3	6,2	15,9	6,6	7,4	12,3	13,3	8,4
holtpodzol (Y)	6,4	9,1	13,8	13,2	12,2	6,6	14,8	7,9	9,3	6,3
veldpodzol (Hn)	6,4	9,1	10,5	9,7	12,2	6,6	11,1	7,9	9,3	6,3
haarpodzol (Hd)	4,5	6,7	10,5	9,7	8,4	4,7	7,4	7,9	9,3	6,3
enkeerd (EZ)	6,4	9,1	13,8	13,2	15,9	8,5	14,8	12,3	13,3	8,4
laarpodzol (cHn/cHd)	6,4	9,1	10,5	9,7	15,9	6,6	11,1	12,3	9,3	8,4
beekeerd (pZg/pZn)	4,5	9,1	10,5	9,7	15,9	6,6	11,1	12,3	13,3	10,5
vlakvaag (Zn)	4,5	6,7	7,3	6,2	8,4	4,7	7,4	7,9	9,3	6,3
duinvaag, kalkarm (Zd)	4,5	6,7	10,5	9,7	8,4	4,7	7,4	7,9	9,3	6,3
keileem (KX)	4,5	9,1	0,0	6,2	12,2	6,6	11,1	7,9	9,3	6,3
krijteerd (KD)	0,0	0,0	0,0	0,0	12,2	6,6	11,1	12,3	9,3	6,3
duinvaag (kalkr.) (Zd.A/Zn.A)	0,0	9,1	0,0	0,0	0,0	6,6	11,1	7,9	13,3	8,4
löss (L)	0,0	9,1	0,0	0,0	0,0	8,5	14,8	12,3	17,3	10,5
rivierklei (R)	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	8,5	11,1	15,9	17,3	10,5
zeeklei (M)	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	8,5	11,1	15,9	17,3	10,5

Tabel 24

*Klasse-indeling voor de productiviteit en bijbehorende trofiegraad in ecosystemen (bron: De Waal & Hommel, 2005; gebaseerd op Schipper, 2002).*

Klasse	Code	Biomassa-productie (BMP) (ton droge stof/ha/jaar)	Trofiegraad
Zeer laag	ZLa	<2	Oligotroof
Laag	La	2-3	Oligo-mesotroof
Matig	Ma	3-6	Mesotroof
Hoog	Ho	6-9	Eutroof
Zeer hoog	ZHo	>9	Zeer eutroof

Tabel 25

Relatie bostypen op de pleistocene zandgronden en de trofiegraad op basis van geschatte biomassa-productie (BPM, naar De Waal & Hommel, 2005; voor betekenis van de gebruikte codes, zie Tabel 5e; alleen meest voorkomende typen zijn weergegeven).

Trofiegraad:	BMP (ton ds/ha/jr)	ZLa	La	Ma	Ho	zHo
<b>Bostype:</b>						
<b>Naaldbossen:</b>						
Kussentjesmos-Dennenbos SA Bochtige smele	4,5 – 6,4					
Kussentjesmos-Dennenbos SA Bosbes	4,5 – 6,4					
Kussentjesmos-Dennenbos SA Pijpenstrootje	4,5 – 6,4					
RG Bronsmos - Fraai haarmos	4,5 – 6,4					
RG Fijn snavelmos - Groot laddermos	4,5 – 6,4					
DG Gewone braam	4,5 – 6,4					
<b>Loofbossen:</b>						
Berken-Eikenbos SA Bochtige smele	4,7 – 8,5					
Berken-Eikenbos SA Bosbes	4,7 – 6,6					
Berken-Eikenbos SA Pijpenstrootje	4,7 – 6,6					
Beuken-Eikenbos SA Bosbes	4,7 – 8,5					
Beuken-Eikenbos SA Adelaarsvaren	6,6					
Bochtige smele-Beukenbos	7,4 – 14,8					
Eiken-Haagbeukenbos SA Witte klaverzuring	6,6 – 8,5					
RG Gewone braam	4,7 – 8,5					
RG Zomereik – Gaffeltandmos (*)	4,7 – 6,6					
RG Beuk – Knopjesmos – Geelsteeltje (*)	11,1 – 14,8					
RG Gladde witbol – Stekelvaren	4,7 – 8,5					
RG Nagelkruid – Hondsdraf – Zevenblad (*)	9,3 – 17,3					

SA: subassociatie van ...; RG rompgemeenscha; DG derivaatgemeenschap. Indeling in bostypen naar Stortelder *et al.*, 1999, m.u.v. toegevoegde typen gemarkeerd met (\*) (naar Schipper, 2002). NB Deze tabel is gebaseerd op kleine aantallen representatieve vegetatieopnamen.

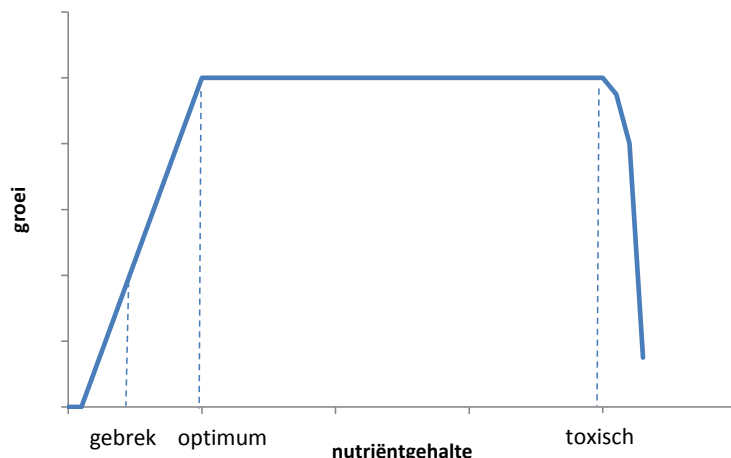
Tabel 25 laat zien dat de indicatiewaarde van het bostype voor de trofiegraad van de groeiplaats beperkt is. Een veel nauwkeuriger inschatting van de bodemvruchtbaarheid en de daaraan gekoppelde groeiverwachting voor de verschillende hoofdboomsoorten kan worden verkregen wanneer naast de soortensamenstelling van de ondergroei, ook de zuurgraad en de vochttoestand in de beoordeling worden betrokken. Deze benadering is oorspronkelijk ontwikkeld door Bannink, Leys en Zonneveld voor de naaldbossen op de pleistocene zandgronden, maar is later aangepast om ook gebruik in loofbossen en op rijkere groeiplaatsen mogelijk te maken (Locher en De Bakker, 1987).

# 7 Groei en vitaliteit van bomen

## 7.1 Algemeen

Plantengroei is afhankelijk van de beschikbaarheid van nutriënten en om een bepaalde groei te realiseren, zijn nutriënten in een bepaalde mate nodig. Knecht en Goransson (2004) geven aan dat planten nutriënten in min of meer vaste verhoudingen nodig hebben in hun bladeren. Omdat nutriënten nooit in de benodigde verhoudingen voorkomen, is er altijd een nutriënt dat (het meest) beperkend is. De verhoudingen verschillen wel tussen soorten. Afgezet tegen de hoeveelheid opgenomen N in blad komen ze voor berk bijvoorbeeld op de verhoudingen N:P:K:Ca:Mg van 100:8:30:2:4. Voor andere boomsoorten wordt aan dezelfde orden van grootte gedacht. Bomen reageren bij een ruime beschikbaarheid aan nutriënten door de gehalten in organen ervan te verhogen, en omgekeerd leidt een tekort aan nutriënten tot lage gehalten. Van bladeren is dit een algemeen bekend mechanisme en gehalten in blad en naalden worden dan ook gebruikt om de voedingstoestand van de bodem te bepalen. De gehalten in andere organen varieert echter ook. Uit onderzoek van De Visser (1986, in de Vries *et al.*, 1990) blijkt dat de gehalten N in stammen van eik aanzienlijk zijn toegenomen in de periode 1945-1980, wat wordt toegeschreven aan de depositie van N. Ook bij P wordt een toename waargenomen, maar daarvoor zijn de redenen onduidelijk.

Vergelijking van de bovenstaande verhoudingen met waarden die in het veld zijn gemeten, leert dat vooral Ca voor groei in overmaat in bladeren wordt opgenomen in verhouding tot N, wat mogelijk komt doordat de opname van Ca voor een belangrijk deel gekoppeld is aan de wateropname. Bij Mg werd er ook een overmatige opname geconstateerd in verhouding tot N, en dit was veel minder bij P en K. Een laag gehalte aan Ca in blad of andere organen kan echter wel duiden op een tekort ervan in de bodem, met negatieve effecten op het functioneren van die bodem (bodemleven, pH), terwijl er voor de groei van de bomen voldoende opgenomen kan worden (Bergma, 1992).



**Figuur 36** Relatie tussen nutriëntengehalte in blad en groei.

Belangrijke nutriënten zijn de macro-elementen (N, P, K, Ca, Mg en S) en de micro-elementen (Fe, Mn, Zn, Cu, B, Cl en Mo) (zie Tabel 26 voor hun functie). In deze studie is vooral gekeken naar de betekenis van de macro-elementen N, P, K, Ca en Mg. De betekenis hiervan voor de groei en vitaliteit is voor de boomsoorten grove den, Douglas, Japanse lariks, zomereik en beuk op een rijtje gezet.

Net als bij de macro-elementen kunnen ook bij onvoldoende aanwezigheid van micro-elementen gebreksverschijnselen optreden. Micro-elementen hebben in onderzoek relatief weinig aandacht

---

gekregen en gebreken van micro-elementen komen betrekkelijk weinig voor (Hagen-Thorn en Stjernquist, 2004). Chloorgebrek schijnt vrijwel niet voor te komen bij bosbomen. Mangaangebrek komt, net als ijzergebrek, vooral voor op gronden met een hoge pH (Pallardy, 2008). Er kan ook een teveel aan sporenelementen in de bodem voorkomen, waardoor de bomen niet meer groeien. Dit doet zich o.a. voor rondom de vroegere zinkfabrieken van Budel. Bekalking heeft hier een positieve werking laten zien (Van den Burg, 1984). Een hoge beschikbaarheid van andere nutriënten (bemesting, N-depositie) kan een tekort aan micro-elementen in de hand werken (Hagen-Thorn en Stjernquist, 2004).

Bij het beoordelen van de betekenis van nutriënten voor de groei van bomen moet men zich goed realiseren dat ook andere eigenschappen van de bodem van groot en soms overheersend belang kunnen zijn. Vooral het vochtleverend vermogen en de ontwateringstoestand spelen een belangrijke rol in de groei en vitaliteit van bomen (Gholz *et al.*, 1990), vooral op zandgronden. Vocht is een belangrijke factor voor het gehele functioneren van het ecosysteem. Meer specifiek voor nutriënten en bomen is vocht van belang voor de opname van nutriënten: in geval van droogte worden er maar beperkt nutriënten opgenomen met het bodemvocht (Lansberg en Sands, 2011), maar ook een hoge luchtvochtigheid beperkt vocht- en dus nutriëntenopname doordat er minder verdampt wordt. Een vochtige (maar niet natte) bodem is verder gunstig voor de mineralisatie van organische stof; in een droge bosbodem is de mineralisatie beperkt. Ook mycorrhiza functioneert slecht als de bodem droog is.

