

Diversiteit uit zand

In opdracht van LNV-programma's 381 (Functieervulling Natuur, Bos en Landschap) en 382 (Regionale Identiteit en Natuur- en Landschapsontwikkeling)

Diversiteit uit zand

De ontwikkeling van bosstructuur, vegetatie, bodem en humusvorm in bosreservaten op stuifzand

**R.J. Bijlsma
A.P.P.M. Clerkx
R.W. de Waal**

Alterra-rapport 1223

Alterra, Wageningen, 2005

REFERAAT

Bijlsma, R.J., A.P.P.M. Clerkx, R.W. de Waal, 2005. *Diversiteit uit zand. De ontwikkeling van bosstructuur, vegetatie, bodem en humusvorm in bosreservaten op stuifzand*. Wageningen, Alterra, Alterra-rapport 1223. 134 blz.; 19fig.; 44 tab.; 87 ref.

In dit rapport wordt de ontwikkeling van bosstructuur, vegetatie, bodem en humusvorm in bosreservaten op stuifzand geanalyseerd. Uitgangspunt vormt de indeling in fysiotopen: landduinen, forten en overstoven plateaus en uitgestoven laagten. De bosontwikkeling wordt beschreven met fasen die gekenmerkt worden door humusvorm en de samenstelling van de struik- en kruidlaag. De fasen zijn genoemd naar de dominante groeivorm in deze lagen: grassen, dwergstruiken, kruiden en struiken. De volgorde van de fasen en de tijdsduur van bosontwikkeling per fase zijn afhankelijk van graasdruk en de aanwezigheid van bronpopulaties. De fasen doen zich ook voor buiten het opgaande bos. Er worden twee ontwikkelingslijnen onderscheiden: 1) op landduinen en overstoven plateaus en forten en 2) in uitgestoven laagten. Enkele varianten van deze lijnen worden verder uitgewerkt.

Trefwoorden: bosreservaat, bosontwikkeling, bosstructuur, boshistorie, stuifzand, fysiotop, landduin, uitgestoven laagte, overstoven plateau, humusvorm, humusprofiel, CSR-strategie, groeivorm, dominantie, successie.

ISSN 1566-7197

Dit rapport kunt u bestellen door € 25,- over te maken op banknummer 36 70 54 612 ten name van Alterra, Wageningen, onder vermelding van Alterra-rapport 1223. Dit bedrag is inclusief BTW en verzendkosten.

© 2005 Alterra
Postbus 47; 6700 AA Wageningen; Nederland
Tel.: (0317) 474700; fax: (0317) 419000; e-mail: info.alterra@wur.nl

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

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

Inhoud

Samenvatting	7
1 Inleiding	9
2 Bosontwikkeling op stuifzand: een synthese R.J.Bijlsma, R.W. de Waal & A.P.P.M. Clerkx	11
3 Fysiotopen en humusvormontwikkeling in de stuifzandbossen R.W. de Waal	63
4 Historie van de stuifzandbossen A.P.P.M. Clerkx	87
5 Bosstructuur en structuurdynamiek in de stuifzandbossen A.P.P.M. Clerkx	93
Bijlage 1. Vegetatiegegevens in de proefvlakken in de stuifzandbossen	123

Samenvatting

In dit rapport wordt de ontwikkeling van bosstructuur, vegetatie, bodem en humusvorm in bosreservaten op stuifzand geanalyseerd. Hoewel het programma in de jaren 1980 is opgezet vanuit het concept van potentieel natuurlijke vegetatie, is gaandeweg duidelijk geworden dat een meer dynamische benadering onvermijdelijk is om de bosontwikkeling en het gedrag van dominante en ondergeschikte soorten te begrijpen en patronen in ontwikkeling te beschrijven.

Uitgangspunt vormt de indeling in fysiotoopen waarvan er drie voorkomen in stuifzandgebieden: de landduinen, de forten en overstoven plateaus en de uitgestoven laagten. Fysiotoopen zijn ruimtelijke eenheden die worden onderscheiden op basis van abiotische kenmerken (bodempopbouw, textuur, grondwatertrap). Het stuifzandgebied herbergt de mineralogisch armste en droogste fysiotoopen in Nederland. Overstoven humus en bodemprofielen geven aanleiding tot subtiele verschillen in nutriënten- en vochtvoorziening die gezien de algemene armoede aan nutriënten en vocht erg belangrijk zijn. Landduinen bestaan uit in het Holocene verstoven (dek)zanden met een pakketdikte van meer dan 150 cm. Binnen deze diepte bevinden zich geen oude profielen of stagnerende lagen. Grondwater bevindt zich altijd dieper dan 120 cm. Hellingen zijn kort en steil en hebben aan de noordzijde een gunstiger vochtvoorziening dan op zuidhellingen. Randwallen vormen een aparte groep en begrenzen veelal grotere stuifzandcomplexen. Deze randwallen zijn meestal al ouder en hebben daarom al enige bodemvorming ondergaan. Vaak zijn ze al langer bebost. Forten, ook wel plateaurestduinen genoemd, zijn geïsoleerde restanten van het oorspronkelijke aardoppervlak waar een stuifzandpakket van 50-150 cm over is afgezet en worden omgeven door stuifzand. Het zijn plekken waar de weerstand tegen verstuiven net iets hoger was dan in de omgeving, bijvoorbeeld door het voorkomen van venige laagten, lemige gronden of humusrijke bovengronden. Uitgestoven laagten vormen een wat afwijkend fysiotoop, omdat hier meestal geen of slechts beperkt sprake is van een stuifzanddek. De uitgestoven laagten zijn ontstaan doordat het oorspronkelijke dekzand tot op de fluvioperiglaciale of keileem-ondergrond of tot op het grondwaterniveau is afgeblazen. Hierdoor zijn de uitgestoven laagten mineralogisch rijker dan de twee andere stuifzandfysiotoopen. De uitgestoven laagten zijn verder onder te verdelen in een droge en een vochtige variant.

De bosontwikkeling in stuifzandbossen wordt beschreven aan de hand van fasen of stadia die gekenmerkt worden door (een wisselwerking van) abiotische condities (zoals humusvorm en lichtbeschikbaarheid op de bosbodem) en de samenstelling van de struik- en kruidlaag. De fasen zijn genoemd en geordend naar de dominante groeivorm in de kruid- en struiklaag: grassen (G-fase), dwergstruiken (D-fase), kruiden (H-fase) en struiken (S-fase). De boomlaag maakt geen deel uit van de beschrijving van een fase maar kan (indien aanwezig) uiteraard wel een grote invloed uitoefenen op de ontwikkeling. Veel fasen doen zich ook voor buiten het opgaande bos (b.v. in open plekken en in de heide). De volgorde van de fasen en de tijdsduur

van ontwikkeling per fase zijn afhankelijk van o.a. graasdruk en de aanwezigheid van bronpopulaties (historie).

De bosontwikkeling op stuifzand verloopt via gras- en eventueel dwergstruikfasen (zoals in heideterreinen) die uiteindelijk zullen verdwijnen. De betreffende grassen en dwergstruiken zullen in het oude stuifzandbos een meer ondergeschikte rol gaan spelen. De bosontwikkeling verloopt in eerste instantie voor de drie stuifzand-fysiotopen in een eigen richting en vooral in een eigen tempo. Belangrijk is het moment waarop de Hh-laag wordt gevormd, na 30-40 jaar. Vaak treedt al in de grasfase verjonging op van Zomereik en Berk die vervolgens gezelschap krijgt van besdragende struiksoorten (Sporkehout, Wilde lijsterbes en in de noordelijke provincies ook Amerikaans krentenboompje). Afhankelijk van graasdruk en beschikbaarheid van bronpopulaties van dwergstruiken kan de Bosbes-en Kraaihei-fase geheel achterwege blijven en al snel een gestructureerd bos ontstaan.

Bosontwikkeling op overstoven plateaus en forten verloopt sneller vanwege een betere (meer betrouwbare) nutriënten- en vochtvoorziening dankzij de overstoven podzolprofielen. Op landduinen verloopt de bosontwikkeling sneller op noordhellingen waar de vochtvoorziening beter is (minder verdamping) dan op de zuidhellingen. Het aandeel van loofsoorten in de struiklaag is relatief hoog op de overstoven plateaus en forten. Ook komen hier al sneller kruiden voor die een beschut bosklimaat indiceren. In de oudere stuifzandbossen gaat Zomereik een tweede boomlaag vormen, die vaak is gemengd met (Ruwe) berk. Wanneer Beuk als zaadboom in de nabijheid van het bos aanwezig is, zal deze op termijn een steeds grotere rol gaan spelen. De uitgestoven laagten volgen een meer eigen ontwikkeling die wordt gestuurd door een mineralogisch rijkere ondergrond (vaak dekzand, gestuwd preglaciaal of keileem) en een gemiddeld betere, maar zeer variabele vochtvoorziening. Hierdoor vindt een snellere omzetting van het strooisel plaats, waardoor de humusaccumulatie trager verloopt dan in de drogere fysiotopen. In de vochtige uitgestoven laagten domineert eerst Pijpenstrootje naast Dopheide; in het noorden van het land is Kraaihei vaak dominant. Grove den blijft hier ook in de volgende generatie(s) een co-dominantie positie innemen. De verwachting is wel dat de bosontwikkeling in de uitgestoven laagtes met een rijkere ondergrond uiteindelijk zal aansluiten op ontwikkelingslijnen op dekzand en andere 'rijke zandgronden'.

Er worden twee ontwikkelingslijnen onderscheiden binnen de stuifzandbossen:

- bosontwikkeling op landduinen en overstoven plateaus en forten
- bosontwikkeling in uitgestoven laagten

Enkele varianten van deze lijnen zijn verder uitgewerkt.

1 Inleiding

In het nationaal bosreservatenprogramma wordt vanaf ca. 1983 onderzoek verricht naar spontane ontwikkeling in proefvlakken in (per 2000) 60 bossen verspreid over Nederland en in enkele referentiebossen in het buitenland. De nadruk ligt op bodem, humusprofiel en vegetatiestructuur en –samenstelling. Doel en methodiek zijn beschreven in Broekmeyer & Hilgen (1991) en Broekmeyer (1995). In 2004 is gestart met projecten die een synthese beogen van de verzamelde gegevens binnen en tussen reservaten. Hoewel het programma is opgezet vanuit het concept van potentieel natuurlijke vegetatie (PNV; Van der Werf 1991) is gaandeweg duidelijk geworden dat een meer dynamische benadering onvermijdelijk is. Soorten gedragen zich individualistisch, waardoor bij het wegvallen van traditioneel beheer ontwikkelingen plaatsvinden die landelijk, regionaal en lokaal aanleiding geven tot bosbeelden die niet of alleen met moeite passen in het PNV-concept. Bestaande vegetatiekundige classificaties beschrijven patronen in soortensamenstelling (met de nadruk op ken- en differentiërende soorten) als gevolg van dominante vormen van landgebruik en beheer in het verleden. De abiotische en biotische randvoorwaarden voor vegetatieontwikkeling zijn echter structureel aan verandering onderhevig (o.a. waterhuishouding, depositie, graasdruk, gewijzigd beheer, invasies) en geven aanleiding tot nieuwe soortencombinaties en dominantieverhoudingen.

Doel van de synthese is de beschrijving en onderbouwing van ontwikkelingslijnen die de veranderingen in vegetatiesamenstelling en bodemopbouw (met name humusvorm) in samenhang beschrijven op een tijdschaal van 5-50 jaar, uitgaande van kennis van interacties tussen bodem, humusprofiel en vegetatie (in de zin van Kemmers & De Waal 1999) en van de autecologie van plantensoorten. De synthese is onderdeel van het structuren van ecologische (biotische en abiotische) meetreeksen in het bosreservatenprogramma ten behoeve van natuurbeleid- en beheer op lokaal tot regionaal schaalniveau. In het voorliggend rapport worden de stuifzandbossen onder de loupe genomen.

Dit rapport geeft een synthese van onderdelen van bosreservaten (boshistorie, humusvorm en bosstructuur) in relatie tot de vegetatieontwikkeling in de stuifzandbossen die onderdeel uitmaken van het bosreservatenprogramma. De synthese wordt gegeven in hoofdstuk 2. De beschrijvingen van de resultaten van de afzonderlijke onderdelen worden in de volgende hoofdstukken gegeven. Hoofdstuk 3 beschrijft de fysiotopen binnen het stuifzandlandschap en geeft de beschrijvingen van fysiotopen en humusvormen binnen de afzonderlijke stuifzandbosreservaten. In hoofdstuk 4 komt de boshistorie in algemene zin en voor de stuifzandbosreservaten in het bijzonder aan bod. Hoofdstuk 5 geeft voor de stuifzandbossen een schets van de verschillende bosstructuurtypen.

2 Bosontwikkeling op stuifzand: een synthese

R.J. Bijlsma, R.W. de Waal & A.P.P.M. Clerkx

2.1	Inleiding.....	12
2.2	Stuifzandfysiotoopen en –landschappen.....	12
2.3	Statistische analyses.....	13
2.3.1	Werkwijze.....	13
2.3.2	Variatie in humusvorm.....	17
2.3.3	Variatie in bosstructuur.....	20
2.3.4	Variatie in soortgroepen in de kruidlaag.....	24
2.3.5	Relaties tussen vegetatielagen.....	30
2.3.6	Relaties tussen soorten en fysiotoopen/landschappen.....	31
2.3.7	Relaties tussen soorten en bosleeftijd.....	34
2.3.8	Relaties tussen soorten en humusvorm & bosstructuur.....	35
2.4	Kruidlaagsoorten en bosontwikkeling.....	41
2.5	Conclusies.....	47
2.5.1	Conclusies uit paragraaf 2.3 (Statistische analyses).....	47
2.5.2	Conclusies uit hoofdstuk 3 (Fysiotoopen, bodem en humus).....	49
2.5.3	Conclusies uit hoofdstuk 4 (Historie).....	49
2.5.4	Conclusies uit hoofdstuk 5 (Bosstructuur).....	50
2.6	Ontwikkelingslijnen voor stuifzandbossen.....	50
2.6.1	Randvoorwaarden voor bosontwikkeling op stuifzand.....	50
2.6.2	Fasen in de bosontwikkeling op stuifzand.....	51
2.6.3	Bosontwikkelingslijnen op stuifzand.....	55
2.6.4	Ontwikkelingslijnen versus vegetatietypen.....	58
2.7	Literatuur.....	60

2.1 Inleiding

In dit hoofdstuk worden de belangrijkste conclusies in dit rapport samengevat en in samenhang besproken met de ontwikkeling van de vegetatie. Uitgangspunt hierbij is de indeling van landschappen in fysiotoepen (2.2).

In 2.3 staat de statistische analyse centraal van relaties tussen enerzijds bosleeftijd en geomorfologie (vorm en mate van verstuiving, fysiotoop) en anderzijds de ontwikkeling van vegetatie en humusvorm. De nadruk ligt hierbij op de analyse van de variatie van kenmerken van vegetatie en bosstructuur en van het optreden van soorten in relatie tot fysiotoop, bosleeftijd, humusvorm en bosstructuur.

In 2.5 worden de conclusies uit de hoofdstukken 3 (Fysiotoepen, bodem & humus), 4 (Historie) en 5 (Bosstructuur) en de statistische analyses samengevat. Ontwikkelingslijnen worden afgeleid door terreinen te vergelijken die verschillen in boshistorie.

2.2 Stuifzandfysiotoepen en -landschappen

Een fysiotoop is een door abiotische kenmerken gedefinieerde ruimtelijk eenheid met een karakteristieke homogeniteit die een onderdeel vormt van een landschap (De Waal in prep.). Een landschap is een open systeem aan het aardoppervlak, gevormd door alle daar spelende processen inclusief de fysische en de biologische processen en processen in de noösfeer. Fysiotoepen worden onderscheiden op grond van het moedermateriaal (dekzand, zeeklei, löss etc.), de landvorm of geomorfologie (landduin, stuwwal, vlakte), de waterhuishouding (infiltratie, kwel, stagnatie, waterkwaliteit) en bodemontwikkeling op de lange termijn (zie hoofdstuk 3).

Het stuifzandgebied herbergt de (mineralogisch) armste en droogste fysiotoepen in ons land en bestaat uit een complex van landduinen, overstoven plateauresten en forten (plateaurestduinen) en uitgestoven laagten of vlakten. De ontwikkeling van stuifzandgebieden is meestal door menselijk ingrijpen (ontginning en ander aantasting van de natuurlijke begroeiing) op gang gekomen. De Drentse stuifzanden dateren van 100-800 jaar BP, de Veluwe van 700-900(-1400) jaar BP en de Brabantse van 400-1400 jaar BP (Castel 1991, figuur 8.3).

Er worden drie stuifzandfysiotoepen onderscheiden op grond van het reliëf, de dikte van het stuifzanddek, het leemgehalte, de gemiddelde hoogste grondwaterstand (GHG) en het optreden van stagnerende lagen (zie hoofdstuk 3 tabel 3.1):

- landduinen (hz2a)
- overstoven plateaus en forten (hz2b)
- uitgestoven laagten (hz2c).

De onderlinge oppervlakteverhoudingen tussen stuifzandfysiotoepen binnen de bosreservaten verschillen aanzienlijk. Er zijn bosreservaten die voornamelijk uit droge reliëfvrije landduinfysiotoepen bestaan en gebieden waarin de reliëfarmere overstoven plateauresten en vlakten en uitgestoven laagten domineren. Deze

landschappelijke verschillen zijn uitgewerkt tot een indeling in stuifzand-landschappen:

- landduinlandschap (LDS)
- uit- en overstoven stuifzandlandschap (UOS)
- overstoven stuifzandlandschap (OS).

Binnen UOS en OS kunnen droge en vochtige, arme en matig arme varianten worden onderscheiden (zie hoofdstuk 3, tabel 3.2).

2.3 Statistische analyses

2.3.1 Werkwijze

De analyse beperkt zich tot meetgegevens afkomstig uit zgn. steekproefcirkels in bosreservaten (zie hoofdstuk 5). Op grond van de bodemkaarten 1:5000 is een nadere selectie gemaakt van steekproefcirkels op stuifzand. De basisgegevens per steekproefcirkel zijn:

- fysiotoopindeling op grond van de bodemkaart 1:5000 en bodem- en humuskenmerken op grond van profielbeschrijvingen
- bosleeftijd (betreft de leeftijd vanaf bosontginning of het moment waarop het bos spontaan is ontstaan en is dus niet de leeftijd van de opstand)
- structuuropname van houtige soorten incl. verjonging (> 0.5 m)
- vegetatieopname van boom-, struik-, kruid- en moslaag.

Deze basisgegevens zijn per bosreservaat afzonderlijk uitgewerkt in de hoofdstukken 3 t/m 5 voor Fysiotopen, Historie en Bosstructuur en in bijlage 1 voor Vegetatie.

De statistische beschrijving en analyse van de samenhang van kenmerken van steekproefcirkels is uitgevoerd met SPSS 12.0 for Windows.

Doordat niet van alle steekproefpunten bodemprofiel-, structuur- en vegetatiegegevens beschikbaar zijn, is gewerkt met drie sets. Twee sets met structuurkenmerken ontleend aan vegetatieopnamen, één zonder (V-set; $n=255$) en één met (H-set; $n=177$) bodemkenmerken. Van de vegetatiekenmerken is steeds gebruik gemaakt van de eerste opname. De derde set is ontleend aan zowel structuur- als vegetatieopnamen (N-set; $n=223$). Hierbij is het jaar van de structuuropname zo dicht mogelijk bij het jaar van de vegetatieopname geselecteerd. Voor de reservaten Zeesserveld, De Heul en De Stille Eenzaamheid betekent dit één jaar, voor Riemstruiken twee jaar en voor Zwarte Bulten, Leenderbos en Dieverzand drie jaar verschil tussen beide opnamen.

Het proefvlak van een vegetatieopname in een steekproefcirkel is 100 m^2 (10×10) groot. De structuuropname is gemaakt in een cirkelvormig plot van 500 m^2 (voor bomen met $\text{dbh} > 5 \text{ cm}$) en een vierkant plot van 324 m^2 (bomen met $\text{dbh} < 5 \text{ cm}$ maar hoger dan 0.5 m), beide eveneens rondom het steekproefcirkelpunt. De boom- en struiklaagvariabelen uit de vegetatie- en de structuuropname zullen dus niet altijd

corresponderen (NB Ook de definities van boom- en struiklaag zijn verschillend: zie hieronder).

Belangrijke onafhankelijke variabelen zijn bosleeftijd en stuifzandfysiotoop en – landschap. Beide laatste indelingen worden nader toegelicht in paragraaf 2.2. Ten behoeve van de statistische analyse is het droge over- en uitgestoven stuifzandlandschap (UOSd) samengevoegd met het droge overstoven stuifzandlandschap (OSd) tot OUSd. In tabel 2.1 is de verdeling van bosreservaten over regio's, stuifzandlandschappen en fysiotoopen weergegeven.

Tabel 2.1. Indeling van bosreservaten naar stuifzandlandschap (LDS: landduinlandschap; OUSd: droog over- en uitgestoven stuifzandlandschap (=UOSd+OSd); UOSv: vochtig uit- en overstoven stuifzandlandschap; OSv: vochtig overstoven stuifzandlandschap), regio (M:midden; N: noord, Z: zuid) en bosleeftijd (bos van voor 1850, aangelegd/ontstaan tussen 1850 en 1920 en van na 1920). Verdeling van steekproefcirkels (gebruikt in vegetatieanalyses) per bosreservaat over fysiotoop (bz2a: landduinen; bz2b: overstoven plateaus en forten; bz2c: uitgestoven laagten).

bosreservaat	landschap	regio	bosleeftijd	hz2a	hz2b	hz2c	totaal
De Stille Eenzaamheid-West	LDS	M	<1850	16	3	3	22
Zwarte Bulten	LDS	M	<1850	6			6
De Stille Eenzaamheid-West	LDS	M	1850-1920	7	4	6	17
Zeesserveld	LDS	N	1850-1920	14	5	3	22
Mattemburgh	OUSd	Z	<1850		2		2
Mattemburgh	OUSd	Z	1850-1920	1	24	2	27
Kremboong	OUSd	N	1850-1920		2		2
Nieuw Milligen	OUSd	M	1850-1920		38	1	39
Riemstruiken	OUSd	M	1850-1920	1	5		6
Het Leesten	OUSd	M	>1920		3		3
Leenderbos	OUSd	Z	>1920		1	1	2
Nieuw Milligen	OUSd	M	>1920		2	1	3
Lheebroeker Zand	UOSv	N	1850-1920	1	3	4	8
De Heul	UOSv	M	>1920		17	17	34
Dieverzand	UOSv	N	>1920		6	3	9
Lheebroeker Zand	UOSv	N	>1920	1	26	12	39
De Stille Eenzaamheid Oost	OSv	M	<1850		3		3
Starnumansbos	OSv	N	<1850		11		11
Totaal				47	155	53	255

Bosleeftijd is gecodeerd volgens tabel 2.2. Deze grove indeling is gehanteerd in afwachting van een meer gedetailleerde toekenning van steekproefcirkels aan landgebruiksklassen volgens de kadastrale kaart van 1832.

Belangrijke in de analyses te betrekken variabelen betreffen kenmerken van het humusprofiel, de vegetatie en de bosstructuur.

Tabel 2.2. Codering van bosleeftijd zoals gebruikt in statistische analyses en aantal steekproefcirkels per klasse

Code	Bosleeftijd	aantal cirkels
1	bos van voor 1850	44
2	bos aangelegd tussen 1850 en 1920	121
3	bos van na 1920	90
Totaal		255

Van het humusprofiel zijn Hh (dikte Hh-horizont in cm) en FH (dikte F+Hh+Hr in cm) gebruikt als scalaire variabelen. Humusvorm is ingedeeld volgens tabel 2.3. Hoewel de codering van humusvormen een ontwikkelingsreeks volgt van vaag- naar holtxeromormoder, wordt humusvorm niet als ordinale, maar als nominale variabele beschouwd.

Tabel 2.3. Humusvormcodering zoals gebruikt in de tekst en analyse. Humusvormen en kenmerken naar Van Delft (2004), deelsleutel Mormoder (F2 vervangen door Hr).

code	in tekst	humusvormen	kenmerken	aantal cirkels
1	RDV (vaagmormoders)	LDXz, RDXv	$2 \leq F < 5$ cm $Hr+Hh < 2$ cm	33
2	RDR (ruwmormoders)	RDXr	$F \geq 5$ cm $Hr+Hh < 5$ cm	56
3	RDU (humusmormoders)	RDXu, RDXru	$2 \leq F < 5$ cm $2 \leq Hr+Hh < 5$ cm	41
4	RDBT (bos- en holtmormoders)	RDXb, RDXrt, RDXt, LDXat	$F < Hh$ $Hr+Hh \geq 5$ cm	47
				177

Als vegetatiekenmerken zijn gebruikt: aantallen soorten in de vegetatielagen, gesommeerde bedekkingen van soortengroepen in de kruidlaag (dominantiegroepen, CSR-strategieën, regeneratieve strategieën, groeivormen) (scalair) en aan- en afwezigheid van soorten (nominaal/binair).

Stamtallen per ha van loof- en naaldboomsoorten in de boom- en struiklaag zijn gebruikt als scalaire structuurkenmerken per steekproefpunt. Kenmerken van de bosstructuur zijn ook ontleend aan vegetatieopnamen: gesommeerde bedekkingen van loof- en naaldboomsoorten in boom- en struiklaag (tabel 2.4).

Tabel 2.4. Structuurkenmerken ontleend aan opnamen van bosstructuur en vegetatie.

kenmerk	Code	Omschrijving
bosstructuur	NBS, NBSL, NBSN	stamtal bomen en struiken (>0.5 m) per ha totaal en voor loof- en naaldboomsoorten
	NBL, NBN, NSL, NSN	stamtal loof- en naaldboomsoorten per ha in boom- en struiklaag (12 m grens tophoogte)
Vegetatie	BS, BSL, BSN	gesommeerde bedekking (%) van soorten in boom- en struiklaag totaal en voor loof- en naaldboomsoorten
	BL, BN, SL, SN	gesommeerde bedekking (%) van loof- en naaldboomsoorten in boom- resp. struiklaag (5 cm grens dbh)
	K, M	gesommeerde bedekking (%) van soorten in kruid- resp. moslaag

Bij de analyse van stamtallen is de indeling van boom- en struiklaag volgens hoofdstuk 5 overgenomen: bomen met hoogte > 12 m worden tot de boomlaag gerekend, de houtige soorten (vanaf 0.5 m hoogte, ongeacht dbh) tot de struiklaag. De grens is gelegd bij 12 m, omdat de meeste struikvormende soorten maximaal zo hoog worden. Aangezien bij de vegetatieopnamen alle houtige soorten met dbh > 5 cm tot de boomlaag worden gerekend en soorten met dbh < 5 cm en hoogte > 0.5 m tot de struiklaag, zullen boom- en struiklaagvariabelen ontleend aan vegetatie- en structuuroopnamen niet zonder meer corresponderen. Vandaar dat boom- en struiklaaggegevens ook worden samengevoegd, b.v. tot de variabelen BS en NBS (tabel 2.4).

Voor de statistische analyse van kenmerken van boom- en struiklaag ontleend aan vegetatie- en structuuroopnamen zijn de oorspronkelijke op bedekking of stamtallen gebaseerde variabelen soms getransformeerd naar ordinale variabelen met 10%-percentielklassen, b.v. NBS in bNBS ("banded" NBS; SPSS Visual Bander). Regressieanalyse op de oorspronkelijke variabelen geeft meestal duidelijke patronen te zien in de residuele variantie. Banding leidt tot homogene(re) varianties.

De statistische analyses zijn bedoeld om de meer opvallende patronen in bosontwikkeling te kwantificeren. In veel gevallen leidt de interpretatie van de resultaten tot niet meer dan een hypothese. De verdeling van bosreservaten over klassen van bosleeftijd, regio's en fysiotopen is verre van gerandomiseerd (tabellen 2.5, 2.6 en 2.7).

Tabel 2.5 geeft de verdeling van proefvlakken over fysiotopen en bosleeftijd. Proefvlakken in jong bos (> 1920) zijn oververtegenwoordigd in uitgestoven laagten; op landduinen ontbreken zij vrijwel. Oud(er) bos in uitgestoven laagten is eveneens schaars. Deze patronen weerspiegelen de periode van ontginning van de stuifzandgebieden waarbij uitgestoven laagten als laatste zijn bebost.

Tabel 2.5. Verdeling van proefvlakken gebruikt in vegetatieanalyses over fysiotopen en bosleeftijd. Tussen haakjes: verwachte aantallen op grond van evenredigheid.

fysiotoop	bosleeftijd			totaal
	<1850	1850-1920	>1920	
hz2a	22 (8)	24 (23)	1 (17)	47
hz2b	19 (27)	81 (74)	55 (55)	155
hz2c	3 (9)	16 (25)	34 (19)	53
Totaal	44	121	90	255

Tabel 2.6. Verdeling van proefvlakken gebruikt in vegetatieanalyses over fysiotopen en regio's (M: midden; N: noord; Z: zuid). Tussen haakjes: verwachte aantallen op grond van evenredigheid.

fysiotoop	regio			totaal
	M	N	Z	
hz2a	30 (25)	16 (17)	1 (6)	47
hz2b	75 (80)	53 (55)	27 (19)	155
hz2c	28 (28)	22 (19)	3 (6)	53
Totaal	133	91	31	255

Tabel 2.6 geeft de verdeling van proefvlakken over fysiotopten en regio's. Dit geeft een wat minder verstoord beeld dan de verdeling over fysiotopten en bosleeftijd. Proefvlakken op landduinen in het zuiden van het land ontbreken vrijwel.

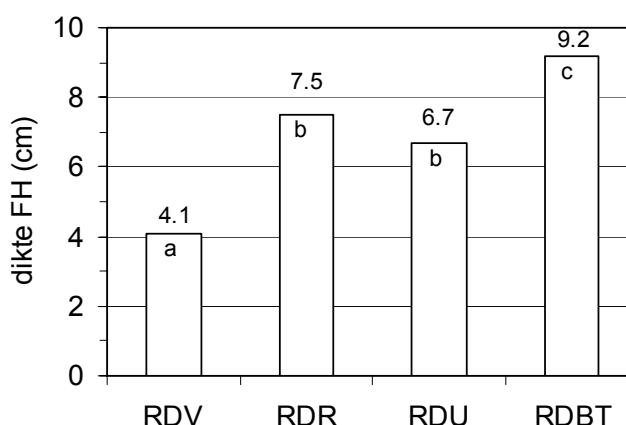
Tabel 2.7 geeft de verdeling van proefvlakken over bosleeftijd per regio.

Tabel 2.7. Verdeling van proefvlakken gebruikt in vegetatieanalyses over regio's (N: noord; M: midden; Z: zuid) en klassen van bosleeftijd. Tussen haakjes: verwachte aantallen op grond van evenredigheid.

regio	bosleeftijd			totaal
	<1850	1850-1920	>1920	
N	11 (16)	32 (43)	48 (32)	91
M	31 (23)	62 (64)	40 (47)	133
Z	2 (5)	27 (15)	2 (11)	31
totaal	44	121	90	255

2.3.2 Variatie in humusvorm

De gemiddelde diktes van de F+H- en Hh-laag van de volgens tabel 2.3 geaggregeerde humusvormen zijn weergegeven in de figuren 2.1 en 2.2.

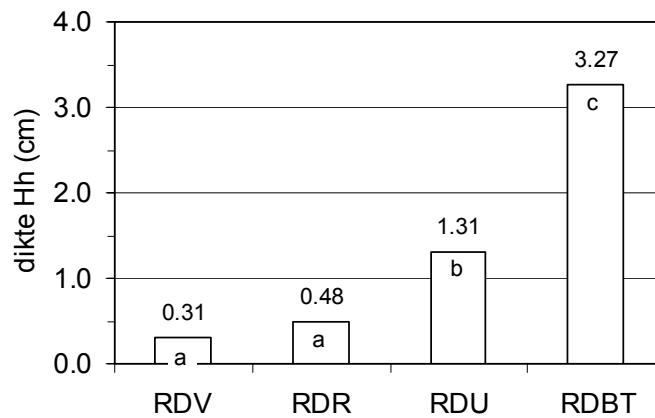


Figuur 2.1. De gemiddelde dikte van de F+H-laag in de humusprofielen op stuifzand per humusvorm. Humusvormen met verschillende letteraanduidingen verschillen significant (SPSS ANOVA; Bonferroni Multiple Comparisons; 5% significance level).

Humusvormen zijn niet geassocieerd met fysiotopten (tabel 2.8): ook op landduinen (hz2a) en in uitgestoven laagten (hz2c) is het aandeel RDBT met een goed ontwikkelde Hh-laag niet lager dan verwacht op grond van evenredigheid. Ook de gemiddelde diktes van Hh en FH verschillen niet tussen fysiotopten (tabel 2.9).

Het ligt in de verwachting dat het optreden van humusvormen vooral samenhangt met enerzijds bosleeftijd (dus de periode dat de stuifzandvorm gestabiliseerd is en er sprake is van de vorming van een ectorganisch humusprofiel, zie tabel 2.1) en anderzijds bosstructuur. Uit tabel 2.10 blijkt dat verwachte en gevonden verdelingen van humusvorm over bosleeftijd significant verschillen. De oude bossen onder-

scheiden zich door relatief veel RDBT en weinig RDR (zoals Starnumansbos, Stille Eenzaamheid). Jonge bossen (>1920) wijken onverwacht af door weinig RDV.



Figuur 2.2. De gemiddelde dikte van de Hh-laag in de humusprofielen op stuifzand per humusvorm. Humusvormen met verschillende letteraanduidingen verschillen significant (SPSS ANOVA; Bonferroni Multiple Comparisons; 5% significance level).

Tabel 2.8. Verdeling van waargenomen aantallen steekproefcirkels per humusvorm over fysiotoepen. Tussen haakjes: verwachte aantallen op grond van evenredigheid. Beide verdelingen komen in hoge mate overeen (SPSS Crosstabs; Pearson Chi-Square: $p=0.7$).

fysiotoop	Humusvorm				aantal
	RDV	RDR	RDU	RDBT	
hz2a	5 (8)	14 (13)	9 (10)	14 (11)	42
hz2b	20 (18)	31 (30)	20 (22)	23 (25)	94
hz2c	8 (8)	11 (13)	12 (10)	10 (11)	41
aantal	33	56	41	47	177

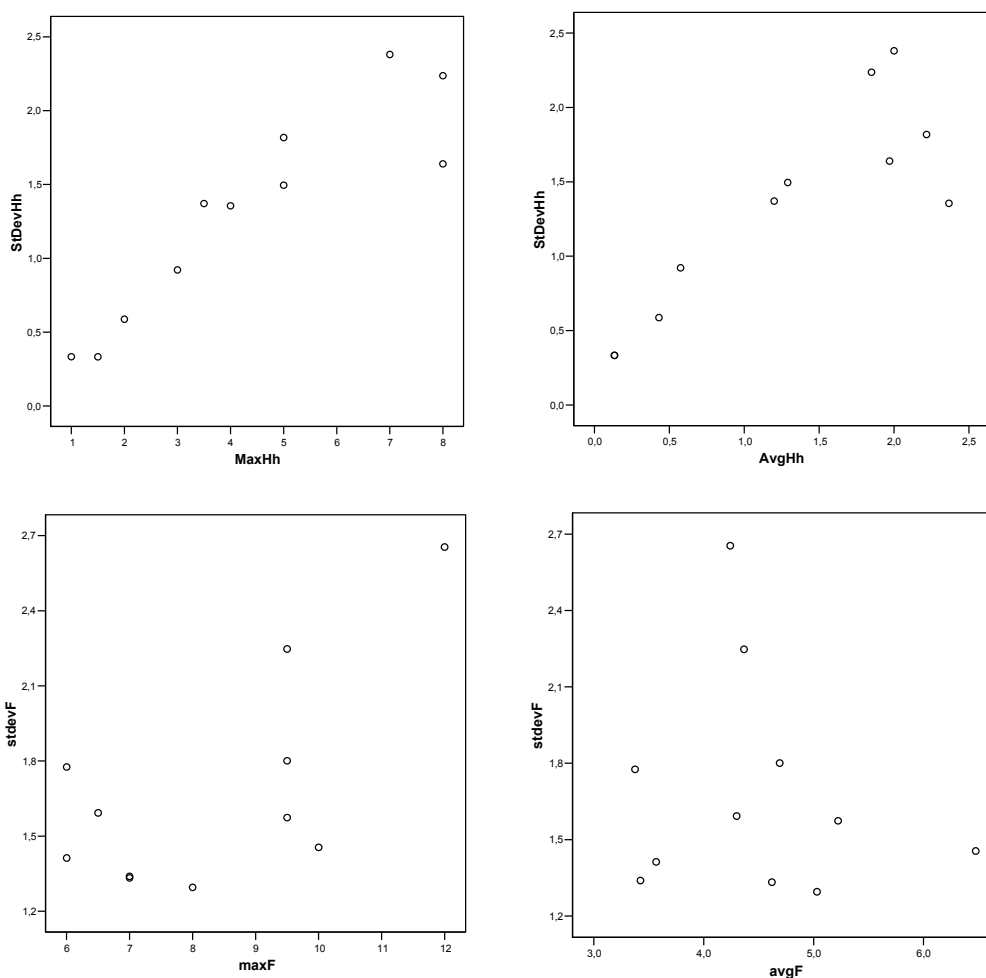
De associatie tussen humusvorm en bosleeftijd komt ook tot uitdrukking in verschillen in gemiddelde dikte van de Hh (tabel 2.9).

Tabel 2.9. Gemiddelde dikte van Hh- en F+H-horizont (cm) binnen fysiotoepen en klassen van bosleeftijd. Klassen met een verschillende letteraanduiding (tussen haakjes) verschillen significant. (SPSS ANOVA) met Bonferroni multiple comparisons, 5% significance level). N.B. Levene's statistic test op homogene varianties in subgroepen.

					overall significantie	Levene's statistic
Fysiotoop		hz2a	hz2b	hz2c		
	Hh	1.8	1.2	1.3	0.237 n.s.	0.426
	FH	7.4	7.1	6.9	0.627 n.s.	0.423
Bosleeftijd		<1850	1850-1920	>1920		
	Hh	2.1 (a)	1.2 (b)	1.2 (b)	0.013*	0.540
	FH	7.4	7.0	7.1	0.794 n.s.	0.406

Tabel 2.10. Verdeling van waargenomen aantallen steekproefcirkels per humusvorm over klassen van bosleeftijd. Tussen haakjes: verwachte aantallen op grond van evenredigheid. De verdelingen verschillen significant (SPSS Crosstabs; Pearson Chi-Square: $p=0.03$).

bosleeftijd	Humusvorm				aantal
	RDV	RDR	RDU	RDBT	
<1850	7 (7)	7 (12)	8 (9)	16 (10)	38
1850-1920	20 (14)	25 (24)	15 (18)	17 (20)	77
>1920	6 (12)	24 (20)	18 (14)	14 (17)	62
Totaal	33	56	41	47	177



Figuur 2.3. De standaarddeviatie van de dikte van Hh- en F-horizont (cm) per bosreservaat uitgezet tegen de maximale (maxF) en gemiddelde dikte (avgHh, avgF). Alleen reservaten met meer dan 5 meetpunten zijn weergegeven.

De Hh-laag is het ultieme stadium van humusvorming en bestaat uit een compacte, amorfe humuslaag die veel heterogener van karakter is dan de F en de Hr-laag en daarom geschikter voor vergelijking. Uit onderzoek van Emmer & Sevink (1994) blijkt dat bij primaire successie van dennenbos in uitgestoven laagten humus-

accumulatie stabiliseert vanaf ca. 80 jaar (op landduinen na ca. 125 jaar) en de H-laag zich gaat vormen na ca. 40 jaar (op landduinen vanaf ca. 30 jaar). In veel van de Nederlandse stuifzandbossen zal dus inmiddels sprake zijn van een dynamisch evenwicht ten aanzien van humusaccumulatie. Tabel 2.9 suggereert dat dit inderdaad in de bosreservaten het geval is voor de F+H-laag, maar dat de Hh-laag in dikte blijft toenemen. Dit betekent dat de dikte van F-laag relatief afneemt. Volgens Kemmers & Mekking (2001) is op arme groeiplaatsen op stuifzand na ca. 200 jaar de totale koolstofvoorraad gestabiliseerd op ca. 9 kg C m⁻²; na 100 jaar ligt ca. 5 kg C m⁻² opgeslagen in het ectorganisch humusprofiel en ca. 1 kg C m⁻² in de humeuze bovengrond.