In de vorige eeuw is veel gebruikgemaakt van het systeem van bodemgeschiktheidsbeoordeling, dat is gebaseerd op voedingstoestand, zuurgraad, maar ook ontwateringstoestand en vochtleverend vermogen (zie o.a. Bonten *et al.*, 2015). Hieruit blijkt ook het grote belang van het vochtleverend vermogen, dat in veel gevallen het verschil kan maken tussen een goede of slechte groei. De bodem bepaalt dus voor een groot deel de groei en productiviteit van boomsoorten (naast bijvoorbeeld beheer, klimaat, depositie). Het is een belangrijke factor geweest om op bepaalde plekken bepaalde boomsoorten aan te planten (naast bijvoorbeeld de toepassingsmogelijkheden van het hout), en bepaalt daardoor nog steeds welke bomen zaad leveren voor verjonging.



Tabel 26

*Functies van elementen in bomen (op basis van Pallardy, 2008; Broekhuizen et al., 1982; Bergmann, 1992).*

Element	belangrijkste functie
N	Een boom heeft stikstof nodig voor de opbouw van de inhoud van de cel (protoplasma) en eiwitten (enzymen). Stikstof is bepalend voor de kleur, blad-/naaldgrootte en de groei van bomen. Stikstofgebrek leidt tot een lichtere groenkeuring (soms tot paars en geel) van blad en naalden, en verminderde groei.
P	Een boom heeft fosfor nodig voor het stofwisselingsproces. Fosfor is bestanddeel van enzymen. Fosforgebrek leidt tot kleinere bladeren en naalden, die van donkergroen naar violet kunnen kleuren, en tot een afname van de groei.
K	Kalium is nodig voor de wateropname en het nutriëntentransport, de werking van enzymen en aanmaak van eiwitten. Een tekort aan kalium verhoogt de gevoeligheid voor schimmelinfecties, beïnvloedt de groei ongunstig en veroorzaakt een vermindering van de droogte- en vorstresistentie. Het is ook te zien aan gedeeltelijke geelkeuring van blad en naalden (veelal de punten en randen).
Ca	Bomen hebben calcium nodig voor de regulering van de wateropname en enzymactiviteit en is nodig voor stevigheid. Calciumgebrek wordt zelden waargenomen. Een tekort kan o.a. leiden tot geelverkleuring en uiteindelijk necrose, beginnend aan de randen en tussen de nerven.
Mg	Magnesium is voor bomen van belang vanwege de aanmaak van bladgroen en voor de fotosynthese. Magnesiumgebrek uit zich in hardgele verkleuring van vaak de toppen van naalden met een scherpe overgang, en bij blad geelverkleuring tussen de nerven, met uiteindelijk necrose tot gevolg.
S	Zwavel is onderdeel van eiwitten. Zwavelgebrek lijkt op stikstofgebrek.
Cu	Koper is onderdeel van sommige enzymen. Kopergebrek kan leiden tot groeistoornissen die tot uiting komen in misvormde groeivormen.
Fe	IJzer is onderdeel van de chloroplasten in het blad en enkele enzymen. IJzergebrek kan leiden tot geelverkleuring van het blad terwijl de nerven groen blijven.
Zn	Zink is onderdeel van sommige enzymen. Er is relatief weinig bekend over gebreken. Symptomen zijn o.a. kortere naalden, verlies van naalden en dode toppen.
Mn	Mangaan is nodig voor de chlorofylsynthese. Mangaangebrek kan zich uiten in lichtgroene tot groengele verkleuring tussen de zij-nerven van blad.
B	Boor is nodig voor celwanden, celdeling en het reguleren van poriëngrootten. Het speelt een rol bij diverse processen in planten, waardoor de belangrijkste functies van boor moeilijk te duiden zijn. Een tekort kan leiden tot o.a. misvormingen en groeibeperkingen, maar hierover is voor bomen vrij weinig bekend. O.a. genoemd worden geel gevlekt blad (fijn patroon) en misvormde groei.
Mo	Molybdeen is het minst aanwezig (slechts 1 ppm) en is nodig voor nitraatreducerende enzymen. Er is relatief weinig bekend van eventuele gebreksverschijnselen.
Cl	Chloor is nodig bij het proces waarbij water wordt gesplitst bij fotosynthese. Gebrek komt nauwelijks voor en er is dan ook weinig bekend over gebreken.
Ni	Nikkel (b)lijkt van belang voor de werking van een enzym.
Si, Na, Al	Verschillende elementen komen voor in bomen, en hoewel ze de groei (b)lijken te kunnen bevorderen, worden ze als niet essentieel beschouwd.

### Richtwaarden voor de minerale voedingstoestand

De beoordeling van de voedingstoestand van een groeiplaats in bossen gebeurt doorgaans indirect door de gehalten aan nutriënten in blad te meten. Metingen direct aan de bodem hebben beperkte zeggingskracht, omdat de opnamecapaciteit van een nutriënt door bomen sterk afhangt van vooral de vochtbeschikbaarheid, het bodemleven en de pH.

In de jaren negentig zijn richtwaarden opgezet voor de minerale voedingstoestand van blad/naalden van de belangrijkste boomsoorten in bossen (Van den Burg & Schaap, 1995). Dergelijke richtwaarden zijn ook gemaakt voor stadsbomen en wegbeplantingen (Kopinga en Van den Burg, 1995). Bij deze richtwaarden voor de beoordeling van de minerale voedingstoestand wordt aangegeven wanneer de gehalten van de nutriënten als hoog, voldoende of laag geïnterpreteerd kunnen worden. Hieronder het overzicht voor de besproken soorten en enkele andere soorten.

**Tabel 27**

*Grenswaarden (in gram per kg blad/naald) voor gebrek aan de nutriënten fosfor, kalium en magnesium bij een aantal boomsoorten (uit Van den Burg & Schaap, 1995). Onder deze gehalten de groei slecht (latent gebrek) of ontstaan gebreksverschijnselen (zichtbaar gebrek).*

Boomsoort	N	P	K	Ca	Mg
Grove den	14	1,4	5	1,5	0,7
Douglas	14	1,3	5	2,5	0,6
Japane lariks	18	2,0	7	(3,0)	1,0
Zomereik	23	1,4	6	3,0	1,6
Beuk	22	1,5	6	4,0	1,5

## 7.2 Effect van bodemvruchtbaarheid naar boomsoort

In deze paragraaf wordt ingegaan op het belang van nutriënten voor enkele belangrijke boomsoorten. Omdat boomsoorten onder verschillende klimaatomstandigheden heel verschillend kunnen reageren op bodemeigenschappen, is bij deze literatuurstudie vooral gezocht naar Nederlandse gegevens. Daarnaast is ook gekeken naar het oorspronkelijke herkomstgebied.

### Grove den

De grove den wordt altijd beschouwd als de boomsoort die op arme zandgronden goed kan groeien. Toch reageert de grove den wel op verschillen in aanwezige hoeveelheden N, P, K en Mg. Bij de aanleg van nieuwe bossen op voormalige heidegrond bleek de grove den vaak last te hebben van de zogenaamde 'gelepuntziekte'. Het ging hier dan vaak om K-gebrek (Van Goor, 1956). Ook gebrek aan Mg heeft geelverkleuring van de uiteinden van de naalden van grove den tot gevolg, maar met een harde overgang van groen naar geel. Bij N- en P-gebrek worden de naalden ook lichter van kleur, waarbij P-gebrek vaak resulteert in algengroei op de naalden. Bij gebrek aan N, P en K treedt groeivermindering op (Van Goor, 1963/1967).

Uit 40 jaar lang onderzoek naar de invloed van bemesting met N, P, K, Mg en Ca bleek dat oudere grove dennen die aanvankelijk aan N-gebrek leden, door de N-depositie beter zijn gaan groeien, maar ten gevolge van de hogere N-gehalten lagere gehalten aan P, Mg en Ca kregen. Bemesting met N, P, K, Mg en Ca bleek vervolgens de grootste groeiverbetering op te leveren (Prietz, 2008). De mestgiften waren:

- In 1964: 4.000 kg/ha CaCO<sub>3</sub>, 1.000 kg/ha thomasslakkenmeel (Ca<sub>3</sub>(PO<sub>4</sub>)<sub>2</sub>[SiO<sub>4</sub>]: 15% P) en 400 kg/ha K<sub>2</sub>/MgSO<sub>4</sub>.
- In 1964, 1966, 1972: 500 kg/ha kalkamonsalpeter (70% NH<sub>4</sub>NO<sub>3</sub>; 30% CaCO<sub>3</sub>)
- In 1967: 300 kg/ha superfosfaat [Ca(H<sub>2</sub>PO<sub>4</sub>)<sub>2</sub> + CaSO<sub>4</sub>:18% P]

### Douglas

Uit groeiplaatsonderzoek in het oorspronkelijke herkomstgebied (NW-USA en Canada) en in West- en Midden-Europa blijkt dat met name de vochtvoorziening voor de Douglas van groot belang is. Daarnaast spelen de macro-elementen N, P en K ook een rol (Van den Burg, 1996). Van den Burg (1996) geeft een samenvatting van het groeiplaatsonderzoek in Nederland vanaf 1920-1996. In de jaren vijftig van de vorige eeuw kwam men erachter dat op onze zandgronden, waar de Douglas werd aangeplant, met name de P-voorziening van belang is voor de groei en vitaliteit van Douglas. Later bleek uit bemestingsonderzoek dat de Douglas op onze hoge zandgronden ook positief reageert op bemesting met N en K (Van Goor, 1963/1967).

Uit het latere groeiplaatseisenonderzoek werd nog eens duidelijk dat zowel de N-, de P- als de K-voorziening een rol speelt in de groei van de Douglas. Bij de verklaring van de variatie in boniteit bleek het vochtleverend vermogen de belangrijkste verklarende variabele. Op droge gronden speelt de K-voorziening geen rol voor de verdere verklaring van de variatie in boniteit, maar op gronden met een goed vochtleverend vermogen wel. Bij de laatste is de K-voorziening optimaal bij K-HCl= 30 mg K per kg of hoger (Van den Burg, 1996).

Uit onderzoek van Mohren en Van den Burg (1986) bleek dat in de eerdergenoemde bemestingsproeven de Douglasnaalden in het algemeen te lage P-gehalten vertoonden. Dit wordt toegeschreven

aan hoge N-gehalten t.g.v. de hoge stikstofdepositie. In 5.000 opstanden, waarvan 750 Douglas van het EGM-onderzoek, bleek in 61% van de gevallen fosforgebrek aanwezig te zijn. Ook de verhoudingen ten opzichte van stikstof waren vooral voor fosfor ongunstig. Uit een steekproef bleek dat van bemesting met fosfor, kalium of magnesium geen significante effecten aangetoond konden worden op het nutriëntengehalte van de bladeren of naalden. Het effect van fosforbemesting was wel bijna significant (Olsthoorn *et al.*, 2006).

Een enkele keer is gebrek aan micro-elementen vastgesteld. Kopergebrek bijvoorbeeld kan bij Douglas tot kromgroei van de top leiden. Dit treedt soms op bij de aanleg van een tweede of derde generatie. Kopergebrek kan worden verholpen met kopersulfaat-bemesting (Van den Burg, 1986).

### Japanse lariks

Van den Burg heeft in 1997 aan de hand van literatuur en een inventariserend onderzoek verschillende aspecten m.b.t. de groeiplaats voor de Japanse lariks op een rij gezet. Uit literatuur en eerder onderzoek in Nederland, Europa en het herkomstgebied bleek dat vooral de vochtvoorziening voor de lariks van belang is (Van den Burg, 1997).

Uit bemestingsonderzoek bleek dat de fosforvoorziening van belang is voor een goede groei van de Japanse lariks (Van Goor, 1956). Uit het groeiplaatsonderzoek is gebleken dat de boniteit van de Japanse lariks ook verband houdt met de stikstofvoorziening (N-organisch) en niet significant met K en Mg (Van den Burg, 1997).

Kopergebrek kan bij lariks slinger groei veroorzaken. Dit kan worden verholpen met kopersulfaat-bemesting (Van den Burg, 1985).

### Zomereik

Voor de zomereik hebben Oosterbaan, Van den Burg en Waenink in de periode 1978-1985 in een reeks van ongeveer 150 opstanden onderzocht in hoeverre de verschillen in groei (boniteit) te verklaren zijn met de bodembeoordelingsfactoren zuurgraad, ontwateringstoestand (Gt), vochtleverend vermogen en voedingstoestand aan de hand van het vegetatietype. Daarnaast is van elke opstand een grondmonster genomen voor het bepalen van de pH-KCl, N-totaal, organische stofgehalte, P-totaal, K, Ca, en Mg. Uit een multiple regressieanalyse bleek dat de variatie in boniteit significant samenhangt met het vochtleverend vermogen en met de voedingstoestand (gemeten aan de hand van het vegetatietype) en niet met zuurgraad en ontwateringstoestand (Oosterbaan *et al.*, 1987).

Als het stikstofgehalte van de organische stof (N-org) onder de 1,7 % komt, lijkt dit beperkend te worden voor de groei van eiken en bij waarden van boven de 2,3-3 % lijkt een goede groei mogelijk. Voor fosfor blijkt dat de grens van voldoende en laag ligt bij een P-totaal van de minerale bovengrond van 13 mg P/100 g grond. Boven de 17 mg P/100 g lijkt de fosfaatvoorziening niet meer beperkend voor de groei (Van den Burg en Oosterbaan, 1990).

Voor de beoordeling van de minerale voedingstoestand van zomereiken aan de hand van de bladsamenstelling (monster van mei- en St. Janslot genomen in augustus/september; opm. de bladvraat van insecten beïnvloed de nutriëntensamenstelling van het blad van eiken; Feeny, 1970) zijn de criteria in de volgende tabel opgesteld (Van den Burg en Oosterbaan, 1990).

Tabel 28

Grenswaarden ter beoordeling van de voedingstoestand van eik. Gehalten in %.

Element	Te laag	laag	voldoende	optimaal
N	< 1,8	1,8-2,3	2,4-2,8	>2,8
P	< 0,10	0,10-0,13	0,14-0,17	>0,17
K	< 0,4	0,4-0,6	0,6-0,8	>0,8
Mg	< 0,13	0,13-0,15	0,16-0,28	>0,28

Sinds 1983 kampt de zomereik in Nederland met vitaliteitsproblemen. In het complex van oorzaken dat hiervoor verantwoordelijk is (ongunstige weersomstandigheden, herhaalde kaalvraat, secundaire schimmels en insecten) lijken ook tekorten in de bodem aan met name K en Mg, maar ook P een rol te spelen. Ook Mn-gebrek lijkt soms een rol te spelen (Oosterbaan *et al.*, 2015).

---

Bij de eik treedt, met name op kalkrijke gronden met een hoge pH, soms ijzergebrek op, wat zich uit in witgele vlekken in het blad (Van den Burg en Oosterbaan, 1990).

### **Beuk**

Uit een inventariserend onderzoek naar verbanden tussen groei en groeiplaats in ca. 60 beuken-opstanden van 30-80 jaar bleek dat de variatie in boniteit voor een groot deel (70%) te verklaren is met verschillen in vochtleverend vermogen en voedingstoestand (geschat aan de hand van de vegetatie). Van de onderzochte bodemchemische eigenschappen droeg, naast het vochtleverend vermogen, alleen N-organisch significant bij aan de verklaring van de variatie (Oosterbaan *et al.*, 1988). Dit kwam overeen met eerder groeiplaatsonderzoek bij de beuk (Van den Burg, 1997; Van den Burg en Schoenfeld, 1977; Derkman, 1978).

Lage Mg- en Ca-gehalten op zandgronden kunnen bij de beuk gebreksverschijnselen veroorzaken (Damman *et al.*, 2013). Dit kan ook door lage N- en Mn-gehalten (Brumme and Khanna, 2009). Te lage P-gehalten bij beuken in Zwitserland bleken veroorzaakt door hoge N-gehalten (Braun *et al.*, 2010). Ook de beuk heeft op kalkrijke gronden soms last van ijzergebrek, zichtbaar als witgele vlekken in het blad (Van den Burg, 1979).

---

# 8 Synthese

## 8.1 Onderlinge relaties

De ontwikkeling van een bos op zandgronden naar een huidige toestand is ooit begonnen op het oorspronkelijk aanwezige moedermateriaal. De aard van het moedermateriaal bepaalt grotendeels de aanvankelijke beschikbaarheid van nutriënten. Rijker (gehalten) en fijner (snellere vertering, betere adsorptie) materiaal levert in het algemeen grotere hoeveelheden beschikbare nutriënten. De voorraden voedingsstoffen verschillen aanzienlijk tussen armere en rijkere zandgronden. Naarmate de hoeveelheid humus in de bodem toeneemt, wordt het relatieve belang van het moedermateriaal kleiner. Vooral op armere bodems bevat de strooisellaag een relatief groot deel van de voorraden voedingsstoffen.

Het moedermateriaal bepaalt in grote mate welke bodemorganismen voorkomen. Naarmate de bodem rijker is en een hogere pH heeft, domineren bacteriën, protozoën en regenwormen. In armere en zuurdere bodems domineren schimmels en potwormen. In de rijkere en weinig zure bodems is er een snellere afbraak van organisch materiaal, wordt materiaal meer vermengd met moedermateriaal en wordt een groot aandeel van de vrijkomende nutriënten vastgelegd in het bodemleven. In rijkere bodems is mull de belangrijkste humusvorm. In zuurdere, arme bodems verloopt de afbraak relatief traag, hopen onverteerde plantendelen zich op en is er vrij weinig vermenging met het moedermateriaal, waardoor er een scherpe grens ontstaat tussen de strooisel- en humuslagen en het moedermateriaal. Op de armste en zuurste bodems ontstaan morhumusprofielen. Op een groot deel van de Nederlandse zandgronden is de bodem niet zo arm en is sprake van mormoder- of moderhumusprofielen met beperkte vermenging en matige immobilisatie. De invloed van de microorganismen en de pH op de beschikbaarheid van nutriënten is nog niet volledig begrepen, wat voor een deel komt doordat nutriënten, pH en bodemleven sterk aan elkaar gekoppeld zijn.

De aard van het strooisel dat op en in de bodem komt, beïnvloedt (naast o.a. de huidige bodemgesteldheid) welke bodemorganismen voorkomen en welke humusvorm ontstaat. Een aanbod van gemakkelijker afbreekbaar strooisel met hogere Ca-gehalten kan tot een toename van regenwormen leiden, met een snellere omzetting en meer vermenging van humus. Het beïnvloedt ook de humusvorm die ontstaat. Door een gemakkelijker afbreekbaar strooisel met hogere gehalten aan Ca kan een verschuiving ontstaan van moder richting mull, maar in welke mate deze verschuiving op kan treden, is niet goed bekend.

Bomen zijn de belangrijkste leveranciers voor strooisel. De boomsoort bepaalt voor een groot deel de hoeveelheid strooisel die als input voor de bodem geldt, en de kwaliteit van dat strooisel. Blad is een belangrijke component van de strooiselinput als het gaat om hoeveelheid biomassa en als het gaat om hoeveelheid nutriënten, is het waarschijnlijk doorgaans de grootste component. De verschillen in nutriëntgehalten en verteerbaarheid (ligninegehalte) van blad/naalden zijn relatief groot tussen boomsoorten; vooral het gehalte Ca kan sterk verschillen. Dit is van belang voor de strooiselvertering, de humusvorm die ontstaat, het effect op de pH van de bodem en de snelheid waarmee nutriënten weer beschikbaar komen.

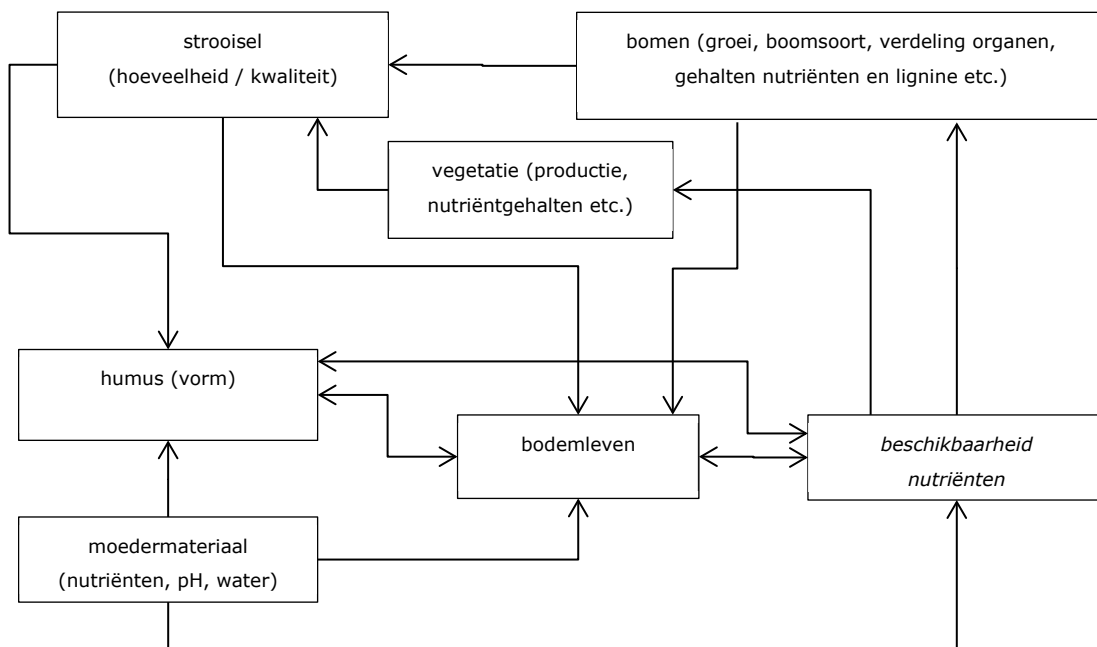
Wortels – met name de fijne wortels door continue vernieuwing ervan – zijn eveneens een belangrijke component van input voor de strooisellaag. Er is echter relatief weinig bekend over de productie van wortels en de nutriëntgehalten ervan. In het algemeen investeren bomen (relatief) meer in wortels naarmate de bodem armer is en voorzien ze bodemorganismen meer voeding (koolstofverbindingen).