Ruimtelijke variatie in de dikte van het ectorganisch humusprofiel is van grote ecologische betekenis als vestigingsmilieu voor een diversiteit van plantensoorten. De variatie in dikte van Hh-laag per reservaat neemt gelijkmatig toe met de maximale en gemiddelde dikte (figuur 2.3), waarschijnlijk als gevolg van het optreden van bodemverstoringen (b.v. windworp). De Hh-laag is maximaal 8 cm dik plaatselijk in het Starnumansbos en de Stille Eenzaamheid. Voor de F-laag is er geen relatie tussen enerzijds maximale en gemiddeld dikte en anderzijds variatie in dikte.

Humusvormen in de steekproefcirkels verschillen niet significant in gemiddelde bedekking van de (aandelen) loof- en naaldboomsoorten van de boom- en struiklagen (SPSS ANOVA). Ook is er geen relatie gevonden tussen enerzijds de dikte van de Hh en FH en anderzijds de (gebandeerde) totale bedekking van de boom- en struiklaag en de (gebandeerde) bedekking van alle naaldboomsoorten (SPSS Linear Regression).

De humusvorm in stuifzandbossen ontwikkelt zich dus in grote lijnen onafhankelijk van de samenstelling van de boom- en struiklaag (aandelen loof- en naaldhout). Materiaal uit het Project BosEcoSystemen bevestigt deze conclusie voor alle leemarme fysiopen. Dit resultaat hangt waarschijnlijk samen met de grote homogeniteit van het moedermateriaal qua korrelgrootteverdeling, zeer geringe leemfractie, mineralogische samenstelling en bodemfysische eigenschappen.

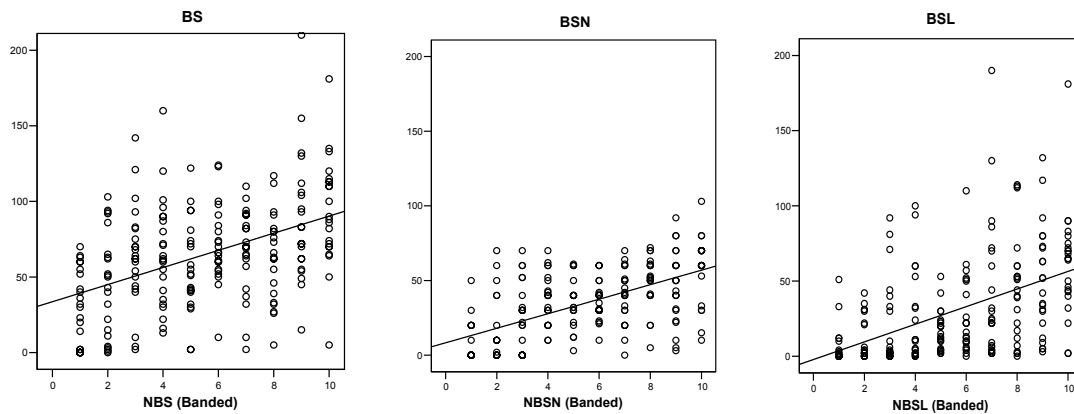
2.3.3 Variatie in bosstructuur

Variatie in bosstructuur kan worden uitgedrukt in kenmerken die afkomstig zijn uit structuur- of vegetatieopnamen (zie 2.3.1). De relatie tussen beide typen kenmerken is niet zonder meer duidelijk, omdat de opname van bosstructuur en vegetatie plaatsvindt in plots die aanzienlijk verschillen in grootte. Ook is bij de structuuranalyse in hoofdstuk 5 gewerkt met een andere definitie van boom- en struiklaag dan gehanteerd bij vegetatieopnamen. Om beide typen structuurkenmerken toch met elkaar te kunnen vergelijken zijn 1) boom- en struiklaag samengevoegd en 2) stamtallen per ha afkomstig uit de structuuroptnames gebandeerd in 10%-percentielklassen (zie tabel 2.11). Dit levert variabelen die informatie geven over de dichtheid van het kronendak incl. struiklaag (BS, NBS) en de dichtheden van naald- en loofboomsoorten (BSN, NBSN, BSL, NBSL) (zie tabel 2.4 voor definities).

In figuur 2.4 zijn beide sets structuurvariabelen tegen elkaar uitgezet. In tabel 2.12 staan de bijbehorende statistieken.

Tabel 2.11. Bovengrenzen van stamtallen per ha voor de gebandeerde variabelen (10%-percentielklassen) NBS, NBSN en NBSL.

band	NBS	NBSN	NBSL	band	NBS	NBSN	NBSL
1	600	100	62	6	2160	580	1289
2	860	160	216	7	2783	791	1740
3	1068	280	432	8	3300	1080	2271
4	1393	360	616	9	4805	1960	3589
5	1889	465	826	10	12466	10298	12211



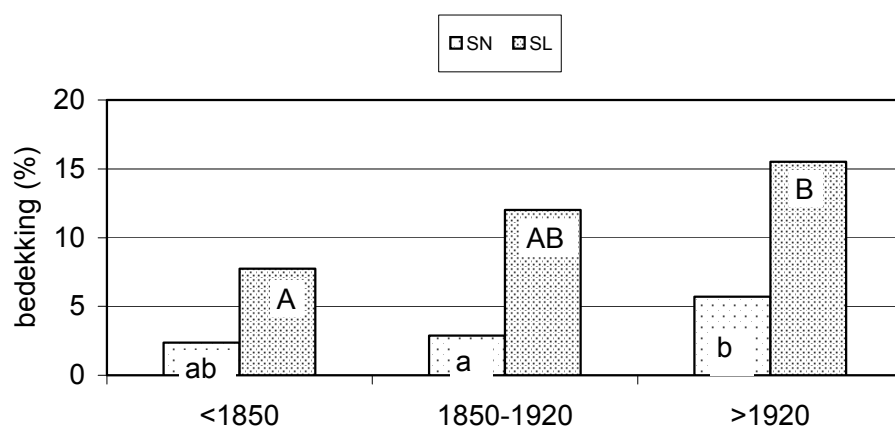
Figuur 2.4. Relaties tussen kenmerken van de bosstructuur ontleend aan vegetatieopnamen (BS, BSN en BSL) en structuuroopnamen (NBS, NBSN, NBSL). BS, BSN en BSL zijn gesommeerde kroonbedekkingen in de boom- en struiklaag voor alle soorten en voor naald- en loofboomsoorten afzonderlijk. NBS, NBSN en NBSL zijn stamtallen per ha voor alle boom- en struiksoorten en voor naald- en loofboomsoorten afzonderlijk. Deze laatste variabelen zijn gebandeerd in 10%-percentielklassen (zie tabel 2.9).

Tabel 2.12. Regressiestatistieken ($y = \text{constante} + B \cdot x$) behorende bij figuur 2.4 (SPSS Linear Regression).

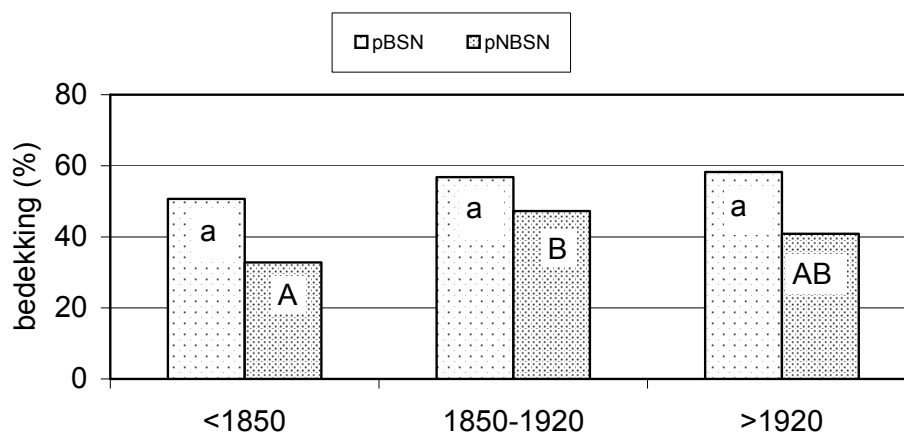
Regressie	constante (significantie)	B (significantie)	R ² _{adj}
BS op NBS (banded)	33.605 (0.000)	5.668 (0.000)	0.18
BSN op NBSN (idem)	8.297 (0.003)	4.864 (0.000)	0.35
BSL op NBSL (idem)	-2.201 (0.612)	5.861 (0.000)	0.24

Op grond van de regressiestatistieken en de residuenplots lijken de modellen voor BS (gesommeerde kroonbedekking van boom- en struiklaag) en BSN (gesommeerde bedekking van naaldboomsoorten in boom- en struiklaag) redelijk bruikbaar. Voor band 10 (stamtallen >4805 resp. >1960 per ha) voorspellen de modellen dus een gemiddelde kroonbedekking van boom- en struiklaag van 90 resp. 57%. De aanzienlijk mindere fit van BSL op NBSL wordt mogelijk veroorzaakt door een grotere variatie van stamtallen in relatie tot kroonbedekkingen bij struikvormige soorten en juveniele loofbomen. Naaldbomen hebben doorgaans een enkelvoudige stam en een regelmatig vertakkingspatroon.

Er is geen eenvoudige relatie tussen absolute stamtallen per ha en bosleeftijd. Wel neemt de gemiddelde bedekking van loofboomsoorten in de struiklaag af van ca. 16% tot ca. 7% met toenemende bosleeftijd (figuur 2.5). Naaldbomen verjongen zich nog enigszins in de struiklaag van de jongste bossen met een gemiddelde bedekking van ca. 5%. Het aandeel naaldboomsoort in de totale bedekking van boom- en struiklaag verschilt niet tussen klassen van bosleeftijd (figuur 2.6). Op basis van stamtallen verschilt het aandeel naaldbomen ook weinig tussen klassen van bosleeftijd: alleen bos aangelegd tussen 1850 en 1920 heeft een hoger gemiddeld aandeel stammen dan bos van voor 1850 (figuur 2.5).



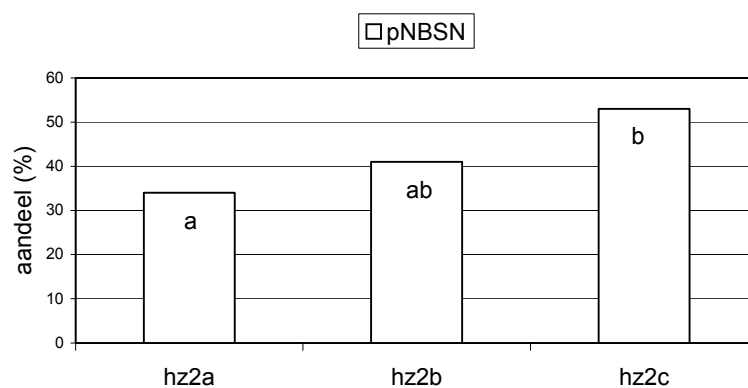
Figuur 2.5. Bedekking van naald- en loofboomsoorten in de struiklaag van vegetatieopnamen (SN resp. SL) in relatie tot bosleeftijd (SPSS ANOVA; Bonferroni Multiple Comparisons; 5% significance level).



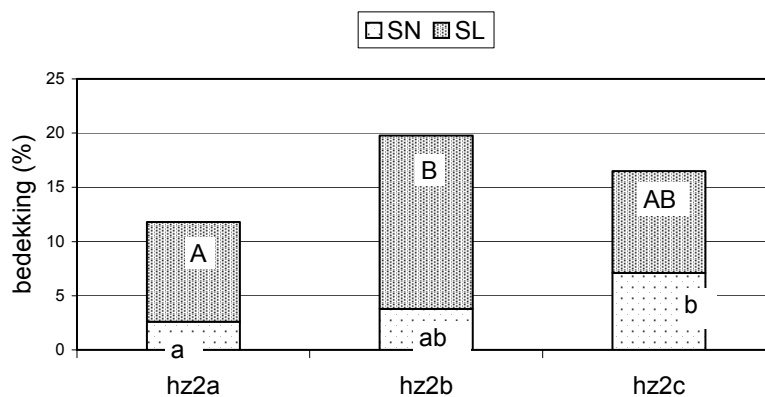
Figuur 2.6. Aandeel van naaldboomsoorten in de totale bedekking van boom- en struiklaag in vegetatieopnamen (pBSN) en in totaal stamtal per ha van boom- en struiklaag (pNBSN) in relatie tot bosleeftijd (SPSS ANOVA; Bonferroni Multiple Comparisons; 5% significance level).

Er is geen verschil in gemiddeld totaal stamtal tussen fysiotoepen. Het gemiddeld aantal stammen per ha is 2375. Ook het gemiddeld totaal stamtal van

loofboomsoorten verschilt niet (gemiddeld 1550). Door Emmer & Sevink (1994) worden de gevonden lagere hoeveelheden organisch materiaal in uitgestoven laagten (ten opzichte van landduinen) in een primaire successie op stuifzand toegeschreven aan lagere stamtallen. In de meeste bosreservaten is echter geen sprake van een spontaan gevestigde boomlaag en zullen verschillen in humusaccumulatie als gevolg van verschillen in stamtal niet tot uitdrukking komen tussen fysiotoepen. Het aandeel naaldboomsoorten in het totaal stamtal van boom- en struiklaag is in uitgestoven laagten wel significant hoger dan in landduinen (figuur 2.7).



Figuur 2.7. Aandeel van naaldboomsoorten in totaal stamtal van boom- en struiklaag (pNBSN) in relatie tot fysiotoop (SPSS ANOVA; Bonferroni multiple comparisons; 5% significance level).



Figuur 2.8. De bedekking van de struiklaag in vegetatieopnamen gesplitst naar naald- en loofboomsoorten (SN resp. SL) in relatie tot fysiotoop (SPSS ANOVA; Bonferroni multiple comparisons; 5% significance level).

Landduinen onderscheiden zich van overstoven terrein door een lagere bedekking van loofsoorten in de struiklaag en van uitgestoven terrein door een lagere bedekking van naaldsoorten (figuur 2.8).

2.3.4 Variatie in soortgroepen in de kruidlaag

De soortensamenstelling van bossen uit verschillende ontginningsperioden en op uiteenlopend moedermateriaal verschilt en ontwikkelt zich niet toevallig. De aandelen van ecologische of functionele groepen in de kruidlaag geven belangrijke informatie over de ecologische toestand van het bos en maken vergelijking van bossystemen mogelijk die verschillen in soortensamenstelling. Hoewel het voorkomen van dergelijke soortengroepen binnen de stuifzandbossen naar verwachting geen grote verschillen zal laten zien, is een analyse toch van belang voor toekomstige vergelijking met rijkere bossystemen, zoals die op stuwalmateriaal en in dekzandgebieden. Bij de analyse van de kruidlaag zijn soortengroepen onderscheiden op basis van dominantie, CSR-strategie, regeneratieve strategie en groeivorm (tabel 2.13).

Dominantie

Dominante soorten ('dominants') bepalen in hoge mate de biomassa van vegetatielagen en beperken door lichtonderschepping en strooiselininput de abundantie en reproductie van ondergeschikte soorten ('subordinates') (Grime 2001).

Tabel 2.13. Ecologische en functionele groepen in de kruidlaag. Dominantie naar Grime (2001), CSR-strategie en regeneratieve strategie naar Grime, Hodgson & Hunt (1988) en Hodgson et al. (1995) en groeivorm naar BioBase (CBS 2003).

groep	code	Omschrijving
Dominantie	D	Dominants
	S	Subordinates
	T	Transients
CSR-strategie	C	Competitors (C) incl. CR, C/SC en C/CSR
	S	Stress tolerators (S) incl. S/SC, SC
	R	Ruderals (R) incl. R/CSR en SR
	CSR	CSR-soorten incl. S/CSR, SC/CSR, SR/CSR
Regeneratieve strategie	Bs	Bs: regeneratie uit een langlevende zaadbank
	VBs	V,Bs incl. (V),Bs, V,?Bs, V,S,Bs, W,Bs en V,W,?Bs: regeneratie zowel vegetatief als uit een langlevende zaadbank
	S	S: regeneratie uit zaadvorming na het groeiseizoen
	V	V incl. Pteridium (V,W,?Bs): regeneratie vnl. vegetatief
	VS	V,S: regeneratie vegetatief en jaarlijks uit zaad
	W	W incl. V,W, Senecio sylvaticus (W,Bs) en Dryopteris carthusiana en D. dilatata (V,W,?Bs): regeneratie uit windverspreide zaden/sporen.
Groeivorm	bo	Boomvormende soorten
	dw	Dwergstruiken
	gr	Grasachtige soorten
	kr	Kruiden incl. Ceratocarpus claviculata (kruidachtige liaan)
	lh	Houtige lianen
	st	Struikvormende soorten

Subordinates zijn dus voor hun vestiging en overleving afhankelijk van de mate waarin dominants ruimte bieden. Het zijn niet alleen zeldzame maar ook algemene soorten die niches bezetten die zijn geassocieerd met uiteenlopende soorten van dominants. Bij verstoringen of andere condities waarbij de dominants worden teruggezet, kunnen subordinates tijdelijk sterk toenemen (Grime 2001). 'Transients' komen in lage frequentie voor als gevolg van het als dominant of subordinate

voorkomen in afwijkende vegetaties in de directe omgeving of uit eerdere successiestadia. Tabel 2.14 geeft de frequentie van dominants, subordinates en transients in de onderzochte stuifzandbossen.

Tabel 2.14. Frequentie van soorten in de 255 stuifzandopnamen geordend binnen dominantiegroepen.

dominants	n	Subordinates	n	transients	n
Deschampsia flexuosa	240	Ceratocarpus claviculata	108	Stellaria holostea	3
Vaccinium myrtillus	104	Galium saxatile	37	Holcus lanatus	2
Dryopteris dilatata	96	Carex arenaria	7	Oxalis acetosella	2
Molinia caerulea	65	Rumex acetosella	7	Anthoxanthum odoratum	1
Empetrum nigrum	62	Moehringia trinervia	5	Cirsium vulgare	1
Dryopteris carthusiana	56	Agrostis capillaris	3	Corynephorus canescens	1
Calluna vulgaris	36	Blechnum spicant	2		
Lonicera periclymenum	35	Carex pilulifera	2		
Vaccinium vitis-idaea	35	Stellaria media	2		
Erica tetralix	12	Agrostis vinealis	1		
Pteridium aquilinum	8	Cerastium fontanum	1		
Chamerion angustifolium	4	Luzula multiflora	1		
Holcus mollis	2	Melampyrum pratense	1		
Calamagrostis epigejos	1	Potentilla erecta	1		
Hedera helix	1	Senecio sylvaticus	1		
Juncus effusus	1				

De indeling van soorten wijkt af van Grime (2001) en is open voor discussie. Hier is gekozen voor een meer landschappelijke benadering binnen de randvoorwaarden van een stuifzandgebied. Zo kan *Stellaria media* in stuifzandbos als transient worden beschouwd, maar ook (zoals in tabel 2.14) als karakteristieke soort van plekken met verhoogde mineralisatie zoals nabij uitwerpselen van o.a. konijnen en grote hoefdieren. In hoeverre *Stellaria* zich in het stuifzandlandschap kan handhaven zonder de aanwezigheid van wegbermen, wildakkers e.d. in de omgeving is onbekend. *Calluna* en *Erica* moeten bij een strikte definitie van bos (gesloten, opgaand) als subordinates worden beschouwd; in een meer natuurlijk boslandschap zijn beide soorten echter onderdeel van hetzelfde systeem. *Calluna* regenerereert uit een langlevende zaadbank op wortelkluiten en sterk begraasde open plekken. De indeling in dominants, subordinates en transients geeft dus aanleiding expliciet na te denken over de ecologische plaats van soorten en is alleen al hierom van groot belang.

De gemiddelde gesommeerde bedekking van dominants, subordinates en transients in opnamen op stuifzand is resp. 62%, 2% en 0%. Deze waarden verschillen niet tussen fysiotopen. Dominants domineren de kruidlaag niet alleen door hun grote aandeel in de totale bedekking. Ook is de frequentie van een groter aantal soorten hoger dan voor subordinates. Binnen de laatste groep komen alleen *Ceratocarpus* en *Galium saxatile* in meer dan 10% van de opnamen voor (tabel 2.14).

De soortdiversiteit van vaatplanten komt in veel kruidachtige vegetatietypen vooral op rekening van subordinates (Grime 2001). In stuifzandbossen geldt dit niet

duidelijk. Waarschijnlijk zijn nutriënten, water en basen hier beperkend, b.v. ten opzichte van bossen in dekzandgebieden en op stuwwal materiaal.

Variantieanalyse van het aantal soorten binnen de dominantiegroepen met bosleeftijd en fysiotoop als factoren geeft een effect te zien van bosleeftijd voor zowel dominants ($p=0.04$) als subordinates ($p=0.01$). Voor subordinates is er sprake van interactie tussen beide factoren (SPSS; GLM Univariate; $p=0.045$). Deze interacties treden ook bij de analyse van andere soortengroepen op; het is niet duidelijk of het hierbij gaat om ecologisch relevante informatie. Voor dominants geldt dat oude bossen gemiddeld meer soorten herbergen dan bossen aangelegd tussen 1850 en 1920 (3.18 vs. 2.73); beide perioden verschillen niet met de periode na 1920 (gemiddeld 3.06 soorten) (SPSS ANOVA; overall $p=0.016$; Bonferroni multiple comparisons; Levene statistic: $p=0.47$). In hoeverre dit ecologisch significante verschillen zijn, moet blijken uit analyses van andere bossystemen.

Tabel 2.15. Frequentie van soorten in de 255 stuifzandopnamen geordend binnen CSR-strategieën C, S, R en CSR.

C	n	R	n
Pteridium aquilinum	8	Ceratocapnos claviculata	108
Chamerion angustifolium	4	Moehringia trinervia	5
Holcus mollis	2	Stellaria media	2
Cirsium vulgare	1	Melampyrum pratense	1
Juncus effusus	1	Senecio sylvaticus	1
S	n	CSR	n
Deschampsia flexuosa	240	Dryopteris dilatata	96
Vaccinium myrtillus	104	Dryopteris carthusiana	56
Molinia caerulea	65	Rumex acetosella	7
Empetrum nigrum	62	Agrostis capillaris	3
Rubus fruticosus	38	Stellaria holostea	3
Galium saxatile	37	Holcus lanatus	2
Calluna vulgaris	36	Oxalis acetosella	2
Lonicera periclymenum	35	Agrostis vinealis	1
Vaccinium vitis-idaea	35	Anthoxanthum odoratum	1
Erica tetralix	12	Cerastium fontanum	1
Fagus sylvatica	12	Potentilla erecta	1
Carex arenaria	7		
Blechnum spicant	2		
Carex pilulifera	2		
Calamagrostis epigejos	1		
Corynephorus canescens	1		
Hedera helix	1		
Luzula multiflora	1		

CSR-strategie

Het potentieel leefgebied van planten kan worden ingedeeld op grond van productiviteit en intensiteit van verstoringen. De competitieve strategie (C) treedt op de voorgrond bij een hoge productiviteit en een lage intensiteit van verstoringen, de stresstolerante strategie (S) bij een lage productiviteit en gering aantal verstoringen, de ruderale strategie (R) onder voedselrijke condities en een hoge intensiteit van verstoringen. Deze zgn. primaire strategieën zijn gekenmerkt door combinaties van morfologische, fysiologische en life-history eigenschappen (Grime 2001).

Tabel 2.15 geeft de frequentie van soorten binnen de groepen van CSR-strategie, ontstaan door het samenvoegen van primaire en secundaire strategieën volgens tabel 2.13. Het door nutriënten en vocht beperkte optreden van vaatplanten in stuifzandbossen blijkt uit het grote aandeel S-soorten en het geringe aantal C- en R-soorten. *Ceratocarpus* is hier een uitzonderlijke ruderale, eenjarige soort die profiteert van de aanzienlijke mineralisatie van humus in de F-laag.

Tabel 2.16 geeft de uitkomsten van variantieanalyses van de gesommeerde bedekking van de soorten per strategie met fysiotoop en bosleeftijd als afzonderlijk geanalyseerde factoren. Het patroon voldoet geheel aan de verwachtingen. De groep van CSR-soorten die karakteristiek is voor een gematigd (bos)klimaat (m.b.t. vocht-, licht- en nutriëntenbeschikbaarheid) komt met hogere bedekking voor in overstoven terrein (hz2b) en in het oudste bos (<1850). Dit laatste geldt ook voor R-soorten. De groep van S-soorten komt juist significant minder voor in het oudste bos. Deze analyse is voorlopig gezien de (zeer) significante uitkomsten van Levene's toets op homogene varianties in subgroepen m.u.v. S vs. bosleeftijd.

Tabel 2.16. Gemiddelde gesommeerde bedekking van CSR-strategieën binnen fysiotopen (alleen CSR geeft significante verschillen) en klassen van bosleeftijd. Klassen met een verschillende letteraanduiding (tussen haakjes) verschillen significant. (SPSS ANOVA met Bonferroni multiple comparisons, 5% significance level). N.B. Levene's statistic test op homogene varianties in subgroepen.

					overall significantie	Levene's statistic
Fysiotoop		hz2a	hz2b	hz2c		
	CSR	1.1 (a)	7.0 (b)	2.4(a)	0.003***	0.000
Bosleeftijd		<1850	1850-1920	>1920		
	C	1.1 (a)	3.9 (a)	0.0 (a)	0.062 n.s.	0.000
	S	47.2 (a)	64.6 (b)	59.7 (b)	0.001***	0.780
	R	5.0 (a)	1.3 (b)	1.0 (b)	0.000***	0.000
	CSR	12.3 (a)	4.0 (b)	2.7 (b)	0.000***	0.000

Regeneratieve strategie

De wijze waarop soorten kunnen regenereren bepaalt mede de snelheid van (her)kolonisatie na verstoringen en de duurzaamheid van voorkomen. In tabel 2.13 zijn groepen onderscheiden op grond van de aanwezigheid van een langlevende zaadbank (Bs), regelmatige (jaarlijkse) zaadvorming (S), vegetatieve uitbreiding (V) en windverspreide zaden of sporen (W).

Tabel 2.17 geeft de frequentie van soorten binnen de regeneratieve strategieën. Het aantal soorten met een persistente zaadbank (Bs, VBs) is hoog met veel soorten die

ook in heideterreinen dominant kunnen voorkomen, zoals *Calluna*, *Erica*, *Molinia* en *Vaccinium*-soorten. Er zijn geen duidelijke relaties met fysiotoop en bosleeftijd gevonden op grond van het aantal soorten of de gesommeerde bedekking per groep. De groepen zijn dan ook heterogeen met betrekking tot CSR-strategie en groeivorm waarmee dergelijke relaties wel worden verwacht. Kennis van de regeneratieve strategie is echter onontbeerlijk. Zo zullen de VBs-soorten zich zeer lang kunnen handhaven zowel door vegetatieve uitbreiding als herkolonisatie uit de zaadbank. Bovendien regenereren b.v. beide *Vaccinium*-soorten zich ook jaarlijks uit zaad (S), vooral op dood hout. De rol van dood hout en wortelkluiten en –kuilen voor regeneratie van vaatplanten in bossen is waarschijnlijk nog onderbelicht.

Tabel 2.17. Frequentie van soorten in de 255 stuifzandopnamen geordend binnen regeneratieve strategieën Bs, VBs, S, V, VS en W.

Bs	n	S	n
<i>Calluna vulgaris</i>	36	<i>Ceratocarpus claviculata</i>	108
<i>Erica tetralix</i>	12	<i>Fagus sylvatica</i>	12
<i>Moehringia trinervia</i>	5	<i>Anthoxanthum odoratum</i>	1
<i>Carex pilulifera</i>	2	<i>Crataegus monogyna</i>	1
<i>Stellaria media</i>	2	<i>Melampyrum pratense</i>	1
<i>Corynephorus canescens</i>	1		
		V	n
VBs	n	<i>Pteridium aquilinum</i>	8
<i>Vaccinium myrtillus</i>	104	<i>Stellaria holostea</i>	3
<i>Molinia caerulea</i>	65	<i>Holcus mollis</i>	2
<i>Rubus fruticosus</i>	38	<i>Hedera helix</i>	1
<i>Galium saxatile</i>	37		
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	35	VS	n
<i>Carex arenaria</i>	7	<i>Deschampsia flexuosa</i>	240
<i>Agrostis capillaris</i>	3	<i>Empetrum nigrum</i>	62
<i>Holcus lanatus</i>	2	<i>Lonicera periclymenum</i>	35
<i>Agrostis vinealis</i>	1	<i>Rumex acetosella</i>	7
<i>Calamagrostis epigejos</i>	1	<i>Oxalis acetosella</i>	2
<i>Cerastium fontanum</i>	1		
<i>Juncus effusus</i>	1	W	n
<i>Luzula multiflora</i>	1	<i>Dryopteris dilatata</i>	96
<i>Potentilla erecta</i>	1	<i>Dryopteris carthusiana</i>	56
		<i>Chamerion angustifolium</i>	4
		<i>Blechnum spicant</i>	2
		<i>Cirsium vulgare</i>	1
		<i>Senecio sylvaticus</i>	1
		<i>Senecio viscosus</i>	1

Groeivorm

In stuifzandbossen bepalen grasachtige soorten en dwergstruiken met een S-strategie lange tijd het aspect (tabel 2.18): *Deschampsia flexuosa*, *Molinia*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea* en *Empetrum*. Later treden ook kruidachtige soorten op de

voorground die kenmerkend zijn voor een meer gematigd bosklimaat (CSR- en R-soorten).

Tabel 2.18. Frequentie van soorten in de 255 stuifzandopnamen geordend binnen groeivorm.

Dw	n	Kr	n
Vaccinium myrtillus	104	Ceratocarpus claviculata	108
Empetrum nigrum	62	Dryopteris dilatata	96
Calluna vulgaris	36	Dryopteris carthusiana	56
Vaccinium vitis-idaea	35	Galium saxatile	37
Erica tetralix	12	Pteridium aquilinum	8
Gr	n	Rumex acetosella	7
Deschampsia flexuosa	240	Moehringia trinervia	5
Molinia caerulea	65	Chamerion angustifolium	4
Carex arenaria	7	Stellaria holostea	3
Agrostis capillaris	3	Blechnum spicant	2
Carex pilulifera	2	Oxalis acetosella	2
Holcus lanatus	2	Stellaria media	2
Holcus mollis	2	Cerastium fontanum	1
Agrostis vinealis	1	Cirsium vulgare	1
Anthoxanthum odoratum	1	Melampyrum pratense	1
Calamagrostis epigejos	1	Potentilla erecta	1
Corynephorus canescens	1	Senecio sylvaticus	1
Juncus effusus	1	Senecio viscosus	1
Luzula multiflora	1		

Binnen de stuifzandbossen is deze trend zichtbaar in verschillen in gemiddelde gesommeerde bedekking van de groeivorm Kr met een significant hogere bedekking in het oudste bos (tabel 2.19).

Tabel 2.19. Gemiddelde gesommeerde bedekking van groeivormen binnen fysiotoepen en klassen van bosleeftijd. Klassen met een verschillende letteraanduiding (tussen haakjes) verschillen significant. (SPSS ANOVA met Bonferroni multiple comparisons, 5% significance level). N.B. Levene's statistic test op homogene varianties in subgroepen.

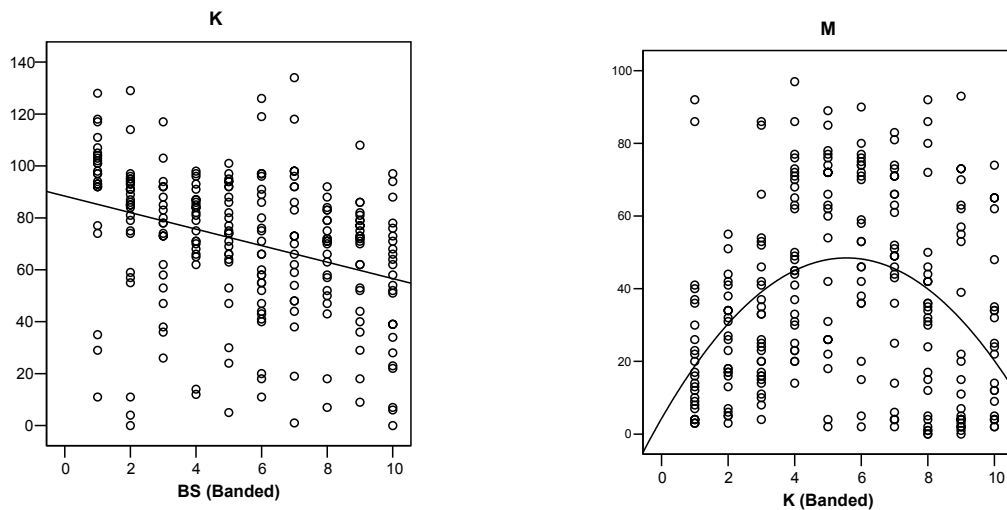
		hz2a	hz2b	hz2c	overall significantie	Levene's statistic
Fysiotoop						
	Dw	9.6 (a)	19.3 (ab)	22.3 (b)	0.034*	0.000
	Gr	48.36 (a)	37.90 (a)	35.9 (a)	0.034*	0.031
	Kr	3.0 (a)	13.0 (b)	3.9 (a)	0.001**	0.000
Bosleeftijd		<1850	1850-1920	>1920		
	Dw	13.0 (a)	18.7 (a)	20.0 (a)	0.330 n.s.	0.009
	Gr	32.1 (a)	43.2 (a)	37.9 (a)	0.047*	0.001
	Kr	19.0 (a)	9.6 (b)	4.1 (b)	0.000***	0.000

Uitgestoven laagten onderscheiden zich van landduinen door een hogere gemiddelde bedekking van dwergstruiken. Kruiden treden gemiddeld juist meer op in overstoven terrein. In de oudste categorie bos is de gemiddelde bedekking van kruiden hoger dan in jonger bos. Grasachtige soorten verschillen niet in gemiddelde bedekking

tussen fytiotopen en tussen bosleeftijd. Dit geldt ook voor boom- en struikvormende soorten en houtige lianen.

2.3.5 Relaties tussen vegetatielagen

Naarmate de boom- en struiklaag dichter worden, verandert niet alleen de soorten-samenstelling van de kruid- en moslaag (zie 2.3.8) maar neemt ook de totale bedekking van de kruidlaag af. In figuur 2.9 staat deze relatie weergegeven als lineaire regressie van totale gesommeerde bedekking in de kruidlaag op gebandeerde (10%-percentiel) klassen. Tabel 2.20 geeft de klassengrenzen. Onder het dichtste kronendak met een gesommeerde bedekking van boom- en struiklaag >98% is in stuifzandbossen de gemiddelde bedekking van de kruidlaag teruggelopen van 85% naar 57%.



Figuur 2.9. Relaties tussen totale gesommeerde bedekking van de kruidlaag (K) en gebandeerde totale bedekking van boom- en struiklaag (BS banded) en tussen gesommeerde bedekking van de moslaag (M) en gebandeerde bedekking van de kruidlaag (K banded). $K=88.675-2.957*bBS$ ($p=0.000$; $R^2_{adj}=0.11$); $M=4.239+15.92*bK-1.432*bK^2$ ($p=0.000$; $R^2_{adj}=0.14$) (SPSS Linear Regression).

Tabel 2.20. Bovengrenzen van gesommeerde bedekkingen van soorten in boom- en struiklaag (BS) en kruidlaag (K) voor de gebandeerde variabelen (10%-percentielklassen) bBS en bK.

band	BS	K	band	BS	K
1	8	29	6	70	82
2	32	52	7	80	87
3	43	62	8	91	93
4	55	71	9	110	98
5	63	75	10	230	134

De moslaag reageert op zijn beurt op de dichtheid van de boom-, struik- en kruidlaag met een duidelijk optimum van bijna 50% bij een gemiddelde bedekking van de kruidlaag van 70-80% (figuur 2.8; K banded 5 en 6; zie tabel 2.20). In dichtere bossen

werken strooiselaccumulatie en wellicht lichtbeschikbaarheid beperkend, in opener bossen een dichtere kruidlaag.

2.3.6 Relaties tussen soorten en fysiotoen/landschappen

Het gemiddeld totaal aantal soorten in de boom-, struik-, kruid- en moslaag van de vegetatieopnamen verschilt niet significant tussen fysiotoen: 1.6, 2.2, 6.4 resp. 4.2.

Het optreden van soorten in de kruidlaag verschilt sterk tussen fysiotoen (tabel 2.21). *Dryopteris carthusiana*, *Ilex*, *Pinus*, *Fagus* en *Galium saxatile* hebben een voorkeur voor landduinen (hz2a). *Dryopteris dilatata* voor overstoven terrein (hz2b) en *Erica* en *Empetrum* voor uitgestoven laagten. Soms gaat deze voorkeur samen met een negatieve associatie voor andere fysiotoen, b.v. *Fagus* voor uitgestoven laagten. Soms is er vooral een duidelijk negatieve associatie, zoals bij *Molinia* voor landduinen.

Het gedrag van beide stekelvarens lijkt zeer verschillend. Het is echter niet duidelijk in hoeverre bij de vegetatieopnamen deze soorten altijd goed van elkaar zijn onderscheiden. Vooral juveniele *Dryopteris dilatata* wordt vaak tot *D. carthusiana* gerekend.

Tabel 2.21. Overzicht van soorten met een significante associatie met fysiotoop (SPSS Crosstabs; $p < 5\%$). De soorten zijn per fysiotoop geordend naar mate van associatie volgens $\text{sign}(O-E) \cdot (O-E)^2 / E$ (O: observed; E: expected). Hoewel het niet mogelijk is op grond van deze gegevens significante associaties met specifieke fysiotoen vast te stellen, kan $X^2_{(1)}(3.841) = 0.05$ als referentie dienen. NB *Erica*, *Fagus* en *Ilex* hebben elk 2 en *Deschampsia* 1 (van de 6) cellen met verwachte waarde < 5 .

	hz2a		hz2b		hz2c
<i>Dryopteris carthusiana</i>	13.2	<i>Dryopteris dilatata</i>	4.2	<i>Erica tetralix</i>	17.0
<i>Ilex aquifolium</i>	7.8	<i>Molinia caerulea</i>	1.1	<i>Empetrum nigrum</i>	5.1
<i>Pinus sylvestris</i>	6.7	<i>Vaccinium myrtillus</i>	0.0	<i>Molinia caerulea</i>	2.2
<i>Fagus sylvatica</i>	6.5	<i>Deschampsia flexuosa</i>	-0.2	<i>Betula pendula</i>	1.0
<i>Galium saxatile</i>	3.9	<i>Fagus sylvatica</i>	-0.2	<i>Dryopteris carthusiana</i>	0.5
<i>Betula pendula</i>	3.2	<i>Ilex aquifolium</i>	-1.1	<i>Galium saxatile</i>	0.2
<i>Vaccinium myrtillus</i>	1.8	<i>Galium saxatile</i>	-1.9	<i>Pinus sylvestris</i>	0.2
<i>Empetrum nigrum</i>	0.6	<i>Betula pendula</i>	-2.5	<i>Deschampsia flexuosa</i>	0.1
<i>Deschampsia flexuosa</i>	0.2	<i>Erica tetralix</i>	-2.5	<i>Ilex aquifolium</i>	-0.7
<i>Erica tetralix</i>	-2.2	<i>Pinus sylvestris</i>	-2.9	<i>Dryopteris dilatata</i>	-1.8
<i>Dryopteris dilatata</i>	-5.3	<i>Empetrum nigrum</i>	-3.0	<i>Vaccinium myrtillus</i>	-2.0
<i>Molinia caerulea</i>	-12.0	<i>Dryopteris carthusiana</i>	-5.8	<i>Fagus sylvatica</i>	-2.5

Uiteraard is dit overzicht een momentopname. Zo zal *Fagus* zich naar verwachting uiteindelijk ook wel in uitgestoven laagten vestigen en uitbreiden zodra bronpopulaties op landduinen en in overstoven terrein beschikbaar komen. Deze ontwikkeling begint in de Stille Eenzaamheid al duidelijk te worden. *Erica tetralix* zal waarschijnlijk trendmatig afnemen in uitgestoven laagten bij voortschrijdende spontane bosontwikkeling.



Foto 2.1. Uitgestoven laagte in de Stille Eenzaamheid met ondergroei van Kraaihei en verjongingsgroepen van Grove den.



Foto 2.2. In het grove-dennenbos op de overstoven plateaus ontwikkelt zich een struiklaag met de besdragende soorten Spokehout, Amerikaans krentenboompje, Wilde lijsterbes en enkele Amerikaanse vogelkersen. Bosreservaat Zeesserveld (Ov.)

In tabel 2.22 staan de algemenere soorten zonder significante associatie met fysiotoepen.

Tabel 2.22. Overzicht van soorten in de kruidlaag zonder significante associatie met fysiotoop (SPSS Crosstabs; $p < 5\%$). De soorten zijn per fysiotoop geordend naar X^2 -waarde. De mate van associatie is weergegeven volgens $\text{sign}(O-E) \cdot (O-E)^2 / E$ (O: observed; E: expected).

	hz2a	hz2b	hz2c	X ²
Calluna vulgaris	-3.2	0.1	1.7	5.8
Ceratocarpus claviculata	2.5	-0.5	-0.1	5.4
Lonicera periclymenum	-0.3	1.5	-2.5	5.1
Quercus robur	0.2	-0.8	1.3	4.7
Rubus fruticosus	-2.3	1.0	-0.1	4.0
Sorbus aucuparia	-1.2	0.3	0.0	3.3
Vaccinium vitis-idaea	0.0	0.7	-1.5	2.5
Prunus serotina	1.1	-0.3	0.0	1.6
Rhamnus frangula	0.3	0.0	-0.2	1.5

Tabel 2.23. Overzicht van soorten met een significante associatie met stuifzandlandschap (SPSS Crosstabs; $p < 5\%$). LDS: landduinlandschap; OUSd: droog over- en uitgestoven stuifzandlandschap (=UOSd + OSda + OSdm volgens Hoofdstuk 3 tabel 3.2); UOSv: vochtig uit- en overgestoven stuifzandlandschap. De soorten zijn per landschap geordend naar mate van associatie volgens $\text{sign}(O-E) \cdot (O-E)^2 / E$ (O: observed; E: expected). Hoewel het niet mogelijk is op grond van deze gegevens significante associaties met specifieke fysiotoepen vast te stellen, kan $X^2_{(1)}(3.841) = 0.05$ als referentie dienen. NB Deschampsia, Erica en Ilex hebben elk 3 (van de 6) cellen met verwachte waarde < 5 en zijn hierom niet opgenomen.

LDS		OUSd		UOSv	
Dryopteris carthusiana	19.2	Vaccinium myrtillus	13.5	Molinia caerulea	17.6
Galium saxatile	9.2	Vaccinium vitis-idaea	13.4	Empetrum nigrum	8.3
Pinus sylvestris	8.8	Lonicera periclymenum	10.5	Calluna vulgaris	6.8
Empetrum nigrum	3.5	Dryopteris dilatata	3.0	Quercus robur	3.3
Betula pendula	2.2	Rubus fruticosus	2.4	Dryopteris dilatata	2.7
Ceratocarpus claviculata	2.2	Pinus sylvestris	-0.2	Ceratocarpus claviculata	2.4
Vaccinium myrtillus	0.5	Calluna vulgaris	-0.2	Betula pendula	0.5
Quercus robur	0.1	Molinia caerulea	-1.2	Rubus fruticosus	0.2
Vaccinium vitis-idaea	0.0	Galium saxatile	-3.7	Dryopteris carthusiana	-0.1
Lonicera periclymenum	-1.3	Betula pendula	-4.3	Galium saxatile	-0.6
Rubus fruticosus	-4.9	Quercus robur	-4.9	Pinus sylvestris	-4.6
Calluna vulgaris	-6.4	Ceratocarpus claviculata	-8.6	Lonicera periclymenum	-4.7
Molinia caerulea	-13.1	Dryopteris carthusiana	-13.3	Vaccinium vitis-idaea	-13.1
Dryopteris dilatata	-14.7	Empetrum nigrum	-21.6	Vaccinium myrtillus	-17.5

Opvallend meer soorten vertonen een significante associatie met landschap in vergelijking met fysiotoop (tabel 2.23). Het landschap OSv (alleen Starnumansbos en Stille Eenzaamheid-Oost) is niet in de analyse betrokken vanwege het kleine aantal waarnemingen. De associatie van soorten met het stuifzandlandschap volgt in grote lijnen die van het dominante fysiotoop, zoals voor Molinia en Pinus. De voorkeur van Galium saxatile voor het landduinlandschap is meer uitgesproken dan voor het fysiotoop landduin. Beide Vaccinium-soorten hebben een sterke voorkeur voor OUSd en een negatieve associatie met UOSv. Lonicera gedraagt zich vergelijkbaar en

Ceratocarpus juist tegengesteld (sterk negatieve associatie met OUSd, geringe positieve associatie met LDS en UOSv).

In tabel 2.24 staan de soorten zonder significante associatie met stuifzandlandschap.

Tabel 2.24. Overzicht van soorten in de kruidlaag zonder significante associatie met stuifzandlandschap (SPSS Crosstabs; $p < 5\%$). De soorten zijn per fysiotoop geordend naar X^2 -waarde. De mate van associatie is weergegeven volgens $\text{sign}(O-E) \cdot (O-E)^2 / E$ (O: observed; E: expected).

	LDS	OUSd	UOSv	X^2
Fagus sylvatica	2.1	0.2	-2.7	5.3
Sorbus aucuparia	-1.7	0.5	0.2	5.0
Rhamnus frangula	0.2	-0.6	0.1	2.5
Prunus serotina	0.1	-0.6	0.3	1.0

2.3.7 Relaties tussen soorten en bosleeftijd

Het gemiddeld totaal aantal soorten in de boom-, struik- en kruidlaag van de vegetatieopnamen verschilt weinig maar significant tussen klassen van bosleeftijd (tabel 2.25).

Tabel 2.25. Gemiddeld totaal aantal soorten in de boom-, struik-, kruid- en moslaag in de vegetatieopnamen in stuifzandbossen. Klassen met een verschillende letter (tussen haakjes) verschillen significant voor bosleeftijd (SPSS ANOVA, 5% overall significance met Bonferroni multiple comparisons).

laag	<1850	1850-1920	>1920	overall significantie	Levene's statistic
B	2.0 (a)	1.1 (b)	1.9 (a)	0.000***	0.201
S	1.9 (a)	2.1 (a)	2.5 (a)	0.036*	0.440
K	6.8 (a)	6.0 (a)	6.6 (a)	0.079 n.s.	0.406
M	4.8 (a)	3.8 (b)	4.5 (a)	0.000***	0.037

Tabel 2.26. Overzicht van soorten met een significante associatie met bosleeftijd (SPSS Crosstabs; $p < 5\%$). De soorten zijn per fysiotoop geordend naar mate van associatie volgens $\text{sign}(O-E) \cdot (O-E)^2 / E$ (O: observed; E: expected). Hoewel het niet mogelijk is op grond van deze gegevens significante associaties met specifieke fysiotopen vast te stellen, kan $X^2_{(1)}(3.841) = 0.05$ als referentie dienen. NB Erica, Fagus en Ilex hebben elk 2 (van de 6) cellen met verwachte waarde < 5 .

<1850	1850-1920	>1920
Pinus sylvestris	8.2	Lonicera periclymenum 6.5
Vaccinium myrtillus	8.1	Vaccinium vitis-idaea 3.3
Fagus sylvatica	7.5	Vaccinium myrtillus 0.9
Vaccinium vitis-idaea	1.5	Pinus sylvestris 0.1
Betula pendula	1.3	Fagus sylvatica -0.5
Molinia caerulea	0.3	Calluna vulgaris -1.0
Empetrum nigrum	0.1	Erica tetralix -2.4
Lonicera periclymenum	-0.7	Betula pendula -3.1
Erica tetralix	-2.1	Empetrum nigrum -3.5
Calluna vulgaris	-4.4	Molinia caerulea -9.2

De interpretatie van de associatie van soorten met bosleeftijd is lastig (tabel 2.26). Hier spelen zeker reseruaatseffecten mee. De meeste jonge bossen behoren tot de vochtige vorm van het uit- en overgestoven stuifzandlandschap (zie tabel 21.) waardoor leeftijd en fysiotoop/landschap zijn verstrengeld en *Molinia* en *Erica* geassocieerd zijn met jong bos. De geringe associatie van *Lonicera* met bos < 1850 zal te maken hebben met de hoge graasdruk op de Veluwe waar de meeste steekproefcirkels van dit type liggen (Zwarte Bulten, Stille Eenzaamheid).

In tabel 2.27 staan de soorten die geen significante associatie met bosleeftijd te zien geven, waaronder alle besdragende struiksoorten m.u.v. *Lonicera*. Zo komt de rond 1930 ingevoerde *Prunus serotina* komt in de kruidlaag van stuifzandbossen voor ongeacht leeftijd.

Tabel 2.27. Overzicht van kruidlaagsoorten zonder significante associatie met bosleeftijd (SPSS Crosstabs; $p < 5\%$). De soorten zijn per fysiotoop geordend naar X^2 -waarde. De mate van associatie is weergegeven volgens $\text{sign}(O-E) \cdot (O-E)^2 / E$ (O: observed; E: expected).

	<1850	1850-1920	>1920	X^2
<i>Rhamnus frangula</i>	1.2	-0.5	0.0	4.9
<i>Quercus robur</i>	0.1	-1.0	0.8	4.2
<i>Dryopteris dilatata</i>	-0.8	-0.3	1.5	4.1
<i>Deschampsia flexuosa</i>	0.0	-0.1	0.1	3.5
<i>Ilex aquifolium</i>	2.3	-0.3	-0.2	2.9
<i>Prunus serotina</i>	-0.9	-0.1	1.1	2.4
<i>Sorbus aucuparia</i>	-0.4	0.0	0.4	1.6
<i>Galium saxatile</i>	1.1	-0.1	-0.1	1.5
<i>Rubus fruticosus</i>	-0.4	-0.1	0.5	1.1
<i>Dryopteris carthusiana</i>	0.6	-0.1	0.0	0.9
<i>Ceratocarpus claviculata</i>	-0.1	0.0	0.2	0.7

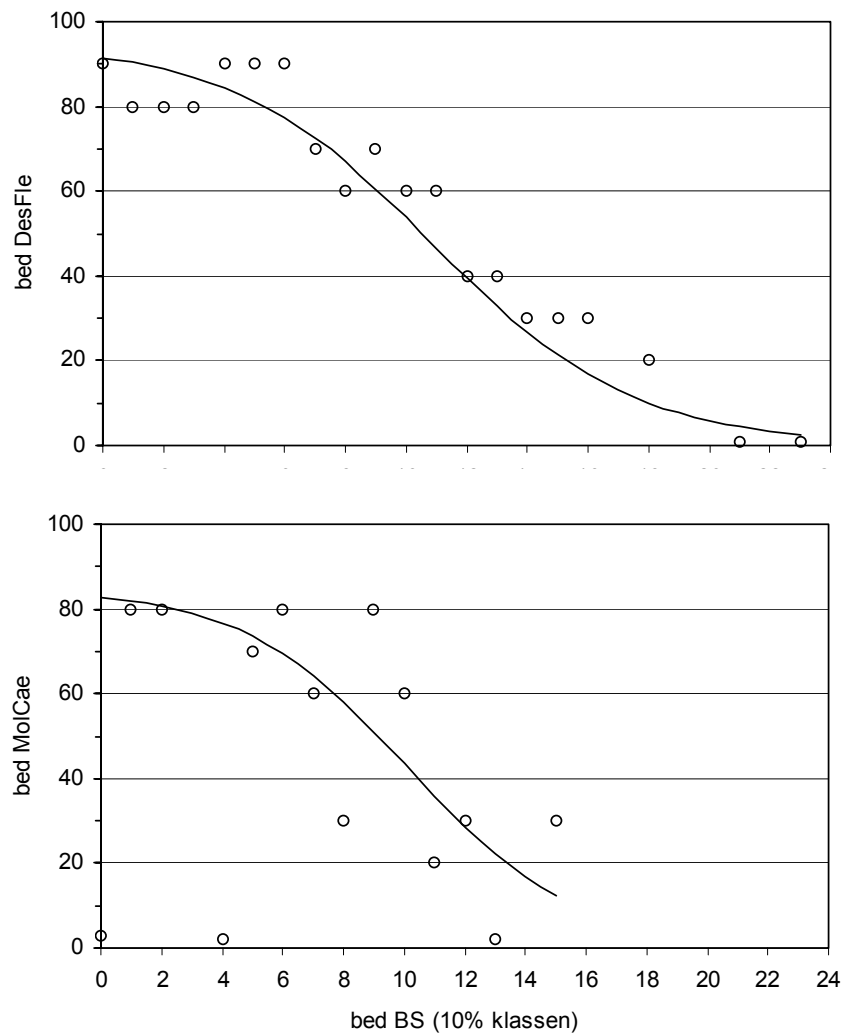
2.3.8 Relaties tussen soorten en humusvorm & bosstructuur

In deze paragraaf wordt het voorkomen van soorten meer in detail beoordeeld ten opzichte van kenmerken van humusprofiel en bosstructuur afgeleid van vegetatieopnamen. Op deze manier kan meer inzicht worden verkregen in het waarom en hoe van associaties van soorten met fysiotoop en bosleeftijd, zoals geanalyseerd in de vorige paragrafen.

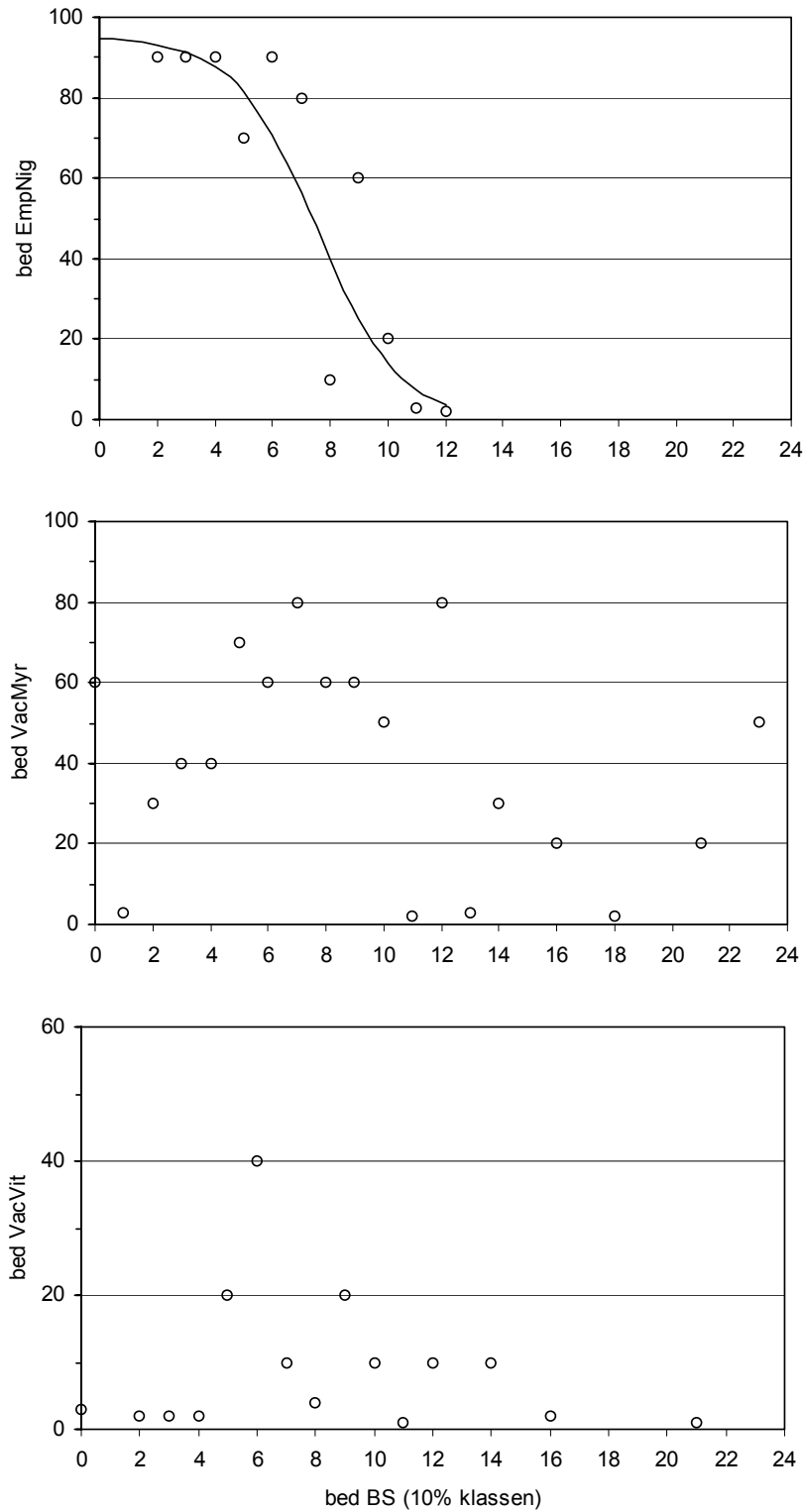
De analyse van kruistabellen met af- en aanwezigheid van soorten tegen humusvorm levert slechts drie soorten op die een (matig) significante associatie te zien geven met humusvorm (tabel 2.28). Opvallend is dat geen van deze soorten een significante associatie te zien geeft met fysiotoop (tabel 2.21). *Vaccinium vitis-idaea* lijkt een voorkeur te hebben voor vaagmormoders die juist opvallend weinig optreden in het jongste bos en oververtegenwoordigd zijn het bos aangelegd tussen 1850-1920 (tabel 2.10, 2.26).

Tabel 2.28. Overzicht van soorten met een significante associatie met humusvorm (SPSS Crosstabs; $p < 5\%$). De mate van associatie is uitgedrukt volgens $\text{sign}(O-E) \cdot (O-E)^2 / E$ (O: observed; E: expected). Hoewel het niet mogelijk is op grond van deze gegevens significante associaties met specifieke fysiotopten vast te stellen, kan $X^2(1)(3.841) = 0.05$ als referentie dienen. NB *Vaccinium* heeft 2 (van de 8) cellen met verwachte waarde < 5 .

	RDV	RDR	RDU	RDBT	p
<i>Quercus robur</i>	-1.90	1.40	-0.02	0.00	0.049*
<i>Rhamnus frangula</i>	0.00	-0.22	-0.71	1.65	0.038*
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	6.60	-1.05	-0.15	-0.45	0.025*



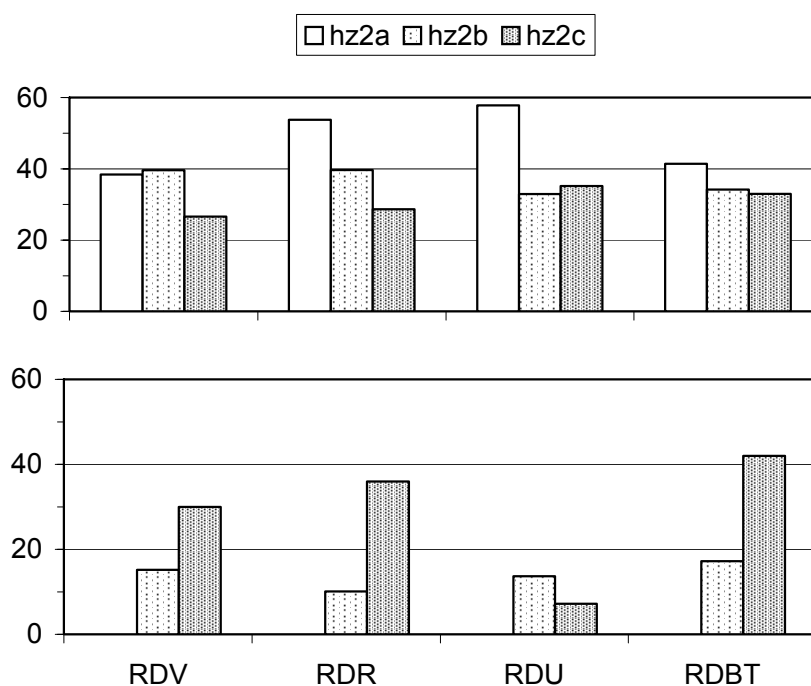
Figuur 2.10. Maximale bedekking van de grassen *Deschampsia flexuosa* (boven) en *Molinia caerulea* (onder) voor 10%-klassen (0=1-9%; 1=10-19%; 2=20-29% etc) van de gesommeerde bedekking van de boom- en struiklaag (BS) en de gefitte logistische functie $y = 1 / (1 + ab^x)$ (SPSS Curve estimation). *Deschampsia*: $n=95$; *Molinia*: $n=85$. De curve van *Molinia* is gefit zonder de waarden voor BS=0 en BS=4.



Figuur 2.11. Maximale bedekking van de dwergstruiken *Empetrum nigrum*, *Vaccinium myrtillus* en *V. vitis-idaea* voor 10%-klassen (0=1-9%; 1=10-19%; 2=20-29% etc) van de gesommeerde bedekking van de boom- en struiklaag (BS) en de gefitte logistische functie $y=1/(1+ab^x)$ voor *Empetrum* (SPSS Curve estimation). *Empetrum*: $u=95$.

Bij de successie in stuifzandbossen doen zich opvallende fasen voor waarbij in eerste instantie grassen domineren, gevolgd door dwergstruiken (Fanta 1986; Emmer 1995). In figuur 2.10 en 2.11 is de maximale bedekking van grassen resp. dwergstruiken gefit voor 10% klassen van de totale bedekking van boom- en struiklaag BS. Hierbij zijn alle proefvlakken betrokken van de reservaten waarin de betreffende soort voorkomt.

De maximale bedekking die beide grassen realiseren bij toenemende gesommeerde bedekking van de boom- en struiklaag neemt snel af voor $BS > 80\%$ en is nog maar 20-30% bij $BS = 140\%$. Kraaihei neemt eerder en sneller af dan beide grassen en komt nog maximaal 20-30% voor bij $BS = 90\%$. Voor Blauwe bosbes geen sprake van een duidelijke afname in maximale bedekking bij toenemende BS. Het is veel meer een bossoort dan beide grassen en neemt pas in bedekking toe bij een zekere beschutting van het kronendak. Het gedrag van beide bosbessoorten kan waarschijnlijk beter worden beschreven met een unimodaal model met een maximum in maximale bedekking bij $BS \sim 60-80\%$ voor Blauwe bosbes en $BS \sim 60\%$ voor Vossenbes. De monotone afname van de bedekking van de kruidlaag bij toenemende verdichting van het kronendak is al beschreven in paragraaf 2.3.5.



Figuur 2.12. Gemiddelde bedekking van *Deschampsia flexuosa* (boven) en *Molinia caerulea* (onder) per steekproefcirkel per humusvorm voor de fysiotoepen hz2a (landduinen), hz2b (overstoven plateaus en forten) en hz2c (uitgestoven laagten).

Het gedrag van *Deschampsia* en *Molinia* komt dus overeen ten aanzien van humusvorm en totale bedekking van boom- en struiklaag maar verschilt aanzienlijk voor fysiotoep (tabel 2.21). Gezien de belangrijke rol die beide grassen spelen in stuifzandbossen is in figuur 2.12 de gemiddelde bedekking per steekproefcirkel

opgesplitst naar humusvorm en fysiotoop. *Molinia* ontbreekt op landduinen en bedekt op overstoven plateaus gemiddeld ca. 15%. *Deschampsia* is aanzienlijk minder geassocieerd met fysiotoop en bedekt op landduinen gemiddeld meer dan in uitgestoven laagten.

Voor niet te zeldzame en te algemene soorten met een inherent lage bedekking ('subordinates') kan de aan- en afwezigheid worden gemodelleerd met logistische regressie (Hosmer & Lemeshow 1989), waarbij $\ln(p/1-p)$ (logit) wordt beschreven als functie van afhankelijke variabelen (X), met p de kans op voorkomen van een soort: $\ln(p/1-p)=c+bX$ of $p=\exp(c+bX)/(1+\exp(c+bX))$.

In deze paragraaf worden diktes van Hh en FH en de bedekking van loof- en naalddoorten in de boom- en struiklaag (BL, BN, SL en SN) als lineaire onafhankelijke variabelen beschouwd. Deze worden via voorwaartse selectie aan het model toegevoegd. Aangezien in SPSS Logistic Regression alleen nominale en ordinale variabelen kunnen worden opgenomen, zijn Hh en FH (bij benadering) gebandeerd in 10%-percentielklassen (SPSS Visual Bander) volgens tabel 2.29.

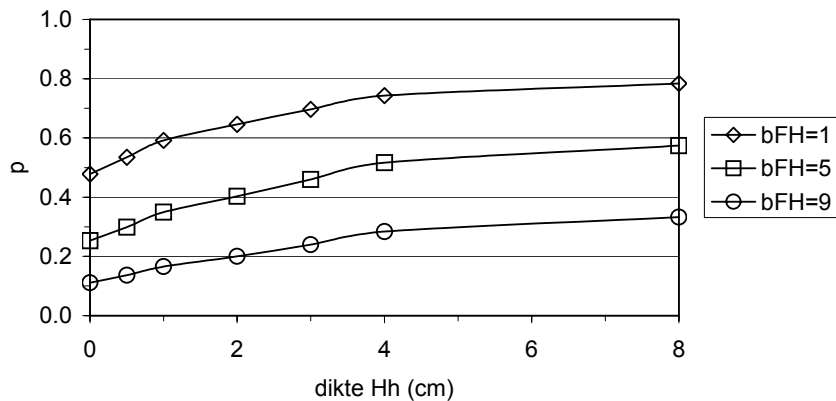
Tabel 2.29. Bovengrenzen van diktes (cm) van de Hh- en FH-laag voor de gebandeerde variabelen (10%-percentielklassen) bBS en bK.

band	bHh	band	bFH
1	0	1	4
2	0.5	2	5
3	1	3	6
4	2	4	7
5	3	5	7
6	4	6	8
7	8	7	9
		8	10
		9	15

Uit tabel 2.30 blijkt dat het voorkomen van soorten in de kruidlaag van stuifzandbossen in bosreservaten zich slecht leent voor modellering met logistische regressie: de meeste soorten heel algemeen of juist heel zeldzaam. Van de soorten die niet uitgesproken algemeen of zeldzaam zijn en waarvoor een niet-significante goodness-of fit geldt (Hosmer-Lemeshow toets; NB Een significante uitkomst wijst op een slecht passend model), wordt het voorkomen van *Ceratocarpus claviculata*, *Quercus robur* en *Vaccinium myrtillus* (vetgedrukt in tabel 2.29) het best gemodelleerd met resp. 57, 91 en 32% correct geclassificeerde aanwezigheid en resp. 72, 21 en 84% correct geclassificeerde afwezigheid. In figuur 2.13 is het logistisch model voor *Vaccinium myrtillus* grafisch weergegeven.

Tabel 2.30. Logistische regressie (met voorwaartse selectie) van aan- en afwezigheid van soorten in de kruidlaag op (gebandeerde) diktes van de Hb- en FH-laag van het humusprofiel (bHh, bFH) en de gesommeerde procentuele bedekkingen van loof- en naaldboomsoorten in de boom- en struiklaag (BL, BN, SL, SN) (SPSS Logistic Regression). H&L test: significantie Hosmer & Lemeshow goodness-of-fit toets; n: aantal voorkomens af- en aanwezigheid (0,1) in 177 steekproefcirkels; %correct: percentage correct geclassificeerde voorkomens af- en aanwezigheid; parameters: waarden met significantie. Zie tekst voor toelichting.

Soort	H&L test	n		%correct		parameters						
		0	1	0	1	constante	bHh	bFH	BL	BN	SL	SN
Amelanchier lamarckii	0.360	144	33	100	0	-0.851**	-0.245*					
Betula pendula	no model	157	20									
Calluna vulgaris	0.447	155	22	100	0	-0.777*	-0.560**					
Ceratocapnos claviculata	0.603	95	82	72	57	-1.692***	0.178*			0.033***		
Deschampsia flexuosa	no model	10	167									
Dryopteris carthusiana	0.184	131	46	97	22	-1.743**	0.368**	-0.188*		0.021*		-0.085*
Dryopteris dilatata	0.002	118	59	91	37	0.166ns				-0.030***		
Empetrum nigrum	0.088	132	45	94	16	-2.565***				0.037***		0.045*
Erica tetralix	no model	166	11									
Fagus sylvatica	0.450	167	10	99	0	-2.469***			0.019*	-0.044ns		
Galium saxatile	0.455	147	30	100	0	-1.226***			-0.036*			
Ilex aquifolium	0.053	167	10	99	10	-3.533***			0.026**			
Lonicera periclymenum	0.001	154	23	100	0	-0.064ns			-0.052*	-0.060***		
Molinia caerulea	0.633	133	44	100	0	-1.755***	0.209**					
Pinus sylvestris	0.203	143	35	100	0	-2.202***	0.239**					
Prunus serotina	0.060	152	25	99	0	-2.316***					0.034**	
Quercus robur	0.925	75	102	21	91	0.581**					-0.022*	
Rhamnus frangula	0.118	54	123	15	93	-0.254ns	0.199*				0.055**	
Rubus fruticosus	0.203	150	27	100	0	-0.662*				-0.043***		
Vaccinium myrtillus	0.687	105	72	84	32	-0.071ns	0.230*	-0.248**	0.011ns			
Vaccinium vitis-idaea	0.244	156	21	99	10	-2.125**		-0.356**		0.032*	0.027ns	



Figuur 2.13. Gemodelleerde kans op voorkomen p van *Vaccinium myrtillus* op grond van de logistisch regressie $\ln(p/1-p) = -0.071 + 2.3bHh - 0.248bFH$ (zie tabel 2.24) als functie van Hh (bHh vervangen door bovengrenzen van horizontdiktes uit tabel 2.30) voor 3 waarden van bFH (gebandeerde dikte van de FH-laag; corresponderend met de bovengrenzen 4, 7 en 15 cm; zie tabel 2.23). BL is als verklarende variabele buiten beschouwing gelaten vanwege een niet significant van nul afwijkende coëfficiënt (tabel 2.30).

Tabel 2.30 is vooral informatief met betrekking tot de keuze van de onafhankelijke variabelen en het teken van de coëfficiënten. bHh en BN worden elk 8 keer geselecteerd als verklarende variabele, BL 5 keer, SL 4 keer, bFH 3 keer en SN 2 keer. Het teken van bHh is alleen voor *Amelanchier* en *Calluna* negatief: een toenemende dikte van de Hh-laag verkleint voor deze soorten de kans op voorkomen. Een toenemende dikte van de FH-laag betekent voor geen enkele soort een vergrootte kans op voorkomen. Het optreden van *Fagus* in de kruidlaag lijkt positief gerelateerd aan de boomlaag BL (vaak met beuk, al kan deze net buiten de opname staan) als aan BN (negatief). *Quercus* alleen aan SL (negatief).

2.4 Kruidlaagsoorten en bosontwikkeling

Het voorkomen van een aantal soorten in de kruidlaag zal hieronder nader worden besproken aan de hand van bijlage 1 en de resultaten van de voorgaande statistische analyses aangevuld met literatuurgegevens.

Calluna vulgaris en *Erica tetralix* (Struikhei en Dophei)

Beide soorten zijn dominante, wintergroene dwergstruiken met een langlevende zaadbank en komen optimaal voor in heideterreinen. Het areaal van *Calluna* is 'European Boreo-Temperate', dat van *Erica* 'Suboceanic Temperate': *Calluna* komt dus veel noordelijker voor in Europa dan *Erica* (Preston & Hill 1997). In de onderzochte stuifzandbossen komt *Calluna* in 14% van de onderzochte proefvlakken voor, het meest in Nieuw Milligen en Lheebroek. *Erica* komt in 5% van de proefvlakken voor, vooral in Lheebroek en De Heul. *Calluna* heeft geen voorkeur voor een bepaald fysiotoop (tabel 2.22) maar is negatief geassocieerd met het landduinlandschap en positief met het vochtig uit- en overgestoven stuifzandlandschap (UOSv) (tabel 2.23). De positieve associatie met jong bos (>1920) en

negatieve met oud bos (<1850) (tabel 2.26) is verwacht, maar kan niet los worden gezien van de associatie met stuifzandlandschap: de meeste jonge bossen maken deel uit van het landschap UOSv. Erica is sterk geassocieerd met uitgestoven laagtes (hz2c) en matig negatief met beide andere fysiotopen. Evenals Calluna is Erica sterk geassocieerd met jong bos.

Ceratocapnos claviculata (Rankende helmbloem)

Rankende helmbloem is de enige eenjarige, snelgroeïende soort (R-strategie) met een ruime verspreiding in stuifzandbossen (42% van de proefvlakken). Buiten bossen (ook broekbos), mantels en kapvlakten komt *Ceratocapnos* praktisch niet voor. Het is een uitgesproken Atlantische soort ('Oceanic Temperate': Preston & Hill, 1997) die lange tijd vooral boven de grote rivieren voorkwam maar zich inmiddels ook in Brabant heeft uitgebreid. *Ceratocapnos* is niet aangetroffen in het kernvlaktetransect en de reservaatpqs in Zwarte Bulten en slechts in één proefvlak in Mattemburgh. In het Zeesserveld, de Heul en Starnumansbos is *Ceratocapnos* opvallend algemeen, in Nieuw Milligen betrekkelijk schaars. Er is geen significante associatie gevonden tussen voorkomen en fysiotoop (tabel 2.22) of bosleeftijd (tabel 2.27). De positieve associatie van het voorkomen van R-soorten met ouder bos (tabel 2.16) is mede het gevolg van de hoge bedekking van *Ceratocapnos* in het Starnumansbos (gemiddeld 25%), ten opzichte van maximaal ca. 2-6% elders. De bedekking kan sterk variëren tussen proefvlakken en waarschijnlijk ook tussen jaren van opname. In het enige proefvlak in Mattemburgh met *Ceratocapnos* werd 30% bedekking genoteerd. Een voorkeur voor humusvorm is niet aangetoond (tabel 2.28) maar het optreden van *Ceratocapnos* kan redelijk goed worden gemodelleerd met toenemende dikte van de Hh-laag en toenemende bedekking van naalddsoorten in de boomlaag als verklarende variabelen (tabel 2.30). De toename van Rankende helmbloem in Nederland (vooral Brabant en de Achterhoek) wordt toegeschreven aan atmosferische depositie (o.a. Swertz, Weeda & Stortelder 1999), maar bovenstaande gegevens wijzen op een niche in beschutte voedselarme bossen met accumulerend organisch materiaal, condities die zich de afgelopen decennia sterk hebben ontwikkeld.

Dryopteris carthusiana en *D. dilatata* (Smalle en Brede stekelvaren)

De Smalle stekelvaren (*D. carthusiana*) heeft een areaal dat ook de boreale zone omvat ('Eurosiberian Boreo-temperate': Preston & Hill, 1997), in tegenstelling tot de Brede stekelvaren (*D. dilatata*) ('European temperate'). Evenals Rankende helmbloem zijn beide stekelvarens soorten die een beschut (bos)klimaat prefereren (CSR-strategie) en in heideterreinen weinig voorkomen (N-hellingen). In Groot-Brittannië is Smalle stekelvaren minder algemeen en aangewezen op meer vochtige standplaatsen en rijkere bodems dan Brede stekelvaren (Page 1997; Preston & al. 2002). Dit geldt waarschijnlijk ook voor Nederland: Smalle stekelvaren komt algemeen voor in veenmosrietland, waar Brede stekelvaren ontbreekt (Segal 1966). In bossen groeien ze vaak door elkaar, maar soms is één van beide opvallend afwezig. In Drenthe is Brede stekelvaren wat algemener dan de Smalle en heeft een ruimere ecologische amplitudo (Werkgroep Florakartering Drenthe 1999). In de Achterhoek is de Brede stekelvaren echter zeldzamer dan de Smalle en heeft daar een "beduidend" kleinere ecologische amplitudo (Te Linde & Van den Berg 2003). In de bosreservaten op stuifzand wordt Smalle stekelvaren in 22% en Brede in 38% van de proefvlakken

opgegeven. Smalle stekelvaren is significant positief geassocieerd met landduinen en negatief met overstoven terrein (tabel 2.21). Brede stekelvaren is daarentegen negatief geassocieerd met landduinen en zeer positief met overstoven terrein. Dit verschil wordt veroorzaakt door het ontbreken (van opgaven in de gebruikte set steekproef-cirkels) van Smalle stekelvaren in de bosreservaten Mattemburgh, Lheebroek, Dieverzand en Starnumansbos die alle worden gedomineerd door overstoven terrein. Het omgekeerde doet zich voor in de Stille Eenzaamheid met overwegend landduinen: hier ontbreekt Brede stekelvaren in de opnamen. In Lheebroek en Starnumansbos komt Smalle stekelvaren wel voor in de transectopnamen in de kernvlakte. In Zwarte Bulten ontbreken beide soorten in de opnamen (vergelijk *Ceratocapnos!*). Het verschil in voorkeur van beide stekelvarens komt ook tot uitdrukking op landschapniveau waarbij Smalle stekelvaren positief is geassocieerd met het landduinlandschap en negatief met het droge over- en uitgestoven stuifzandlandschap en Brede stekelvaren negatief met het landduinlandschap (tabel 2.23). Het is niet bekend waar beide soorten betrouwbaar van elkaar zijn onderscheiden. De stekelvarens zijn niet geassocieerd met bosleeftijd (tabel 2.27). Het optreden is niet geassocieerd met humusvorm (tabel 2.28). De aan- en afwezigheid van Smalle stekelvaren wordt redelijk goed gemodelleerd door met name een toenemende dikte van de Hh-laag en in mindere mate een toenemende bedekking van naaldsoorten in de boomlaag (vergelijk *Ceratocapnos!*), een afnemende dikte van de F+H-laag en een afnemende bedekking van naaldsoorten in de struiklaag (tabel 2.30). Voor Brede stekelvaren is geen passend logistisch model gevonden (Hosmer & Lemeshow-toets <5%). Onderzoek in bosreservaat Galgenberg (op stuwwal materiaal) heeft uitgewezen (De Waal et al. 2001) dat het voorkomen van stekelvarens sterk is geassocieerd met dood hout of houtresten in het humusprofiel en dat verhoogde vochtbeschikbaarheid hierbij van doorslaggevende betekenis is.

Deschampsia flexuosa (Bochtige smele)

Bochtige smele is een wintergroen gras met, evenals *Calluna*, een areaal in de boreaal-gematigde zone ('European Boreo-Temperate': Preston & Hill 1997). In tegenstelling tot *Calluna* heeft *Deschampsia* geen langlevende zaadbank. Smele is de meest algemene dominante soort in de kruidlaag van stuifzandbossen (94% van proefvlakken). Evenals *Calluna* en *Erica* komt smele veel voor in open heideterreinen. In tegenstelling tot beide langzaam groeiende dwergstruiken, die op ammonium als stikstofvorm zijn aangewezen, kan *Deschampsia* profiteren van nitraat dat ook bij lage pH wordt gevormd in de humushorizonten van droge heideterreinen (De Boer 1989) en een hogere relatieve groeisnelheid realiseren (Grime et al. 1988). Het nitraat wordt voornamelijk in de bladeren geassimileerd met energie uit het fotosyntheseproces (Högbom & Högberg 1991; Bijlsma et al. 2000). De dominantie van smele in heide- en stuifzandbebossingen is het gevolg van enerzijds de bijzondere fysiologische eigenschappen ten opzichte van andere stresstolerante competitors (S/SC-strategie) op voedselarme bodem en anderzijds de vorming van een ongekend potentieel leefgebied door uniforme, grootschalige heide- en stuifzandontginningen (vanaf ca. 1900) met lichtrijk naaldbos waarin nitrificatie toeneemt bij toenemende humusaccumulatie (F-horizont). Stikstofdepositie heeft deze ontwikkeling ongetwijfeld versneld en geaccentueerd. *Deschampsia*-dominantie is een fase in de

ontwikkeling van naaldbos met een humusprofiel waarin de F-horizont domineert (RDV, RDR) (Emmer 1995) en relatief veel licht beschikbaar is. De factor licht is hierbij waarschijnlijk belangrijker dan gedacht (Strengbom et al. 2004). De maximaal te realiseren bedekking neemt bij toenemende gesommeerde bedekking van de boom- en struiklaag (BS) snel af voor $BS > 80\%$ (figuur 2.10). Ook de waterhuishouding speelt een subtiele maar belangrijke rol: *Calluna* is, in tegenstelling tot *Deschampsia*, voor kieming afhankelijk van een hoge vochtbeschikbaarheid, waardoor smele in het voordeel is in heideterreinen in gebieden met periodieke zomerdroogte (Britton et al. 2003). De alomtegenwoordigheid van *Deschampsia* in de huidige stuifzandbossen heeft als gevolg dat deze soort in geen enkele statistische analyse naar voren treedt. In veel bossen komt *Deschampsia* bovendien voor in hoge bedekking, gemiddeld tot maximaal 70-80% (bijlage 1). In het Starnumansbos, waar *Molinia* domineert, bedekt *Deschampsia* gemiddeld slechts 8%. In de twee proefvlakken in Kremboong is geen *Deschampsia* gevonden.