De bodemvegetatie wordt sterk beïnvloed door de bodem, boomsoorten en humusvormen. Naarmate deze onderdelen van het bosesysteem zich ontwikkelen, verschuift de samenstelling van de vegetatie van mossen naar grassen, dwergstruiken, oud-bosplanten en weer naar onbegroeiende bodem met deels mossen. De input van de vegetatie speelt een wisselende rol bij de humusvorming. Vooral grassen produceren minder gemakkelijk afbreekbaar strooisel en hebben daarmee een relatief grote

invloed. Ook struiken zoals hazelaar en braam kunnen een relevante leverancier van (goed afbreekbaar) strooisel zijn. De rol van bodemvegetatie voor strooiselininput is echter ondergeschikt aan de rol van de bomen.

De bodem bepaalt met de beschikbaarheid van nutriënten en vochthuishouding ook voor een groot deel welke bomen op welke plek groeien en hoe snel die groeien. Daarnaast beïnvloedt het de nutriëntengehalten van de boomorganen. Hogere beschikbaarheid van nutriënten in de bodem leidt in het algemeen tot hogere gehalten in blad en naalden. Maar over het effect op de gehalten in het hout is nog onduidelijkheid, al lijkt het erop dat de bodem hier ook invloed op heeft. De opname van voedingsstoffen door bomen wordt vooral op armere bodems voor een groot deel bepaald door het bodemleven. Dit zorgt voor de afbraak van organisch materiaal, versnelt verwerking en helpt voor een belangrijk deel bij de opname van nutriënten. Vocht in de bodem heeft op alle aspecten een belangrijke invloed, van opname van nutriënten tot omzetting van strooisel.

Het onderzoek laat zien dat allerlei aspecten van het functioneren met elkaar verbonden zijn en niet goed los van elkaar gezien kunnen worden. Dit pleit ervoor om onderzoek naar het functioneren van bosbodems waar mogelijk multidisciplinair te benaderen.



**Figuur 37** Overzicht van enkele belangrijke relaties tussen bodem, bodemleven en vegetatie (NB Niet uitputtend; zo ontbreekt bijvoorbeeld de rol van vocht, licht en (micro)klimaat en heeft de opname van planten effect op de beschikbare voedingsstoffen).

## 8.2 Manieren om processen te beïnvloeden

Er is maar een beperkt aantal opties waarmee redelijkerwijs het functioneren van de bodem kan worden beïnvloed. Het beïnvloeden kan met meerdere doelen gebeuren, bijvoorbeeld het vergroten van de productiviteit van het bosstelsel en de bodem (bijgroei), het verbeteren van de vitaliteit, het sturen van de vegetatieontwikkeling of het beter in balans brengen van de verhoudingen van nutriënten. Het vergroten of behouden van de productiviteit van het bosstelsel en de bodem hoeft overigens voor behoud van flora en fauna het meest gunstig te zijn. Afname van de productiviteit en voedselrijkdom is op verschillende groeiplaatsen een natuurlijk proces dat tot specifieke flora en fauna leidt die op hun eigen manier worden gewaardeerd. De keuze voor het al dan niet beïnvloeden van de bodemvruchtbaarheid en de wijze waarop dit gebeurt, dient daarom altijd goed afgewogen te worden, rekening houdend met de doelen en potenties van een terrein.

---

### *Bemesting*

Bemesten of bekalken heeft direct effect op de beschikbaarheid van nutriënten. Bekalken is daarbij een specifieke manier van bemesten die de zuurgraad van de bodem beïnvloedt. Aangezien er kosten gemoeid zijn met het toedienen van meststoffen, is het aan te bevelen vooraf na te gaan welke meststof gezien het doel het effectiefst is.

Voor het direct verbeteren van de groei en vitaliteit van bomen kan gekeken worden van welke nutriënten de relatieve beschikbaarheid het laagst (meest beperkend voor groei) is en vooral die nutriënten toedienen. Dit gebeurt bij voorkeur via blad-/naaldanalyse. Als verwacht wordt dat er op bepaalde bodems sowieso meerdere nutriënten beperkend zijn vanwege de aard van de bodemvoorraden en balans van aan- en afvoer (depositie, oogst, vertering, uitspoeling), kan overwogen worden meststoffen met meerdere nutriënten toe te dienen.

Door bemesting kunnen ook ontwikkeling in de bodem beïnvloed worden, wat uiteindelijk effect heeft op de bomen en bodemvegetatie. Bemesten kan op termijn de ontwikkeling naar een humusvorm met een snellere omzetting, grotere vermenging etc. in gang zetten in de richting van mor(modere) → moder → mull. Het is echter niet goed bekend bij welke giften de humusvorm zal veranderen en hoe groot de verschuiving van mor richting mull kan zijn. Maar verwacht kan worden dat het om aanzienlijke giften zal gaan om enige verschuiving van belang te realiseren. Resultaten van eerdere bemestingsproeven met enigszins beperkte giften lieten die ontwikkeling beperkt zien (zie Kreutzer, 1995; Wolf en Olsthoorn, 2006), maar bij de evaluatie van bemesting en bekalking in Nederland vonden Wolf *et al.* (2006) na circa 5 jaar geen effect op de humusvormen na bekalking of bemesting, maar wel een versnelde omzetting (dunnere strooisellaag) en alleen bij bekalking een beperkt effect op het bodemleven. De giften werden er niet bij vermeld, maar verwacht wordt dat het om snelwerkende middelen ging in beperkte hoeveelheden.

Het aantal manieren waarop bemest kan worden is groot. Een belangrijk onderscheid is te maken tussen gebruik van snel en langzaam werkende stoffen. Snelwerkende meststoffen hebben op korte termijn effect, maar het effect (groei van bomen, beschikbare voorraad in de bodem) is in het algemeen weer snel uitgewerkt (zie bijv. Jacobson en Pettersson, 2001; Aario *et al.*, 2003). De nutriënten worden relatief snel vastgelegd in biomassa (m.n. bomen) en humus en spoelen uit. De kans op een langdurig gunstig effect op het functioneren van de bodem (met bijvoorbeeld een snellere omzetting) is daarmee klein. Beter is het om gebruik te maken van langzaam werkende stoffen. Aario *et al.* (2003) laten bijvoorbeeld zien dat langzaam werkende meststoffen zoals (grof) kalksteen wel een langdurig effect kunnen hebben op de totale en beschikbare (uitwisselbare) voorraden K, Ca en Mg.

### *Houtoogst*

Oogst van stamhout wordt algemeen gezien als een activiteit die relatief weinig effect heeft op de nutriëntenbalans van een bos. Recente berekeningen (Bonten *et al.*, 2015) laten echter zien dat afvoer van nutriënten via oogst van stammen toch een belangrijke factor kan zijn.

Er zijn in het algemeen meer zorgen over het oogsten van takhout, omdat die relatief grote concentraties nutriënten bevatten t.o.v. stamhout.

De resultaten in voorliggende studie laten zien dat het takhout als input van biomassa (vooral C) van de bodem van beperkt belang is. Takhout levert echter een ander soort biomassa dan blad en fijne wortels, dat minder snel afbreekt, en mogelijk is het daarom wel van belang voor de opbouw van een dikke humuslaag die relevant is voor de vochtthuishouding en die nutriënten kan vasthouden. Op de totale balans van nutriënten (in verhouding tot de input van vertering en depositie) is takhout overigens op veel bodems een factor van belang, doordat de verschillen tussen totale input en output van de beschikbare nutriënten klein zijn en de balans door een verkleining van de input gemakkelijk negatief kan uitvallen.

Er valt wel te verwachten dat naarmate het bosesysteem armer is, ook de impact van oogst van takhout relatief groter zal zijn met een steeds geringer vermogen van het systeem om het verlies aan nutriënten op te vangen. Ook de leeftijd en de ontwikkelingsfase van het bosesysteem is van invloed. In een jong bos op een arme groeiplaats met een geringe humusontwikkeling is een minder goede nutriënten- en vochtbuffer dan in een oud bos. Met andere woorden: in systemen met een geringere voorraad zal een klein beetje minder niet onbelangrijk zijn.

---

### *Kap en verjonging*

De wijze waarop wordt geoogst, is eveneens van belang. Kaalkap leidt tot een sterke verandering van het microklimaat. Meer instraling van zonlicht, dus warmer overdag, meer uitstraling, dus kouder 's nachts, geen invang van regen door bomen, geen verdamping door bomen. Kaalkap heeft dan ook een wisselend, maar uiteindelijk in het algemeen negatief effect op bodemleven (Marshall, 1999). Een van de redenen is een negatief effect op mycorrhiza (dat voor een groot deel, maar niet geheel, afhankelijk is van bomen), dat als voedselbron dient voor andere organismen en dat essentieel is voor bomen op armere bodems. Er zou daarom nagedacht kunnen worden over de manier waarop met kaalkap en verjonging omgegaan moet worden. Zo zou het laten staan van schermbomen gunstig kunnen zijn voor zowel het microklimaat als mycorrhiza, en daarmee effect kunnen hebben op de rest van het bodemleven en verjonging. Op diverse groeiplaatsen met schaduwtolerante soorten is een systeem uitkap mogelijk. Op plekken waar nu lichtboomsoorten staan, kan nagedacht worden over het onderplanten (onderscherm) van een scherm met meer schaduwtolerante soorten (als opvolger bijvoorbeeld esdoorn, zie ook onder Boomsoortenkeuze).

Op sommige plekken komt verjonging moeizaam van de grond. Langdurig onbegroeid laten vergroot uitspoeling van nutriënten. Er zou nagedacht kunnen worden over de vraag of op dergelijke plekken wel jaren lang gewacht moet worden tot er natuurlijke verjonging van de grond komt, of dat er niet beter snel(ler) ingeplant en/of gerasterd kan worden.

### *Boomsoortenkeuze*

De boomsoort heeft een belangrijke invloed op de ontwikkeling van de humusvormen en bodemvruchtbaarheid. Aan de ene kant komt dat door de kwaliteit van het strooisel. Soorten met een rijk en gemakkelijk verteerbaar blad sturen de ontwikkeling richting een humusvorm met een betere vermenging, snellere omzetting en minder uitspoeling. Vooral linde en esdoorn hebben potenties om – mede om die reden – toegepast te worden op de Nederlandse zandgronden. Linde kan met name goed toegepast worden in menging met eik, terwijl gewone esdoorn qua groeiritme goed aansluit bij beuk. Hazelaar kan in de ondergroei toegepast worden voor de verbetering van strooisel. Hazelaar heeft echter als nadeel dat het geen stamhout oplevert, terwijl het de oogst voor bomen kan bemoeilijken. Hazelaar zal daarom vooral geschikt zijn in situaties waar houtoogst geen rol speelt.

## 8.3 Vragen

In dit rapport is kennis bij elkaar gevoegd over de relaties tussen bodemvruchtbaarheid, bodemleven, humusvormen, bomen en vegetatie. Daarbij komt naar voren dat we veel van de bodem, de processen daarin en de relatie met bomen en vegetatie niet goed weten. In het onderstaande zijn enkele relevante vragen op een rij gezet.