Empetrum nigrum (Kraaihei)

Kraaihei is een wintergroene, tweehuizige soort met een noordelijk verspreidingsgebied ('Circumpolar Boreo-arctic Montane': Preston & Hill 1997) die in 24% van de proefvlakken voorkomt, verdeeld over drie reservaten: Dieverzand en Lheebroek in Drenthe en Stille Eenzaamheid op de Noord-Veluwe. Kraaihei is een dominante dwergstruik die in lichte bossen dichte, aaneengesloten klonen vormt die nauwelijks ruimte laten voor andere soorten vaatplanten en zelfs wortelkluiten en liggend dood hout geheel kan overgroeien. *Empetrum* is meer schaduwtolerant dan *Calluna* en wordt nauwelijks begraasd (Barkman 1990). Kraaihei komt volgens De Vegetatie van Nederland buiten het Kraaiheidennenbos (*Leucobryo-Pinetum empetretosum* = *Empetro-Pinetum*) met 25% presentie voor in berkenbroekbos, 90% presentie in heide in de kalkarme duinen (*Empetrium nigri*) en 17% presentie in binnenlandse droge heide (*Calluno-Genistion*). De bladeren, het strooisel en de humus van *Empetrum* bevatten hoge concentraties van nauwelijks afbreekbare fenolen die zowel begrazing als de afbraak van humus verhinderen of vertragen (Gallet et al. 1999). Evenals *Molinia* komt *Empetrum* elders in Europa ook voor op kalkrijke standplaatsen (Bell & Tallis 1973). In Nederland is Kraaihei algemeen in de kalkarme duinen, niet alleen op droge standplaatsen maar ook in duinvalleien met een hoge grondwaterstand (*Empetro-Ericetum*) met o.a. cranberry. *Empetrum* is in voorkomen positief geassocieerd met uitgestoven laagtes en matig negatief met overstoven terrein (tabel 2.21). De zeer sterk negatieve associatie met het droge over- en uitgestoven stuifzandlandschap (OUSd; tabel 2.23) is het gevolg van het ontbreken van dit landschapstype in de drie bosreservaten waarin Kraaihei is aangetroffen. De matig positieve associatie met jong bos (>1920) is niet los te zien van de voorkeur voor uitgestoven laagtes (zie 2.3.7). Deze voorkeur wijst op een relatie met (periodiek) natte of meer permanent vochtige standplaats als gevolg van tijdelijk (licht)stagnerend water of geringe verdamping (b.v. N-helling) en is een aanwijzing dat subtiele verschillen in waterhuishouding in stuifzandgebieden een belangrijke rol spelen bij het sturen van dominantieverhoudingen. Volgens Bell & Tallis (1973) kan Kraaihei niet tegen langdurig stagnerend water.

Galium saxatile (Liggend walstro)

Liggend walstro is een wintergroene, overblijvende soort met een ‘Suboceanic Temperate’ areaal (Preston & Hill 1997), vergelijkbaar met *Erica*. Het is op *Ceratocarpus* na de meest algemene ondergeschikte soort in de kruidlaag van stuifzandbossen (tabel 2.14; 14% van proefvlakken). In tegenstelling tot *Ceratocarpus* komt *Galium* ook algemeen voor buiten het bos, met name in heischrale graslanden (Nardo-Galium)¹, samen met *Carex pilulifera*, een soort die in stuifzandbossen vrijwel ontbreekt, maar in heidebebossingen op bodems met meer leem algemeen voorkomt. Liggend walstro beschikt over een langlevende zaadbank, maar verspreidt zich waarschijnlijk toch vooral vegetatief (tabel 2.17). Liggend walstro is niet aangetroffen in diverse reservaten waarvan De Heul en Nieuw Milligen wel de opvallendste zijn. De reden is niet bekend; toeval is niet ugesloten. Dat *Galium* niet zomaar overal voorkomt blijkt echter wel in Mattemburgh waar deze soort is aangetroffen in een beperkt gebied grenzend aan en ten dele overlappend met een perceel heide 1 in 1832 (zie hoofdstuk 4). Het meest algemeen komt Liggend walstro voor in de Stille Eenzaamheid. Tabel 2.21 geeft een matig positieve associatie van voorkomen met landduinen; een sterk positieve associatie met het landduinlandschap blijkt uit tabel 2.23. Er is geen associatie gevonden met bosleeftijd (tabel 2.27). In het logistisch model dat de kans op voorkomen in stuifzandbossen beschrijft, speelt alleen de bedekking van de loofsoorten in de boomlaag een positieve rol (tabel 2.30), wat strijdig lijkt met een voorkeur van voorkomen buiten het bos. Al deze onzekerheden maken *Galium saxatile* tot een intrigerende soort waaraan meer aandacht moet worden besteed in relatie tot bos- en heidehistorie, bodem en wellicht ook graasdruk.

Molinia caerulea (Pijpenstrootje)

Pijpenstrootje is een dominant gras met een noordelijk-gematigd verspreidingsgebied (‘Euroasian Boreo-temperate’, Preston & Hill 1997). Het sterft in de herfst bovengronds af (i.t.t. Bochtige smele) en loopt vanuit de stengelbasis in het voorjaar weer uit. Pijpenstrootje breidt zich uit door laterale groei en door vestiging uit zaad in het voorjaar en beschikt waarschijnlijk ook over een langlevende zaadbank (Grime et al. 1988). Dominantie wordt bereikt door overtopping van buursoorten en door persistent strooisel. Pijpenstrootje komt het meest vitaal (bloeiend) voor in vochtige heide (presentie 74% in *Ericion*), blauwgrasland (93% *Junco-Molinion*), heischraal grasland (54% *Nardion*) en droge heide (30% *Calluno-Genistion*) (volgens De Vegetatie van Nederland) op bodems met (enige) grondwaterbeweging en tegelijkertijd goede aeratie (Taylor et al. 2001). Pijpenstrootje bloeit in het bos minder uitbundig dan op de hei, maar komt ook daar dominant voor zowel in berkenbroekbossen als in bossen op stuifzand, dekzand, stuwwal materiaal en keileem. In de bosreservaten is Pijpenstrootje in 25% van de proefvlakken in stuifzandbossen aangetroffen met een uitgesproken negatieve associatie met landduinen (tabel 2.21) en het landduinlandschap (tabel 2.23). Verschillen in voorkeur tussen

¹ In de Vegetatie van Nederland wordt bij de associatie *Galio hercynici-Festucetum* opgemerkt dat *Galium saxatile* ook veel in heiden van de *Calluno-Ulicetea* voorkomt. Bij de betreffende klasse ontbreekt *Galium* in de synoptische tabel en is er ook verder geen enkele referentie naar deze soort. Volgens De Smidt (Ph.D. thesis 1975) heeft *Galium saxatile* binnen de droge heiden een voorkeur voor bosbesheide, *Vaccinio-Callunetum*.

overstoven terrein en uitgestoven laagte zijn waarschijnlijk niet significant. De associatie met het vochtig uit- en overgestoven stuifzandlandschap (UOSv) is zeer sterk. Pijpenstrootje ontbreekt dan ook (vrijwel) in de bosreservaten Stille Eenzaamheid, Zwarte Bulten en Zeesserveld (LDS), maar ook in Nieuw Milligen en Riemstruiken (OUSd). De sterk positieve associatie met jong bos en negatieve met bos van 1850-1920 (tabel 2.26) is waarschijnlijk een reservaatseffect (veel steekproefcirkels liggen in Stille Eenzaamheid, Zeesserveld en Nieuw Milligen, alle uit 1850-1920). Pijpenstrootje komt dominant voor in De Heul, Lheebroek, Mattemburgh en Starnumansbos. Tijdelijk stagnerend water op overstoven profielen of grenszones met dekzand, stuwwalmateriaal of keileem in uitgestoven laagtes werkt zeer in het voordeel van *Molinia*. Bij toenemende stikstof- en fosfaatbeschikbaarheid heeft *Molinia* in heideterreinen een competitief voordeel ten opzichte van *Erica* (Berendse & Elberse 1990). Of dit ook geldt ten opzichte van de wintergroene *Vaccinium*-soorten (eveneens stress-tolerante competitors) in open bossen op zandig bodem is niet bekend. Deze dwergstruiken zijn sterk geassocieerd met het droge over- en uitgestoven stuifzandlandschap (OUSd), waarin Pijpenstrootje nauwelijks een rol speelt (tabel 2.23). Bij toenemende verdichting van het kronendak (>80% bedekking van gesommeerde boom- en struiklaag) neemt de maximaal te realiseren bedekking van Pijpenstrootje snel af (figuur 2.11).

Vaccinium myrtillus (Blauwe bosbes)

Blauwe bosbes is een bladverliezende dwergstruik met een Eurosiberisch Boreaal-montane verspreiding (Preston & Hill 1997). De groene takken zijn in zachte winters fotosynthetisch actief (Grime et al. 1988). Klonale uitbreiding vindt plaats met wortelstokken in het ectorganisch humusprofiel; wortels hechten zich op arme bodems (waaronder stuifzandbossen) in de Hh-laag. Vestiging uit zaad (en langlevende zaadbank: Grime et al. 1988) op humeuze bodem en dood hout treedt op in de nabijheid van ouderplanten. In Nederland komt Blauwe bosbes vrijwel uitsluitend op de hogere zandgronden voor. In Drenthe en Brabant is bosbes weliswaar vrij algemeen maar kan in bepaalde terreinen ontbreken of zeldzaam zijn, zoals in de bosreservaten Lheebroek, Dieverzand en Mattemburgh. Bosbes gedraagt zich hier als oud-bossoort en koloniseert heide- en stuifzandbebouwingen vanuit oudere bosjes en wallen (Clerkx et al. 2001, 2002). Hoe dan ook is bosbes op Bochtige smele na de algemeenste dominante soort in bosreservaten op stuifzand (41% van proefvlakken). Buiten de lichtrijke bossen op arme bodem komt Blauwe bosbes ook voor in de heide vooral in de vorm van (montane) bosbesheide (*Vaccinio-Callunetum*) met zowel Blauwe bosbes als Vossenbes, vooral op de Veluwe en de Sallandse heuvelrug (stuwwalmateriaal). Pas in de beschutting van een (ijle) boomlaag komt bosbes over grotere oppervlakten tot dominantie. Een hoge graasdruk werkt zeer in het voordeel van bosbes: grassen worden onderdrukt en de successie van (naald)bos of vml. eikenhakhout naar meer gestructureerd loofbos wordt vertraagd. De vestiging van bosbes in relatie tot de vorming van een H-laag in het humusprofiel onder Grove den na 80-100 jaar primaire stuifzandsuccessie is uitvoerig beschreven door Emmer (1995). In de proefvlakken van de bosreservaten op stuifzand is geen relatie gevonden tussen het voorkomen van bosbes en humusvorm (tabel 2.28). Ook de associatie met fysiotoop is zwak en waarschijnlijk niet significant (tabel 2.21). De reden ligt in het feit dat de dikte van Hh-laag niet is

geassocieerd met fysiotoop (tabel 2.9). In veel van de Nederlandse stuifzandbossen zal inmiddels een dynamisch evenwicht bestaan ten aanzien van humusaccumulatie waarbij al sprake is van een Hh-laag. Alleen de bossen van voor 1850 hebben een significant dikkere Hh-laag (gemiddeld 2.1 cm) dan de jongere bossen (gemiddeld 1.2 cm; tabel 2.9). De associatie van bosbes met bosleeftijd is dan ook duidelijk (tabel 2.26) hoewel hierbij wel reserwaateffecten meespelen. De betekenis van de Hh-laag voor het optreden van bosbes (en omgekeerd?) blijkt ook uit de logistische regressieanalyse (tabel 2.30 en figuur 2.13). Bij toenemende verdichting van het kronendak neemt de maximale bedekking van wintergroene bosbes af, maar aanzienlijk minder snel en tot een hoger niveau (ca. 20-40%) dan Bochtige smele, Pijpenstrootje en Kraaihei (figuren 2.10 en 2.11).

2.5 Conclusies

2.5.1 Conclusies uit paragraaf 2.3 (Statistische analyses)

1. Bij de interpretatie van uitkomsten van de statistische analyses moet rekening worden gehouden met reserwaateffecten, vooral met betrekking tot uitkomsten van analyses naar effecten van stuifzandlandschap (paragraaf 2.3.6) en bosleeftijd (paragraaf 2.3.7). Uitkomsten ten aanzien van effecten van fysiotoopen, humusvormen en bosstructuur zijn in dit opzicht betrouwbaarder omdat in de meeste reservaten meer dan één (vaak zelfs drie) fysiotoopen en altijd meerdere humusvormen voorkomen en ook bosstructuur binnen reservaten variatie vertoont. De steekproefcirkels per reservaat vormen een aselechte steekproef.
2. De dikten van de humushorizonten F+H en Hh verschillen significant voor de verschillende humusvormen en voor bosleeftijd. Zowel de humusvormen als de humushorizontdikten zijn niet geassocieerd met de fysiotoopen. De variatie in dikte van de Hh-laag per reservaat neemt evenredig toe met de maximale en gemiddelde dikte van de Hh-laag per reservaat. Dit geldt niet voor de F-laag. Humusvormen verschillen niet significant in gemiddelde bedekking van de aandelen van loof- en naaldboomsoorten in de boom- en struiklaag. Ook is er geen relatie tussen de dikten van de F+H en Hh en de totale bedekking van de boom- en struiklaag. De humusvorm ontwikkelt zich in de stuifzandfysiotoopen in grote lijnen onafhankelijk van de samenstelling van boom- en struiklaag. Er lijkt sprake te zijn van een dynamisch evenwicht ten aanzien van humusaccumulatie waarbij de Hh-laag in dikte blijft toenemen (paragraaf 2.3.2).
3. De bossamenstelling verschilt significant voor fysiotoopen. Het aandeel loofsoorten in de boom- plus struiklaag is voor de landduinen hoger dan voor de uitgestoven laagten. De bedekking van loofsoorten in de struiklaag is voor de overstoven plateaus en hoger dan voor de landduinen; de bedekking van naaldbomen in de uitgestoven laagten is hoger dan op de landduinen. Stamtallen verschillen niet voor de fysiotoopen (paragraaf 2.3.3).
4. Het reservoir van kruidlaagsoorten in stuifzandbossen is zeer beperkt: 12 soorten 'dominants' en 6 soorten 'subordinates' komen in meer dan 1% van de proefvlakken voor. De kruidlaag wordt gedomineerd door 'dominants', niet

alleen qua aandeel in de totale bedekking maar ook qua frequentie van voorkomen. Van de subordinates komen alleen *Ceratocapnos claviculata* en *Galium saxatile* in meer dan 10% van de proefvlakken voor. Er is geen duidelijke trend in aantal soorten 'dominants' en 'subordinates' in relatie tot bosleeftijd. Nutriënten- en vochtbeperking komen tot uitdrukking in de hoge bedekking van stress-tolerante soorten en een beperkt aandeel van C- en R-soorten. De eenjarige *Ceratocapnos* (R) vormt hierop een uitzondering. Soorten met een CSR-strategie (sensu Grime), in de stuifzandbossen kenmerkend voor een gematigd bosklimaat m.b.t. licht, vocht en nutriënten, hebben een hogere bedekking binnen de overstoven terreinen en in oud bos. Ruderale soorten komen vooral in de oudste bossen voor (<1850). Het aandeel dominante soorten met een langlevende zaadbank is hoog; het gaat hierbij veelal om soorten die ook in heideterreinen (veel) voorkomen zoals *Calluna*, *Erica*, *Molinia* en *Vaccinium myrtillus* en *V. vitis-idaea*. De regeneratieve strategie van soorten is niet gerelateerd met CSR-strategie, fysiotoop of bosleeftijd. In stuifzandbossen bepalen grasachtige soorten en dwergstruiken met een S-strategie lange tijd het aspect, in oudere bossen neemt aandeel kruiden uit CSR en R-groep toe. Dwergstruiken (*Erica* en *Empetrum*) domineren vaker in uitgestoven laagten dan op landduinen, terwijl kruiden vaker voorkomen in overstoven terrein. Grassen verschillen niet in gemiddelde bedekking tussen fysiotoopen en bosleeftijden (paragraaf 2.3.4)

5. De totale bedekking van de kruidlaag neemt bij een dichter wordend kronendak (BS: gesommeerde bedekking van boom- en struiklaagsoorten) af van ca. 90% tot ca. 60% voor BS>100%. De bedekking van de moslaag heeft een optimum van ca. 50% bij een gemiddelde bedekking van de kruidlaag van 70-80% (paragraaf 2.3.5)
6. Het optreden van soorten in de kruidlaag verschilt sterk tussen fysiotoopen. *Dryopteris carthusiana*, *Galium saxatile*, en juvenielen van *Ilex*, *Pinus* en *Fagus* hebben voorkeur voor landduinen, *Dryopteris dilatata* voor overstoven terrein en *Erica* en *Empetrum* voor uitgestoven laagtes. Soms is alleen sprake van een negatieve associatie, zoals bij *Molinia* ten aanzien van landduinen. De negatieve associatie van *Fagus* met uitgestoven laagten is naar verwachting van tijdelijke aard: ook daar zal Beuk zich uiteindelijk vestigen. Opvallend veel besdragende (struik)soorten zijn in voorkomen niet geassocieerd met fysiotoopen (paragraaf 2.3.6)
7. Slechts drie soorten vertonen verschillen in voorkomen ten opzichte van humusvorm (*Quercus robur*, *Rhamnus frangula* en *Vaccinium vitis-idaea*). Uit de logistische regressieanalyses van aan- en afwezigheid van kruidlaagsoorten blijkt dat de dikte van Hh-laag en de bedekking van naaldboomsoorten de belangrijkste verklarende variabelen zijn binnen de set van kenmerken van humusprofiel en bosstructuur. De kans op voorkomen van Beuk-juvenielen is groter bij een hogere aandeel loofsoorten in de boomlaag. Eik-juvenielen komen minder voor naarmate het aandeel loofsoorten in de struiklaag toeneemt. De meeste kruidlaagsoorten zijn in stuifzandbossen te algemeen of te zeldzaam om een betrouwbare logistische regressie uit te voeren. De maximaal te realiseren bedekking van de dominante grassen *Deschampsia* en *Molinia* neemt snel af bij een totale bedekking van boom- en struiklaag (BS) >80%. Kraaihei bedekt nog

slechts maximaal 20-30% voor BS=90%. De door Blauwe bosbes gedomineerde dwergstruikfase heeft een optimum in maximale bedekking voor BS=60-80%; Blauwe bosbes blijft echter bij toenemende verdichting van het kronendak langer aanwezig met hogere maximale bedekking (paragraaf 2.3.8).

2.5.2 Conclusies uit hoofdstuk 3 (Fysiotopen, bodem en humus)

8. In hz2a (landduinen) treedt duidelijker micropodzolvorming (uitlogings verschijnselen in de minerale bovengrond waargenomen) op dan in hz2b (overstoven plateaus en forten) en hz2c (uitgestoven laagten). Dit heeft vooral te maken met een sterker infiltrerend karakter (geen stagnerende lagen) van de landduinen. In de uitgestoven laagten ligt bovendien in veel gevallen rijker moedermateriaal dichter aan het oppervlak waardoor minder micropodzolidatie kan optreden.
9. De humusvormsuccessie in hz2a komt overeen met die in hz2b, maar verloopt trager.
10. Onder invloed van vochtverschillen (verdamping) verloopt ontwikkeling op noordhellingen anders dan op zuidhellingen van landduinen en forten. De kolonisatie van dwergstruiken en loofhout op de zuidhelling verloopt langzamer als gevolg van het drogere milieu.
11. Overstoven plateaus en forten zijn veelal (al dan niet tijdelijk) vochtiger in de wortelzone dan op landduinen vanwege licht stagnerende werking van de oude begraven bodemhorizonten. Vestiging van veel soorten is daardoor gemakkelijker dan in overstoven oud landoppervlak dan in stuifduinen. Met andere woorden de bosontwikkeling gaat sneller. Onder deze omstandigheden worden in een vroeger stadium Hh-horizonten gevormd.
12. Uitgestoven laagten zijn gemiddeld vochtiger en mineralogisch rijker dan de andere twee stuifzandfysiotopen.

2.5.3 Conclusies uit hoofdstuk 4 (Historie)

13. De helft van de stuifzandbossen zijn heideontginningen. In vijf bosreservaten bestond het gebied in 1832 geheel (Zeesserveld, Dieverzand) of gedeeltelijk (Zwarte Bulten, De Stille Eenzaamheid-West, Nieuw Milligen) uit stuifzand. Dit zijn vooral landduinlandschappen, Dieverzand ligt binnen het uit- en overstoven stuifzandlandschap (UOSv).
14. De oudste stuifzandbebossingen stammen uit de middeleeuwen en liggen op overstoven plateaus en forten (Starnumansbos) of op randwallen (Stille Eenzaamheid). Jongere ontginningen komen vaker voor in de armere fysiotopen, de uitgestoven laagten zijn meestal als laatst bebost.
15. De oudste grove-dennenbossen zijn aan het begin van de negentiende eeuw aangelegd. Ze komen voor binnen de Zwarte Bulten en liggen op de landduinen.
16. De meeste bosreservaten bestonden in 1832 nog uit heidevelden. Lheebroeker Zand is nog recenter verstoven; andere bossen binnen het uit- en overstoven stuifzandlandschap zijn eerder dan 1832 verstoven, soms al in de Middeleeuwen, zoals in het Starnumansbos en de Stille Eenzaamheid.

2.5.4 Conclusies uit hoofdstuk 5 (Bosstructuur)

17. De meeste opnamen in de stuifzandbossen liggen op overstoven plateaus en forten.
18. In alle fysiotopen ligt het stamtal in de bossen voornamelijk tussen 100-400 stuks/ha. Het stamtal van de struiklaag is vaak hoger dan 800 stuks/ha.
19. In de uitgestoven laagten is de struiklaag met minder dan 200 stammetjes per ha slechter ontwikkeld. Hier komen vaak monoculturen van grove den voor.
20. De open stuifzandbossen met minder dan 80 stammen per ha bestaan uit monocultuur grove den, in dichtere bossen zijn meer soorten bijgemengd in de boomlaag. In 50% van de bossen bestaat het stamtal voor meer dan 90% uit grove den; in 70% van de bossen is dat meer dan 50%. Gemengde bossen komen vooral voor op de landduinen en de overstoven plateaus en forten.
21. De door grove den gedomineerde verjongingslagen komen in minder dan 5% van de bossen voor en vooral op overstoven plateaus en in uitgestoven laagten.
22. In de nog jonge grove-dennenbossen van de eerste generatie treedt vaak eerst verjonging op van zomereik en ruwe berk, die daarna weer afneemt. De plaats wordt dan ingenomen door besdragende soorten. Vooral sporkehout domineert. In de noordelijke provincies komt naast sporkehout ook veel Amerikaans krentenboompje voor. Elders is lijsterbes de tweede soort in de verjonging na sporkehout. De oudere bossen van Mattemburgh, Zwarte Bulten en Stille Eenzaamheid laten een tweede boomlaag met zomereik en ruwe berk zien. Hier is een duidelijke ontwikkeling naar een eikenbos gaande.

2.6 Ontwikkelingslijnen voor stuifzandbossen

2.6.1 Randvoorwaarden voor bosontwikkeling op stuifzand

Hoewel in dit rapport alleen stuifzandbossen zijn geanalyseerd, is er voldoende aanleiding bosontwikkeling op stuifzand te beschouwen als eigen lijn ten opzichte van de ontwikkeling op dekzand, stuwwal materiaal en andere, mineralogisch rijkere zandgronden. Door hernieuwde verstuiving van dekzand is stuifzand goed gesorteerd (homogene korrelgrootteverdeling) en arm aan leem (minder dan 10%). Met name landduinen behoren tot de armste en droogste fysiotopen met een pH-KCl van 2,5-3,5 in de bovengrond. Het vochthoudend vermogen van het leemarme stuifzand is laag; de vochtvoorziening is afhankelijk van hangwater in humeus zand (landduinen) of stagnerend regenwater (overstoven plateaus en uitgestoven laagten). Alleen in uitgestoven laagten kan de vegetatie profiteren van een mineralogisch vaak rijkere ondergrond (C-horizont), met name ten aanzien van fosfaat (Kemmers & Mekking 2001). Bodemvorming vindt plaats als gevolg van (micro)podzolering (paragraaf 2.8). Snelheid van opbouw en eindniveau van de koolstof- en stikstofvoorraad in de humeuze bovengrond van stuifzanden verschillen aanzienlijk met die van 'rijke zandgronden' (dekzand en gestuwd pre-glaciaal) (tabel 2.31 naar Kemmers & Mekking 2001).

Tabel 2.31. Geschatte voorraden van koolstof en stikstof ($\text{kg m}^{-2} = 10 \text{ ton ha}^{-1}$) incl. (totaal) en excl. (humeuze bovengrond) humusprofiel na ca. 200 jaar bosontwikkeling op arme (stuifzand) en rijke (dekszand, gestuurd pre-glaciaal) zandgrond naar Kemmers & Mekkinck (2001).

	C-voorraad		N-voorraad	
	totaal	humeuze bovengrond	totaal	humeuze bovengrond
stuifzand	9	3 (=33%)	0.4	0.1 (=25%)
dekszand/pre-glaciaal	25	17 (=68%)	1.5	1.0 (=67%)

De stuifzandbodems verschillen niet alleen in uiteindelijke voorraden N en C, maar ook in de rol van de humeuze (minerale) bovengrond (ten opzichte van het humusprofiel) en in N-mineralisatie. Op stuifzand is de maximale N-leverantie van $70 \text{ kg N ha}^{-1}\text{jaar}^{-1}$ al na ca. 35 jaar bereikt en vrijwel geheel afkomstig uit het humusprofiel; op rijkere zandgronden kan dit oplopen tot ca. $400 \text{ kg N ha}^{-1}\text{jaar}^{-1}$ na 150 jaar, vooral afkomstig uit de humeuze bovengrond (Kemmers & Mekkinck 2001).

Deze randvoorwaarden aan basen- en nutriëntenstatus en vochthuishouding op stuifzandgronden werken door op de grootte en de samenstelling van het soorten-reservoir van planten die zich kunnen vestigen en uitbreiden in stuifzandbossen. In eerste instantie spelen soorten die goed regenereren op (humeuze, basenarme) minerale bodem nog een rol, maar al snel gaat het vooral om soorten die zich kunnen vestigen en (vaak vegetatief) uitbreiden in een ectorganisch humusprofiel. Alle dominante kruidlaagsoorten zijn zgn. stress-tolerante competitors (paragraaf 2.3.4). Een groot aantal ondergeschikte soorten dat voor vestiging afhankelijk is van een mineralogisch rijkere (leemhoudende) ondergrond met een meer gelijkmatige vochthuishouding spelen in stuifzandbossen geen rol. Hieronder zijn vrijwel alle heischrale soorten (vaak met een langlevende zaadbank) en zoomplanten die wel een belangrijke rol spelen in bossen op de rijke zandgronden (sensu Kemmers & Mekkinck) zoals *Carex pilulifera*, *Danthonia decumbens*, *Hieracium*-soorten, *Hypericum*-soorten, *Luzula multiflora*, *Melampyrum pratense* en mossen van steilkanten zoals *Calypogeia*-soorten, *Diplophyllum*-soorten en *Pseudotaxiphyllum elegans*. De competitieve *Adelaarsvaren* is voor vestiging afhankelijk van een (tijdelijk) basenrijke minerale bodem en voor uitbreiding (diepe wortelstokken!) van een minerale ondergrond met voldoende N-leverantie en P-beschikbaarheid, condities die praktisch niet voorkomen op arme zandgronden (sensu Kemmers & Mekkinck). Voor boogvormig groeiende bramen uit de *fruticosus*-groep (*Rubus* sectie *Hiemales*: zie Bijlsma 2004) geldt waarschijnlijk hetzelfde. Ruderale (vaak eenjarige) soorten zijn in stuifzandbossen aangewezen op mineraliserende humus, met name humusprofielen met een dikke F-laag. Mogelijk dat op oude humusprofielen met een dikke Hh-laag de activiteit van de bodemfauna toeneemt (vermodering van de mormoder) en de nutriëntenbeschikbaarheid gunstiger wordt, waardoor het aandeel competitieve en ruderale soorten nog kan toenemen.

2.6.2 Fasen in de bosontwikkeling op stuifzand

De bosontwikkeling in stuifzandbossen zal worden beschreven aan de hand van fasen of stadia die gekenmerkt worden door (een wisselwerking van) abiotische condities (zoals humusvorm en lichtbeschikbaarheid op de bosbodem) en de

samenstelling van de struik- en kruidlaag. De fasen zijn genoemd en geordend naar de dominante groeivorm in de kruid- en struiklaag: grassen (G-fase), dwergstruiken (D-fase), kruiden (H-fase) en struiken (S-fase). De boomlaag maakt geen deel uit van de beschrijving van een fase maar kan (indien aanwezig) uiteraard wel een grote invloed uitoefenen op de ontwikkeling. Veel fasen doen zich ook voor buiten het opgaande bos (b.v. in open plekken en in de heide).

Het aantal en de volgorde van fasen in de bosontwikkeling en de tijd die een bos doorbrengt in een bepaalde fase verschillen op hoofdlijnen tussen stuifzand-fysiotopen als gevolg van de in paragraaf 2.6.1 genoemde randvoorwaarden. Hoofdlijnen kunnen convergeren of divergeren afhankelijk van processen (verstoringsregimes) zoals begrazing en de beschikbaarheid van bronpopulaties van potentieel dominante soorten. De ontwikkeling van bos op stuifzand kan qua soortensamenstelling ook (tijdelijk) convergeren met ontwikkelingslijnen in fysiotopen op rijkere zandgronden.

De beschrijving van fasen is in onderstaande schema's uitgewerkt. Vroege fasen in de (primaire) successie van stuifzand en stuifzandbos, zoals door korstmossen gedomineerde stadia, komen in de huidige bosreservaten niet meer voor en worden hier niet nader uitgewerkt (zie Bannink et al. 1973; Prach 1989; Fanta 1986, 1995; Elgersma 1994).

Naam fase	Grasfase Bochtige smele (G-Deschampsia)
Fysiotop	Landduinen (hz2a), overstoven plateaus en forten (hz2b) en droge uitgestoven laagten (hz2c)
Humusvorm	Vaag- en ruwmormoder; kenmerkend is het ontbreken van een Hh-laag in het humusprofiel. Deschampsia is niet geassocieerd met humusvorm maar wordt op humusprofielen met een duidelijke Hh-laag doorgaans verdrongen door dwergstruiken (D-fasen) of struiken (S-fasen).
Bosstructuur	Boomlaag Grove den met eventueel Ruwe berk; struiklaag met verjonging van Grove den en Berk; geen dominantie van struiksoorten of Zomereik; weinig dood hout
Kruidlaag	Bochtige smele dominant over dwergstruiken. De totale bedekking van de kruidlaag kan sterk variëren: zeer gering in verjongingseenheden van Grove den en vrijwel 100% in open, jong dennenbos
Voorafgaande fasen	Door slaapmossen gedomineerde stakenfasen van Grove den met droge-heide- en stuifzandrelicten of spontane stuifzandbebossing met korst- en topkapselmossen
Nakomende fasen	D-fasen, H-Dryopteris en S-fasen
Indicatie tijdsduur	40-100 jaar sinds eerste generatie Grove den (Prach 1989)

Naam fase	Grasfase Pijpenstrootje (G-Molinia)
Fysiotop	Vochtige uitgestoven laagten (hz2a) en (in mindere mate) overstoven plateaus en forten (hz2b). Ontbreekt op landduinen.
Humusvorm	Vooraf vaag- en ruwmormoder, maar ook op bos- en holtmormoder. Molinia is evenals Deschampsia niet geassocieerd met humusvorm en zal op goed ontwikkelde humusprofielen vooral worden verdrongen door struiksoorten. Van de dwergstruiken speelt alleen Empetrum een rol in vochtige uitgestoven laagten (en dan alleen in Drenthe).
Bosstructuur	Molinia is veel minder gevoelig voor bladstrooisel dan Deschampsia en komt onder zeer uiteenlopende boomsoorten voor, zoals Grove den en Zomereik.

Naam fase	Grasfase Pijpenstrootje (G-Molinia)
	Bij een totale bedekking van boom- en struiklaag >80% neemt de maximaal door Molinia te realiseren bedekking snel af.
Kruidlaag	Molinia dominant. In vochtige uitgestoven laagten buiten Drenthe de enige dominante soort (concurrentiekrachtiger dan Erica)
Voorafgaande fasen	Waarschijnlijk vochtige heide.
Nakomende fasen	S-fasen, met S-Baccifer (incl. stekelvarens)
Indicatie tijdsduur	Onbekend; waarschijnlijk eerder beginnend en langer doorgaand dan Deschampsia.

Naam fase	Dwergstruikfase Bosbes (D-Vaccinium)
Fysiotop	Landduinen (hz2a) en overstoven plateaus en forten (hz2b), aanzienlijk minder in uitgestoven laagten (hz2c)
Humusvorm	Humus-, bos- en holtmormoders, ook ruwmormoders met dunne Hh-laag. Vestiging van Blauwe bosbes in stuifzandbossen kan al optreden in humusprofielen met een beginnende Hh-laag. Vossenbes is geassocieerd met vaagmormoders.
Bosstructuur	Blauwe bosbes is zeer strooiseltolerant en gebaat bij enige beschutting door bomen of bos en kan in hoge bedekking domineren onder zowel Grove den als Eik bij een totale bedekking van de boom- en struiklaag van ca. 50-120%. Bosbes kan zich lang handhaven in bossen met een verdichtend kronendak (totale bedekking >200%). Vossenbes realiseert een maximale bedekking bij ca. 50-100% kroonbedekking en neemt bij hogere kroondichtheid snel af
Kruidlaag	Blauwe bosbes dominant, soms samen met Vossenbes. Vaak met Dryopteris.
Voorafgaande fasen	G-Deschampsia
Nakomende fasen	S-fasen
Indicatie tijdsduur	>100 jaar sinds eerste generatie Grove den

Naam fase	Dwergstruikfase Kraaihei (D-Empetrum)
Fysiotop	Uitgestoven laagten (hz2c) en (noordhellingen van) landduinen (hz2a), aanzienlijk minder op overstoven plateaus en forten (hz2b), voornamelijk in Drenthe en op de Noord-Veluwe.
Humusvorm	Vergelijkbaar met Blauwe bosbes, dus niet geassocieerd met humusvorm maar voor vestiging waarschijnlijk wel afhankelijk van een (beginnende) Hh-laag.
Bosstructuur	Minder schaduwtolerant dan Blauwe bosbes en optimaal in dennenbos met een totale bedekking van boom- en struiklaag <80%; boven 100% snel afnemend in bedekking.
Kruidlaag	Kraaihei dominant. Zal in vochtige uitgestoven laagten waarschijnlijk goed kunnen concurreren met Pijpenstrootje.
Voorafgaande fasen	G-Deschampsia en (?) G-Molinia
Nakomende fasen	S-fasen, of (opnieuw) grasfasen bij een dichter wordend kronendak zonder uitgesproken struiklaag van besdragers (bv. verjonging Pinus en Betula), zowel G-Deschampsia (droog) als G-Pijpenstrootje (vochtig)
Indicatie tijdsduur	>80 jaar sinds eerste generatie Grove den (Prach 1989)

Naam fase	Kruidfase Stekelvaren (H-Dryopteris)
Fysiotop	Landduinen (hz2a) en overstoven plateaus en forten (hz2b), aanzienlijk minder in uitgestoven laagten (hz2c). Smalle stekelvaren lijkt een optimum te hebben in hz2a; Brede stekelvaren in hz2b.
Humusvorm	In stuifzandbossen vooral een indicator voor accumulerend grover organisch materiaal (dood hout) en een beschut bosklimaat (CSR-strategie). Voor vestiging is een betrouwbare vochtvoorziening belangrijk. Smalle stekelvaren lijkt geassocieerd te zijn met een Hh-laag.
Bosstructuur	Stekelvarens treden vooral op na een stakenfase (meestal van Grove den) en

Naam fase	Kruidfase Stekelvaren (H-Dryopteris)
	in de vroege S-fase van besdragende struiken. Beschutting maar toch voldoende licht (zoals kleine open plekken) en de beschikbaarheid van grof organisch materiaal of een vochtleverende ondergrond (o.a. Starnumansbos) zijn hierbij belangrijker dan de soortensamenstelling van het kronendak.
Kruidlaag	Stekelvarens opvallend aanwezig en soms zelfs dominant.
Voorafgaande fasen	Meestal geassocieerd met G-Deschampsia en daar het meest opvallend en concurrentiekrachtig.
Nakomende fasen	In D-Vaccinium en S-Baccifer komen stekelvarens doorgaans nog frequent voor.
Indicatie tijdsduur	Onbekend; waarschijnlijk vanaf tweede generatie dennenbos

Naam fase	Struikfase Besdragers (S-Baccifer)
Fysiotoop	De vestiging van besdragende struiken is geassocieerd met overstoven plateaus en forten (hz2b) en landduinen (hz2a). Van hieruit worden in tweede instantie uitgestoven laagten (hz2c) gekoloniseerd. Inmiddels is het optreden van besdragende struiksoorten niet geassocieerd met fysiotoop.
Humusvorm	Sporkehout is geassocieerd met bos- en holmormoders en is waarschijnlijk als enige besdragende struiksoort afhankelijk van een betrouwbare vochtvoorziening (in stuifzandbossen: Hh-laag). Hulst, Wilde lijsterbes, Amerikaans krentenboompje en Amerikaanse vogelkers vestigen zich ook goed in ruwmormoders.
Bosstructuur	Vaak gaat de komst van S-Baccifer vooraf door een verjongingsgolf van Berk of Eik. Wellicht foerageren lijsterachtigen bij voorkeur in het humusprofiel (en de dekking) van deze loofboomstruiken en brengen daarmee besdragende struiken in die op hun beurt weer vogels aantrekken. Eenzelfde ontwikkeling vindt plaats vanuit D-Vaccinium waarop merels foerageren. Hulst vestigt zich ook onafhankelijk van al aanwezige bomen/struiken in G-Deschampsia.
Kruidlaag	Zowel Deschampsia en Molinia als Vaccinium en Empetrum. Bramen spelen in stuifzandbossen geen rol van betekenis.
Voorafgaande fasen	G-fasen met verjonging van Berk, D-Vaccinium en S-Eik.
Nakomende fasen	S-Eik en S-Beuk
Indicatie tijdsduur	Sterk afhankelijk van de graasdruk; bij lage graasdruk al in tweede-generatie dennenbos. Bij hoge graasdruk treedt verjonging van Berk en Eik veel minder sterk op de voorgrond en ook Sporkehout, Wilde lijsterbes en Amerikaans krentenboompje worden dan sterk begraaasd. In hoeverre S-Baccifer een negatieve invloed heeft op de verjonging van boomsoorten (met name Eik en Beuk) is niet bekend.

Naam fase	Struikfase Eik (S-Quercus)
Fysiotoop	Het voorkomen van Eik in de kruidlaag is niet geassocieerd met stuifzandfysiotoop. Eik vestigt zich het snelst op overstoven plateaus en forten en koloniseert vervolgens uitgestoven laagten.
Humusvorm	Vestiging van Eik is positief geassocieerd met ruwmormoders en negatief met vaagmormoders. Ook op rijkere humusprofielen kan Eik zich prima vestigen. Een dikke Hh-laag kan vestiging echter hinderen (De Waal & Winteraeken 1999).
Bosstructuur	In principe kan Eik zich goed vestigen in heiden en zeer open bossen op een rijkere ondergrond. In stuifzandbossen lijkt toch de aanwezigheid van een F-laag in het humusprofiel van belang (N-mineralisatie? vocht? ontsnapping aan predatie door muizen?) en verjongt Eik zich direct onder Grove den zowel in Deschampsia als Vaccinium. De aanwezigheid van een struiklaag van loofsoorten lijkt ongunstig voor vestiging. Bij hoge graasdruk vestigt Eik zich vooral in Vaccinium (en is dan lang als dwergstruik aanwezig) en in

Naam fase	Struikfase Eik (S-Quercus)
	stakenfase Grove den zonder (dominantie van) Deschampsia (en edelherten).
Kruidlaag	Zie Bosstructuur.
Voorafgaande fasen	G- en D-fasen
Nakomende fasen	S-Baccifer, S-Beuk
Indicatie tijdsduur	Alleen de afwezigheid van bronbomen en een hoge graasdruk kunnen voorkomen dat Eik zich niet al vroeg vestigt in stuifzandbossen waarin zich een humusprofiel ontwikkelt (25-50 jaar).

Naam fase	Struikfase Beuk (S-Fagus)
Fysiotop	Juvenile Beuk is sterk positief geassocieerd met landduinen (hz2a) en negatief met uitgestoven laagten (hz2c). Naar verwachting zal Beuk vanuit landduinen en overstoven plateaus in tweede instantie ook uitgestoven laagten koloniseren (vergelijk S-Eik).
Humusvorm	Vestiging van Beuk is niet geassocieerd met humusvorm. In tegenstelling tot Eik kan Beuk zich goed vestigen in humusprofielen met een dikke Hh-laag (De Waal & Winteraeken 1999). Aangezien beukenootjes sterk gepreedeerd worden, zal een humusprofiel met goed ontwikkelde F-laag gunstig zijn (zie ook S-Eik).
Bosstructuur	De schaduwtolerante Beuk stelt voor vestiging weinig eisen aan de bosstructuur. Ook in G-Deschampsia onder betrekkelijk open Grove den treedt verjonging op.
Kruidlaag	Succesvolle vestiging lijkt onafhankelijk van de dominante soort(en) in de kruidlaag.
Voorafgaande fasen	G- en D-fasen, S-Baccifer en S-Eik
Nakomende fasen	Geen; ook Douglasspar verjongt zich bij voorkeur in eerste instantie op landduinen. Naar verwachting zal deze soort een kleinere rol gaan spelen in stuifzandbossen dan Beuk.

2.6.3 Bosontwikkelingslijnen op stuifzand

De spontane bosontwikkeling op de stuifzanden is op hoofdlijnen te begrijpen als een opeenvolging van fasen zoals beschreven in de vorige paragraaf. Randvoorwaarden ten aanzien van deze ontwikkeling en verschillen met ontwikkelingslijnen op bodems met een rijkere ondergrond zijn beschreven in paragraaf 2.6.1.

De bosontwikkeling op stuifzand verloopt via gras- en eventueel dwergstruikfasen (zoals in heideterreinen) die uiteindelijk zullen verdwijnen. De betreffende grassen en dwergstruiken zullen in het oude stuifzandbos een meer ondergeschikte rol gaan spelen. De bosontwikkeling verloopt in eerste instantie voor de drie stuifzandfysiotopen in een eigen richting en vooral in een eigen tempo. Belangrijk is het moment waarop de Hh-laag wordt gevormd, na 30-40 jaar. Vaak treedt al in de grasfase verjonging op van Zomereik en Berk die vervolgens gezelschap krijgt van besdragende struiksoorten (Sporkehout, Wilde lijsterbes en in de noordelijke provincies ook Amerikaans krentenboompje). Afhankelijk van graasdruk en beschikbaarheid van bronpopulaties van dwergstruiken kan de Bosbes- en Kraaiheifase geheel achterwege blijven en al snel een gestructureerd bos ontstaan. Bosontwikkeling op overstoven plateaus en forten verloopt sneller vanwege een betere (meer betrouwbare) nutriënten- en vochtvoorziening dankzij de overstoven podzolprofielen. Op landduinen verloopt de bosontwikkeling sneller op noordhellingen waar de vochtvoorziening beter is (minder verdamping) dan op de

zuidhellingen. Het aandeel van loofsoorten in de struiklaag is relatief hoog op de overstoven plateaus en forten. Ook komen hier al sneller kruiden voor die een beschut bosklimaat indiceren. In de oudere stuifzandbossen gaat Zomereik een tweede boomlaag vormen, die vaak is gemengd met (Ruwe) berk. Wanneer Beuk als zaadboom in de nabijheid van het bos aanwezig is, zal deze op termijn een steeds grotere rol gaan spelen.

Zeer oude stuifzandbossen in de droge stuifzandfysiotoopen ontbreken in het bosreservatenprogramma. De huidige vegetatie van randwallen, zeer hoge landduinen ingestoven in de randen van oude bossen en nederzettingen, leert wat bosontwikkeling op stuifzand nog meer in petto heeft (Bijlsma 2002). In de bodems op de eeuwenoude randwallen heeft zich een duidelijke Ah-horizont ontwikkeld (van mormoder naar moder of arme mullmoder) wat zeer ten goede komt aan de vochthuishouding, nutriëntenbeschikbaarheid en doorwortelbaarheid. Dalkruid, Zevenster, Gewone salomonszegel en Gewone eikvaren komen plaatselijk veel voor op randwallen (op de Veluwe), hier en daar ook Witte klaverzuring. Het zijn soorten die zich goed kunnen vestigen in ectorganische humusprofielen en dankbaar gebruik zullen maken van de Ah-horizont. De in paragraaf 2.6.1 genoemde karakteristieke soorten van bossen en boslandschappen op 'rijke zandgronden' (sensu Kemmers & Mekkinck) ontbreken echter ook op randwallen m.u.v. Adelaarsvaren die zijn wortelstokken en wortels kwijt kan in de Ah-horizont. Deze rijkdom aan zgn. bosrelictsoorten is mede het gevolg van de nabijheid van bronpopulaties in het bos waarlangs de randwal is opgestoven. Gewone salomonszegel komt in bosreservaat Lheebroeker Zand al regelmatig voor langs paden dankzij een oude boswal juist buiten het reservaat (Clerkx et al. 2002).

De uitgestoven laagten volgen een meer eigen ontwikkeling die wordt gestuurd door een mineralogisch rijkere ondergrond (vaak dekzand, gestuwd preglaciaal of keileem) en een gemiddeld betere, maar zeer variabele vochtvoorziening. Hierdoor vindt een snellere omzetting van het strooisel plaats, waardoor de humusaccumulatie trager verloopt dan in de drogere fysiotoopen. In de vochtige uitgestoven laagten domineert eerst Pijpenstrootje naast Dopheide; in het noorden van het land is Kraaihei vaak dominant. In de uitgestoven laagten is het aandeel naaldboomsoorten in de boomlaag hoger dan elders, meestal gaat het om monoculturen van Grove den. De ontwikkeling van een struiklaag komt langzaam op gang, is altijd slechter ontwikkeld dan op de landduinen en overstoven plateaus en blijft lang erg open. Hierdoor blijft de gras- en dwergstruikfase langer aanwezig. Wanneer Kraaiheide domineert, bemoeilijkt deze de vestiging van struiken en bomen door een sterke concurrentie en slechte strooiselafbraak. Alleen door sluiting van het kronendak kan de dichte mat van kraaihei doorbroken worden. Verjonging in de uitgestoven laagten bestaat vooral uit verjongingsgroepen van Grove den. Vanuit nabijgelegen overstoven plateaus koloniseren eerst Zomereik en daarna Sporkehout de uitgestoven laagten. De ontwikkeling naar een bos gedomineerd door loofsoorten, zal veel langer duren.

A.1. Bosontwikkeling op landduinen en overstoven plateaus. Variant bij lage graasdruk en bronpopulaties van Bosbes in nabijheid.

indicatie tijd (jaar)	50-80	80-120	100-120	120-150	>150
boomlaag	Grove den Ruwe berk	Grove den Ruwe berk	Grove den	Grove den	Grove den Zomereik
fase	G-Deschampsia	D-Vaccinium	S-Eik	S-Baccifer	S-Baccifer

A.2. Bosontwikkeling op landduinen en overstoven plateaus. Variant bij hoge graasdruk en bronpopulaties van Beuk in nabijheid

indicatie tijd (jaar)	50-100	80-150	100-150	>150
boomlaag	Grove den	Grove den	Grove den	Grove den Zomereik/Beuk
fase	G-Deschampsia	S-Eik	S-Beuk	H-Dryopteris

B.1. Bosontwikkeling in uitgestoven laagten. Variant met bronpopulaties van Kraaihei in nabijheid

indicatie tijd	50-80	80-150	120-150	>150
boomlaag	Grove den Ruwe berk	Grove den Ruwe berk	Grove den Ruwe berk	Grove den Ruwe berk
fase	G-Deschampsia	D-Empetrum	G-Deschampsia	S-Eik

B.2. Bosontwikkeling in uitgestoven laagten. Variant met Pijpenstrootje

indicatie tijd	50-100	100-120	120-150	>150
boomlaag	Grove den Ruwe berk	Grove den Ruwe berk	Grove den Ruwe berk	Grove den Zomereik
fase	G-Molinia	S-Eik	S-Baccifer	S-Baccifer

Figuur 2.14. Enkele varianten van bosontwikkeling op landduinen en overstoven plateaus (A) en in uitgestoven laagten (B) met grove indicatie van tijdsduur (tot ca. 150 jaar) en aanduidingen van dominante soorten in de boomlaag en ontwikkelingsfase (volgens paragraaf 2.6.2).

Grove den blijft hier ook in de volgende generatie(s) een co-dominantie positie innemen. De verwachting is wel dat de bosontwikkeling in de uitgestoven laagtes met een rijkere ondergrond uiteindelijk zal aansluiten op ontwikkelingslijnen op dekzand en andere 'rijke zandgronden'.

Op grond van deze overwegingen lijkt het nuttig twee ontwikkelingslijnen te onderscheiden binnen de stuifzandbossen:

- bosontwikkeling op landduinen en overstoven plateaus en forten
- bosontwikkeling in uitgestoven laagten

In figuur 2.14 zijn enkele varianten van deze lijnen weergegeven.

2.6.4 Ontwikkelingslijnen versus vegetatietypen

De in dit hoofdstuk gevolgde benadering bij het beschrijven van ontwikkelingslijnen komt voort uit het doel van het onderzoek: beschrijven en onderbouwen van ontwikkelingslijnen in stuifzandbossen uitgaande van kennis van interacties tussen bodem, humusprofiel en vegetatie (in de zin van Kemmers & De Waal 1999) en het individualistisch gedrag (autecologie) van plantensoorten.

De essentie van deze benadering is dat de aan- of afwezigheid van ondergeschikte soorten, waaronder vrijwel alle zeldzame, niet van invloed is op de vegetatieontwikkeling en geen rol kan spelen bij het definiëren van ontwikkelingsfasen. In tweede instantie is het uiteraard van belang te weten waarom in welke fasen ondergeschikte soorten zich vestigen en kunnen uitbreiden en onder welke omstandigheden een hoge soortsdiversiteit ontstaat.

Er is een veelheid aan vegetatiekundige bosclassificaties bedoeld om patronen in floristische samenstelling en structuur van de actuele vegetatie te beschrijven. Hierbij wordt uitgegaan van de volledige floristische samenstelling met de nadruk op vaak zeldzame ken- en differentiërende soorten die geen enkele invloed uitoefenen op de vegetatieontwikkeling. Door één of enkele algemene soorten gedomineerde vegetaties vormen dan ook een probleem binnen het Frans-Zwitsers vegetatiekundig systeem en worden in De Vegetatie van Nederland weggezet als ('onverzadigde') rompgemeenschappen. Een door Bochtige smele of Blauwe bosbes gedomineerde kruidlaag kan tot drie verschillende vegetatiekundige klassen worden gerekend al naar gelang de boomlaag! Hierdoor gaat (geredeneerd vanuit de doelstelling van dit rapport) cruciale informatie verloren, namelijk het bestaan van vegetatiestadia die kennelijk, dankzij specifieke eigenschappen van de betreffende soorten, in zowel open heideterreinen als in bossen met een boomlaag van Grove den of Zomereik kunnen voorkomen. Het onderbrengen van componenten van dynamische vegetatiesystemen in een hiërarchisch classificatieschema geeft vroeg of laat problemen, zoals de door Beuk gedomineerde typen die tot het Quercion worden gerekend omdat het Fagion wordt verondersteld niet in Nederland voor te komen. Inmiddels lopen ook dennenbossen op stuifzand (Dicrano-Pinion) vol met Beuk en Hulst.



Foto 2.3 en 2.4. Vroege vestiging van Beuk op landduinen op de Veluwe leidt onder invloed van begrazing vaak tot laag-vertakte, meerstammige groeivormen die (eenmaal uitgegroeid) wel verward worden met beukenhakhout (boven). Ook Hulst kan zich vroeg vestigen in de Deschampsia fase (onder).

Het systeem van potentieel natuurlijke vegetaties (PNVs) heeft een grote rol gespeeld in het bosreservatenprogramma. In oorsprong heeft de PNV-benadering veel overeenkomsten met de hier voorgestelde beschrijving van ontwikkelingsfasen (zie bijvoorbeeld Van de Brink & Van der Werf 1977). Helaas is uiteindelijk deze dynamische benadering ingeruild voor een rigide (hierarchisch) classificatiesysteem (Van der Werf 1991).

De hier voorgestelde benadering heeft ook overeenkomsten met groeiplaatstypologie zoals b.v. uitgewerkt voor het Leuvenumse bos (Elgersma 1994, 1998). De nadruk ligt hierbij echter sterk op factoren van het fysisch milieu. De interactie tussen bodem en vegetatie (met name dominante soorten) via humusvormen en humusprofielontwikkeling is hierbij geen onderwerp van studie geweest.

2.7 Literatuur

- Bannink, J.F., H.N. Leijts & I.S. Zonneveld, 1973. Vegetatie, groeiplaats en boniteit in Nederlandse naaldhoutbossen. Verslagen van Landbouwkundige Onderzoeken 800. Pudoc, Wageningen.
- Barkman, J.J., 1990. Ecological differences between *Calluna*- and *Empetrum*-dominated dry heath communities in Drenthe, The Netherlands. *Acta Bot.Neerl.* 39, 75-92.
- Bell, J.N.B. & J.H. Tallis, 1973. Biological Flora of the British Isles. *Empetrum nigrum* L. *Journal of Ecology* 61: 289-305.
- Berendse, F. & W.Th. Elberse, 1990. Competition and nutrient availability in heathland and grassland ecosystems. In J.B. Grace & D. Tilman (eds.), *Perspectives on plant competition*. Academic Press, San Diego; 93-116.
- Bijlsma, R.J., 2004. Verbraming: oorzaken en ecologische plaats. *De Levende Natuur* 105: 138-144.
- Bijlsma R.J., 2002 *Bosrelicten op de Veluwe. Een historisch-ecologische beschrijving*. Alterra-rapport 647, Wageningen.
- Bijlsma, R.J., H. Lambers & S.A.L.M. Kooijman, 2000. A dynamic whole-plant model of integrated metabolism of nitrogen and carbon. 1. Comparative ecological implications of ammonium-nitrate interactions. *Plant Soil* 220: 49-69.
- Boer, W. de, 1989. Nitrification in Dutch heathland soils. PhD thesis, Landbouwuniversiteit Wageningen.
- Brink, G. van den & S. van der Werf, 1977. Vegetatie. In S.M. ten Houte de Lange (red.), *Rapport van het Veluwe-onderzoek*. Pudoc, Wageningen; 37-47
- Britton, A., R. Marrs, R. Pakeman & P. Carey, 2003. The influence of soil-type, drought and nitrogen addition on interactions between *Calluna vulgaris* and *Deschampsia flexuosa*: implications for heathland regeneration. *Plant Ecology* 166, 93-105.
- Castel, I.I.Y., 1991. Late Holocene eolian drift sands in Drenthe (The Netherlands). *Nederlandse Geografische Studies* 133
- Centraal Bureau voor de Statistiek, 2003. *BioBase 2003*. CBS, Voorburg/Heerlen
- Clerkx, A.P.P.M., M.J. Schelhaas & M.E. Sanders, 2001. *Bosreservaat Mattemburgh. Bosstructuur en vegetatie bij aanwijzing tot bosreservaat*. Alterra-rapport nr. 223, Wageningen.

- Clerkx, A.P.P.M., S.M.J. Wijdeven & M.E. Sanders, 2002. Bosdynamiek in bos-reservaat Lheebroeker Zand. Alterra-rapport 537.
- Elgersma, A.M., 1994. Groeiplaatsonderzoek Leyvenumse bos. Hinkeloord Reports 10. Department of Forestry, Agricultural University, Wageningen.
- Elgersma, A.M., 1998. Primary forest succession on poor sandy soils as related to site factors. *Biodiversity and Conservation* 7: 193-206.
- Emmer, I.M. & J. Sevink, 1994. Temporal and vertical changes in the humus profile during primary succession of *Pinus sylvestris*. *Plant and Soil* 167: 281-295
- Emmer, I.M., 1995. Humus form development and succession of dwarf shrub vegetation in grass dominated primary *Pinus sylvestris* forests. *Ann.Sc.For.* 52, 561-571.
- Fanta, J., 1986. Primary succession on blown-out areas in the Dutch drift sands. In : J. Fanta (ed.), *Forest dynamics research in western and central Europe*. Proc. IUFRO Workshop Wageningen 17-20 september 1985; 164-169.
- Fanta, J., 1995. Walddynamik in Flugsandgebieten des niederländischen Teiles des nordwesteuropäischen Diluviums. *Forstarchiv* 66: 128-132.
- Gallet, C., M.-C. Nilsson & O. Zackrisson, 1999. Phenolic metabolites of ecological significance in *Empetrum hermaphroditicum* leaves and associated humus. *Plant and Soil* 210, 1-9.
- Grime, J.P., J.G. Hodgson & R. Hunt, 1988. *Comparative plant ecology. A functional approach to common British species*. Unwin Hyman, London
- Grime, J.P., 2001. *Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties*. 2nd ed. Wiley, Chichester.
- Hodgson, J.G., J.P. Grime, R. Hunt & K. Thompson, 1995. *The electronic comparative plant ecology*. Chapman & Hall, London
- Högbom, L. & P. Högberg, 1991. Nitrate nutrition of *Deschampsia flexuosa* (L.) Trin. in relation to nitrogen deposition in Sweden. *Oecologia* 87, 488-XX.
- Hosmer, D.W. & S. Lemeshow, 1989. *Applied regression analysis*. Wiley, New York
- Kemmers, R. & P. Mekking, 2001. Humus een bron van rijkdom. *Nederlands Bosbouw Tijdschrift* 73: 17-22.
- Kemmers R.H. & R.W. de Waal, 1999 *Ecologische typering van bodems. Deel 1. Raamwerk en humusvormtypologie*. Rapport 667-1, Staring Centrum, Wageningen
- Linde, B. te & L.-J. van den Berg, 2003. *Atlas van de flora van Oost-Gelderland*. Stichting de Maandag, Ruurlo.
- Page, C.N., 1997. *The ferns of Britain and Ireland*. 2nd ed. Cambridge University Press, Cambridge.
- Prach, K., 1989. Primary forest succession in sand dune areas. The Veluwe, Central Netherlands. Report 544. "De Dorschkamp" Research Institute for Forestry and Landscape Planning, Wageningen.
- Preston, C.D. & M.O. Hill, 1997. The geographical relationship of British and Irish plants. *Botanical Journal of the Linnean Society* 134: 1-120.
- Preston, C.D., D.A. Pearman & T.D. Dines (eds.), 2002. *New atlas of the British & Irish flora*. Oxford University Press, Oxford.
- Segal, S., 1966. Ecological studies of peat-bog vegetation in the north-western part of the province of Overijssel (The Netherlands). *Wentia* 15: 109-141.

- Strengbom, J., T. Näsholm & L. Ericson, 2004. Light, not nitrogen, limits growth of the grass *Deschampsia flexuosa* in boreal forests. *Can.J.Bot.* 82, 430-435.
- Swertz, C.A., E.J. Weeda & A.H.F. Stortelder, 1999. *Epilobietea angustifolii* (Klasse der kapvlaktegemeenschappen). In A.H.F. Stortelder, J.H.J. Schaminée & P.W.F.M. Hommel, *De vegetatie van Nederland. Deel 5. Plantengemeenschappen van ruigten, struwelen en bossen*. Opulus Press, Uppsala; 73-88
- Taylor, K., A.P. Rowland & H.E. Jones, 2001. Biological Flora of the British Isles. 216. *Molinia caerulea* (L.) Moench. *Journal of Ecology* 89, 126-144.
- Waal, R.W. de & R. Winteraeken, 1999. Humus en de natuurlijke verjonging van Zomer en Wintereik. *De Levende Natuur* 100: 163-167
- Waal, R.W. de, R.J. Bijlsma, E. Dijkman & M. van der Werff, 2001. Stekelvarendominantie in bossen op arme bodems. *De Levende Natuur* 102: 118-122.
- Werf, S. van der, 1991. *Bosgemeenschappen*. Pudoc, Wageningen.
- Werkgroep Florakartering Drenthe, 1999. *Atlas van de Drentse flora*. Schuyt & Co, Haarlem

3 Fysiotopen en humusvormontwikkeling in de stuifzandbossen

R.W. de Waal

3.1	Inleiding.....	64
3.2	Werkwijze.....	65
3.2.1	Toekenning van fysiotopen	65
3.2.2	Veldmethode.....	65
3.3	De fysiotopen van het stuifzandgebied.....	66
3.3.1	Landduinen	67
3.3.2	Overstoven plateaus en forten	71
3.3.3	Uitgestoven laagten.....	73
3.4	Stuifzandlandschap	75
3.5	Beschrijving van de bosreservaten.....	77
3.6	Literatuur.....	84

3.1 Inleiding

Een fysiotoop is een door abiotische kenmerken gedefinieerde ruimtelijk eenheid met een karakteristieke homogeniteit, die het onderdeel vormt van een landschap (De Waal in prep). Landschap wordt door Zonneveld (1979) gedefinieerd als een open systeem aan het aardoppervlak, gevormd door alle daar spelende processen inclusief de fysische en de biologische processen en processen in de noösfeer. De term fysiotoop is wat betreft schaal en inhoud niet eenduidig gedefinieerd. Het kan een standplaats of groeiplaats zijn of een fysisch geografische regio. Voor de hier gebruikte fysiotoopen is de indeling gebruikt zoals die voor BES (o.a. Stortelder et al. 1998) en het kennissysteem SynBioSys ontwikkeld is. Hierin sluit de fysische eenheid aan bij het schaalniveau van stand- of groeiplaats. In termen van de indeling van Klijn & Udo De Haes (1994) en de in LKN gebruikte indeling (De Waal 1995) sluit de fysiotoop zoals hier bedoeld aan bij het “ecosectie”-niveau.

De fysiotoopen, zoals in SynBioSys gebruikt, zijn niet in de eerste plaats als ruimtelijke eenheid gedefinieerd in die zin dat het oppervlak (karterbaarheid) en schaal de belangrijkste ingangen zijn. Het zijn eerder de fysische eigenschappen en de daarmee samenhangende processen die invloed hebben op kenmerkende vegetatieontwikkelingen die als leidraad gediend hebben. Met deze insteek worden ook fysische eenheden die nauwelijks (kaart-)oppervlak bezitten, zoals bronnen en rotswanden onderscheiden. Voor de bosreservaten zijn echter niet alle fysiotoopen relevant. Eenheden als buitendijkse kwelders en stranden zijn nu eenmaal weinig geschikt voor bos. De fysiotoopen zijn onderscheiden op grond van drie belangrijke uitwendige, onafhankelijke factoren (Stortelder et al. 1998, Kemmers & De Waal 1999) :

- moedermateriaal (dekzand, zeeklei, löss etc.);
- landvorm of geomorfologie (landduin, stuwwal, vlakte);
- waterhuishouding (infiltratie, kwel, stagnatie, waterkwaliteit);
- bodemontwikkeling op de lange termijn.

Deze onafhankelijke factoren bepalen de afhankelijke factoren vegetatie- en humusontwikkelingen binnen het fysiotoop en hun onderlinge relaties. Toch zullen niet in alle gevallen de fysiotoopen de bosreservaten goed karakteriseren.

Daar waar relevant kunnen sommige fysiotoopen verder opgedeeld worden in bijvoorbeeld een vochtige en een droge variant. Ook is een landschapsniveau boven dat van fysiotoop toegevoegd voor de bosreservaten om relaties die het fysiotoop niveau overschrijden te kunnen weergeven en vergelijking tussen bosreservaten onderling mogelijk te maken (§3.4). Dit is bijvoorbeeld gedaan in het complexe stuifzandgebied, waarin de verhoudingen tussen de drie stuifzandfysiotoopen een hoger indelingsniveau bepalen. Dit niveau heeft een toegevoegde waarde voor de reservaten. Zo zijn droge gebieden met alleen landduinen onderscheiden van stuifzandgebieden met overstoven plateaus en forten en uitgestoven laagten.

3.2 Werkwijze

3.2.1 Toekenning van fysiotopen

De fysiotopen zijn op grond van de gedetailleerde bodemkaarten van de bosreservaten (o.a. Mekkink, Maas) afgeleid. Op de bodemkaart zijn bodemtype, textuur en bodemopbouw en grondwatertrap aangegeven. Met deze gegevens aangevuld met veldaantekeningen en algemene beschrijvingen uit de toelichtingen bij de bosreservaten (§ 3.5) is het ook mogelijk de geomorfologische gesteldheid van het bosreservaat af te leiden. Van deze gegeneraliseerde gegevens is een fysiotopenkaart voor elk bosreservaat afgeleid. Naast de kaartinformatie staan de steekproefcirkelgegevens ter beschikking, waardoor het mogelijk is fysiotopen met behulp van veel meer gedetailleerde gegevens (profielbeschrijvingen) te beschrijven.

3.2.2 Veldmethode

De bodem- en humusgegevens zijn in de bosreservaten per steekproefcirkel opgenomen. Hierbij zijn de aard en de opbouw van zowel de minerale bodem als de strooisellaag opgenomen. Bij de beschrijving van de bodem is met behulp van een Edelmanboor tot 2 m beneden maaiveld geboord. Van deze 2 m zijn verschillende lagen onderscheiden en beschreven op grond van hun korrelgroottesamenstelling, kleur, structuur, humusgehalte, voorkomen van ijzer, uitlogingsverschijnselen, doorworteling, en hydromorfe vlekking (vlekking ontstaan door grondwaterinvloed). Met behulp van deze veldkenmerken is voor elke laag de geologische oorsprong (bijv. stuifzand, dekzand of periglaciaire afzetting) en het achterliggende bodemvormende proces en de dikte beschreven. De belangrijkste bodemvormende processen zijn accumulatie van humus (humusprofiel), uit- en inspoeling van o.a. humus en ijzer (podzolvorming) en hydromorfe processen, die samenhangen met het fluctueren van de grondwaterstand (inclusief grondwaterstandverloop). Het humusprofiel is beschreven behulp met een speciale profielsteker ("humushapper"). Voor het humusprofiel (strooisellaag en minerale bovengrond) is naast de voor het bodemprofiel beschreven veldkenmerken op een meer gedetailleerde schaal gekeken naar de samenstelling en verteringsgraad van het organisch materiaal en de aard van de overgangen tussen de humuslagen. Alle steekproefgegevens zijn digitaal opgeslagen. Met behulp van de steekproefpunten en tal van tussenliggende controleboringen is per bosreservaat een geologische en een bodemkaart gemaakt. Op deze laatste kaart zijn ook de grondwatertrappen aangegeven.

Voor de indeling van de bodems is gebruik gemaakt van het classificatiesysteem van De Bakker & Schelling (1989) en voor de humusindeling is teruggegrepen op de ecologische bodemtypologie (Kemmers & De Waal 1999), Green et al. (1993) en de Nederlandse humusclassificatie (Van Delft 2004). Voor verdere details van de bodem en humusbeschrijving wordt verwezen naar de diverse bodemgesteldheid rapporten (o.a. Maas, Maas & Van der Werff, Mekkink 1989 t/m 2002) en naar meer algemene informatie als algemeen egrippen en indelingen van de bodemkaart van Nederland 1 : 50 000 (STIBOKA 1987)

3.3 De fysiotopten van het stuifzandgebied

Het stuifzandgebied bestaat uit een complex van landduinen, forten (plateau-restduinen) en overstoven en uitgestoven laagten of vlakten. De ontwikkeling van stuifzandgebieden is meestal door menselijk ingrijpen (ontginning en andere aantasting van de natuurlijke begroeiing) op gang gekomen. Na een actieve fase waarbij zand plaatselijk weggeblazen en elders in de vorm van hoge en lage duinen weer afgezet is op het oude landoppervlak (dekzandgebied of stuwwallen), wordt het zand gedeeltelijk vastgelegd door de zich ontwikkelende vegetatie. Het stuifzandgebied herbergt de (mineralogisch) armste en droogste fysiotopten in ons land. Binnen het stuifzandlandschap zijn subtiele vochtverschillen ontstaan door het overstuiven van oude bodem- en humushorizonten. Daar waar het stuifzandgebied aan riviersystemen grenst, is onderscheid tussen verstoven dekzand en rivierzand moeilijk te maken. In het algemeen is rivierstuifzand echter rijker en grofzandiger dan verstoven dekzand. Toch zijn de oude grote, van de huidige riviersystemen geïsoleerde rivierduinen bij het stuifzandgebied gerekend.

De meeste stuifzandgebieden zijn niet meer actief, maar door de vegetatie gestabiliseerd. In de grote stuifzandcomplexen van Kootwijk en de Drunensche duinen zijn nog actief stuivende gebieden aan te treffen. De duur van de stabiliteit is af te lezen aan de bodem- en humusontwikkeling. In oude lang gestabiliseerde landduinen, forten etc. is veelal een podzolontwikkeling te ontdekken, die wordt gekenmerkt door een duidelijke uitspoelingshorizont (AE, E) of een wat vagere podzol-B (Bh in dit geval). In de alleroudste vormen is deze ontwikkeling zodanig dat volgens de bodemclassificatie van humuspodzolen gesproken kan worden (De Bakker & Schelling 1989). In minder lang gestabiliseerde situaties is er sprake van duinvaaggronden of vlakvaaggronden met een duidelijk micropodzol, maar met een vage macropodzol. In de allerjongste stuifzandvormen is hooguit een vage micropodzol te onderscheiden. Het humusprofiel geeft een indicatie van de stabiliteit op de kortere termijn. Deze hangt vooral samen met de ouderdom van de bosgroeiplaats in samenhang met het opstandtype.

Onderscheiden zijn de volgende groeiplaatsen of fysiotopten (SynBioSys):

- *landduinen.*
- *overstoven plateaus en forten.*
- *uitgestoven laagten. Eventueel te scheiden in droge en vochtige laagten.*

Tabel 3.1 geeft de verschillen in stuifzanddekken, leemgehalten, grondwaterkarakteristieken en pH(KCl) en C/P-ratio van de minerale bovengrond voor de stuifzandfysiotopten.

Vochtverschillen binnen het stuifzandlandschap zijn subtiel maar belangrijk. In een droog en arm milieu als het stuifzandlandschap is enige stagnatie van percolerend regenwater al voldoende voor relevante verschillen in vochtvoorziening. Alhoewel de overstoven plateaus en forten en de uitgestoven laagten onderling duidelijk in vochtvoorziening verschillen kunnen ook binnen de fysiotoop plaatselijke verschillen in profielopbouw van de bodem vochtverschillen veroorzaken. Zo zijn de verschillen

in expositie van de flanken van de landduinen van belang voor de vochtverschillen binnen deze fysiotoop. Noordhellingen hebben een veel gunstiger vochtbeschikbaarheid.

Tabel 3.1 Verschillen tussen stuifzandfysiotoopen in dikte stuifzanddek, leemgehalte, GHG, stagnatie en aard van de stagnerende laag en pH(KCl) en C/P-ratio van de minerale bovengrond

	dikte stuifz.dek (cm)	%leem <50 cm -mv	%leem 50-100 cm -mv	GHG (cm)	stagnatie (cm)	stagnatie	pH (KCl) boven-grond	C/P boven-grond
Landduinen	>150	5-8	5-8	>120	geen	geen	3,1-3,8	100-200
Overstoven plateaus en forten	50-150	6-9	> 5	>45	20-80	oude bodem, veen	3,0-3,7	80-200
Uitgestoven laagten	< 50	8-10	>15	< 60	<100	dekzand, leem, fluv. glac. afz.	3,5-4,5	70-120

3.3.1 Landduinen

Het fysiotoop landduinen omvat in het Holoceen verstoven (dek)zanden die buiten de kustzone liggen. Het stuifzanddek is daarbij meestal dikker dan 1,5 m. Het grondwater bevindt zich altijd dieper dan 1,2 meter (Grondwatertrap VIII). Geomorfologisch bestaat de fysiotoop uit hoge of lage ruggen met bijbehorende droge laagten. Het hoogte van de duinen (hoogte kan variëren van 1 tot bijna 10 m). De hellingen zijn veelal kort en steil. Er zijn naar vorm en grootte en ontstaanswijze verschillende typen duinen te onderscheiden, die in ecologisch opzicht enigszins van elkaar verschillen. Zo zijn de verschillen tussen noord en zuidexpositie van groter belang bij randwallen en hoge duinen dan bij lage landduincomplexen. De expositie van de flanken van de reliëfrijke landduinen is vooral in open bos van belang voor verschillen in vochthuishouding als gevolg van verschillen in verdamping. Op noordexposities van een steile helling kan de vochtvoorziening gunstig genoeg zijn voor de vestiging van Beuk. De verschillen in bodem en humusvorming hebben naast de expositie ook te maken met hun ouderdom (de periode dat ze gestabiliseerd zijn) en hun beheersgeschiedenis. De aard van de vegetatie maakt echter ook verschil: zo zal de bodemvorming onder een dichte begroeiing van eiken sneller verlopen dan onder een ijlere begroeiing (Koster 1978). De lang vastgelegde landduinen hebben in het algemeen minder reliëf dan jongere stuifduinen. Door hun ligging en hoogte zijn de hoge randwallen langs de grote stuifzandcomplexen opmerkelijk. Het zijn veelal oudere landduinvormen, die al naar gelang hun ouderdom ook meer bodemvorming hebben ondergaan. Ze vormen de grens tussen het stuifzandcomplex en omliggende rijkere en vochtiger gebieden en nemen door hun ligging een bijzondere ecologische positie in (Bijlsma 2002). Ten zuiden van de Drunense duinen zijn fraaie voorbeelden aan te treffen evenals op de Veluwe, zoals de Franse Berg en het Otterlose bos (Koster 1978). De grote, van de huidige riviersystemen geïsoleerde, oude rivierduincomplexen zijn tot deze fysiotoop gerekend omdat de overeenkomsten van deze verarmde rivierduinen toch sterkere overeenkomsten vertonen met de landduinen dan met de eenheid hoge oeverwallen, rivierduinen en hellingvoeten van het rivierengebied.

Moedermateriaal

Het moedermateriaal bestaat hoofdzakelijk uit verstoven dekzanden (die van oorsprong ook door de wind afgezet zijn tijdens en tussen de ijstijden). Dekzand heeft een relatief hoog gehalte aan gemakkelijk verweerbare mineralen en fijnere bestanddelen. Sommige dekzanden zijn mogelijk zelfs kalkhoudend afgezet. Door hernieuwde verstuiving vindt een verdere sortering plaats van zand en de fijnere bestanddelen van de bodem. Hierdoor ontstaat een moedermateriaal van goed gesorteerd zand (d.w.z. met een homogene korrelgrootteverdeling) dat arm is aan leem (minder dan 10%) en gemakkelijk verweerbare mineralen. Hierdoor is de basenhuishouding weinig gunstig. De korrelgrootte van het stuifzand ligt tussen de 140 en 180 μm . Het tot deze eenheid gerekende oude rivierstuifzand is mineralogisch iets rijker en iets grover (170-200 μm) dan verstoven dekzand.

Hydrologie

Landduinen staan in het algemeen onder invloed van infiltrerend regenwater (hangwaterprofielen). Het grondwater bevindt zich zeer diep onder de wortelzone en speelt daarom geen rol in de vochtvoorziening. Oppervlakkige afstroming van neerslag vindt door de goede doorlatendheid nauwelijks plaats. Door het geringe leemgehalte is het vochthoudend vermogen van de bodem zeer laag. Hier en daar is in het landduin een oude humushoudende bovengrond of een oud humusprofiel aan te treffen die zeer licht stagneert, waardoor tijdelijk in de wortelzone het vocht iets langer wordt vastgehouden. Dit effect is echter veel geringer dan bij de overstoven plateaus en forten.

Bodem en humus

De bodemvorming op landduinen is door de relatief geringe ouderdom en de plaatselijk dynamische verstuivingsprocessen vrij gering. Slecht ontwikkelde humuspodzolen worden alleen in de oudste gestabiliseerde landduinen aangetroffen. Het meest voorkomende bodemtype is dat van de *Duinvaaggronden* die echter alleen op de allerjongste stuifduinen na in de bovengrond een duidelijke micropodzol hebben en een vrij duidelijke uitspoelingshorizont (AE of soms E).

Duinvaaggronden zijn zandgronden met slechts een zeer dun en zwak ontwikkelde, humushoudende bovengrond. In opstuwende landduincomplexen zijn plaatselijk de oude overstoven humushoudende bovengronden als dunne humushoudende bandjes in het profiel te herkennen.

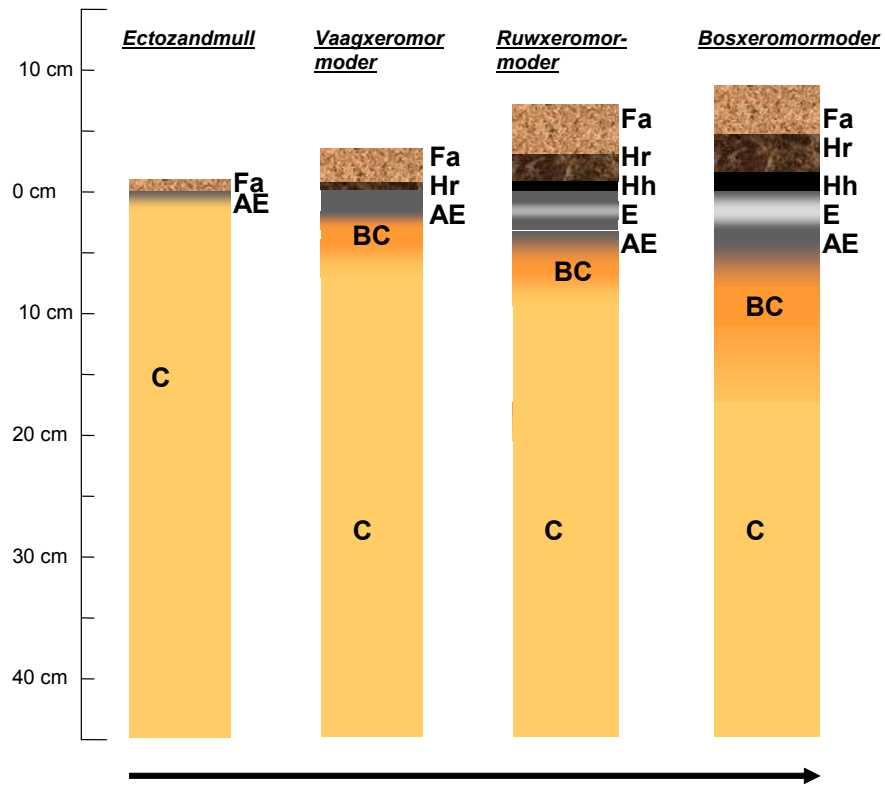
Na vastlegging door de vegetatie begint zich een humusprofiel te ontwikkelen en vormt zich door uitspoeling van humus en ijzer- en aluminiumoxiden een micropodzol. Door de minerale armoede van het moedermateriaal verteert het strooisel van de meeste voorkomende boomsoorten slecht en ontstaat een ectorganisch humusprofiel dat scherpe overgangen vertoont naar de minerale bovengrond. Het endorganisch of minerale deel van het humusprofiel bestaat meestal uit een slecht ontwikkelde, dunne matig humushoudende bovengrond (2 tot 3% organisch materiaal). De oorspronkelijke *Vaagmull* (humusprofiel nagenoeg zonder humusaccumulatie) ontwikkelt zich onder naaldbos tot een profiel met een weinig verteerde F-laag van enkele cm (*Rumxeromormoder*).