### *Monitoring*

Een belangrijke constatering tijdens dit onderzoek is dat er geen (dekkende) structurele monitoring van de Nederlandse bosbodems is. Er is wel een database met meetgegevens van bodemvoorraden en bodemopbouw die inzicht geeft over de voedingstoestand van de Nederlandse bosbodems en tussen 1990 en 2000 is de voedingstoestand van de bodem en de bomen gemonitord (Schoonderwoerd *et al.*, 2006). Maar het ontbreekt aan recente gegevens om inzicht te krijgen in de richting waarin de Nederlandse bosbodems zich nu ontwikkelen met betrekking tot voorraden nutriënten en organische stof. Dit ondanks enkele mogelijk zorgwekkende ontwikkelingen die door Schoonderwoerd *et al.* zijn geconstateerd, zoals een afname van gehalten nutriënten in de strooisellagen en blad/naalden. Van het bodemleven is nog veel minder bekend; er is geen inzicht in de huidige toestand van het bodemleven (bijvoorbeeld het voorkomen van gemeenschappen, functionele groepen), laat staan de richting waarin die zich ontwikkelt. Dit in tegenstelling tot bijvoorbeeld de houtvoorraden, die periodiek worden gemeten. Het is dan ook niet goed aan te geven of de bosbodems zich op een manier ontwikkelen die bijdraagt aan een duurzaam bosbeheer en duurzame houtvoorziening. Vragen die spelen, zijn dan ook:

- Hoe ontwikkelt de bodemvruchtbaarheid in bossen zich momenteel, zowel in termen van beschikbare als totale voorraden nutriënten en organische stof?
- Hoe ontwikkelt het bodemleven zich in de Nederlandse bosbodems?



---

### *Bodemleven*

Een groot deel van het Nederlandse bos is ooit aangeplant op kale of weinig begroeide bodems waar waarschijnlijk maar weinig voor bosbodems specifiek bodemleven voorkwam. Diverse bodemorganismen hebben moeite met hervestiging en ontbreken nog steeds in veel relatief jonge bossen. De verschillende groepen van bodemorganismen hebben hun eigen rol in het bodemecosysteem (in de afbraak van organische stof, het vermengen, verkleinen, behouden van nutriënten etc.). Veel, zo niet alle, taken worden door meerdere soorten organismen uitgevoerd. De vraag is dan ook:

- In hoeverre draagt een grotere functionele diversiteit van het bodemleven bij aan een betere afbraak van organisch materiaal en een beter behoud van nutriënten?
- Als door het ontbreken van bepaalde bodemorganismen het functioneren van de bodem (afbraak, vermenging, vastlegging etc.) beperkt is, is het dan mogelijk om die organismen door het enten van bodemmateriaal te (her)introduceren?

De exacte rol van bodemleven is (afgezien van de afbraak) moeilijk te kwantificeren. Het functioneren is afhankelijk van de lokale omstandigheden. Vragen zijn:

- In hoeverre wordt dit functioneren beïnvloed door verzuring en stikstofdepositie?
- Zijn er verschillen in bodemleven te zien tussen bossen met hoge of lage vitaliteit of bossen met een verschillend beheer of boomsoortensamenstelling?
- Wat zijn de verschillen in de belangrijkste groepen bodemorganismen? Met name tussen mycorrhiza-schimmels die in symbiose leven met de wortels en saprotrofe schimmels en bacteriën, die de primaire afbrekers zijn van organische stof en daardoor nutriënten beschikbaar maken.
- Zijn er verschillen in labiele organische stof? Micro-organismen en labiele organische stof reageren veel sneller dan de (grote hoeveelheid) totale organische stof. Daarom zijn het early indicators van veranderingen in omstandigheden en beheer.
- In hoeverre draagt bodemleven (mycorrhiza) bij aan verwerking van gesteente, bijvoorbeeld voor de opname van fosfor, en verschilt dit onder verschillende omstandigheden?

Aangezien bodemleven een belangrijke rol speelt in het functioneren van bossen als geheel zou het voor beheerders relevant kunnen zijn om op eenvoudige wijze een inschatting te kunnen maken van het functioneren van het bodemleven. De vraag is dan ook:

- Is er een voor het beheer praktische meetmethode/maat te maken voor de bepaling van de vitaliteit/functioneren van het bodemleven?

De beschikbaarheid van nutriënten is van groot belang voor groei en vitaliteit van bomen. Het is echter niet goed bekend wat de relatie is tussen gehalten aan nutriënten in de bodem en de groei en vitaliteit. Dit komt mede omdat een groot aantal factoren van invloed is op de mate waarin bomen voedingstoffen kunnen opnemen (bodemleven, vocht, klimaat etc.). Mogelijk zijn er voor bepaalde situaties toch wel richtlijnen te geven. De vraag is dan ook:

- Bij welke waarden zijn de gehalten/voorraden in de bodem te laag voor een gezond bos(ecosysteem)?

### *De humuslaag*

Een groot deel van het Nederlandse bos is ontwikkeld op een onontwikkelde bodem. Sinds de bebossing heeft zich een humuslaag kunnen ontwikkelen. Dit heeft effect gehad op de groei. Door een steeds meer ontwikkelende humuslaag is het bos beter gaan groeien dan aanvankelijk voorspeld. Stikstofdepositie heeft hier natuurlijk ook aan bijgedragen. De humuslaag heeft een voorraad van geleidelijk vrijkomende nutriënten en beperkt de uitspoeling van nutriënten. Humus in de bodem verbetert ook de capaciteit om vocht vast te houden. Het bodemprofiel en het bodemleven zijn essentieel voor de productie en vitaliteit van bossen.

- In hoeverre draagt de dikte van de humuslaag op gegeven moedermateriaal bij aan groei en vitaliteit?
- Hoe ontwikkelt een humuslaag zich op langere termijn (maximale dikten, verzuring, buffercapaciteit)?
- Wat betekent dit voor de opslag van CO<sub>2</sub> in bossen?

---

### *Bosbeheer*

Beheer beïnvloedt de ontwikkeling van de humus in de bodem. Door intensieve oogst is er minder input van organisch materiaal (waar geen bomen staan is geen input), en kan de afbraak sneller verlopen (gunstiger microklimaat voor afbraak). Hoe het beheer precies deze ontwikkeling in de Nederlandse situaties beïnvloedt, is niet bekend. De vraag is dan ook:

- Hoe beïnvloedt beheer of de boomsoortenkeuze de ontwikkeling van organische stof in de bosbodem?
- Wat zijn de potenties van boomsoorten met een gunstige strooiselkwaliteit? Vooral esdoorn kan relevant zijn als opvolger van grove den, maar op sommige plaatsen mogelijk berk of linde. Wat kun je van deze boomsoorten verwachten (groei, opbrengst, effect op de bodem, richtlijnen beheer)?
- In hoeverre is menging van boomsoorten van invloed op de strooiselkwaliteit?

Bodemverdichting leidt tot het verkleinen van poriën waar bodemleven in leeft en tot verminderde beluchting van de bodem. Om bodemschade te beperken, wordt vaak over het tak- en tophout gereden. Dit laatste is ongunstig voor de kwaliteit van het tak- en tophout als energiebron en leidt ook tot concentratie van dit hout op een beperkt deel van het bos, en daarmee tot plaatselijke effecten op de humusontwikkeling, verrijking op de uitrijpaden en verschraling in de rest van het bos. De effectiviteit van het rijden over takhout is maar beperkt onderzocht.

- Wat is het effect van bodemverdichting op het bodemleven?
- Wat is het effect van concentratie van tak- en tophout op uitrijpaden?
- In welke situaties is het wel/niet gunstig om tak- en tophout op uitrijpaden te concentreren?

### *Rol van takhout*

Door takhout te verwijderen, worden nutriënten afgevoerd. De organische stof van de takken draagt echter ook bij aan de opbouw van humus in de bodem. De rol lijkt beperkt in verhouding tot die van bijvoorbeeld blad, maar takhout levert mogelijk organische stof die langer in de bodem bewaard blijft. Vragen zijn:

- In hoeverre heeft de afvoer van takhout invloed op de hoeveelheid organische stof in de bodem? In het buitenland zijn hier metingen aan verricht, maar de effecten blijken te variëren, afhankelijk van de lokale omstandigheden (klimaat). Takhout laten liggen kan bijvoorbeeld vertering van organische stof bevorderen en productie van nieuwe organische stof door vegetatie beperken.
- Kunnen negatieve effecten van oogst worden gecompenseerd door beheersmaatregelen zoals bemesten, bekalken en slim oogsten met minimale verstoring?

Veel rottend hout op de bosbodem geeft ook meer verzuring van de bovengrond. Een lagere pH betekent meer uitspoeling van o.a. basen naar grotere diepte. Dus twee tegen elkaar inwerkende processen. Hoe dit werkt, is sterk afhankelijk van de plaatselijke situatie (oud of jong bos bijvoorbeeld). Mogelijk zijn er gevolgen bij veranderend beheer t.a.v. takhout. Takhout heeft mogelijk effect op de pH van de bovenste bodemlagen, waardoor de indicatiewaarde van (ondiep wortelende) vegetatie niet klopt. Ondiep wortelende boomsoorten zijn mogelijk gebaat bij verwijderen van takhout, maar diep wortelende soorten bij laten liggen. De vraag hierbij is:

- In hoeverre beïnvloedt dood hout de zuurgraad en de uitspoeling?

---

# Literatuur

- Anderson, J.M. en S.L. Hetherington, 1999. Temperature, nitrogen availability and mixture effects on the decomposition of heather (*Calluna vulgaris* (L.) Hull) and bracken (*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn) litters. *Functional Ecology* 13 (Suppl. 1): 116–124.
- Arnio, T., M. Rätty en P.J. Martikainen, 2003. Long-term availability of nutrients in forest soil derived from fast- and slow-release fertilizers. In: *Plant and Soil*, 252, p. 227 - 239.
- Bååth, E., Arnebrant, K., 1994. Growth rate and response of bacterial communities to pH in limed and ash treated forest soils. In: *Soil Biology and Biochemistry*, 26, 995-1001.
- Badalucco, L., Grego, S., Dell'Orco, S., Nannipieri, P., 1992. Effect of liming on some chemical, biochemical, and microbiological properties of acid soils under spruce (*Picea abies* L.). In: *Biology and Fertility of Soils*, 14, 76-83.
- Bannink, J.F., H.N. Leys & I.S. Zonneveld, 1973. Vegetatie, groeiplaats en boniteit in Nederlandse naaldhoutbossen. Stichting voor bodemkartering. Wageningen. 183 pp.
- Bardgett, R.D., Bowman, W.D., Kaufmann, R. & Schmidt, S.K., 2005. Linking aboveground and belowground communities: a temporal approach. *Trends Ecol. Evol.*, 20, 634–641.
- Bardgett, R.D., Smith, R.S., Shiel, R.S., Peacock, S., Simkin, J.M., Quirk, H. *et al.*, 2006. Parasitic plants indirectly regulate belowground properties in grassland ecosystems. *Nature*, 439, 969–972.
- Berg, B. & C.A. McClaugherty, 2008. Plant litter. Decomposition, humus formation, carbon sequestration. 2nd ed. Springer, Berlin.
- Berg, B. & R. Laskowski, 2006. Litter decomposition: a guide to carbon and nutrient turnover. *Advances in Ecological Research*, 38, p. 1-428.
- Bergmann, W., 1992. Nutritional disorder of plants. Development, Visual end Analytical Diagnostics. Jena, Gustav Fischer Verlag, 741 p.
- Bever, J.D., 2002. Negative feedback within a mutualism: host-specific growth of mycorrhizal fungi reduces plant benefit. *Proc.R.Soc.Lond. B* 2002. 2595-2601.
- Bijlsma, Rienk-Jan, Rein de Waal & André ten Hoedt, 2013. Ecological qualities emerging from non intervention management of heathlands in: *Heathland economy and ecology* (W. Herbert Diemont, Wim J.M. Heijman, Henk Siepel & Nigel R. Webb, editors).
- Binkley D. and R.F. Fisher, 2012. *Ecology and Management of Forest Soils* (4th Edition). Wiley, New York. 347 p.
- Bonten, L.T.C., R.J. Bijlsma, S.P.J. van Delft, J.J. de Jong, J.H. Spijker en W. de Vries, 2015. Houtoogst en bodemvruchtbaarheid. Een modelstudie naar duurzaamheid van houtoogst op Nederlandse bosgroeiplaatsen. Wageningen, Alterra Wageningen UR, Alterra-rapport 2618, 78 p.
- Bouwman, L.A., Bloem, J., Römkens, P.F.A.M., Boon, G.T., Vangronsveld, J., 2001. Beneficial effects of the growth of metal tolerant grass on biological and chemical parameters in copper and zinc contaminated sandy soils *Minerva Biotechnologica*, 13, 19-26.
- Bouwman, L.A., Vangronsveld, J., 2004. Rehabilitation of the nematode fauna in a phytostabilized, heavily zinc-contaminated, sandy soil. In: *Journal of Soils and Sediments*, 4, 17-23.
- Broekhuizen, J.T.M. van, J. van den brug, J. Gremme, 1982. *Bosbescherming*. Wageningen, Centrum voor landbouwpublicaties en Landbouwdocumentatie. 385 p.
- Burg, J. van den, 1996. De betekenis van bodem en klimaat voor het Nederlandse bos. *IBN Scientific Contributions 4*. DLO Institute for Forestry and Nature Research (IBN-DLO), Wageningen. 276 p.
- Burg, J. van den, 1996. Groei en groeiplaats van Japanse lariks, *Abies grandis* en *Tsuga heterophylla* in Nederland. Wageningen, IBN-rapport 273. Instituut voor Bos- en natuuronderzoek (IBN-DLO), 68 p.
- Burg, J. van den & Olsthoorn, A.F.M., 1994. Verslag van het landelijk bemestingsonderzoek in bossen 1986 t/m 1991. Deelrapport 6. Overzicht en bespreking van de resultaten. Rapport Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek, Wageningen, No 106, 126 p.
- Burg, J. van den & Schaap, W. (Red.), 1995. Richtlijnen voor mineralentoediening en bekalking als effectgerichte maatregelen in bossen. Wageningen, Nederland, Informatie- en KennisCentrum Natuurbeheer, Rapport nr. 16, 63 pp.