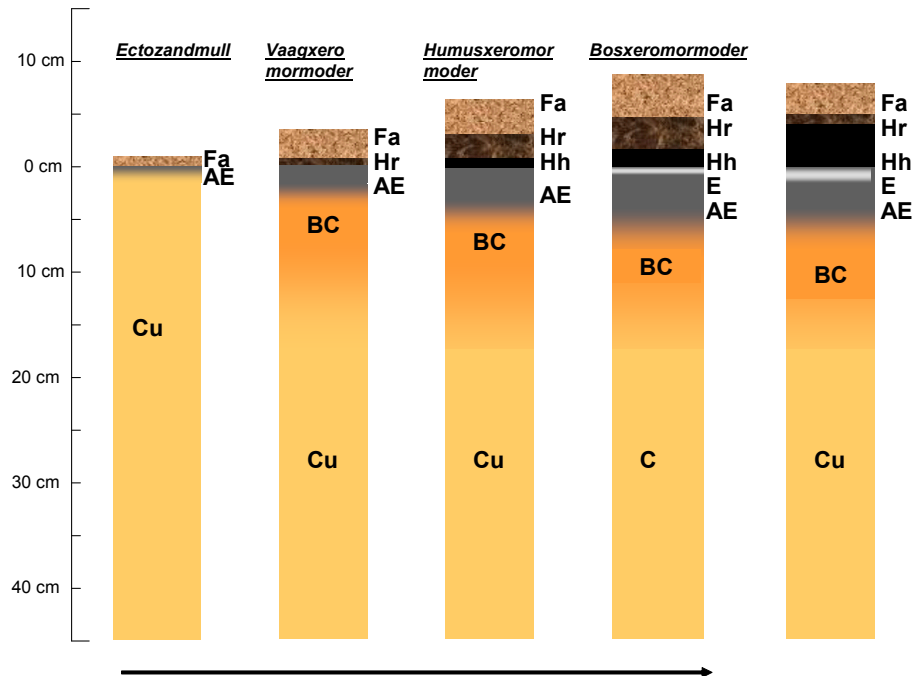
Foto 3.1. Noordbelling in het door landduinen gedomineerde bosreservaat Zwarte Bulten met bijzondere veenmossorten.

Onder Grove den zullen op de oude standplaatsen ook *Bosxeromormoders* ontstaan (fig. 3.1). Onder loofbos ontwikkelen zich dunne humusprofielen met een amorfe humuslaag (*Bosxeromormoders* en *Humusxeromormoders*) (fig. 3.2). Onder een heidevegetatie zal door sterke uitspoeling van de bovengrond en accumulatie van dode wortels een dunne *Heidexeromormoder* ontstaan. Het bodem- en humusprofiel in bossen op voormalige heiden hebben in het algemeen een sterker uitgeloozd (duidelijke E-horizont) en armer karakter dan op jonge stuifzanden en onder oud hakhout en op strubbengroeiplaatsen.

De landduinen behoren tot de armste en droogste fysiotopen met een zuurgraad variërend van 3,1 tot 3,8 (pH-KCl) en een C/P verhouding tussen de 100 en 200 in de minerale bovengrond (bron: BES-gegevens). N en P en basen als Ca en K liggen voornamelijk opgeslagen in de ectorganische humushorizonten (Kemmers en Mekking 2001). Het vochtleverend vermogen is gering door een laag leemgehalte van het zand. In landduinen is het leemgehalte in de meeste gevallen ver beneden de 10% (tabel 3.1).



Figuur 3.1. Opbouw van humusprofiel en bovengrond onder Grove den op landduinen.



Figuur 3.2. Opbouw van humusprofiel en bovengrond onder Eik op landduinen.

3.3.2 Overstoven plateaus en forten

Overstoven plateaus zijn met een laag stuifzand bedekte restanten van het oude aardoppervlak. Ze liggen relatief hoog door het uit- en wegstuiven van het aangrenzende terrein. Forten zijn kleine geïsoleerde restanten van het oorspronkelijke aardoppervlak binnen stuifzandgebieden. Ze worden ook wel plateaurestduinen genoemd (Koster 1978). Daar waar de weerstand van de bodem tegen verstuiving wat groter was dan elders, is het oude landoppervlak geheel of gedeeltelijk intact gebleven en overstoven met een dunne laag stuifzand (meestal minder dan 1 m). Vooral vochtige en venige laagten als vennen, lemige plekken of locaties met humusrijke bovengronden of verkitten podzollagen waren meer resistent tegen verstuiving dan de droge, leemarme zandgronden. Doordat de directe omgeving wel tot aan de lemige ondergrond was uitgestoven, zijn geïsoleerde plateaus ontstaan, de zgn. forten. Binnen een meter diepte in het meest recent verstoven zand is in de forten een oud landoppervlak aan te treffen in de vorm van een veenlaag, een oud humusprofiel of een ijzerinspoelingshorizont (podzol-B). Uitgestoven laagten die later weer overstoven zijn met vers stuifzand hebben een vergelijkbare bodemopbouw, al bestaat daar de ondergrond binnen één meter meestal uit ander, leem- en grindrijker moedermateriaal. De overstoven plateaus en forten hebben een wat hogere gemiddelde grondwaterstand dan de landduinen (GHG ondieper dan 1,2 m) en zijn daarom minder droog. Plaatselijk is er geen sprake van geïsoleerde plateaurestduinen, maar van uitgestrekte plateaus. Deze plateaus zijn feitelijk resten van vlakten die nu relatief hoog in het landschap liggen en later overstoven zijn. Bij afwezigheid van uitgestoven laagten zijn overstoven plateaus en vlakten meestal niet duidelijk aan het reliëf te herkennen.

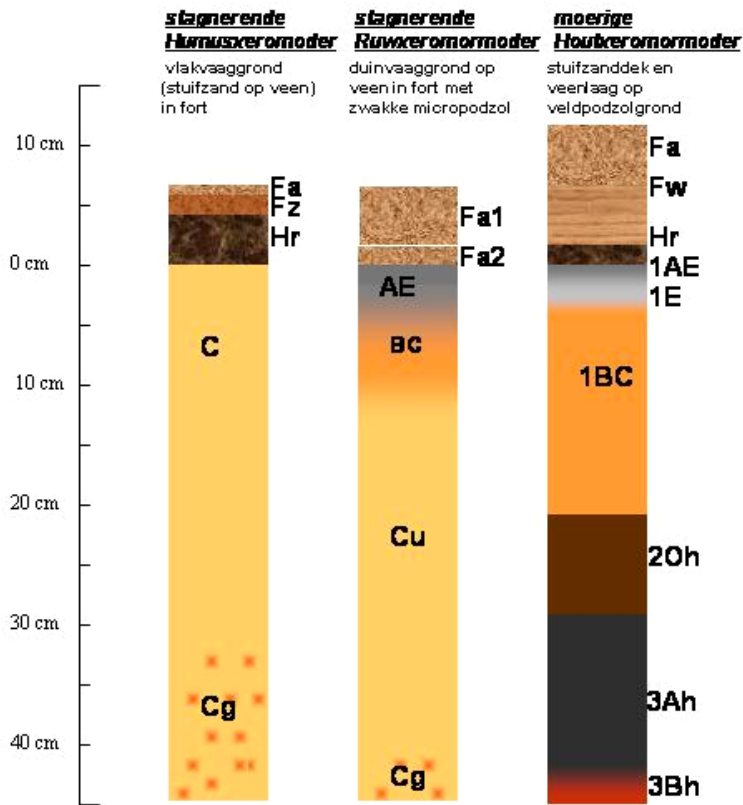
De pH in de minerale bovengrond van dit fysiotoop komt ongeveer overeen met die van de landduinen (3,0 tot 3,7 pH(KCl)). De C/P-verhoudingen in de minerale bovengrond variëren van 80 tot 200 (bron: BES-gegevens).

Binnen alle grote voormalige en actuele stuifzandgebieden zijn forten en overstoven plateaus en vlakten aan te treffen. Ze komen het meest voor op het Drentsch keileemplateau, in het Brabantse zandgebied en in en nabij de grote stuifzandgebieden van de Veluwe (Kootwijk en Wekeromse zand). Ze komen vooral voor in het voormalige dekzandgebied en de uitgestrekte fluvioglaciale complexen tegen en tussen de stuwwallen. Op de stuwwallen zelf komen ze voor nabij (verstoven) dekzandruggen (zoals bosreservaten Imbosberg, Het Leesten, Nieuw Milligen).

Hydrologie

Forten en overstoven plateaus hebben hoofdzakelijk een infiltrerend karakter. Het verschil met de landduinen is echter dat binnen 120 cm van het bodemprofiel stagnerende lagen voorkomen, waardoor er stagnatie van het percolerend water plaatsvindt. Hierdoor is de vochttoestand van de wortelzone iets gunstiger dan in de landduinen. Dit is in dit soort droge fysiotoopen van grote betekenis. Aan de randen van de plateaus en de forten kan net boven de stagnerende lagen het bodemwater uittreden, waardoor semi-permanente vochtige zones kunnen ontstaan. Sommige van deze vochtige zones kunnen zich zelfs tot hellingveentjes met veenmos ontwikkelen. De schijngrondwaterspiegel is niet altijd zodanig geprononceerd dat deze als hoogste grondwaterstand wordt gekenmerkt. Dit betekent dat vele overstoven plateaus en

forten in een droge grondwatertrap vallen terwijl ze een iets betere vochthuishouding hebben dan landduinen met eenzelfde grondwatertrap. In sommige overstoven plateaus is wel een vochtiger grondwatertrap onderscheiden.



Figuur 3.3. Opbouw van humusprofiel en bovengrond in fortten met veenlagen.

Bodem en humus

De bodemvorming in het stuifzanddek van deze fysiotoop verschilt weinig van de bodems in de landduinen. Het gros bestaat uit *Duinvaaggronden* (Zd 51) of in vochtiger omstandigheden uit *Vlakvaaggronden* (Zn 51) in matig fijn zand. In de meeste profielen in de fortten en de overstoven plateaus heeft er wel zichtbaar bodemvorming plaatsgevonden. Een gedeeltelijk uitgeloogde A-horizont (AE) of een dunne gebleekte E is meestal wel in de bovengrond te herkennen. Ook is regelmatig een vage dunne Bh of een BC-horizont te onderscheiden die duiden op podzolvorming. In het algemeen is er hier sprake van micropodzolvorming. Dieper onder het stuifzand worden echter vaak restanten van oudere en verder ontwikkelde bodems aangetroffen, zoals podzolen en moerige eerdgronden inclusief begraven humusprofielen. Op de meeste overstoven locaties is de bosvorming vrij snel na de depositie weer op gang gekomen, waardoor al snel duidelijke ectorganische humusprofielen zijn ontstaan. Dunne ectorganische profielen worden daarom hier

nauwelijks aangetroffen. Op boslocaties op gestabiliseerd stuifzand worden vooral *Ruw*-, *Bos*- en *Humus*- of *Holt*:*xeromormoders* aangetroffen. Deze zijn meestal niet dik. H-lagen (amorfe humuslagen) zijn in het algemeen zeer dun. De forten en overstoven plateaus zijn echter bij uitstek plekken waar, in tegenstelling tot de landduinen ook oude opstanden voorkomen waar ook *Holt*:*xeromormoders* met dikke Hh-lagen voorkomen (fig. 3.3).

Wat betreft nutriënten- en basenhuishouding in de wortelzone verschilt deze fysiotoop weinig van de landduinen. Mogelijk dat door diep wortelende boomsoorten basen en nutriënten naar de bovengrond getransporteerd kunnen worden, waardoor de bovengrond iets rijker kan zijn dan op de landduinen. De vochtvoorziening is dankzij het voorkomen van stagnerende lagen in de ondergrond gemiddeld beter dan in de landduinen. De humusontwikkelingsreeksen (figuur 3.1 en 3.2) van de landduinen zijn ook hier van toepassing, met dien verstande dat de ectozandmull en de vaagmormoder nauwelijks voorkomen. Plaatselijk kan het stuifzand in de overstoven gebieden iets rijker zijn aan organische stof door verstuiving hiervan (Elgersma 1998).

3.3.3 Uitgestoven laagten

De uitgestoven laagten komen voornamelijk voor in de recenter ontstane stuifzandgebieden en wat minder frequent in de oudere landduincomplexen. Zij komen hoofdzakelijk buiten de stuwwalcomplexen voor. Alle laagten in voormalige of actuele stuifgebieden met een stuifdek van meestal minder dan 50 cm dikte behoren tot deze eenheid. Uitgestoven laagten liggen relatief laag en zij horen deels tot de vochtigste plekken in het landduingebied. Ter verduidelijking: laagten die in eerste instantie uitgestoven zijn maar later bedekt zijn met een meer dan 80 centimeter dikke laag stuifzand zijn tot de overstoven plateaus, of in drogere situaties met zeer dikke stuifzandlagen, zelfs tot de landduinen gerekend.

Het moedermateriaal onder het stuifzanddek is sterk variabel. In de meest gevallen gaat het om mineralogisch rijkere dekzanden, fluvioperiglaciale afzettingen en keileem.

Hydrologie

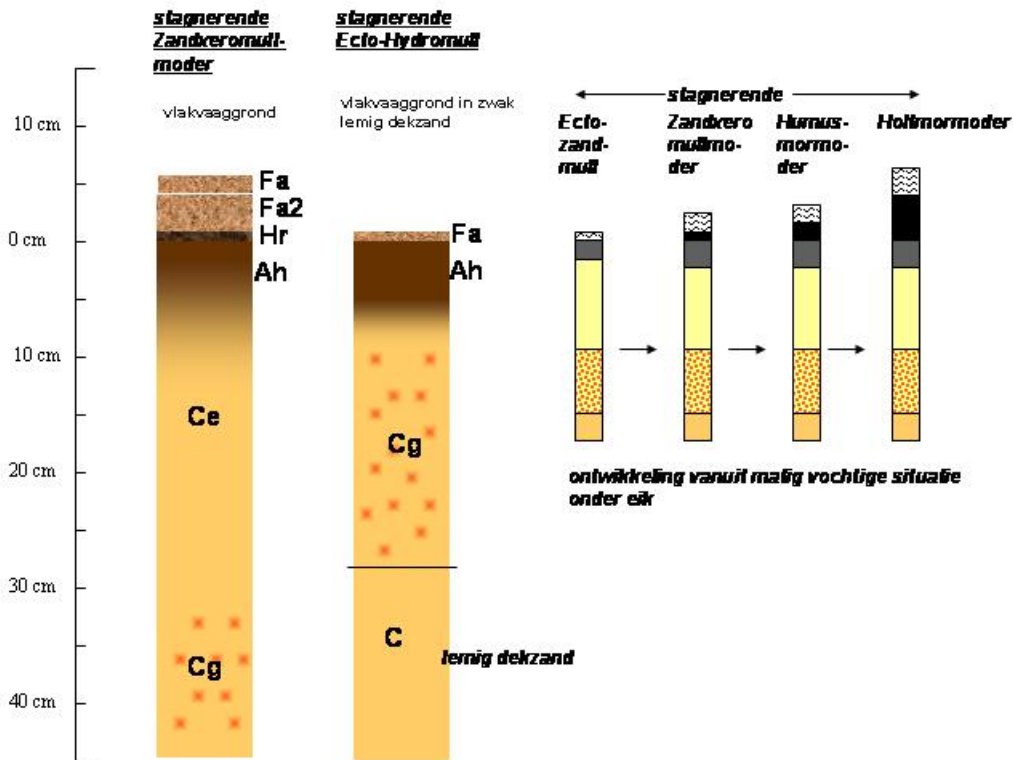
De uitgestoven laagten worden meestal gevoed door stagnerend lokaal freatisch water. Het gaat hierbij meestal om kleine geïsoleerde systemen die gevoed worden door regenachtig water met een geringe verblijftijd in de bodem. Het stagnerend water in deze profielen heeft in het algemeen een hoger peil dan in de overstoven profielen.

Bodem en humus

In de uitgestoven laagten komen vlakvaaggronden voor. De bodemvorming is gering daar de oorspronkelijk bodems weggeërodeerd zijn. Feitelijk ligt de oude, weinig veranderde C-horizont aan het oppervlak. In deze C-horizont is weer opnieuw bodemvorming op gang gekomen die echter niet verder gaat dan vorming van een bescheiden Ah of AE en een meestal zwak ontwikkelde micropodzol.

De humusprofielen weerspiegelen eveneens de geringe leeftijd van deze groeiplaats. Bovendien gaat door de iets vochtiger en rijkere omstandigheden de

humusaccumulatie trager dan bij de drogere stuifzandfysiotopen. Zowel onder naald- als onder loofhout is er niet meer ontwikkeld dan een dunne F en H-laag (*Vaag- of Humusxeromormoder*) (fig. 3.4).



Figuur 3.4. Opbouw van humusprofiel en bovengrond in de uitgestoven laagten.

Door een veel dunner stuifzandpakket kan de vegetatie beter profiteren van mineralogisch rijkere onderliggende dekzanden of fluvio- of periglaciale afzettingen. De uitgestoven laagten zijn daardoor in het algemeen mineralogisch rijker dan de landduinen, fortten en overstoven plateaus. De pH en de fosforbeschikbaarheid in de minerale bovengrond is wat hoger (3,5 tot 4,5; C/P 70-120; bron: BES-gegevens). Ook de vochtvoorziening is wat beter dan de genoemde landduinen, maar slechter dan in de vochtige dekzandlaagten. Hier en daar zijn in de vochtigste uitgestoven laagten profielen met hydromorfe verschijnselen (gley- en/of roestvlekken) binnen 20 cm aangetroffen, met een dunne F-laag (*ecto-Hydromull*). De humusontwikkeling verloopt dankzij de wat vochtiger en rijkere omstandigheden anders dan binnen de drogere stuifzandfysiotopen. Door een goede vertering ontstaat op matig vochtige plekken een dikkere minerale Ah-laag waardoor in het begin van de ontwikkeling stagnerende *Zandmull*s en *Xero-mullmoders* tot ontwikkeling komen. Ook zullen onder de minder zure omstandigheden geen duidelijk uitspoelingshorizonten ontstaan (AE- en E-horizonten). Uiteindelijk zullen onder eikenopstanden zich *boltxeromormoders*

kunnen ontwikkelen. Ze komen nu echter nog maar zelden voor. Onder grove den verloopt de ontwikkeling in de relatief droge uitgestoven laagten meer als in de drogere situaties elders met duidelijk uitspoelingshorizonten en dikkere F-lagen t.o.v. H-lagen (o.a. *Rumexrommorders*).

3.4 Stuifzandlandschap

Volgens de fysiotoopenindeling in SynBioSys zijn drie stuifzandfysiotoopen onderscheiden (zie §3.3). De onderlinge verhoudingen tussen stuifzandfysiotoopen binnen de bosreservaten is echter nogal verschillend. Er zijn bosreservaten die voornamelijk uit droge reliëfrijke landduinfysiotoopen bestaan en gebieden waarin de reliëfarmere overstoven plateaus en forten, en uitgestoven laagten domineren. Om deze bosreservaten toch onderling te kunnen vergelijken en op een grovere schaal te kunnen onderscheiden, is boven het niveau van fysiotoopen een stuifzandlandschap onderscheiden.

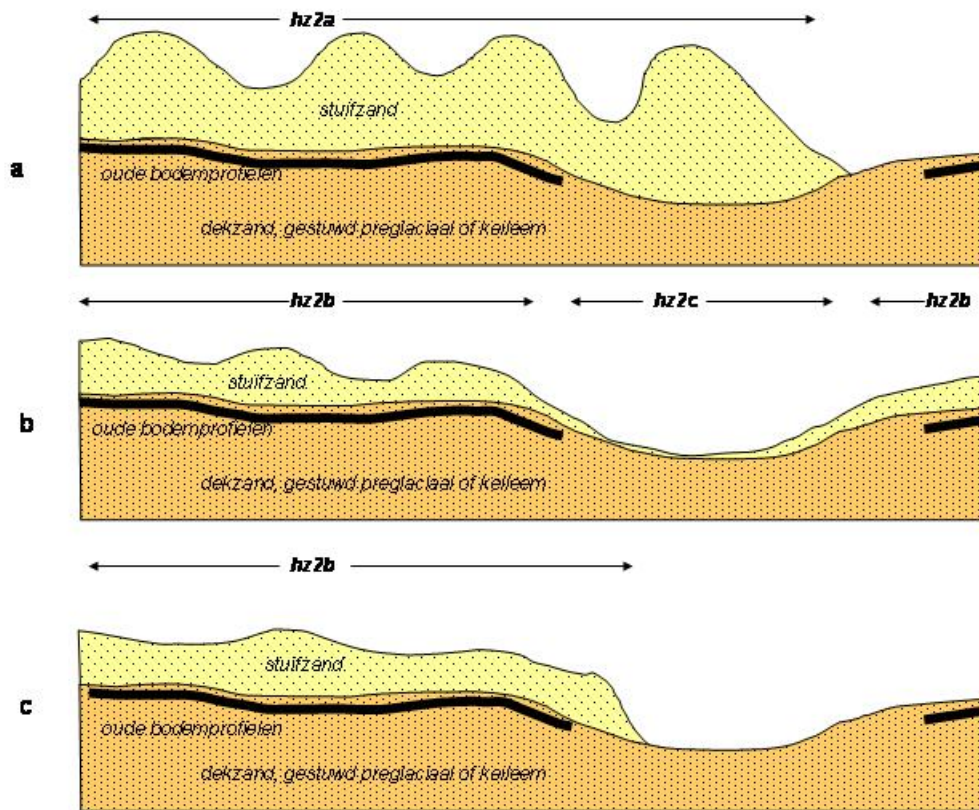
De voornamelijk uit landduinen bestaande stuifzandgebieden van de bosreservaten zijn tot het 'landduinlandschap (LDS)' gerekend (fig. 3.5). Het zijn droge, nutriëntenarme gebieden, waarin slechts plaatselijk wat forten, overstoven en uitgestoven laagten kunnen voorkomen. Het stuifzanddek is over het algemeen dikker dan 140 cm. Het reliëf is dat van een hoog tot matig hoog duinreliëf met korte steile hellingen en bijbehorende droge laagten. De meeste landduinen maken deel uit van grote stuifzandcomplexen binnen een dekzandgebied of liggen gedeeltelijk over een stuwal. Van de hier aangegeven reservaten vormt 't Quin een afwijkende vorm. In dit reservaat bedekken de landduinen een beperkt oppervlak. De kleine geïsoleerde landduinen worden hier omgeven door dekzandwelingen.

Andere reservaten bestaan uit overstoven plateaus en forten afgewisseld met uitgestoven laagten met slechts hier en daar een landduin. Deze reservaten worden tot het 'uit- en overstoven stuifzandlandschap (UOS)' gerekend. Het stuifzanddek is hier over grote oppervlakken minder dan 1 meter dik, waardoor de rijkere ondergrond voor boomwortels meestal bereikbaar is. Het reliëf is opgebouwd uit door uitgestoven laagten doorsneden overstoven dekzand- en keileemwelingen. Door het uitstuiwen van laagten zijn kleine (forten) en grote overstoven plateaus ontstaan. Lheebroeker Zand is hier een goed voorbeeld van.

Dit type landschap bestaat uit een droge variant (merendeels GT VII of hoger) en een vochtige variant (GT voor een belangrijk deel GT VI of lager).

Bosreservaten die voor het overgrote deel uit overstoven plateaus en forten bestaan behoren tot het 'overstoven stuifzandlandschap' (OS). Het reliëf is meestal beperkt en bedekt meestal een kleiner oppervlak dan de andere twee stuifzandlandschappen. Er zijn droge matig arme, droge arme en vochtig, matig arme varianten te onderscheiden. Ze komen vooral in combinatie met stuwallen voor.

Tabel 3.2 geeft de verdeling van de bosreservaten over de stuifzandlandschappen en fysiotoopen.



Figuur 3.5. Stuifzandlandschappen: a. landduinstuiflandschap; b. uit- en overstoven stuifzandlandschap; c. overstoven stuifzandlandschap. Boven de doorsnede zijn de fysiotopen aangegeven (naar Koster 1978)

Tabel 3.2. Indeling van stuifzandlandschappen over de bosreservaten en fysiotopen. Geschatte procentuele aandelen van oppervlakten en grondwaterstanden binnen de bosreservaten. Markering maakt onderscheid tussen droog/vochtig.

Landschap	Variant	Reservaat	Fysiotop (geschatte % opp.)			Grondwatertrap (geschatte %opp.)	
			hz2a	hz2b	hz2c	>=VII	<VII
Landduinlandschap (LDS)		Stille Eenzaamheid	45	30	25	95	5
		Zwarte Bulten	80	20		100	0
		Zeesserveld	70	20	10	90	10
		't Quin	45	55		100	0
Uit- en overstoven stuifzandlandschap (UOS)	vochtig (v)	Dieverzand		60	40	55	45
		Lheebroeker Zand	10	50	40	60	40
		De Heul		50	50	50	50
	droog (d)	Nieuw Milligen		75	25	100	0
		Leenderbos		55	45	95	5
Overstoven stuifzandlandschap (OS)	vochtig (v)	Starnumansbos		100		20	80
	droog (d)	Mattemburgh		90		85	15
		Het Leesten	5	100	5	100	0
		Kremboong		80	20	80	20
		Riemstruiken	15	80	5	95	5

3.5 Beschrijving van de bosreservaten

Starnumansbos

Het Starnumansbos bestaat voornamelijk uit overstoven dekzand, afgewisseld met enkele opgestoven droge plekken die hier als landduin zijn geïnterpreteerd. Het reliëf geeft het terrein als geheel echter een overstoven karakter. Het onderliggende dekzand is zwak- tot sterk leemhoudend, waarin veldpodzolgronden zijn aangetroffen. Deze podzolontwikkeling wijst op vochtige omstandigheden in het verleden. De grondwatertrap varieert van Gt V tot Gt VII (Maas & van der Werff, 1990c).

Opvallend aan het stuifzanddek is het hoge humusgehalte (3%) en een vrij hoog leemgehalte (9 tot 14%). Waarschijnlijk is het zand hier van lokale oorsprong. In oudere stuifzanddekken en de oorspronkelijke dekzandgronden zijn oude bouwlandbovengronden ontstaan (laarpodzolgronden en zwarte enkeerdgronden). Deze gronden komen nog steeds in de aangrenzende fysiotopen voor (fysiotop “oude bouwlanden”) en duiden op een voor stuifzandgebied uitzonderlijk gunstige vocht- en nutriëntenhuishouding. Deze humushoudende bouwlanden zijn blijkbaar voor een deel verstoven en vormden gedeeltelijk de bron voor het huidige stuifzandlandschap. Bovendien heeft later bij de aanleg van rabatten op veel plaatsen 70 tot 140 cm diepe groundbewerking plaatsgevonden, waarbij een deel van de onderliggende bodem gemengd is met het humeuze stuifzanddek. Hierdoor bezit het Starnumansbos een van andere stuifzandgebieden afwijkend karakter.

De leemhoudende ondergrond, die plaatselijk tot licht stagnerende omstandigheden leidt, en de vrij hoge grondwaterstanden dragen eveneens bij tot een afwijkend karakter.

Een deel van het overstoven gebied bestaat uit een dunne laag stuifzand op een podzol in dekzand (cZ32p).

Een klein oppervlak wordt in beslag genomen door matig droge landduinen (Gt VI en VII). Naast de oude bouwlanden komen rond de stuifzandfysiotopen zwak lemige dekzandgebieden voor met matig vochtige veldpodzolen en lemige dekzandfysiotopen met laarpodzolgronden met in de ondergrond stagnerende keilemlagen. De landduinfysiotop bestaat uit afgestoven droge dekzanden die later weer met een laag humeus stuifzand van 40 tot 60 cm zijn bedekt. Wat betreft genese en dikte van de stuifzandlaag en humeuze karakter is ook deze landduinfysiotop afwijkend ten opzichte van de fysiotopen in de meeste andere bosreservaten. Alleen door zijn droge grondwaterregime (Gt VII) is deze eenheid tot de landduinen gerekend.

De humusprofielen in Starnumansbos kenmerken zich door dikke Hh-horizonten (meestal meer dan 2,5 cm dik), wat duidt op grote en langdurige invloed van loofhoutsoorten.

Plaatselijk komen Ah-horizonten voor die op een voor stuifzanden ongewoon rijke moderontwikkeling duiden. Het ontbreken van micropodzolen in de minerale bovengrond wijst ook in deze richting. Meestal ontstaan vrij dikke Hh-lagen onder oud loofbos (in dit geval eikenhakhout). Op oude boslocaties met eiken komen vooral holtxeromormoders voor (goed ontwikkelde, oude humusprofielen met een relatief dikke Hh-laag). Eik met bijmenging van berk en grove den levert humusxeromormoder of Bosxeromormoder op (vrij dik, maar met relatief dunne Hh). Onder grove den zijn echter ook regelmatig Holtxeromormoders aan te treffen,

hetgeen wijst op een voorgeschiedenis van loofbos (eikenhakhout). De dikte van de Holtmormoders is echter voor deze humusvormen, mede gezien de ouderdom van de boslocatie gering, hetgeen aan de latere grondwerking en rabattering is te wijten. Plaatselijk zijn Ruwxeromormoders met een dikke F-laag aangetroffen. Deze profielen zijn typisch voor naaldbos zonder een voorgeschiedenis met loofbos, maar zijn ook normaal voor humusaccumulatie in greppels.

Riemstruiken

Bosreservaat Riemstruiken is een *droge overstoven laagte* afgewisseld met *kleine landduinen*. De overstoven vlakten bestaan uit een stuifzandlaag van 40 tot 180 cm op zwak lemig dekzand met moderpodzolen. De landduinen hebben stuifzanddek van meestal meer dan 2m.

Er komen enkele kleine uitgestoven laagten voor met een stuifzandlaag van hooguit 30 cm met daaronder zwak lemig dekzand zonder podzolvorming, maar met in de ondergrond sterk lemige lagen. Door deze licht stagnerende lagen zijn de uitgestoven laagten minder droog (Gt VIId) dan de overstoven plateaus en de landduinen (Gt VIIId) (Mekkink 1992).

Onder eik zijn vrijwel overal enkele centimeters dikke F-lagen aangetroffen waar de vertering onder invloed van zowel de microbodemiafauna als schimmels plaatsvindt (Fa-horizont). In de uitgestoven laagten zijn geen proefvlakken geïnventariseerd. In alle humusprofielen is een micropodzol aangetroffen.

De humusontwikkeling op de landduinen wordt gekarakteriseerd door dikke F-lagen en matig dunne H-lagen (Humusxeromormoder) ondanks de boomlaag die voornamelijk uit Zomereik bestaat. Normaal vindt er onder eik eerder een ontwikkeling plaats naar humusvormen met een relatief dikke H-laag, zeker in oudere opstanden zoals hier (Humus- en Bosxeromormoders). Op de overstoven vlakken komen deze Humusxeromormoders met een wat dikkere Hh veelvuldig voor. Mogelijk dat de iets minder droge omstandigheden op de overstoven terreinen zorgen voor een minder slechte vertering van het strooisel dan de zeer droge landduincomplexen waardoor relatief dikke H-lagen kunnen ontstaan. Mogelijk dat op de overstoven terreinen de bosontwikkeling en daarmee de humusontwikkeling eerder op gang is gekomen. De boslocaties zijn meer dan een eeuw oud en zijn ontstaan op ontgonnen heideterreinen.

Lheebroeker Zand

Bosreservaat Lheebroeker Zand ligt grotendeels binnen het *matig droge en droge overstoven stuifzandgebied*, afgewisseld met meestal *kleine landduinen* en *matig vochtig uitgestoven stuifzandgebieden*. In het onderliggende dekzand zijn podzolen ontwikkeld. Door het voorkomen van deze podzolen zijn de stuifzandprofielen licht stagnerend. De bossen zijn vrij jong en aangeplant op ontginningen van recent (na 1832) ontstaan stuifzand (Maas & Van der Werff 1990a)

De humusprofielen in Lheebroeker Zand zijn onder grove den grotendeels van een type Ruwxeromormoder (dikke F-laag, dunne Hr-laag). De Hh-laag ontbreekt vrijwel overal. Dit is terug te voeren op de dominantie van grove den in de boomlaag en de geringe ouderdom van de boslocaties. Alleen onder gemengde zomereiken- grove dennenopstanden zijn in Lheebroeker Zand profielen met dunne Hh-horizonten ontstaan. Op de overstoven fysiotopen is de Hr plaatselijk dikker dan de F-laag

(humusxeromormoders). Op de zeer droge landduinen ontbreken deze humusvormen en komen dunne Vaagxeromormoders voor.

De Stille Eenzaamheid

De Stille Eenzaamheid bestaat grotendeels uit complex van *landduinen, overstoven plateaus en forten* en *uitgestoven laagten* met een voor stuifzandbos oude bosgeschiedenis. In de oostkant van het reservaat heeft de Leuvenumse Beek zich ingesneden zonder dat er langs de beek sprake is van een beekdalfysiotop (te droog en niet overstroomd). De lage landduinen bestaan uit een leemarm stuifzanddek dikker dan 2 meter. Het stuifzanddek bevat minder dan 1% humus. Het grondwater is overal dieper dan 2 meter. Het overstoven gedeelte bestaat uit humuspodzolen met een 0,70 tot 1,40 m dik stuifzanddek (Mekkink 2002). Ze hebben een iets betere vochtvoorziening dan de landduinen. Het grondwater zit iets minder diep dan in de landduinen, maar er is nog steeds sprake van een droge fysiotop. De uitgestoven laagten bestaan uit een vrij dik stuifzanddek 40 tot 80 cm op een ondergrond van dekzand of fluvioglaciaal materiaal en zijn daardoor ook vrij droog. Door de dikte van het stuifzanddek is vrijwel nergens sprake van een echte uitgestoven laagte, maar is er ecologisch meer sprake van overstoven situaties. Slechts op enkele plekken is het stuifzanddek dunner dan 40 cm. Daar zit het grondwater aanmerkelijk ondieper dan elders.

De humusprofielen in de Stille Eenzaamheid zijn dik (8 tot 14 cm) met opmerkelijk dikke H-horizonten (vaak dikker dan 3 cm) onder grove den. Opvallend is daarbij dat de Hh-lagen op de landduinen gemiddeld dikker zijn dan in de uitgestoven laagten. De meeste humusprofielen op de landduinen behoren tot de Holtxeromormoders en de Bosxeromormoders. Ze komen zowel op de landduinen als de overstoven terreinen voor. In de uitgestoven laagten ontbreken de Holtxeromormoders en komen naast de Bosxeromormoders Humusxeromormoders voor. Blijkbaar is in de uitgestoven laagten de bosontwikkeling afwijkend van die op de landduinen en overstoven terreinen. In die bosgedeelten waar veel hulst in de struiklaag voorkomt, is de Hh in het algemeen dikker.

Oorzaak voor de afwijkende dikte van de H-lagen onder grove-dennenopstanden is dat het hier om vrij oude boslocaties gaat met plaatselijk een voorgeschiedenis van loofbos. de landduinzone ten westen van de beek is als een randwal te beschouwen; hierop bevindt zich vooral beuk

Zwarte Bulten

Bosreservaat Zwarte Bulten bestaat uit een stuifzandcomplex op een stuwwal. Het bestaat voornamelijk uit *droge landduinen* (Gt VIII) afgewisseld met *forten en overstoven plateaus en vlakten*. Het stuifzanddek van de landduinen is meer dan twee meter dik. De bodemprofielen worden gekenmerkt door een micropodzol en een gelaagdheid met vage humusbandjes. De overstoven vlakten hebben een stuifzanddek van 100 tot 150 cm dik op een humuspodzol in dekzand of gestuwd preglaciaal (moderpodzol). Ze hebben een grondwatertrap van VIII en stagneren nauwelijks op de podzolondergrond (Mekkink 1993). De uitgestoven laagten beslaan een zeer gering oppervlak van het totale stuifzandgebied. Ze hebben geen stuifzanddek en zijn daarom niet tot het stuifzandlandschap gerekend (leemarme en leemhoudende stuwwallen).

De humusprofielen zijn onder homogene opstanden van grove den opgebouwd uit dikke F-lagen met een matig dikke H-laag die voornamelijk uit gedeeltelijk verteerde organische stof bestaat (Hr). Dit duidt niet op een lange bosgeschiedenis zoals de ontginningsdatum suggereert. In de westelijke helft is er voor 1850 nog sprake van zandverstuiving. De humusvormen behoren hier voornamelijk tot Ruwxeromormoders. Bij een hoger aandeel aan (ruwe) berken met hun gemakkelijker verteerbaar strooisel komen veel dikkere Hh-lagen voor. Dit is waarschijnlijk ook terug te voeren op de langere boshistorie. Beide opstanden zijn ontwikkeld op ontginningen van voor 1850. Op de omliggende stuwwalfysiotopten is het humusprofiel aanmerkelijk dikker.

Op de overstoven vlakten komen overal micropodzolen in de bovengrond voor. De humusvormen onder grove den bestaan ook hier uit Ruwxeromormoders en Humusxeromormoders, maar met een veel dikkere Hh dan in vergelijkbare opstanden op de landduinen.

De Heul

De Heul bestaat voornamelijk uit *uitgestoven laagten* (op de geomorfologische kaart stuifzandvlakten) met aan de rand *overstoven* fysiotooptypen. Slechts op een plek is het stuifzand dikker dan 180 cm, elders varieert het stuifzanddek van 50 tot 120 cm met in de ondergrond een overstoven podzol en plaatselijk veen of een dunne moerige laag (waarschijnlijk een oud humusprofiel). De compacte dunne moerige lagen zorgen voor enige stagnatie getuige de ijzervlekking. De grondwatertrap varieert van VI tot VIII (Mekkink 2000).

De uitgestoven laagten hebben een dek van 40 tot 80 cm met leemarm en zwak lemig dekzand in de ondergrond. (GT V,VI en VII). In het dekzand komt plaatselijk ijzervlekking voor. Plaatselijk ontbreekt het stuifzanddek (Gt III, V en VI) en is er eigenlijk sprake van een dekzandlaagte waar overigens wel micropodzolen in voorkomen. Plaatselijk komen moerige podzolgronden voor met 35 cm stuifzanddek. Het zijn jonge heideontginningen (>1920) met grove den en Japanse lariks.

De meest voorkomende humusprofielen zijn Ruwxeromormoders en Humusxeromormoders met een accent op de dikkere Hh's in de uitgestoven laagten. Deze dikke Hh-lagen zijn niet in overeenstemming met de geringe ouderdom van de ontginning. Mogelijk dat bij de ontginning het oude heidehumusprofiel plaatselijk bewaard is gebleven. Ook is het mogelijk dat in de uitgestoven laagten een oude gliedelaag aan het oppervlak is gekomen. Een gliedelaag is een humuslaag die ontstaat in een oligotroof semiterrestrisch milieu (bijvoorbeeld arme vennen) en kunnen wat betreft hun uiterlijke kenmerken gemakkelijk verward worden met een terrestrische Hh-laag (bij terreincontrole bleek dit inderdaad het geval). Er zijn ook enkele Holtxeromormoders in overstoven plateaus en vlakten. Deels hebben de locaties in het overstoven terrein een dikke Hh, deels een dunne. Dit zal met ouderdom van de opstand te maken hebben, mogelijk zijn ook veen- of gliederestanten als H-laag meegenomen. De holtpodzolgronden liggen in de overstoven plekken nabij of in voormalige vennen en in uitgestoven plekken op dekzanden. Daar zijn de omstandigheden minder arm dan elders, waardoor het accent van de ontwikkeling op de Hh-ontwikkeling ligt.