- 
- Burg, J. van den en A. Oosterbaan, 1990. Bodemeisen en minerale voeding van de zomereik. Deel 1. In: Nederlands Bosbouw Tijdschrift, 62, 5, p. 164-171.
- Burg, J. van den en A. Oosterbaan, 1990. Bodemeisen en minerale voeding van de zomereik. Deel 2. In: Nederlands Bosbouw Tijdschrift, 62, 6, p. 190-194.
- Burg, J. van den en P.H. Schoenfeld, 1977. De invloed van vochtvoorziening en bodemgesteldheid op de groei van de beuk: resultaten van een onderzoek naar in een opstand in het landgoed 'Beerschoten' en een samenvatting van de literatuurgegevens. Rapport Rijksinstituut voor Onderzoek in de bos- en landschapsbouw 'De Dorschkamp', Wageningen, nr. 136.
- Burg, J. van den, 1994a. Verslag van het landelijk bemestingsonderzoek in bossen 1986 t/m 1991. Deelrapport 1. De effecten van kalium- en magnesiumbemesting op vitaliteitskenmerken en groei van negen grove-dennenopstanden en van een Corsicaanse dennenopstand. Rapport Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek, Wageningen, No 101, 138 p.
- Burg, J. van den, 1994b. Verslag van het landelijk bemestingsonderzoek in bossen 1986 t/m 1991. Deelrapport 2. De effecten van fosfor-, kalium- en magnesiumbemesting op vitaliteitskenmerken en groei van acht Douglas- en acht zomereikencultures en opstanden. Rapport Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek, Wageningen, No 102, 81 p.
- Burg, J. van den, 1994c. Verslag van het landelijk bemestingsonderzoek in bossen 1986 t/m 1991. Deelrapport 3. De effecten van kalium- en magnesiumbemesting en van bekalking op vitaliteitskenmerken en groei van twaalf herbebossingscultures. Rapport Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek, Wageningen, No 103, 137 p.
- Burg, J. van den, 1994d. Verslag van het landelijk bemestingsonderzoek in bossen 1986 t/m 1991. Deelrapport 4. De effecten van bekalking op vitaliteitskenmerken en groei van zes opstanden in de boswachterij St. Anthonis (1998 t/m 1991). Rapport Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek, Wageningen, No 104, 89 p.
- Burg, J. van den, 1994e. Verslag van het landelijk bemestingsonderzoek in bossen 1986 t/m 1991. Deelrapport 5. De effecten van fosfor-, kalium- en magnesiumbemesting op vitaliteitskenmerken en groei van zes lariksoptanden. Rapport Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek, Wageningen, No 105, 44p.
- Burg, J. van den, 1997. Groei en groeiplaats van de beuk in Nederland. IBN-rapport, 303. Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek: Wageningen. 60 p.
- Burg, J. van den, 1997. Groei en groeiplaats van de grove den en de Corsicaanse den in Nederland. IBN-rapport, 270. Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek: Wageningen, 90 p.
- Cannell, M.G.R., 1982. World Forest Biomass and Primary Production Data., London, Academic Press, 391 p.
- Chen, W., Q. Zhang, J. Cihlar, J. Bauhus en D.T. Price, 2004. Estimating fine-root biomass and production of boreal and cool temperate forests using aboveground measurements: A new approach. In: Plant and Soil, 265, p. 31-46.
- Damman, I., J. Evers, U. Paar und J. Eichhorn, 2013. Ernährung von Buche und Kiefer in Nordwestdeutschland. In: AFZ-Der Wald 14, p. 4-10.
- Delft, B. van, 2015. De Landschappelijke Bodemkaart Nederland (Voorbeeld Garderen). A Story Map, 2015, <https://geodesk.maps.arcgis.com/apps/MapSeries/>. Wageningen, Alterra, onderdeel van Wageningen UR.
- Delft, B. van, R. de Waal, R. Kemmers, P. Mekking en J. Sevink (translation), 2007. Field Guide Humus Forms. Description and classification of humus forms for ecological applications. Wageningen/Amsterdam. Alterra, Universiteit van Amsterdam, IBED.
- Delft, B. van, R. de Waal, R. Kemmers, P. Mekking en J. Sevink (translation), 2006. Field Guide Humus Forms. Description and classification of humus forms for ecological applications. Wageningen/Amsterdam. Alterra, Universiteit van Amsterdam, IBED.
- Delft, S.P.J. van, G.J. Maas & R.W. de Waal, 2015. De Landschapsleutel OnLine. 2015, <http://landschapsleutel.wur.nl/>. Wageningen, Alterra, onderdeel van Wageningen UR.
- Delft, S.P.J. van, 2013. Meta-data beschrijving HumBase. Wageningen, Alterra. Nota
- Demolinga, F., L.O. Nilsson en E. Baath, 2008. Bacterial and fungal response to nitrogen fertilization in three coniferous forest soils. In: Soil Biology & Biochemistry, 40, p. 370-379.
- Derkman, G., 1978. De betekenis van enige groeiplaatsfactoren voor de groei van beukenbeplantingen in verband met de droogteschade in 1976. Rapport Rijksinstituut voor Onderzoek in de bos- en landschapsbouw 'De Dorschkamp', Wageningen, nr. 201.

- 
- Duchesne, L., R. Ouimet, C. Camiré en D. Houle, 2001. Seasonal nutrient transfers by foliar resorption, leaching, and litter fall in a northern hardwood forest at Lake Clair Watershed, Quebec, Canada. In: *Canadian Journal of Forestry*, 31, p. 333-344.
- Emmer, I., 1995. Humusform and soil development during a primary succession of monoculture *Pinus sylvestris* forests on poor sandy substrates. Thesis. Amsterdam, Universiteit van Amsterdam.
- Frostegård, Å., Bååth, E., Tunlio, A., 1993. Shifts in the structure of soil microbial communities in limed forests as revealed by phospholipid fatty acid analysis. In: *Soil Biology and Biochemistry*, 25, 723-730.
- Genouw, G., S. Coenen, G. Sioen, J. Neiryck en P. Roskams, 2006. Bosgezondheid in Vlaanderen. Bosvitaliteitsinventaris, meetnet Intensieve Monitoring Bosesystemen en meetstation luchtverontreiniging. Resultaten 2005. Brussel, Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek, rapport INBO.R.2006.17, 52 p.
- Gholz, H.L., K.C. Ewel en R.O. Teskey, 1990. Water and Forest Productivity. In: *Forest Ecology and Management*, 30, p. 1-18.
- Gill, R.A. en R.B. Jackson, 2000. Global patterns of root turnover for terrestrial ecosystems. In: *New Phytol*, 147, p. 13-31.
- Goor, C.P. van, 1963/1967. Bemestingsvoorschriften voor naaldhoutculturen. In: *Nederland Bosbouw-Tijdschrift*, 35, 129-142.
- Gordon en Jackson, 2000. Nutrient concentrations in fine roots. In: *Ecology*, 81, 1, p. 275-280.
- Graefe, Ulfert & Anneke Beylich, 2006. Humus forms as tool for upscaling soil biodiversity data to landscape level? In: *Mitteilungen der Deutschen Bodenkundlichen Gesellschaft*, 108, p. 6-7.
- Graefe, Ulfert, 2004. Das Vertikale Verteilungsmuster der kleinringelwurmzönose als Indikator der Prozessdynamik im Humusprofil. In: *Mitteilungen der Deutschen Bodenkundlichen Gesellschaft*, 103, p. 27 -28.
- Green, R.N., R.L. Trowbridge en K. Klinka, 1993. Towards a taxonomic classification of humusforms. *Forest Science Monograph 29*. The Society of American Foresters. Washington D.C.
- Grigal, D.F., 2000. Effects of extensive forest management on soil productivity. In: *Forest Ecology and Management*, 138, 167-185.
- Hagen-Thorn, A. en I. Stjernquist, 2004. Micronutrient levels in some temperate European tree species: a comparative field study. In: *Trees*, 19, 572-579.
- Hagen-Thorn, A., I. Varnagiryte, B. Nihlgard en K. Armolaitis, 2006. Autumn nutrient resorption and losses in four deciduous forest tree species. In: *Forest Ecology and Management*, 228, 2006, p. 33-39.
- Hansen, K., L. Vesterdal, I. Kappel Schmidt, P. Gundersen, L. Sevel, A. Bastrup-Birk, L. Pedersen en J. Bille-Hansen, 2009. Litterfall and nutrient return in five tree species in a common garden experiment. In: *Forest Ecology and Management*, 257, p. 2133-2144.
- Hazeu, G.W., C. Schuiling, G.J. Dorland, G.J. Roerink, H.S.D. Naeff & S.R.A., 2014. Landelijk Grondgebruiksbestand Nederland versie 7 (LGN7); Vervaardiging, nauwkeurigheid en gebruik. Wageningen, Alterra Wageningen UR. Alterra-rapport 2548.
- Högberg, M.N., Högbom, L., Kleja, D.B., 2013. Soil microbial community indices as predictors of soil solution chemistry and N leaching in *Picea abies* (L.) Karst. forests in S. Sweden. In: *Plant and Soil*, 372, 507-522.
- Hommel, P.W.F.M. & R.W. de Waal, 2004. Bodem, humus en vegetatie onder verschillende boomsoorten op de stuwwal bij Doorwerth. Rapport 920. Alterra, Wageningen, 66 pp.
- Hommel, P.W.F.M., R.W. de Waal, B. Muys, J. den Ouden en T Spek, 2007. Terug naar het lindewoud: strooiselkwaliteit als basis voor ecologisch bosbeheer. Zeist: KNNV Uitgeverij, p. 72.
- Jacobson, S. en F., 2001. Pettersson Growth responses following nitrogen and N-P-K-Mg additions to previously N-fertilized Scots pine and Norway spruce stands on mineral soils in Sweden. In: *Canadian Journal of Forest Research*, 31, 5, p. 899-909.
- Jansen, J.J., J. Sevenster & P.J. Faber, 1996. Opbrengsttabellen voor belangrijke boomsoorten in Nederland. Wageningen, IBN-DLO. IBN rapport 221.
- Jenkins, J.C., D.C. Chojnacky, L.S. Heath en R.A. Birdsey, 2003. National-Scale Biomass Estimators for United States Tree Species. In: *Forest Science*, 49, 1.
- Jenny, H., 1980. *The Soil Resource. Origin and Behavior*. Ecological Studies 37. Springer-Verlag, New-York.
- Jong, J.J. de, 2011. Effecten van oogst van takhout op de voedingstoestand en bijgroei van bos. Een literatuurstudie. Alterra-rapport 2202. Alterra, onderdeel van Wageningen UR, Wageningen, 50 p.

- Kemmers, R.H., S.P.J. van Delft, M.C. v. Riel, P.W.F.M. Hommel, A.J.M. Jansen, B. Klaver, R. Loeb, J. Runhaar & H. Smeenge, 2011. Landschapsleutel, Leidraad voor natuurontwikkeling. Wageningen, Alterra, onderdeel van Wageningen UR. Alterra-rapport 2140.
- Kemmers, R., 2012. Zijn bodemorganismen van belang voor herstel van verzuurde bossen? De Levende Natuur 113, 24-28.
- Kemmers, R.H., Bloem, J., Faber, J.H., 2008. Nitrogen retention by soil biota; a key role in the rehabilitation of natural grasslands? In: Restoration Ecology, 21, 431-438.
- Kemmers, R.H., Brinkman, E.P., Bloem, J., Faber, J.H., Putten, van der W.H., 2011. Is bodembiodiversiteit van belang voor herstel van beekdalvegetaties? De Levende Natuur, 112, 4-9.
- Kemmers, R.H., 2011. Effecten van verzuring op bodemleven en stikstofstromen in bossen. Verkenning van mogelijkheden voor herstelmaatregelen. Alterra-rapport 2204. 43 pp. Wageningen.
- Klimo, E. & J. Kulhavý, 2006. Norway spruce monocultures and their transformation to close-to-nature forests from the point of view of soil changes in the Czech republic. In: Ekológia 25, 1, p. 27-43.
- Knecht, M.F. en A. Göransson, 2004. Terrestrial plants require nutrients in similar proportions. In: Tree Physiology, 24, p. 447-460.
- Kofman, 1983. De oogst van biomassa in dunningen en de gevolgen voor de bodemvruchtbaarheid. Wageningen, Rijksinstituut voor onderzoek in de bos- en landschapsbouw 'de Dorschkamp', rapport 335, 65 p.
- Kooijman, A.M., Kooijman-Schouten, M.M., Martinez-Hernandez, G.B., 2008. Alternative strategies to sustain N-fertility in acid and calcareous beech forests: Low microbial N-demand versus high biological activity. In: Basic and Applied Ecology, 9, 410-421.
- Kooijman, A.M., Smit, A., 2009. Paradoxical differences in N-dynamics between Luxembourg soils: Litter quality or parent material? In: European Journal of Forest Research, 128, 555-565.
- Kooijman, A.M., Van Mourik, J.M., Schilder, M.L.M., 2009. The relationship between N mineralization or microbial biomass N with micromorphological properties in beech forest soils with different texture and pH. In: Biology and Fertility of Soils, 45, 449-459.
- Kozłowski, T.T. en S.G. Pallardy, 1997. Physiology of Woody Plants. Academic press.
- Krapfenbauer, A. & J. Gasch, 1989. Der Waldbodenhumus als Zustandweiser. Österreichische Forstzeitung 3: 28-32.
- Kreutzer, K., 1995. Effects of forest liming on soil processes. In: Plant and Soil, p. 168 - 169.
- Kuyper, T., Berg, M., Muys, B., 2001. Voedselweb. 177-186. In: J. den Ouden, B. Muys, F. Mohren & K. Verheyen (red.) Boscologie en Bosbeheer. Leuven / Den Haag, Uitgeverij ACCO, 674 pagina's.
- Landsberg, J. and P. Sands, 2011. Physiological ecology of forest production. Principles, processes and models. London, Elsevier, 352 p.
- Lavelle, P., T. Decaëns, M. Aubert, S. Barot, M. Blouin, F. Bureau, P. Margerie, P. Mora, J.P. Rossi, 2006. Soil invertebrates and ecosystem services. In: European Journal of Soil Biology, 42, S3-S15
- Leuschner, Christoph and Michael W. Rode, 1999. The role of plant resources in forest succession: changes in radiation, water and nutrient fluxes, and plant productivity over a 300-yr-long chronosequence in NW-Germany. In: Evolution and systematics Perspectives in Plant ecology Vol 2/1, p. 103-147. Urban & Fischer Verlag.
- Lévy, G.C. Bréchet en M. Becker, 1996. Element analysis of tree rings in pedunculate oak heartwood: an indicator of historical trends in the soil chemistry, related to atmospheric deposition. In: Annals of Forest Science, 53, p. 685-696.
- Lin, N., N. Bartsch, S. Heinrichs en T. Vor, 2015. Long-term effects of canopy opening and liming on leaf litter production, and on leaf litter and fine-root decomposition in a European beech (*Fagus sylvatica* L.) forest. In: Forest Ecology and Management, 338, p. 183-190.
- Locher, W.P. & H. de Bakker, 1987. Bodemkunde van Nederland. Deel 2: bodemgeografie. Malmberg, Den Bosch.
- MacFall, J. and S.A. Slack, 1991. Effects of *Hebeloma arenosa* and phosphorus fertilization on growth of red pine (*Pinus resinosa*) seedlings. In: Can. J. Bot. 69, 372-379.
- MacFall, J.S. and Slack, S.A., 1991. Effects of *Hebeloma arenosa* on growth of red pine seedlings in high-fertility nursery soil in Wisconsin. Can. J. For. Res. 21: 482-488.
- Mahmood, S., Finlay, R.D., Erland, S., 1999. Effects of repeated harvesting of forest residues on the ectomycorrhizal community in a Swedish spruce forest. In: New Phytologist, 142, 577-585.
- Meier, I.C., Ch. Leuschner & D.Hertel, 2005. Nutrient return with litter fall in *Fagus sylvatica* forests across a soil fertility gradient. In: Plant ecology, 177, p. 99-112.

- 
- Mohr, D. & W. Topp, 2005. Hazel improves soil quality of sloping oak stands in a German low mountain range. *Ann.For.Sci.* 62: 23-29.
- Muys, B. & D. Maddelein, 1993. Amerikaanse vogelkers: van troefkaart tot bospest. *Groene Band* 91-92: 1-23.
- Nabuurs, G.J. & G.M.J. Mohren, 1993. Carbon in Dutch forest Ecosystems. *Netherlands Journal of Agricultural Science.* 41: 309-326.
- Nielsen, Knud Erik, B. Hansen, Ulla L. Ladekarl & Per Nørnberg, 2000. Effects of N-deposition on ion trapping by B-horizons of Danish Heathlands. In: *Plant and Soil*, 223, p. 265-276.
- Nordén, U., 1994. Influence of Broad-Leaved Tree Species on Ph and Organic-Matter Content of Forest Topsoils in Scania, South Sweden. In: *Scand. J. For. Res.*, 9, p. 1-8.
- Nordén, U., 1994. Influence of tree species on acidification and mineral pools in deciduous forest soils of South Sweden. In: *Water, air and soil pollution*, 76, 3-4, P. 363-381.
- Oosterbaan, A., J. van den Burg, J.H. Oude Voshaar en A.W. Waenink, 1987. Relaties tussen groei, bodem en vegetatie in opstanden van zomereik (*Quercus Robur*) in Nederland. Wageningen, Rijksinstituut voor onderzoek in de Bos- en Landschapsbouw De Dorschkamp, Rapport 480.
- Oosterbaan, A., R. Bobbink en M. Decuyper, 2014. Resultaten van een onderzoek naar de relatie van eikensterfte met droogte en bodemchemie. *Alterra-rapport 2575*, Alterra Wageningen UR, 28 p.
- Oosterbaan, A., J. van den Burg, A.W. Waenink, 1988. Relaties tussen groei, bodem en vegetatie in opstanden van beuk (*Fagus sylvatica*) op zandgronden in Drenthe en op de Veluwe. Rapport 'De Dorschkamp', nr. 502, 1988. 49 p.
- Pausas, J.G., 1997. Litter fall and litter decomposition in *Pinus sylvestris* forests of the eastern Pyrenees. *Journal of Vegetation Science*, 8, p. 643-650.
- Penninckx, V., S. Glineur, W. Gruber, J. Herbauts en P. Meerts, 2001. Radial variations in wood mineral element concentrations: a comparison of beech and pedunculate oak from the Belgian Ardennes. In: *Annals of Forest Science*, Springer Verlag (Germany), 58,3, p. 253-260.
- Podrázský, J.V. Reme, W. Hart en K. Moser. 2009. Production and humus form development in forest stands established on agricultural lands- Kostelec nad ?ern?mílesy region. In: *Journal of Forest Science*, 55, 7, : p. 299-305.
- Ponge, J.F., B. Jabiol en J.C. Gégout, 2011. Geology and climate conditions affect more humus forms than forest canopies at large scale in temperate forests. In: *Geoderma*, 162, p. 187-195.
- Ponge, J.F., 2013. Plant-soil feedbacks by humus forms: A review. In: *Soil Biology & Biochemistry*, 57, p. 1048-1060.
- Pulleman, M.M., M.J. Kooistra, P.W.F.M. Hommel & R.W. de Waal, 2005. Strooiselafbraak onder verschillende loofboomsoorten op de stuwwal bij Doorwerth. Micromorfologisch onderzoek van de humusprofielen. Rapport 1052. Alterra, Wageningen, 82 pp.
- Rackham, O., 1980. *Ancient Woodland; its history, vegetation and uses in England.* Edward Arnold, London. 402 pp. (herziene uitgave 2003).
- Ranger, J. en M. Bonneau, 1984. Effets previsibles de l'intensification de la Production et des récoltes sur la fertilité des sols de forêt. Le cycle biologique en forêt. R.F.F. XXXVI - 2 - 1984.
- Schipper, P.C., 2002. Catalogus vegetatietypen. Tabblad 4 & 5. In: Staatsbosbeheer. Catalogi bedrijfssturing: natuur, bos, recreatie en landschap. Versie maart 2002. Staatsbosbeheer, Driebergen.
- Schoonderwoerd, H., G. van Tol en W. de Vries, 2006. Ontwikkeling van bodem, vegetatie, de voedingstoestand van bomen en de boomgroei in het Nederlandse bos: 1990-2000. Eindverslag Meetnet Bosvitaliteit. Ede, Directie Kennis, Ministerie van Landbouw, Natuur en Voedselkwaliteit, Rapport DK nr. 2006/dk037-O, 39 p.
- Schrijver, A. de, I. Janssens, J. Staelens & K. Wuyts. Koolstof- en nutriëntenkringlopen. In: J. den Ouden, B. Muys, F. Mohren & K. Verheyen (red.). *Bosecologie en bosbeheer.* Acco, Leuven / Den Haag, p. 167-175.
- Schulp, C.J.E., G.J. Nabuurs, P.H. Verburg en R. de Waal. Accepted may 2008. Effect of tree species on carbon stocks in forest Floor and mineral soil and implications for soil carbon inventories. *Forest Ecology and Management*.
- Sevink, J. en R.W. de Waal, 2010. Soil and humus development in driftsands. In: Fanta. J & H. Siepel. *Inland drift sand landscapes.* KNNV Uitgeverij, Utrecht.
- Stockmarr, J., 1975. Retrogressive forest development, as reflected in a mor pollen diagram from Mantingerbos, Drenthe, the Netherlands. In: *Palaeohistoria XVII.* Fibula-Vandishoeck Bussum. p. 37-52.