Kremboong

Bosreservaat Kremboong is een klein *overstoven* terrein grenzend aan een dekzandgebied dat omgeven is door een veengebied. Het stuifzanddek is dun (50 tot 60 cm) op dekzand met een podzolprofiel (Mekkink 1999).

De humusprofielen zijn Ruwxeromormoders (dominante F-laag) onder zomereik, met een matig dikke Hh. Het gaat hier om oude heidelocaties. Er zijn hier echter slechts twee proefvlakken in het stuifzandgedeelte van de Kremboong. De beschrijving is daarom weinig representatief.

Mattemburgh

De *landduinen* in de Mattemburgh hebben een stuifzanddek dikker dan 180 cm. Het overgrote deel van het stuifzandlandschap behoort echter tot de *forten en overstoven plateaus*. De dikte van het stuifzanddek varieert van 30 tot 150 cm. In de ondergrond komt een humuspodzol in dekzand voor. Op de overgang naar het dekzand komt veel roestvlekking voor, wat duidt op een stagnerende werking van het dekzandprofiel. Plaatselijk is een overstoven ven aangetroffen met een veenrest onder het stuifzanddek. De grondwatertrappen variëren hier van VI tot VIII (Mekkink 1998). De Hh-laag in het humusprofiel is over het algemeen dik, maar heeft een korrelige structuur. Er lijkt hier een irreversibele uitdroging van het humusprofiel te hebben plaatsgevonden. Ook accumulatie van dood hout op de bosbodem kan overigens een korrelige Hh doen ontstaan. De humusprofielen horen tot de Ruwxeromormoders (oudere profielen met een dominante F-laag), Humusxeromormoders en enkele Holtxeromormoders (vooral onder zomereiken) en Vaagxeromormoders onder homogene grove-dennenopstanden.

De uitgestoven laagten zijn vochtiger (Gt III, VI en VII). Begreppeling duidt hier op een oorspronkelijk vochtiger situatie. De dekzandondergrond is zwak lemig tot lemig en bevat veel roestvlekking en plaatselijk zelfs veel ijzer, hetgeen duidt op zeer sterke stagnatie in de uitgestoven terreingedeelten. Begreppeling duidt ook op sterk stagnerende omstandigheden in het verleden. Het stuifzanddek op de uitgestoven laagten varieert van 40 cm tot 130 cm.

Nieuw Milligen

Het uit- en overstoven, droge stuifzandlandschap van Nieuw Milligen bestaat voor het overgrote deel uit humuspodzolen die bedekt zijn met een stuifzanddek van 40 tot 200 cm dikte (Maas & Van der Werff 1990b). De ondergrond bestaat uit hellingafzettingen, dekzand en fluvioglaciaal materiaal. De oorspronkelijke profielen zijn deels tot de B-horizont of de grofzandige fluvioglaciale ondergrond afgestoven. Nergens komen binnen 200 cm hydromorfe kenmerken in het bodemprofiel voor (Gt VIII); de invloed van stagnerend grond water is dus beperkt.

De humusprofielen in het na 1890 op heide aangeplante grove-dennenbos zijn maar matig dik zonder een duidelijke ontwikkeling van een goed gehumificeerde Hh-laag. De humusvormen zijn voornamelijk van het Vaagxeromormoder-type.

Plaatselijk zijn uitgestoven laagten met een dun stuifzanddek aangetroffen op matig grof fluvioglaciaal zand en humusarm dekzand. De slecht doorlatende ondergrond zit meestal vrij diep waardoor het stagnerende effect slechts beperkte gevolgen heeft voor de vochthuishouding (grondwatertrap VII). In deze iets minder droge laagten

zijn overigens iets dikkere Hr-lagen ontwikkeld (Humusxeromormoder). Hh-lagen komen nauwelijks voor.

Het Leesten

Het bosreservaat Het Leesten maakt onderdeel uit van een stuwwal die grotendeels bestaan uit gestuwde rivierzanden (preglaciaire afzettingen). Slecht een klein deel van het reservaat in het zuidoosten is bedekt met matig dik stuifzanddek van meer dan 40 cm. Deze stuifzanden uit humus- en leemarm zand (respectievelijk 1% en 4 tot 6 %). Tussen de 40 en 80 cm komt een moderpodzol in zwak lemig matig grof zand voor (leemgehalte 15 tot 22%). Gezien de profielopbouw horen de stuifzandgronden tot de droogste categorie (GT VIIIId) (Maas 1989b). Gezien de overstoven moderpodzolen behoort het stuifzandgedeelte van het bosreservaat tot het fysiotopforten en overstoven vlakten. De moderpodzol in de ondergrond vormt een rijker substraat dat door de meeste boomwortels nog bereikt kan worden. Het voorkomen van de podzol-B-laag zorgt waarschijnlijk voor een iets betere vochtvoorziening dan de grondwatertrap (VIIIId) doet vermoeden. De humusprofielen zijn gevormd onder Grove den en behoren deels tot de xeromormoders deels tot de humusxeromormoders. De H-lagen zijn meestal dun.

Leenderbos

Het Leenderbos omvat een klein stuifzandgebied, dat voornamelijk als *uitgestoven laagte* is te kenmerken. In het algemeen is het stuifzanddek van geringe dikte (ondieper dan 90 cm). Door diepe grondbewerking is dit dek echter gemengd met het onderliggende dekzand (Mekkink 1995b). Hierdoor is een dek ontstaan dat een sterk wisselend leemgehalte heeft (4 tot 20% leem) en mineralogisch wat minder arm is dan een niet bewerkt stuifzanddek. Plaatselijk komen lemige lagen in de ondergrond voor. Nergens heeft dit echter geleid tot een stagnerende werking.

De grondwatertrap is VII tot VIII. Onder het grove-dennenbos dat na 1920 op heide is aangeplant, komen geen dikke Hh-lagen voor (Ruwxeromormoders en Humusxeromormoders). Hoewel het stuifzandgebied formeel tot de uitgestoven laagten behoort, is het zo droog dat het tot de droge uit- en opgestoven stuifzandlandschappen wordt gerekend.

Dieverzand

Het stuifzandlandschap van Dieverzand bestaat voornamelijk uit overstoven podzolen, veenprofielen en oude humusprofielen. De overstoven en gecompri-meerde moerige lagen werken stagnerend in het 60 tot 200 cm dikke stuifzandpakket, met een matig vochtige groeiplaats (Gt V en VI) als resultaat (Mekkink 1995a). Vooral het deel (circa 25%) van de steekproefpunten met een stuifzanddek dunner dan 100 cm zijn daardoor vochtiger dan andere vergelijkbare stuifzandgebieden. De overstoven profielen op podzolprofielen in dekzand hebben weliswaar gemiddeld een dunner stuifzanddek (260 tot 120 cm), maar zijn doorgaans droger (Gt VI en VII). De stagnerende werking van de overstoven podzolprofielen is duidelijk minder sterk dan onder de gecompri-meerde en slecht doorlatende veenlagen. Bovenin de overstoven podzolprofielen is op veel plekken een dunne moerige laag op de overgang van het stuifzand naar het dekzand gevonden. Het gaat hierbij

waarschijnlijk om de oorspronkelijke ectorganische humuslaag. Dit duidt erop dat voor de verstuiwingsfase sprake was van een bosgroeiplaats.

De vrij prille, huidige humusvorming is in overeenstemming met de recente bosgeschiedenis (spontaan en later doorgeplant bos op stuifzand na 1920). De humusvormen (Ruwxeromormoder) kenmerken zich door dominante, dikke F-lagen met een geringe ontwikkeling van goed gehumificeerde Hh-lagen (gemiddeld 0,7 cm). De uitgestoven lage terreingedeelten hebben een stuifzanddek dunner dan 90 cm. De ondergrond bestaat uit mineralogisch rijkere substraten als sterk oud lemig dekzand, zwak lemig jong dekzand en plaatselijk dieper in de ondergrond keileem. De grondwatertrap varieert hier van V tot VI (freatisch grondwater) met uitzondering van de stagnerende keileemplekken waar plaatselijk grondwatertrap III voorkomt. Het stuifzandlandschap van het Dieverzand is te karakteriseren als een vochtig uitgestoven en overstoven stuifzandgebied met als belangrijkste fysiotoop de stagnerende forten en overstoven plateaus met veen in de ondergrond.

Zeesserveld

Het Zeesserveld is gekarakteriseerd als een *droog landduinlandschap*. Het bestaat voornamelijk uit dikke stuifzandpakketten (> 200 cm) met een droog grondwaterregime (grondwatertrap VIII) (Maas 1989a). In het stuifzandpakket heeft de bodemontwikkeling zich beperkt tot de vorming van een micropodzol. De humusvormen bestaan grotendeels uit dikke dominante F-lagen met een vrij dunne Hr-laag met geen of nauwelijks Hh-lagen (Ruwxeromormoder). Plaatselijk is wel een Hh-laag aanwezig en de F-laag minder prominent. Er is hier sprake van een humusxeromormoder.

De *overstoven* en *uitgestoven* fysiotoopen beslaan slechts een gering deel van het stuifzandgebied (ieder circa 14%). Het stuifzanddek in het overstoven terreingedeelte varieert van 40 tot 200 cm en bestaat in de ondergrond uit humuspodzolen met in het algemeen een grondwatertrap VII tot VIII. De uitgestoven terreingedeelte zijn wel matig vochtig (Gt V en VI) door de licht stagnerende werking van leemlaagjes in het dekzandpakket. Het stuifzandpakket in de uitgestoven laagten heeft slechts een dikte van 10 tot 30 cm.

De humusprofielen in het overstoven terrein zijn vergelijkbaar met de landduinen. In de uitgestoven laagten komen vooral dunne, matig ontwikkelde humusprofielen voor (Vaagxeromormoders). De matig ontwikkelde humusprofielen in het gehele gebied hangen onder andere samen met de recente bosgeschiedenis (een tussen 1860 en 1920 met Grove den beplant stuifzandgebied). De gemiddelde dikte van de Hh-laag is wel dikker dan in jongere stuifzandbebouwingen als het Dieverzand.

Het Quin

Het Quin is een klein *droog landduinlandschap* dat is ontstaan door het verstuiwen van rivierzanden (Van der Werff & Mekking 1991). Rivierzanden verschillen van verstoven dekzand door hun iets grovere textuur en hun iets hogere minerale rijkdom. In deze droge fysiotoop wordt de minerale rijkdom van het zand tenietgedaan door de grovere textuur waardoor een betere doorlaatbaarheid en een snellere uitspoeling kan plaatsvinden. Een gering deel van het kleine stuifzandgebied bestaat uit overstoven podzolen met een duidelijke uitlogingshorizont E onder de oorspronkelijke bovengrond. Het grove-dennenbos is na 1920 aangeplant op een

heideterrein. De humusvormen kenmerken zich door een dominante dikke F-laag met een Hr-laag van geringe dikte (Ruwxeromormoder). Duidelijke Hh-lagen zijn nergens aangetroffen.

3.6 Literatuur

- Bakker, H. de & J. Schelling, 1989. Systeem van bodemclassificatie voor Nederland. De hogere niveaus. Staring Centrum, Wageningen, CLL Wageningen.
- Bijlsma R.J., 2002. Bosrelicten op de Veluwe. Een historisch-ecologische beschrijving. Alterra-rapport 647, Wageningen
- Delft, B. van, 2004. Veldgids humusvormen. Beschrijving en classificatie van humusprofielen voor ecologische toepassingen. Alterra, Wageningen.
- Elgersma, A.M., 1998. Primary forest succession on poor sandy soils as related to site factors. *Biodiversity and Conservation* 7: 193-206.
- Green, R.N., R.L. Trowbridge & K. Klinka, 1993. towards a Taxonomic Classification of Humus Forms. *Forest Science Monograph* 29.
- Kemmers, R. & P. Mekink, 2001. Humus een bron van rijkdom. *Nederlands Bosbouw Tijdschrift* 73: 17-22.
- Kemmers R.H. & R.W. de Waal, 1999. Ecologische typering van bodems. Deel 1. Raamwerk en humusvormtypologie. Rapport 667-1, Staring Centrum, Wageningen
- Klijn, F. & H.A. Udo de Haes, 1994. A hierarchical approach to ecosystems and its implications for ecological land classification. *Landscape Ecology* 9:89-104
- Koster, E.A., 1978. De stuifzanden van de Veluwe; een fysisch-geografische studie. Academisch proefschrift. Universiteit van Amsterdam
- Maas, G.J., 1989a. Bodemgesteldheid van het bosreservaat 'Zeesserveld' 1989 boswachterij Ommen. Wageningen, Stiboka/Bosbureau B.V. Wageningen. Rapport 2057, 70 pp.
- Maas, G.J., 1989b. Bodemgesteldheid van het bosreservaat 'Het Leesten' 1989 boswachterij 'Ugchelen'. Wageningne Stiboka/Bosbureau Wageningen B.V. Rapport 2059, 73 pp.
- Maas, G.J. & M.M. van der Werff, 1990a. De bodemgesteldheid van bosreservaten in Nederland; deel 1 bosreservaat 'Lheebroek'. Wageningen/Oosterbeek, Staring Centrum/Bosbureau Wageningen B.V. Rapport 98.1, 63 pp. + 2 kaarten.
- Maas, G.J. & M.M. van der Werff, 1990b. De bodemgesteldheid van bosreservaten in Nederland; deel 3 bosreservaat 'Nieuw Miiigen'. Wageningen/Oosterbeek, Staring Centrum/Bosbureau Wageningen B.V. Rapport 98.3, 61 pp. + 2 kaarten.
- Maas, G.J. & M.M. van der Werff, 1990c. De bodemgesteldheid van bosreservaten in Nederland; deel 4 bosreservaat 'Starnumansbos'. Wageningen/Oosterbeek, Staring Centrum/Bosbureau Wageningen B.V. Rapport 98.4, 59 pp. + 2 kaarten.
- Mekink, P., 1992. De bodemgesteldheid van bosreservaten in Nederland; deel 10 bosreservaat 'Riemstruiken'. Wageningen. DLO-Staring Centrum. Rapport 98.10, 44 pp. + 2 kaarten.

- Mekkink, P., 1993. De bodemgesteldheid van bosreservaten in Nederland; deel 12 bosreservaat 'Zwarte Bulten'. Wageningen. DLO-Staring Centrum. Rapport 98.12, 46 pp. + 2 kaarten.
- Mekkink, P., 1995a. De bodemgesteldheid van bosreservaten in Nederland; deel 15 bosreservaat 'Dieverzand'. Wageningen. DLO-Staring Centrum. Rapport 98.15, 44 pp. + 2 kaarten.
- Mekkink, P., 1995b. De bodemgesteldheid van bosreservaten in Nederland; deel 16 bosreservaat 'Leenderbos'. Wageningen. DLO-Staring Centrum. Rapport 98.16, 44 pp. + 2 kaarten.
- Mekkink, P., 1998. De bodemgesteldheid van bosreservaten in Nederland; deel 30, bosreservaat Mattemburgh. Wageningen. DLO-Staring Centrum. Rapport 98.30.
- Mekkink, P., 1999. Bodemgesteldheid van het bosreservaat “ Kremboong”. DLO-Staring Centrum, Wageningen Rapport 98.33
- Mekkink, P., 2000. Bodemgesteldheid van het bosreservaat “ De Heul”. DLO-Staring Centrum, Wageningen Rapport 98.10
- Mekkink, P., 2002. De bodemgesteldheid van bosreservaten in Nederland. Deel 5: Bosreservaat De Stille Eenzaamheid. Alterra-rapport 60.5
- STIBOKA, 1987. Algemene begrippen en indelingen. Bodemkaart van Nederland 1 : 50 000. STIBOKA, Wageningen
- Stortelder, A.H.F, P.W.F.M. Hommel & R.W. de Waal, 1998 Broekbossen . Boscosystemen van Nederland. KNNV Utrecht
- Waal, R.W. de, 1995. Landschapsecologische kartering van Nederland: Landschap. Toelichting bij het databestand LANDSCHAP van het LKN-project. LKN-rapport no.7.SC-DLO-rapport 337, Wageningen
- Werff, M.M. van der & P.Mekkink, 1991. Bodemgesteldheid van het bosreservaat “t Quin”. Wageningen, DLO-Staring Centrum, Rijsen, Ingenieurs bureau Eelerwoude. Rapport 98.7.
- Zonneveld, I.S., 1979. Landevaluation and landscape science. ITC-textbook. Vol.VII4. 2nd ed. Enschede.

4 Historie van de stuifzandbossen

A.P.P.M. Clerkx

4.1	Kadastrale kaart 1832	88
4.2	Ontginningsgeschiedenis.....	90
4.3	Literatuur.....	91

4.1 Kadastrale kaart 1832

Als belangrijke bron voor historische achtergrond van de stuifzandreservaten geldt de kadastrale kaart uit 1832. Bij de grondlegging van het kadaster zijn in de periode 1810-1831 voor alle gronden landgebruik en eigendom per perceel geregistreerd. Naast de inmeting van de percelen vond ten behoeve van de fiscale doelstelling van schatting plaats door een speciale Schattingscommissie. Per perceel is de kwaliteit ingedeeld naar klassen die zijn opgesteld 'naar evenredigheid der graden van vruchtbaarheid van de bodem en de waarde van de opbrengst' (Veldhorst 1991). Hoe hoger het klassennummer, hoe lager de bodemvruchtbaarheid en de opbrengst van het perceel. Per soort van eigendom (bouwland, weiland, tuin, bos en heide/zand) is een aantal kwaliteitsklassen onderscheiden met elk een bijbehorend tarief. Hoewel werd gestreefd naar uniformiteit van tarieven binnen een kanton, komen tussen de kadastrale gemeenten verschillende tarieven voor. Per soort van eigendom en kwaliteitsklassen zijn voor elke kadastrale gemeente voorbeeldpercelen beschreven in de zgn. La X3: de 'Tabel der gekozen punten van aanhouding of voorbeelden tot classificatie der onbebouwde en bebouwde eigendommen'. Hoewel de bodem aanleiding kan zijn tot ontginning van een perceel is de uitgestrektheid (ligging) aanleiding de kwaliteit lager in te schatten. Ook een open lage begroeiing (heide onder bos) is reden tot indeling in een lagere klasse. Zo blijkt een heideperceel met een hogere kwaliteitsklasse uit meer begroeiing van bomen en struwelen te bestaan dan een heideperceel met een lagere kwaliteitsklasse (Clerkx & Bijlsma 2003; Bijlsma 2004). Over het algemeen werden voor heide en zandpercelen drie kwaliteitsklassen onderscheiden. Kwaliteitsklasse 3 duidt dus altijd op de meest arme vorm. Echter bij een kwaliteitsaanduiding van klasse 2 of zelfs 1 moet eerst het aantal onderscheiden heideklassen voor de gemeente worden bekeken. Zijn er slechts 1 of 2 klassen onderscheiden, dan bepaalt het bijbehorende tarief of er sprake is van een met bos of struiken begroeide hei of niet. Het laagste tarief van fl. 0,25 duidt op de slechtste categorie heide. De aanduiding hei met struiken hoeft niet altijd te duiden op een betere categorie. Deze categorie werd ook in tariefklasse 3 geplaatst. In Lheebroeker Zand is voor alle opnamen heide klasse 2 het grondgebruik in 1832 (tabel 4.1). In kadastrale gemeente Dwingeloo zijn maximaal twee klassen voor heide onderscheiden. Het gaat hier om heidepercelen waarin geen opslag van bomen voorkwam. In kwaliteit zijn deze percelen in 1832 vergelijkbaar als de percelen in o.a. Nieuw Milligen, Het Leesten en De Heul. Heide klasse 2 in Riemstruiken onderscheidt zich als betere heidepercelen ten opzichte van de percelen met klasse 3.

De toedeling van steekproefcirkels naar soort van eigendom en tariefklasse uit tabel 4.1 moet vanuit dit gegeven in het achterhoofd worden bekeken. Als Heide 3 is aangegeven, gaat het daadwerkelijk om de slechtste hei. In de tabel is daarom met een X aangegeven of Heide 3 in de kadastrale gemeente wel voorkwam.

Heide en zand vielen binnen dezelfde categorie van grondgebruik, waarbij zand standaard in de laagste kwaliteitsklasse met een tarief van fl. 0,25. Dieverzand en Zeesserveld, beide bebost in de twintigste eeuw, waren ten tijde van de schatting voor 1832 al zandverstuiving. Lheebroeker Zand is in 1832 nog als heide opgenomen, maar bestond rond 1900 grotendeels uit zandverstuiving.

Tabel 4.1. Soort van eigendom en kwaliteitsklassen volgens de kadastrale kaart van 1832 voor de steekproefcirkels in de stuifzandbossen. X betekent dat Heide 3 wel in de kadastrale gemeente is onderscheiden; - wijst op ontbreken ervan (alleen waar Heide 2 in onderscheiden).

Bosreservaat	Bos 3	Bos 4	Bouwland	Dennenbos 2	Dennenbos 3	Heide	Heide 1	Heide 2	Heide 3	Zand	Water	onbekend	Totaal
Het Quin						2							2
Zeesserveld										38			38
Zwarte Bulten				28	13		2			9			52
De Stille Eenzaamheid-W					17				2	13		3	39
Leenderbos								9	?				9
Het Leesten									3				3
Nieuw Milligen									43	2			45
Riemstruiken								14	29				43
Kremboong								2	-				2
Mattemburgh								24	X		1	1	26
De Heul			2						32				34
Dieverzand										59			59
Lheebroek								84	-				84
Starnumansbos	9	28											37
De Stille Eenzaamheid-O		4											4

Tabel 4.2. Landgebruiksvormen in 1832 voor de verschillende stuifzandlandschappen.

landschap code	bos3	bos4	bouwland	dennenbos2	dennenbos3	heide	heide1	heide2	heide3	onbekend	zand	water	Totaal
LDS		4		28	30	2	2		2	3	60		131
Osd								16	29				45
Osdm								24	3	1		1	29
Osvm	9	28											37
UOSd								9	43		2		54
UOSv			2					84	32		59		177

Oudere bosgroeiplaatsen komen binnen de stuifzandbossen alleen voor in de Stille Eenzaamheid, Zwarte Bulten (beide stammend uit het begin van de negentiende eeuw, met uitzondering van het hakhout langs de Leuvenumse Beek dat rond 1600 is aangelegd ter bescherming van de beek tegen instuivend zand) en in Starnumansbos. Dit voormalige eikenspaartelgenbos met overstaanders van grove den is vreemd genoeg in 1832 niet als hakhout geïdentificeerd.

4.2 Ontginningsgeschiedenis

Voor de bebossing van het heide- en stuifzandlandschap is de negentiende eeuw een belangrijke periode met veel ontwikkelingen geweest. Tot ver in de negentiende eeuw was de potstalcultuur in zwang, waarin bos, hei/weidegebieden en bouwland met elkaar verbonden waren. Na de introductie van kunstmest nam de noodzaak tot het steken van heideplaggen ten behoeve van de mestbereiding af. Door de toenemende mogelijkheid voor boeren om veevoer te kopen, nam ook de beweiding van de heidevelden af. Daarnaast bloeide halverwege de negentiende eeuw de landbouw als niet eerder daarvoor. Door tal van factoren nam de vraag naar vlees- en zuivelproducten toe, waardoor meer veevoer nodig was. Behalve aankoop, werd deze in toenemende mate gevonden in verbouw van akkergewassen en graslandcultuur (Thissen 1993). Niet alleen de veranderingen in gebruik, maar ook veranderende eigendomsrechten (a.g.v. Markenwet 1884) maakten ontginningen van woeste gronden ten behoeve van akker- en weidebouw, mogelijk. Bij stuifzandontginningen was het doel in eerste plaats het vastleggen van het oprukkende zand door middel van bosaanleg.

Naast landbouwontginningen vonden op steeds grotere schaal bosontginningen plaats, ook op heidevelden.

Thissen (1993) onderscheidt in grote lijnen 3 belangrijke perioden van ontginningen:

- 1850 – 1890: ontginningen vinden plaats vanuit de randen van de heide- en zandcomplexen, veelal vanuit bestaande boerenbedrijven. Centrale delen van heidevelden bleven in gebruik als bron voor plaggen. Beperkingen in techniek maakten de ontginningen kleinschalig zonder al te grote bodemverstoringen.
- 1890 – 1920: het traditionele gebruik van heidevelden raakte steeds verder uit gebruik. Modernisering van infrastructuur en techniek maakten ontginningen op grote schaal mogelijk. Hierdoor werd het mogelijk ook de verder gelegen hei en stuifzand te ontginnen. Diepploegen raakte in opkomst, evenals het gebruik van kunstmest bij bosaanleg. In 1907 maakte de Rijksoverheid het gemeenten mogelijk met een renteloos voorschot hun gronden te bebossen. Vooral in Limburg en Brabant werd hiervan gebruik gemaakt. Ook particuliere landgoederen breidden hun bossen uit. Veel particulier bezit ging over in handen van Staatsbosbeheer, die veel bosontginningen uitvoerden (Leenderbos, Riemstruiken, Nieuw Milligen, Zeesserveld, Kremboong).
- 1920 – 1960: tijdens de crisisjaren werd een nieuw argument toegevoegd voor de ontginning: de werkverschaffing. Voorbeelden van dergelijke ontginningen zijn het Quin(gemeente Bergen- Limburg, gebruik makend van voornoemde Renteloos voorschot).

Anders dan in dit overzicht gegeven indeling is voor deze studie gekozen voor een andere indeling in ontginningsperiode (zie Hoofdstuk 2). Tabel 4.3 geeft voor de bosreservaten de eigendom en periode van ontginning weer. Indien bekend is de exacte periode weergegeven als verfijning op de indeling in hoofdstuk 2..

Tabel 4.3. Eigendomssituatie bij bosontginning en periode en type van ontginning voor de bosreservaten binnen de stuifzandgronden.

	1832	Eigenaar tijdens ontginningen	Jaar ontginning	Type ontginning
Het Quin	gemeente Bergen	gemeente Bergen	1920-1960	Heide
Zeesserveld	de marke Junne	particulieren	1890-1920	Stuifzand
Zwarte Bulten	A.L.A. Baron Torck van Rosendaal	particulieren	Voor 1850	Heide/stuifzand
Stille Eenzaamheid-W	Samuel Jan Sandberg	particulieren	Voor 1850; 1850-1890	Spontane stuifzandbebossing
Het Leesten	Speldermark		1920-1960	Heide
Leenderbos	Baron van Tuijll van Serooskerken	SBB	1920-1960	Heide
Nieuw Milligen	Maalschap van Garderen		1890-1960	Heide
Riemstruiken	Maalschap van Kootwijk	SBB	1850-1900	Heide
Kremboong	div. particulieren	particulieren	1850-1890	Heide
Mattemburgh	gemeente Woensdrecht	particulieren	1840-1880	Heide
Dieverzand	markt van Diever en Wapse	NV	1900-1930	Spontane stuifzandbebossing
Lheebroek	Marktgenoten van Lhe en Lhebroek	SBB	1898; 1929	Stuifzand
De Heul	div. particulieren/gemeente Leersum	particulier	Voor 1850; 1920-1960	Heide
Starnumansbos	Ores van Swinderen	particulieren	Middeleeuwen	-
De Stille Eenzaamheid-O	Samuel Jan Sandberg	particulieren	1600	Stuifzand

Genoemde particulieren in tabel 4.2 behoren meestal tot de adel en gegoede burgerij.

Opvallende is dat de stuifzandbossen veelal als heideontginning aangemerkt kunnen worden. Alleen in Lheebroeker Zand, Zeesserveld, Dieverzand, Stille Eenzaamheid en een deel van de Zwarte Bulten bestonden uit stuivend zand. In alle andere bossen moet de stuifzandperiode veel vroeger hebben plaatsgevonden.

4.3 Literatuur

- Bijlsma, R.J., 2004. Struikbos (kreupelbos en struellen) op de Veluwe: 1832 versus 2003. In K. Bouwer, J. van Laar & F. Scholten (red.), Het bos in 1832. De betekenis van de eerste kadastrale gegevens. Stichting Boskaart 1832, Zuidwolde; 17-29.
- Clerkx A.P.P.M. & R.J. Bijlsm, 2003 Veluwse heide blijkt open boslandschap na ecologische interpretatie van het kadastrale archief van 1832. De Levende Natuur 104: 148-155
- Thissen, P.H. M., 1993. Van heide tot boerenland en bos. In: M. de Harde & H. van Triest (red.), Jonge landschappen 1800-1940. Matrijs, Utrecht; 21-37.
- Veldhorst, A.D.M., 1991. Het Nederlandse vroeg 19e-eeuwse kadaster als bron voor andersoortig onderzoek, een verkenning. Hist. Geogr. Tijdschr. 9:8-27.

5 Bosstructuur en structuurdynamiek in de stuifzandbossen

A.P.P.M. Clerkx

5.1	Methode.....	94
5.2	Bosstructuur van de stuifzandbossen.....	99
5.3	De stuifzandbossen binnen de verschillende landschappen.....	101
5.3.1	Landduinlandschap	101
5.3.2	Droge over- en uitgestoven stuifduinlandschap	103
5.3.3	Vochtige over- en uitgestoven stuifduinlandschap	106
5.3.4	Vochtige matig rijke overstoven stuifduinlandschap	109
5.4	Structuurdynamiek	110
5.5	Bosontwikkeling in de literatuur	112
5.6	Literatuur	120

5.1 Methode

De beschrijvingen van de bosstructuur zijn gebaseerd op 543 opnamen in de steekproefcirkels binnen (delen van) de bosreservaten op stuifzand. Een steekproefcirkel heeft een oppervlakte van 500 m². Binnen de steekproefcirkel worden alle bomen met dbh van 5 cm of meer ingemeten en beschreven naar een aantal karakteristieken (soort, dbh, hoogte, vitaliteit). De verjonging (vanaf 50 cm hoogte) wordt per soort geteld op een oppervlakte van 324 m². Voor een uitgebreide beschrijving van doelstelling en methodiek van het programma Bosreservaten wordt verwezen naar Broekmeyer & Hilgen (1991) en Broekmeyer (1995).

In de bosreservaten Starnumansbos, Lheebroeker Zand, Zeesserveld, het Leesten en Nieuw Milligen is een aantal van de steekproefcirkels voor de tweede keer opgenomen. Deze opnamen zijn als zelfstandig meegenomen in de totale dataset. Achterliggende gedachte is dat binnen de dataset de leeftijden en generaties van de bossen sterk uiteenlopen. Herhaalde opnamen zijn dan wel voortgekomen uit een bos dat eerder is beschreven en zijn daarom minder onafhankelijk ten opzichte van overige opnamen in de dataset. Ze kunnen echter ook een andere fase in de bosontwikkeling beschrijven die elders niet is aangetroffen. De herhaalde waarnemingen worden ook gebruikt om de ontwikkelingen in deze bossen rechtstreeks uit de data af te leiden. Deze ontwikkelingen zijn immers daadwerkelijk gemeten. Ontwikkelingen kunnen ook worden afgeleid door verschillende bossen met verschillende ouderdom onderling te vergelijken en te rangschikken naar aangenomen ontwikkelingen.

De bosstructuur in de steekproefcirkels is met behulp van speciaal ontwikkelde procedures beschreven. Er zijn twee lagen onderscheiden: de boomlaag (BL) bestaat uit alle bomen met een minimale hoogte van meer dan 12 m. De struiklaag SL bevat alle bomen en struiken vanaf 50 cm tot 12 m hoogte. De grens is gelegd bij 12 m, omdat de meeste struikvormende soorten niet hoger worden dan 12 m. Op basis van het stamtal in de boomlaag zijn de bossen onderverdeeld in open bos (stamtal < 80 stuks per ha), matig open (stamtal tussen 80 en 400 per ha) en gesloten bos (stamtal > 400 per ha). Elk van deze drie categorieën wordt in het vervolg met een speciale code aangeduid: BL0 voor de open bossen, BL1 voor de matig open bossen en BL2 voor de gesloten bossen. Op vergelijkbare wijze zijn drie categorieën struiklaag onderscheiden. SL0 zijn de slecht ontwikkelde struiklagen met aantallen beneden de 200 stammetjes per ha. SL1 duidt op de matig ontwikkelde struiklaag met 200 tot 800 stammen per ha. SL2 geeft een goed ontwikkelde struiklaag met meer dan 800 stammen weer. De verdeling van de onderzochte steekproefcirkels is weergegeven in tabel 5.1. Voor elke categorie is een verdere onderverdeling naar dominantie gemaakt. Tabel 5.2 geeft de verklaringen voor deze codes.

Tabel 5.1. Verdeling van de opnamen over de bosstructuurtypen met in kolommen de mengingstypen per stamtalklasse voor de boomlaag en in rijen de mengingstypen per stamtalklasse voor de struiklaag

slcode	0	1	2	3	4	8	9	101	102	103	104	105	106	107	108	109	1001	1002	1003	1006	1007	1008	1009	Totaal
0																	4				1			5
1								1									8							9
2								1									4	1						6
3								1									2							3
5								2																2
7																					1			1
8								3									1							4
9								1					1				1							3
10																	1							1
12								3					1		1		5							10
101	1							2									2							5
102								1								1	3					1		6
103								6		2		1			3	1	1					2		16
105								1							1		2							4
107	1																							1
108	1	1						3							2		1							8
109		2						9							3	1	2					1	2	20
110								3							3		1							7
111																			1					1
112								8		2		2			1	1	6					1	1	22
1001	11	5					1	6							2	1	1							27
1002	1	1						4							5		28					2		41
1003	21	8	2	1	1	4	2	13	2	12		3			4	3	2					1		79
1004								1				2			3				1					7
1005		2	1					17	2	3	1				10	2	8					1		47
1007								2						1										3
1008	11	3	2					28	3	1					10	3	3					1		65
1009	1	1	1					10					2	2	5	2	4		1	1		3		33
1010	8		1					17		5		1			8		4		1			1		46
1011								3		1					1		1							6
1012	1	2		1		1		8		12					9	3	11		5			2	2	57
Totaal	57	25	7	2	1	5	3	154	7	38	1	9	4	3	71	18	106	1	9	1	2	16	5	545

Landduinen

slcode	0	1	101	102	103	104	105	108	109	1001	1003	1008	Totaal
2										2			2
3										1			1
5			1										1
9										1			1
12			2							3			5
103			1							1	1		3
105										2			2
107	1												1
108								1					1
109			2					1		1			4
112			6							4			10
1001		1						1		1			3
1002								1		3			4
1003	4				3			2		1		1	11
1004							1						1
1005			6			1		5	2	1		1	16
1007			2										2
1008	1		12	2				1		1		1	18
1009	1		2					1		1		3	8
1010			7					2				1	10
1011			2							1			3
1012	1		2		2			3		5	2		15
Totaal	8	1	45	2	5	1	1	18	2	29	2	8	122

Overstoven plateaus en forten

slcode	0	1	2	3	4	8	9	101	102	103	105	106	107	108	109	1001	1002	1003	1007	1008	1009	Totaal
0																2			1			3
1																3						3
2																1	1					2
3								1														1
5								1														1
8								1								1						2
9												1										1
12								1				1		1		1						4
101	1							2								2						5
102								1							1	1						3
103								5		2	1			3	1					1		13
105														1								1
108	1	1						1						1		1						5
109		1						4						2		1				1		9
110								2						3		1						6
111																		1				1
112								1		1	2			1	1	1				1		8
1001	10	4						4						1								19
1002	1	1						3						4		24				2		35
1003	17	7	2	1	1	4	2	7	2	9	3			2	3	1						61
1004								1			1			3				1				6
1005		2	1					10	2	3				5		4						27
1008	10	2	2					7		1				7	2	2						33
1009		1	1					5				1	1	2	2	3			1			17
1010	7		1					8		5				3		4			1			29
1011								1						1								2
1012		2		1		1		5		9				6	3	6		3		2	2	40
Totaal	47	21	7	2	1	5	2	71	4	30	7	3	1	46	13	59	1	7	1	7	2	337

Uitgestoven laagten

slcode	0	1	9	101	102	103	105	106	107	108	109	1001	1006	1007	1008	1009	Totaal
0												2					2
1				1								5					6
2				1								1					2
3												1					1
7														1			1
8				2													2
9				1													1
10												1					1
12												1					1
102												2			1		3
105				1													1
108				2													2
109		1		3							1					2	7
110				1													1
112				1		1						1				1	4
1001	1		1	2							1						5
1002				1								1					2
1003		1		6													7
1005				1								3					4
1007									1								1
1008		1		9	1					2	1						14
1009				3				1	1	2			1				8
1010	1			2			1			3							7
1011						1											1
1012				1		1											2
Totaal	2	3	1	38	1	3	1	1	2	7	3	18	1	1	1	3	86

Tabel 5.2. Verklaring van de dominantie in de verschillende boom- en struiklagen van de stuifzandbossen.

vegcode	Beslissingsregel
0	geen individuen in laag
1	Pinus sylvestris > 90%
	Pinus sylvestris ≤ 90 en (Betula+Quercus+Fagus) > 50%
2	Betula > 50%
3	Quercus > 50%
4	Fagus > 50%
5	overige menging
	Pinus sylvestris ≤ 90 en (Betula+Quercus+Fagus) ≤ 50%
6	Larix > 50%
7	Pseudotsuga > 50%
8	Pinus sylvestris > 50%
9	overige menging

Voor de SL worden 3 extra vegetatiecodes onderscheiden:

	Pinus ≤ 90 en (Betula+Quercus+Fagus) ≤ 50% en (Rhamnus+Prunus serotina+Amelanchier+Ilex+Sorbus) < 50
6	Larix > 50%
7	Pseudotsuga > 50%
8	Pinus sylvestris > 50%
9	overige menging
	Pinus ≤ 90 en (Betula+Quercus+Fagus) ≤ 50% en (Rhamnus+Prunus serotina+Amelanchier+Ilex+Sorbus) ≥ 50
10	Rhamnus > 50%
11	Prunus serotina > 50%
12	overige menging

De enkelvoudige coderingen conform tabel 5.2 geven de dominanties in resp. BL0 en SL0, opgehoogd met 100 geeft de dominanties binnen BL1 en SL1 weer en de coderingen opgehoogd met 1000 geven de dominantie binnen BL2 en SL2 weer.

5.2 Bosstructuur van de stuifzandbossen

De stuifzandbossen binnen het bosreservatenprogramma liggen vooral op de overstoven plateaus en forten (tabel 5.1). De gelaagdheid van de bossen is voor de drie onderscheiden fysiotopen vergelijkbaar: de meeste bossen hebben een matig open boomlaag met een stamtal tussen 80 en 400 stuks per hectare en een goed ontwikkelde struiklaag met meer dan 800 per hectare. Van alle opnamen heeft 10% geen boomlaag van 12 m of hoger (geen BL). Hieronder valt een aantal lage eikenbossen van Riemstruiken en Starnumansbos en jonge grove-dennen- en beukenbossen in Nieuw Milligen. De overstoven plateaus hebben hier verhoudingsgewijs het grootste aandeel in.

In de uitgestoven laagten komt meer bos met een spaarzaam ontwikkelde struiklaag (minder dan 200 stammetjes per ha) voor.

Open bossen met minder dan 80 stammen per ha bestaan veelal uit grove den, terwijl in de boomlaag in de dichtere bossen meer andere boomsoorten voorkomen (tabel 5.3).

In ruim de helft van de opnamen heeft grove den een stamtalaandeel van 90 % of meer in de boomlaag en in ruim 70 % van het totaal is zijn aandeel meer dan 50%. De gemengde grove-dennenbossen komen in verhouding in gelijke mate voor op de landduinen en overstoven plateaus en forten. Naast grove den komt in deze gemengde bossen zomereik, ruwe berk en een enkele beuk voor (tabel 5.1). De uitgestoven laagten zijn toch vooral het domein van de monoculturen grove den.