- Stortelder, A.H.F., P.W.F.M. Hommel en R.W. de Waal, 1998. Broekbossen. Bosesystemen van Nederland. KNNV Uitgeverij, Utrecht.
- Stortelder, A.H.F., J.H.J. Schaminée & P.W.F.M. Hommel, 1999. De vegetatie van Nederland; deel 5: plantengemeenschappen van ruigten, struwelen en bossen. Opulus, Uppsala / Leiden. 376 pp.
- Ulrich, B., 1973. Influence de la fertilisation sur le cycle des elements nutritifs dans les ecosystemes forestiers. Symposium International FAO-IUFRO. Paris, p. 23-33.
- Vaviek, P. Samec en P. Šimková, 2005. Soil properties as a component of predisposition factors of Norway spruce forest decline in the Hanušovická highland mountain zone. In: Journal of forest science, 51, 12, p. 527-538.
- Vesterdal, L. en K. Raulund-Rasmussen, 1998. Forest floor chemistry under seven tree species along a soil fertility gradient. In: Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere, 28, p. 1636-1647.
- Vogt, K.A., D.J. Vogt, P.A. Palmiotto, P. Boon, J. O'Hara en H. Asbjornsen, 1996. Review of root dynamics in forest ecosystems grouped by climate, climatic forest type and species. In: Plant and Soil 187, p. 159-219.
- Vries, F.T. de, Bloem, J., Quirk, H., Stevens, C.J., Bol, R., Bardgett, R.D., 2012. Extensive Management Promotes Plant and Microbial Nitrogen Retention in Temperate Grassland. In: PLoS ONE, 7 (12), art. no. e51201.
- Vries, F.T. de, Hoffland, E., Van Eekeren, N., Brussaard, L. & Bloem, J., 2006. Fungal / bacterial ratios in grasslands with contrasting nitrogen management. Soil Biol. Biochem., 38, 2092-2103.
- Vries, F.T. de, van Groenigen, J.W., Hoffland, E., Bloem, J., 2011. Nitrogen losses from two grassland soils with different fungal biomass, In: Soil Biology and Biochemistry, 43, 997-1005.
- Vries, W. de, A. Hol, S. Tjalma en J.C.H. Voogd, 1990. Literatuurstudie naar voorraden en verblijftijden van elementen in bosesystemen. Wageningen: Staring Centrum, rapport 94, 205 pp.
- Waal, R.W. de & P.W.F.M. Hommel, 2005. Abiotische typering van bostypen in Nederland: vochtregime, zuurgraad, voedselrijkdom en humusvorm. Rapport 1258. Alterra, Wageningen. 118 pp.; 4 bijlagen.
- Waal, R.W. de, 1996. De dynamiek van strooisellagen in bosesystemen op de overgang van kalkrijk naar kalkarm. In: R.H. Kemmers, 1996. De dynamiek van strooisellagen. Voordrachten tijdens de themamiddag georganiseerd door DLO-Staring Centrum, Wageningen, 6 oktober 1995.
- Waal, R.W. de, F.K. van Evert, J.G.J. Olivier, B. Van Putten, C.J.E. Schulp en G.J. Nabuurs, 2012. Soil carbon dynamics and variability at the landscape scale: its relation to aspects of spatial distribution in national emission databases. KvR 056/12.
- Wallenstein, M.D., S. McNulty en I.J. Fernandez, 2006. Nitrogen fertilization decreases forest soil fungal and bacterial biomass in three long-term experiments. In: Forest Ecology and Management 222, p. 450-468.
- Wolf, R.J.A.M., W.J. Dimmers, P.W.F.M. Hommel, G.A.J. Jagers op Akkerhuis, J.G. Vrieling en R.W. de Waal, 2006. Bekalking en toevoegen van nutriënten. Evaluatie van de effecten op het bosesysteem – een veldonderzoek naar vegetatie, humus en bodemfauna. Wageningen, Alterra, Alterra rapport 1337.5, 42 p.
- Wolf, R.J.A.M. en A.F.M. Olsthoorn, 2006. Bekalking en het toevoegen van nutriënten. Evaluatie van de effecten op flora en bodemfauna. Een literatuurstudie. Wageningen, Alterra, Alterra rapport 1337.4, 32 p.
- Westhoff, V., 1951. De Boschplaat op Terschelling. Nederlands grootste Staatsnatuurreservaat. Natuur en Landschap 5 (1): 15-32.
- White, D.L., B.L. Haines & L.R. Boring, 1988. Litter decomposition in southern Appalachian black locust and pine-hardwood stands: litter quality and nitrogen dynamics. Can. J. For. Res. 18 : 54-63.
- Zanella, A., B. Jabiol, J.F. Ponge, G. Satori, R. de Waal, B. van Delft, U. Graefe, N. Cools, K. Katzensteiner, H. Hager, M. English *et al.*, 2011. A European morpho-functional classification of humusforms. Geoderma 2011. Doi:10.1016/j.geoderma.2011.05.016.
- Zuo, J., M. Fonck, J. van Hal, J. Hans C. Cornelissen en M.P. Berg, 2014. Diversity of macro-detritivores in dead wood is influenced by tree species, decay stage and environment. In: Soil Biology & Biochemistry, 78, p. 288-297.



# Bijlage 1   Achtergrond kringloop nutriënten in bomen

In hoofdstuk 3 is gebruikgemaakt van producties en nutriëntengehalten die in onderstaande tabellen zijn weergegeven.

## *Gemiddelde voorraad fijne wortels*

Boomsoort	Ton ds/ha gemiddeld
grove den	1,49
Douglas	1,95
beuk	2,38
eik	2,04

## *Gehalten nutriënten in stamhout*

Boomsoort	N	P	K	Ca	Mg
grove den	0,12%	0,01%	0,05%	0,09%	0,02%
Douglas	0,11%	0,01%	0,04%	0,07%	0,01%
beuk	0,14%	0,02%	0,10%	0,11%	0,03%
eik	0,17%	0,01%	0,12%	0,10%	0,02%

## *Gehalten nutriënten in takhout*

Boomsoort	N	P	K	Ca	Mg
grove den	0,38%	0,04%	0,21%	0,19%	0,05%
Douglas	0,31%	0,06%	0,26%	0,50%	0,06%
beuk	0,36%	0,04%	0,13%	0,24%	0,02%
eik	0,25%	0,02%	0,18%	0,42%	0,03%

## *Gehalten nutriënten in blad*

Boomsoort	N	P	K	Ca	Mg
grove den	1,33%	0,13%	0,51%	0,35%	0,08%
Douglas	2,53%	0,09%	0,43%	0,33%	0,10%
beuk	2,88%	0,17%	0,88%	0,41%	0,08%
eik	2,37%	0,13%	0,94%	0,94%	0,18%

## *Gehalten nutriënten in bladval*

Boomsoort	N	P	K	Ca	Mg
grove den	0,76%	0,07%	0,25%	0,47%	0,05%
Douglas	0,87%	0,12%	0,24%	1,40%	0,16%
beuk	0,90%	0,08%	0,37%	1,21%	0,12%
eik	1,33%	0,10%	0,20%	0,99%	0,11%
berk	1,31%	n.b.	0,52%	1,02%	0,18%
esdoorn	0,95%	0,14%	1,03%	2,51%	0,22%
linde	1,33%	0,11%	0,62%	2,65%	0,21%

---

*Gehalten nutriënten in wortels*

<b>Boomsoort</b>	<b>N</b>	<b>P</b>	<b>K</b>	<b>Ca</b>	<b>Mg</b>
grove den	0,50%	0,05%	0,15%	0,13%	0,05%
Douglas	0,34%	0,08%	0,25%	0,22%	0,03%
beuk	0,40%	0,05%	0,16%	0,12%	0,03%
eik	0,70%	0,05%	0,35%	0,40%	0,09%



---

Alterra Wageningen UR  
Postbus 47  
6700 AA Wageningen  
T 0317 48 07 00  
[www.wageningenUR.nl/alterra](http://www.wageningenUR.nl/alterra)

Alterra-rapport 2657  
ISSN 1566-7197



---

Alterra Wageningen UR is hét 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.

De missie van Wageningen UR (University & Research centre) is 'To explore the potential of nature to improve the quality of life'. Binnen Wageningen UR bundelen 9 gespecialiseerde onderzoeksinstituten van stichting DLO en Wageningen University hun krachten om bij te dragen aan de oplossing van belangrijke vragen in het domein van gezonde voeding en leefomgeving. Met ongeveer 30 vestigingen, 6.000 medewerkers en 9.000 studenten behoort Wageningen UR wereldwijd tot de aansprekende kennisinstellingen binnen haar domein. De integrale benadering van de vraagstukken en de samenwerking tussen verschillende disciplines vormen het hart van de unieke Wageningen aanpak.

---



To explore  
the potential  
of nature to  
improve the  
quality of life



---

Alterra Wageningen UR  
Postbus 47  
6700 AA Wageningen  
T 317 48 07 00  
[www.wageningenUR.nl/alterra](http://www.wageningenUR.nl/alterra)

Alterra-rapport 2657  
ISSN 1566-7197

Alterra Wageningen UR is hét 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.

De missie van Wageningen UR (University & Research centre) is 'To explore the potential of nature to improve the quality of life'. Binnen Wageningen UR bundelen 9 gespecialiseerde onderzoeksinstituten van stichting DLO en Wageningen University hun krachten om bij te dragen aan de oplossing van belangrijke vragen in het domein van gezonde voeding en leefomgeving. Met ongeveer 30 vestigingen, 6.000 medewerkers en 9.000 studenten behoort Wageningen UR wereldwijd tot de aansprekende kennisinstellingen binnen haar domein. De integrale benadering van de vraagstukken en de samenwerking tussen verschillende disciplines vormen het hart van de unieke Wageningen aanpak.