Loofbossen (14,1%) bestaan vooral uit voormalige eikenhakhoutbossen (Starnumansbos en Riemstruiken). Beukdominantie op stuifzand komt voor waar enkele zware beuken zijn bijgemengd, zoals in de Stille Eenzaamheid op de randwal langs de beek en in Starnumansbos en Zwarte Bulten. Mengingen met loofhout komen in verhouding meer voor op de overstoven plateaus en forten. Ook monoculturen van meereisende naaldboomsoorten zijn vooral aangetroffen op de overstoven plateaus, maar zijn ook aangeplant in de uitgestoven laagten. De aanplant van meereisend naaldhout lijkt vooral te maken te hebben met voorkeuren van de beheerder (De Heul).

In de verjonging/struiklaag komt maar weinig door grove den gedomineerde verjonging voor (92 opnamen= 17%). Echte verjongingslagen met meer dan 800 grove dennen per ha komt slechts in 5 % voor. Hiervan zijn 11 opnamen jonge aanplant van grove den (BL=0) en 4 opnamen met enkele overstaanders van grove den (BL=1), allen in Nieuw Milligen. Echte verjongingslagen van grove den zijn dus maar weinig aangetroffen en dan alleen maar onder vrij open grove-dennenbos binnen Zeesserveld, Lheebroeker Zand of de Stille Eenzaamheid. Deze verjonging komt meestal voor op de overstoven plateaus of in de uitgestoven laagten.

Veel opnamen laten een volgende generatie met berk, eik en soms beuk zien en geven hiermee een successie aan zoals die ook door Fanta (o.a. 1995?) is beschreven. Vaak ook zijn het nog de struikvormers die de struiklaag domineren en laat een volgende generatie boomvormers nog op zich wachten. Deze besdragende struikvormers als sporkehout (code 10: 9%) komen gelijkelijk verdeeld over de verschillende fysiotopten voor.

Dominantie van Amerikaanse vogelkers komt maar in 3 van de 543 opnamen voor! Wel heeft deze door beheerders vaak gevreesde soort in veel bossen een (klein) aandeel.

Struiklagen met dominantie van verschillende besdragers (code 12) gezamenlijk komt in 16% van de bossen voor. Deze liggen voor een belangrijk deel op de overstoven plateaus en forten.

De beschrijvingen van de bossen zijn gemaakt op verschillende tijdstippen binnen de bosontwikkeling. De meeste bossen verkeren in een boomfase, maar ook jonge en stakenfasen komen voor. Deze laatste bossen vallen in tabel 5.1 in de bossen zonder boomlaag.

De beschrijvingen per bosreservaat die in deze paragraaf worden gegeven zijn algemeen. Hun onderlinge samenhang komt hiermee niet tot uiting. Behalve de fase- en leeftijdsverschillen van de bossen komen ook herhalingen van dezelfde punten op

een later tijdstip voor. Ook hierin is een samenhang tussen opnamen: de opnamen op het tweede tijdstip zijn in de samenvattende tabellen 5.3 t/m 5.x apart weergegeven. In deze tabellen worden stamtallen, gemiddelde dikte van de levende bomen in boomlaag en struiklaag en aantal en gemiddelde dbh van de dode bomen gegeven.

5.3 De stuifzandbossen binnen de verschillende landschappen

In deze paragraaf worden per bosreservaat alleen de bosstructuurtypen beschreven die voorkomen op stuifzand.

5.3.1 Landduinlandschap

Zeesserveld (Clerkx et al. 2003).

Het Zeesserveld bestond bij de eerste inventarisatie uit grove den van bijna 80 jaar. Het bos had een zeer summier ontwikkelde struiklaag, die bij de tweede opname in 2000 sterk was uitgebreid door sporkehout en Amerikaanse krentenboompje en in mindere mate wilde lijsterbes (tabel 5.4). Zomereik en ruwe berk namen af. De uitbreiding van de struiklaag vond plaats waar het stuifzanddek dikker is dan 2 m. Met afnemende dikte van het stuifzanddek over een uitgestoven laagte neemt ook het aantal in de struiklaag af. Grove dennerverjonging komt voor in de uitgestoven laagte. Enkele kleine groepen van zachte berk in de boomlaag komen voor op landduinen. De struiklaag met douglasspar (2 opnamen) is een aanplant onder een scherm van grove den.

Voorkomende bosstructuurtypen:

- Grove den monocultuur met spaarzame struiklaag van Amerikaanse vogelkers en Amerikaans krentenboompje
- Grove den met struiklaag van zomereik, sporkehout, wilde lijsterbes en Amerikaans krentenboompje
- Grove den met verjongingslaag van grove den
- Grove den met verjongingslaag van douglasspar

Het Quin (Clerkx & Jans 1998)

Bosreservaat het Quin bestaat uit opstanden van Corsicaanse den (uit 1961 en 1963) en enkele opstanden met grove den uit 1924 en 1963. Twee opnamen in bosreservaat het Quin liggen op stuifzand, waarvan één in een vrij open zestigjarig grove-dennenbos waarin enkele zomereiken zijn bijgemengd. De struiklaag is hier maximaal 5 m hoog en bestaat uit sporkehout, zomereik, ruwe berk en wat Amerikaanse eiken. In het andere punt domineert Corsicaanse den in stakenfase (30 jaar). De dichtheid van de boomlaag bedraagt circa 1000 st/ha. De maximale hoogte van de boomlaag ligt tussen 10 en 11 m en daarmee wordt deze opname in tabel 5.1 als zonder boomlaag geclassificeerd.

Voorkomende bosstructuurtypen:

- Grove den monocultuur met struiklaag van sporkehout, zomereik en ruwe berk
- Corsicaanse den monocultuur in stakenfase, geen struiklaag

Zwarte Bulten (Broekmeyer & Clercx 1997)

Het bos in Zwarte Bulten omvat meerdere generaties. Binnen de stuifzandfysiotoopen is het bos veelal rond de 90 jaar: een vrij open kronendak met stamtal tussen 80 en 400 stuks (BL1). In de jongere bossen (50 tot 60 jaar) is het stamtal beduidend hoger en verkeert het bos nog in een stakenfase. In deze jongere bossen komt de eerste verjonging van zomereik en ruwe berk voor. Naarmate het grove-dennenbos ouder wordt, breidt de verjonging zich meer uit (tabel 5.3 en 5.4). Besdragende struiken komen in geringe aantallen voor.

Verspreid komen ruwe berk, zomereik en beuk voor in de boomlaag. Op enkele plekken is berk dominant in de boomlaag. Vaker is deze soort bijgemengd in een tweede boomlaag. Beuk is rond 1840 aangeplant in en in de nabije omgeving van het bosreservaat en verjongt zich vanuit deze bronbomen. Grove den bereikt een hoogte van maximaal 23 m, terwijl berk en eik in de gemengde opstanden (BL 108) tot 18 m komen.

Grove den speelt ook een belangrijke rol in de verjonging, vooral op de landduinen. Op de forten en overstoven plateaus zijn de loofboomsoorten dominant in de verjonging.

Voorkomende bosstructuurtypen:

- Grove den stakenfase zonder ondergroei
- Grove den stakenfase met doorlopende struiklaag tot in tweede boomlaag van douglas en berk
- Grove den met tweede boomlaag van grove den en verjongingslaag van beuk, berk en eik
- Grove den met tweede boom laag van ruwe berk en grove den en struiklaag van grove den met eik, ruwe berk en beuk
- Grove den overstaanders met tweede boomlaag van grove den en struiklaag van eik en grove den
- Grove den met tweede boomlaag van ruwe berk en grove den en struiklaag met grove den, douglas en eik
- boomlaag met grove den en berk met struiklaag van eik, ruwe berk, grove den en beuk
- grove den met tweede boomlaag van grove den, ruwe berk en inlandse eik en struiklaag van eik
- grove den gemengd met ruwe berk en beuk met struiklaag van beuk en eik
- gemengde eerste boomlaag van ruwe berk en zomereik met struiklaag van eik en beuk
- verjongingsvlakte met douglas en ruwe berk

Stille Eenzaamheid – West

In het westelijke deel van het bosreservaat is grove den de hoofdboomsoort. In de overgang van het bos langs de Leuvenumse Beek naar het stuifzandlandschap van

afwisselend opgestoven en uitgestoven laagten, ligt de randwal/landduincomplex (hz2a) waarop grove den weliswaar domineert, maar beuk en eik een hoog aandeel in de boomlaag hebben. Vanuit deze wal verjongt beuk zich het achterliggende gebied in. Verder westwaarts nemen de loofboomsoorten in de boom- en struiklaag meer af en worden vervangen door verjongingsgroepen van grove den en de besdragende soorten sporkehout en in mindere mate lijsterbes.

Het stamtal van grove den is in het complex van opgestoven en uitgestoven laagten aanmerkelijk hoger dan op de randwal. De hoogte- en diametergroei blijft hier beduidend achter bij de dennen op de randwal en langs de beek (Schelhaas & Van Dort 2003).

Voorkomende bosstructuurtypen:

- Grove den met struiklaag van ruwe berk
- Grove den met struiklaag van sporkehout (en zomereik en grove den)
- Grove den met enkele ruwe berken in tweede boomlaag en struiklaag van grove den
- Grove den met tweede boomlaag van ruwe berk en grove den en zomereik in struiklaag
- Grove den met tweede boomlaag van ruwe berk en struiklaag van zomereik en hulst
- Grove den met tweede boomlaag van zomereik en struiklaag met grove den en beuk
- Grove den met tweede boomlaag van zomereik en struiklaag met zomereik en beuk
- Grove den bijgemengd met enkele beuk met tweede boomlaag van zomereik en struiklaag met beuk en enkele zomereik en hulst

5.3.2 Droge over- en uitgestoven stuifduinlandschap

Nieuw Milligen

Het bos in Nieuw Milligen bestaat overwegend uit grove-dennenbos uit 1945 en 1977. De oudste en hoogste dennen stammen uit 1910. Hier is het bos open bij een laag stamtal, in de jongere bossen loopt het stamtal sterk op. Het grootste deel verkeert nog in een dichte of een stakenfase. Desondanks komen er vaak dichte verjongingslagen met grove den of ruwe berk of een combinatie van beide. De dichtheden in de verjongingslaag, die meestal slechts enkele meters hoogte bereikt, kunnen oplopen tot vijf- of zesduizend stammetjes per ha. Bij de heropname zijn vooral veranderingen opgetreden in de struik/verjongingslaag. De grootste toename vond plaats onder sporkehout en plaatselijk nam ook Amerikaanse vogelkers sterk toe.

Voorkomende bosstructuurtypen:

- Jong grove-dennenbos uit 1980 vaak met veel eiken- en of berkenverjonging
- Jong grove den uit 1977 met bijmenging van jonge beuk
- Jonge beuk uit 1977 met bijmenging van grove-dennenopslag

- Grove den dichte fase zonder ondergroei
- Grove den dichte fase of stakenfase zonder ondergroei
- Grove den dichte of stakenfase met ondergroei van ruwe berk of grove den in wisselende dichtheden en dominanties
- Grove den stakenfase met verjonging van zomereik en ruwe berk
- Grove den gemengd met ruwe berk en dichte verjonging van grove den en/of ruwe berk

Het Leesten (Clerkx et al. 2002)

Binnen bosreservaat Het Leesten lopen slechts enkele stuifzandruggetjes waarop enkele steekproefcirkels liggen. Binnen deze punten domineert grove den. Enkele zomereiken, ruwe berken of Japanse lariksen zijn bijgemengd. De hoogte bereikte bij de tweede opname (de dennen zijn dan 60 jaar oud) tot ruim 20 m en is daarmee het op één na hoogste stuifzandbos in de onderzochte groep bosreservaten. De dbh groei is vergelijkbaar met andere bossen. Het bos heeft een goed ontwikkelde struiklaag met wilde lijsterbes en ruwe berk (tabel 5.4), maar ook douglas en lariks verjongen zich vanuit aanliggende opstanden.

Voorkomende bosstructuurtypen:

- Grove den boomfase met struiklaag van ruwe berk en lijsterbes
- Grove den boomfase met bijmenging van zomereik en struiklaag van ruwe berk en lijsterbes
- Grove den met bijmenging van Japanse lariks en struiklaag van ruwe berk, douglasspar en Japanse lariks

Riemstruiken

Het zomereikenbos in Riemstruiken is op veel plaatsen laag met stammen van minder dan 12 m, waardoor ze in tabel 5.1 zijn geassocieerd tot 'boomloos'. Het stamtal bedraagt door de meerstammige stoven vaak meer dan 800, waardoor ze zijn geassocieerd tot SL2. Hier komt zelden een struiklaag onder. Wanneer de boomlaag van eik meer open is, verschijnt een struiklaag met sporkehout. In het meest oostelijke vak (vak 33) komt een verjongingslaag met veel lijsterbes (tot 3000 exemplaren per ha) voor. Lijsterbes komt in de andere delen van het bosreservaat niet voor. Soms is grove den bijgemengd of zelfs dominant.

Voorkomende bosstructuurtypen:

- Gesloten eikenbos zonder struiklaag
- Open boomlaag eik met struiklaag van sporkehout (incidenteel met fijnspar of Amerikaanse vogelkers)
- Eik met struiklaag van lijsterbes (soms enkele grove den of Amerikaanse vogelkers)
- Eik gemengd met grove den en een struiklaag van grove den
- Eik gemengd met grove den en een spaarzame struiklaag van lijsterbes en sporkehout
- Grove den zonder struiklaag

Leenderbos

De zuidoosthoek van het Leenderbos ligt op stuifzand. De hier liggende steekproefcirkels vormen een onderdeel van een groter vak met grove den uit 1947. Op het moment van opname zijn de dennen binnen dit vak 45 jaar oud. Het bos verkeert dan nog in een stakenfase met stamtallen tussen 500 en 700 (BL2). De gemiddelde hoogte van het bos ligt rond de 16 m. Twee opnamen (E02, J03) zijn op basis van het stamtal in de boomlaag vanaf 12 m in de klasse BL1 geraakt. Het betreft hier dezelfde opstand als in de andere opnamen, met het verschil dat de bomen gemiddeld iets lager zijn waardoor één deel in de boomlaag en één deel in de struiklaag valt. Dit artefact van de methodiek leidt tot een schijndifferentiatie binnen het Leenderbos. Een struiklaag ontbreekt.

Voorkomende bosstructuurtypen:

- grove den monocultuur zonder ondergroei

Kremboong

De beide opnamen in Kremboong worden gedomineerd door zomereik in stakenfase. Het bos op de stuifzandruggen is gelaagd. Een enkele grove den is bijgemengd in de boomlaag. In de struiklaag verschillen de beide opnamen door het voorkomen van vogelkers (*Prunus padus*) in de ene opname en sporkehout in de andere. Het aantal van deze verjonging loopt hoog op (tabel 5.4). In beide opnamen komt daarnaast een vrij hoog aandeel lijsterbes voor.

Voorkomende bosstructuurtypen:

- Zomereik met tweede boomlaag van ruwe berk en hulst en struiklaag van lijsterbes en sporkehout
- Zomereik en enkele grove dennen met tweede boomlaag van ruwe berk en hulst en struiklaag van lijsterbes en vogelkers

Mattemburgh

Het grove-dennenbos dat tussen 1840 en 1860 werd aangelegd in heide domineert nog altijd. Na de bosaanleg is geen beheer meer uitgevoerd, behalve het rooien van enkele dode bomen als brandhout. De aanwezige zomereiken zijn verjonging van de bij ontginning aangelegde lanen met eik. Deze tweede generatie eik vormt een tweede boomlaag met een hoogten tussen 7 en 20m (Clerkx e.a. 2001). Een belangrijk aandeel van deze bomen zit in de boomlaag hoger dan 12 m. De verjonging van eik vond in twee perioden plaats: een voorverjonging tussen 1916 en 1932 en de belangrijkste golf tussen 1943 en 1949 (Gorris 2002). Verjonging van grove den trad op rond 1920, 1940 en 1960.

Verspreid in het bos komen zeedennen (*Pinus pinaster*), beuken en berken voor in de boomlaag.

De eerste boomlaag is redelijk open. Natuurlijke sterfte veroorzaakte een stamtalreductie naar stamtallen tussen enkele tientallen tot 400 dennen per ha.

Doordat vrijwel alle afgestorven bomen in het bos zijn achtergebleven, is het volume dood hout in de kernvlakte Mattemburgh (ruim 60 m³/ha) beduidend hoger dan in andere bosreservaten met grove den (Clerkx et al. 2001).

Voorkomende bosstructuurtypen:

- Grove den met tweede boomlaag van zomereik en summiere struiklaag met sporkehout en lijsterbes
- Grove den met tweede boomlaag van zomereik en ruwe berk en summiere struiklaag met van ruwe berk
- Grove den met tweede boomlaag van zomereik en goed ontwikkelde struiklaag van lijsterbes en sporkehout
- Grove den met tweede boomlaag van ruwe berk en summiere struiklaag met sporkehout en lijsterbes
- Grove den met tweede boomlaag van ruwe berk en zomereik en struiklaag met ruwe berk en grove den
- Grove den met tweede boomlaag van zomereik en beuk en struiklaag van sporkehout
- Grove den met tweede boomlaag van zomereik en beuk en struiklaag van sporkehout en ruwe berk
- Grove den met enkele beuk en tweede boomlaag met zomereik en berk, geen struiklaag

5.3.3 Vochtige over- en uitgestoven stuifduinlandschap

Lheebroeker Zand

In Lheebroeker Zand komen meerdere bostypen naast elkaar voor. De grove-dennenbossen stammen uit verschillende tijden. Verspreid in het kronendak van grove den komen kleine groepjes zwarte dennen voor. Ondanks de leeftijdsverschillen tussen de grove-dennenopstanden is de variatie in stamtal in de boomlaag klein. De meeste grove-dennenopstanden uit 1925 hebben een goed ontwikkelde struiklaag van zomereik, ruwe berk en recentelijk sterk toegenomen sporkehout (tabel 5.4). Ook Amerikaanse vogelkers breidt zich uit, vooral op de overstoven profielen. Eikendominantie komt slechts in enkele kleine opstanden voor. Deze eikenbossen uit 1925 hebben een goed ontwikkelde struiklaag waarin vooral besdragende soorten (Tabel) voorkomen. De struiklaag met eik en berk vestigt zich eerst op de forten, van waar uit de overstoven plateaus worden gekoloniseerd. In een volgend stadium vindt uitbreiding in de uitgestoven laagten plaats. Na eik vestigt sporkehout zich eerst op de overstoven plateaus en daarna in de uitgestoven laagte (Clerkx et al 2002).

De struiklaag ontbreekt nagenoeg in een opstand van grove den met vliegdenkarakter uit 1896. Hier domineert kraaihei in de kruidlaag, die verjonging van bomen bemoeilijkt.

Jong grove-dennenbos komt voor op twee voormalige stormvlakten. Enkele kleinere blokken zijn in 1938 ingeplant met fijnspar waarin 3 opnamen liggen. Eén blok heeft een goed ontwikkelde struiklaag van sporkehout en lijsterbes. Elders in het fijnsparrenbos is de struiklaag nauwelijks ontwikkeld.

Vanuit een naburige beukenopstand verjongt beuk zich in het bosreservaat. Ook hulst breidt zich geleidelijk uit (tabel 5.4)

Voorkomende bosstructuurtypen:

- Grove den monocultuur met open vliegdenachtig karakter
- Grove den met struiklaag van zomereik, ruwe berk, sporkehout, lijsterbes, sporkehout en krentenboompje
- Grove den met dichte struiklaag van sporkehout, lijsterbes en krentenboompje en zomereik
- Grove den monocultuur, gesloten opstand met slecht ontwikkelde struiklaag
- Jonge grove den, jonge en dichte fase
- Eik met goed ontwikkelde struiklaag van sporkehout, lijsterbes en Amerikaans krentenboompje
- Fijnspar zonder ondergroei
- Fijnspar met struiklaag van sporkehout en lijsterbes

Dieverzand

Het bos in bosreservaat Dieverzand wordt gedomineerd door grove den en is met een stamtaal van gemiddeld ruim 250 per ha vrij open. De verticale structuur van de boomlaag is echter gevarieerd, de hoogten kunnen uiteenlopen van 10 tot 22 m binnen eenzelfde plot. Dit brengt weer met zich mee dat enkele van deze bomen in de struiklaag (SL tabel 5.1) terecht zijn gekomen, terwijl ze net zoals in Leenderbos onderdeel vormen van een boomlaag. Behalve deze bomen komen er ook grove dennen van een andere generatie in de struiklaag voor. Deze zijn met een hoogte van 4 tot 7 aanmerkelijk lager.

Plaatselijk komen enkele dikke zomereiken en ruwe berken in de boomlaag voor (tabel 5.3 en 5.5).

De struiklaag is soortenrijk met hier en daar veel sporkehout, verder zomereik en berk. De aantallen wisselen sterk en ook de dominantie van soorten verschilt. Onder een open boomlaag van grove den kan een goed ontwikkelde struiklaag met zomereik en sporkehout voorkomen. Onder een meer gesloten kronendak van grove den, verjongt zich zomereik, sporkehout en soms grove den. Sporkehout komt vrijwel overal voor, maar is minder waar loofsoorten in de boomlaag zijn bijgemengd.

Voorkomende bosstructuurtypen:

- Grove den met struiklaag van zomereik en sporkehout
- Grove den met enkele zomereiken bijgemengd met struiklaag van ruwe berk en zomereik
- Grove den met enkele zomereiken bijgemengd met struiklaag van zomereik en lijsterbes
- Grove den met enkele zomereiken bijgemengd met struiklaag van sporkehout
- Grove den met enkele ruwe berken bijgemengd met struiklaag van zomereik
- Grove den met enkele ruwe berken bijgemengd met struiklaag van zomereik en ruwe berk

De Heul

Bosreservaat De Heul is binnen deze studie het meest divers in soortensamenstelling. Behalve grove den komen diverse opstanden met douglasspar, Japanse lariks en Oostenrijkse den voor. Daarnaast is reuzenzilverspar (*Abies grandis*) aangeplant. De grove- dennenopstanden verkeren allen in boomfase. Vaak zijn het monoculturen met stamtalaandeel van 90% of meer, maar ook mengingen met zachte of ruwe berk treden op. Soms vormt berk een tweede boomlaag onder de grove den. Een menging met enkele Amerikaanse eik en *Tsuga canadensis* komt voor. Hieronder komt eenzelfde struiklaag voor als elders onder grove den: lijsterbes, sporkehout en zomereik domineren de verjonging.

Japanse lariks domineert vier opnamen. De verjonging varieert sterk in stamtal en samenstelling.

Douglasaanplant stamt uit de tweede helft van de jaren '50. De jongste aanplant uit 1960 verkeert in een stakenfase en herbergt ondanks een hoger stamtal (900) een goed ontwikkelde struiklaag met ruwe berk (1000 stuks) en douglas (700 stuks). In andere douglasmonoculturen is de verjonging divers in stamtal en soortensamenstelling, soms ontbreekt de struiklaag volledig. (Clerkx 2001).

Zowel douglas als lariks zijn op de overstoven en in de uitgestoven laagten aangeplant.

Voorkomende bosstructuurtypen:

- Grove-dennenbos met struiklaag van sporkehout en zomereik
- Grove den met dichte struiklaag van sporkehout, lijsterbes en soms Am. vogelkers
- Grove den met dichte struiklaag van ruwe berk
- Grove den met dichte struiklaag van grove den, sporkehout (en soms lijsterbes)
- Jong grove-dennenbos zonder ondergroei
- Jong grove-dennenbos met verjongingslaag van reuzenzilverspar en *Tsuga*
- Douglas gemengd met grove den met dichte struiklaag van ruwe berk en douglas
- Douglas met struiklaag van reuzenzilverspar, ruwe of zachte berk en douglas
- Douglasbos zonder ondergroei
- Japanse lariks met bijmenging van grove den en zachte berk met struiklaag van Weymouthden en zomereik
- Japanse lariks met verjonging van Weymouthden
- Japanse lariks met verjonging van grove den en Japanse lariks
- Japanse lariks met summiere struiklaag
- Grove den gemengd met ruwe berk en struiklaag van sporkehout en lijsterbes
- Grove den gemengd met ruwe berk en struiklaag van grove den en beuk
- Oostenrijkse den met struiklaag van sporkehout en lijsterbes
- Oostenrijkse den met struiklaag van lijsterbes en douglas

5.3.4 Vochtige matig rijke overstoven stuifduinlandschap

Starnumansbos (Clerkx & Van Hees 1999)

Het Starnumansbos is een voormalig eikenhakhoutbos dat omstreeks 1960 is omgezet op spaartelgen. Het bos heeft het karakter van een middenbos door de rond 1900 tussengeplante overstaanders van grove den. Plaatselijk domineert den. De laag met grove den is gemiddeld enkele meters hoger dan de eik (tabel 5.6).

Afwisseling in dominantie tussen zomereik en grove den geven het bos een heterogeen karakter. In de periode tussen de twee opnamen is een aantal oude grove dennen afgestorven, waardoor de dominantie van eik toenam (tabel 5.3). Veel zwaar dood hout is niet aanwezig.

Beuk vindt vanuit de struiklaag zijn weg naar de boomlaag.

In de struiklaag heeft sporkehout zijn dominante positie afgestaan aan wilde lijsterbes.

Sitkaspar en douglas komen als menging voor in een kleine opstand die is aangelegd na de stormen van 1972 en 1973.

Voorkomende bosstructuurtypen:

- Zomereik onder scherm van oude grove den met struiklaag van sporkehout
- Zomereik gemengd met grove den (in wisselende dominantieverhoudingen) met struiklaag van sporkehout en soms lijsterbes
- Zomereik jonge boomfase
- Zomereik gemengd met ruwe berk en soms beuk
- Grove den met struiklaag van zomereik
- Sitkaspar bijgemengd met douglasspar met struiklaag van sporkehout en ruwe berk

Stille Eenzaamheid- Oost (Schelhaas & Van Dort 2003)

Het bos langs de Leuvenumse beek heeft een geheel eigen karakter. Het wordt gedomineerd door loofbos van zomereik, met bijmenging van ruwe en zachte berk en beuk. Daarnaast komt wat dikke grove den voor. De stamtallen in de opnamen lopen sterk uiteen. Waar een dichtere boomlaag van zomereik voorkomt, is een door beuk gedomineerde verjongingslaag aangetroffen. Eik domineert de verjonging waar een gemengde boomlaag voorkomt, terwijl een gemengde verjonging voorkomt onder een redelijk open door eik gedomineerde boomlaag (BL1).

Dichtheden en dominanties van soorten in de struiklaag wisselen elkaar op zeer korte afstand af (veldwaarneming).

Voorkomende bosstructuurtypen:

- Boomlaag van zomereik met enkele ruwe berk, grove den en beuk, dichte struiklaag met beuk
- Eerste boomlaag met zomereik, grove den en ruwe berk, tweede boomlaag met eik en struiklaag van beuk, lijsterbes en sporkehout
- Eerste boomlaag van grove den en ruwe berk, tweede boomlaag van beuk en zomereik, struiklaag nauwelijks ontwikkeld



Foto 5.1. Oud bos in het oostelijke deel van de Stille Eenzaamheid met zomereik, grove den en beuk. Hier verjongt beuk goed en zal een volgende generatie bos vormen

5.4 Structuurdynamiek

In de stuifzandbossen Starnumansbos, Lheebroeker Zand, Zeesserveld en Nieuw Milligen zijn de opnamen in een deel van de steekproefcirkels herhaald.

In het Starnumansbos gingen enkele oude grove dennen dood, waardoor de dominantie van zomereik in verhouding toenam. Veel dunne eikjes zijn eveneens doodgegaan. De stamtaalreductie is verder op conto van lijsterbes en sporkehout te schrijven. De toename van de hoeveelheid dood hout vertaalt zich in een toename van brede stekelvaren, vooral op de overstoven delen. De dominantie van pijpenstrootje bij eerste opname is na acht jaar vervangen door dominantie van stekelvaren, soms van kamperfoelie, die bij tweede opname voor het eerst is gekarteerd (Clerkx & Van Hees 1999).

Het grove-dennenbos van circa 75 jaar oud in Zeesserveld had een zeer summier ontwikkelde struiklaag, die twaalf jaar later sterk was uitgebreid door sporkehout en Amerikaanse krentenboompje en in mindere mate wilde lijsterbes (tabel 5.4). Zomereik en ruwe berk in de struiklaag namen zelfs af.

In het Lheebroeker Zand hebben de grove-dennenopstanden uit 1925 een goed ontwikkelde struiklaag van zomereik, ruwe berk en recentelijk sterk toegenomen sporkehout (tabel 5.4). Ook Amerikaanse vogelkers breidt zich uit, vooral op de overstoven profielen. De struiklaag met eik en berk vestigt zich eerst op de forten, van waar uit de overstoven plateaus worden gekoloniseerd. In een volgend stadium vindt uitbreiding in de uitgestoven laagten plaats. Na eik vestigt sporkehout zich eerst op de overstoven plateaus en daarna in de uitgestoven laagte (Clerkx et al 2002). In het oude, open grove-dennenbos uit 1896 met dominante kruidlaag van *Empetrum* verandert weinig: nauwelijks struiklaagontwikkeling, elders wordt de kraaiheide langzaam vervangen door bochtige smele

De eikenbossen uit 1925 hebben een goed ontwikkelde struiklaag waarin vooral besdragende soorten voorkomen.

Bij de heropname in Nieuw Milligen zijn vooral veranderingen opgetreden in de struik- en verjongingslaag. De grootste toename vond plaats onder sporkehout en plaatselijk nam Amerikaanse vogelkers sterk toe.

Opvallend is dat de grove-dennenbossen in Zeesserveld (87 jr.), Lheebroeker Zand (75 jr.) en Nieuw Milligen (max. 75 jr., en tweede generatie 22 jr.) alle betrekkelijk jong zijn, van de eerste generatie met weinig ontwikkelde struiklaag, waarin later bij de tweede opname een toename van besdragende soorten (vooral sporkehout) optreedt. Deze toename is ogenschijnlijk niet gebonden aan fysiotoop, alleen de snelheid waarop de verschillende fysiotoopen worden gekoloniseerd verschilt. Behalve sporkehout zijn Amerikaanse vogelkers en Amerikaans krentenboompje in Lheebroeker Zand en Zeesserveld flink uitgebreid (niet in Nieuw Milligen). Ook in Stille Eenzaamheid (bos 120-150 jaar oud) komt veel sporkehout voor. In Mattemburgh (ca 150 jaar) wordt de struiklaag eveneens gedomineerd door sporkehout. Daarnaast komt wilde lijsterbes voor. Al eerder heeft in Mattemburgh een verjongingsgolf met zomereik plaatsgevonden. Deze bomen vormen inmiddels een tweede boomlaag. In de struiklaag speelt eik geen rol meer. Wel vindt geregeld verjonging van ruwe berk plaats.

In het algemeen lijken zomereik en ruwe berk eerst te verjongen (Zeesserveld, Mattemburgh, Lheebroeker Zand), waarna de verjonging van deze soorten weer iets afneemt en besdragende soorten de dominantie in de struiklaag overnemen. Starnumansbos is hierin anders: hier nemen de besdragende af. Mogelijk spelen de bosouderdom of de duidelijk vochtiger omstandigheden hier een belangrijke rol.

De stuifzandbossen worden in het algemeen gedomineerd door grove den, met uitzondering van Starnumansbos, Riemstruiken en Kremboong. De grove-dennenbossen zijn meestal nog vrij jong. De oudere bossen van Mattemburgh, Zwarte Bulten en Stille Eenzaamheid laten een tweede boomlaag met zomereik en ruwe berk zien. Hier is een duidelijke ontwikkeling naar een eikenbos gaande.

5.5 Bosontwikkeling in de literatuur

Fanta (1982) geeft in zijn successiemodellen voor grove-dennenbossen op vaaggronden juist ingroei van zomereik en berk weer. Hij spreekt niet over de rol van struiken. In 1986 bespreekt Fanta de primaire successie in uitgestoven laagten vanaf de eerste begroeiing met *Corynephorus canescens*. Na 40 jaar is sprake van een grove-dennenopstand. Als deze circa 30 jaar oud is komt *Calluna* erin en nog eens 15 jaar later *Deschampsia*. De eerste houtigen (berk, eik en lijsterbes) verschijnen al het bos 60 jaar oud is. Dit is vergelijkbaar met de jongste bossen die in deze studie zijn beschouwd (Lheebroeker Zand, Nieuw Milligen (beide eerste inventarisatie) en het Leenderbos). Blauwe en rode bosbes en kraaiheide verschijnen rond 100 jaar en iets later sporkehout. Dit laatste zien we ook in de bosreservaten bij de opvallende toename van sporkehout bij de tweede inventarisatie in Zeesserveld (90 jaar), Lheebroek (75 jaar) en Nieuw Milligen (75 jaar). Dat in de bosreservaten sporkehout in jongere opstanden zich uitbreiden zou te zijn verklaren doordat het hier vooral om overstoven terreinen en landduinen gaat.

Prach (1989) onderscheidt meerdere fasen in de successie van het stuifzandgebied en onderscheidt tevens de verschillende stuifzandvormen (forten, duinen, uitgestoven laagten). Hierin spelen ook besdragende struiken een rol. Na vestiging berk (na *Pinus*) volgen eik, lijsterbes, Amerikaanse vogelkers, sporkehout en krentenboompje, dan beuk, daarna kamperfoelie en tot slot hulst.

Lust et al (1998) vinden in een 70 jarige grove-dennenbos op voormalige hei die omgeven wordt door een strook loofhout, een sterk ontwikkelde verjongingslaag (7000/ha) van loofsoorten (zomereik en Amerikaanse eik, lijsterbes en Amerikaanse vogelkers), met een hoog aandeel vogelkers. Verjonging van grove den komt alleen voor waar vogelkers is bestreden of ontworteld.



Foto 5.2. Oud grove-dennenbos op landduinen in de Zwarte Bulten. De beuk rechts zorgt voor verjonging midden en links op de foto.

Tabel 5.3. Gemiddeld stamtal per soort in de boomlaag vanaf 12 m hoogte.

Rsv	Fagus sylvatica	Quercus robur	Betula pendula	Betula pubescens	Picea abies	Pinus sylvestris	Pinus nigra	Pseudotsuga menziesii	Picea sitchensis	Larix leptolepis	Tsuga canadensis	Quercus rubra	Pinus strobus	Pinus nigra nigra	Pinus pinaster	Totaal
Dieverzand		1,7	0,9		1,7	266,1										270,4
De Heul		0,63	11,3	19,4	18,8	128,8		47,5		40,6	1,3	0,6	14,4	10,6		293,8
Kremboong		830,0				10,0										840,0
Leenderbos						575,0										575,0
Leesten 1988		20,0	15,0			565,0				20,0						620,0
Leesten 2000		26,7	26,7			500,0				26,7						580,0
Lheebroek 1988		32,4	1,2		11,8	230,6	3,0					1,5				280,6
Lheebroek 1999	0,7	28,7	10,7		14,0	220,7	2,7					3,3	1,3			282,0
Mattemburgh	2,7	64,3	12,9	1,4		143,6									30,0	255,0
Nieuw Milligen 2002	5,5		18,6			380,0	1,4								2,1	407,6
Nieuw Milligen 1989		0,5	8,8			297,2										306,5
't Quin						300,0										300,0
Riemstruiken		257,3	2,7			3,6										263,6
Starnumansbos 1989	1,4	62,1	16,6		0,7	50,3		10,3	21,4							162,8
Starnumansbos 1997	2,4	83,5	16,5		2,4	37,7		7,1	12,9							162,4
StilleEenzaamheid Oost	26,7	226,7	13,3	20,0		66,7										353,3
StilleEenzaamheid West	11,3	3,6	5,1	1,0		230,8										251,8
Zwarte Bulten	2,8	3,9	50,6			360,0	0,4	11,0								428,6
Zeesserveld 2000			1,2	2,4		401,2										404,7
Zeesserveld 1989			0,00	0,00		407,8										407,8

Tabel 5.4. Gemiddelde dbh (cm) per soort inde boomlaag vanaf 12 m hoogte.

R _{sv}	Fagus sylvatica	Quercus robur	Betula pendula	Betula pubescens	Picea abies	Pinus sylvestris	Pinus nigra	Pseudotsuga menziesii	Picea sitchensis	Larix leptolepis	Tsuga canadensis	Quercus rubra	Pinus strobus	Pinus nigra nigra	Pinus pinaster
Dieverzand		45,0	35,0		28,0	27,4									
De Heul		47,0	21,3	22,8	16,7	29,9		25,7		28,4	32,0	38,0	26,2	30,5	
Kremboong		16,2				32,0									
Leenderbos						20,7									
Leesten 1988		18,0	15,3			21,1				21,8					
Leesten 2000		22,3	15,5			25,1				26,8					
Lheebroek 1988		25,3	19,5		17,6	26,7	27,7					40,6			
Lheebroek 1999	20,0	29,1	13,5		21,0	30,2	35,5					46,4	17,5		
Mattemburgh	37,8	24,1	21,0	10,5		39,0									42,3
Nieuw Milligen 2002	12,6		16,3			23,0	22,5								32,3
Nieuw Milligen 1989		23,0	20,4			21,0									
't Quin						23,7									
Riemstruiken		18,0	17,7			37,5									
Starnumansbos 1989	35,0	19,5	17,1		38,0	45,0		26,1	25,87						
Starnumansbos 1997	43,0	18,7	18,6		41,0	47,7		32,2	27,45						
StilleEenzaamheid Oost	29,3	24,7	38,5	16,0		47,2									
StilleEenzaamheid West	32,7	21,1	21,9	26,5		31,8									
Zwarte Bulten	50,6	30,7	18,5			23,1	24,0	18,1							
Zeesserveld 2000			15,0	15,5		26,0									
Zeesserveld 1989			0,0	0,0		23,6									

Tabel 5.5. Gemiddeld aantal bomen en struiken per ha per soort in de laag tot 12 m

Reservaat	Zomereik	Ruwe berk	Zachte berk	Grove den	Beuk	Wilde lijsterbes	Sporkehout	Amerikaanse vogelkers	Amerikaans krentenboompje	Hulst	overige loofbomen	Overige naaldbomen	Overige loofstruiken
't Quin	220,6	216,0		20,0			401,2				87,2	520,0	
Zeesserveld 1989	44,3	45,5	3,7	97,3		26,6	47,2	4,3	86,6	0,9		52,3	
Zeesserveld 2000	27,2	26,0		178,0		126,4	355,0	459,3	392,7			85,1	
Stille Eenzaamheid West	173,8	82,5	2,3	793,6	101,7	36,4	1019,2	87,6		28,5	15,0	2,9	0,8
Zwarte Bulten	378,4	645,2		972,5	137,2	36,6	8,3	12,0			1,2	58,8	1,2
Leenderbos		6,9		115,6									
't Leesten 1989		868,8		10,0	7,7	563,3		138,9				35,9	7,7
't Leesten 2000	72,0	424,9		13,3	82,3	617,3		138,2				47,8	
Nieuw Milligen 1989	430,9	1159,9		2049,3	154,7		46,8	24,9	0,5		0,5	44,1	16,9
Nieuw Milligen 2002	346,5	594,4	11,9	917,7	226,7	20,1	809,5	101,3			32,4	62,9	0,6
Riemstruiken	1054,0	5,1		107,3		1346,6	437,3	64,7			0,5	4,5	
Kremboong	395,4	46,3	145,4			1704,9	600,1			55,4		15,4	1990,7
Mattemburgh	145,4	181,0	15,4	29,9		66,7	400,3				1,4		
Dieverzand	182,9	83,8		167,1		24,2	784,6	2,7	1,3		12,0	0,9	
Lheebroek 1988	444,3	277,2		550,0	1,2	171,8	87,2	83,4	131,7		5,0	54,9	0,5
Lheebroek 1999	377,3	152,1		523,3	2,1	137,9	567,4	310,9	163,9	15,4	15,4	43,8	
De Heul	62,9	255,6	118,5	481,2	22,6	498,9	722,8	161,8	37,0		13,4	358,1	5,1
Starnumansbos 1989	1738,6	312,3		5,9	10,1	390,7	691,3	37,5			1,7	38,2	
Starnumansbos 1997	893,9	180,3		2,2	6,2	485,2	397,2	49,0			5,1	44,2	
Stille Eenzaamheid Oost	473,9	0,0	0,0	0,0	2111,5	257,2	195,5	10,3		10,3	0,0		

Tabel 5.6. Gemiddelde hoogte in dm per soort van bomen in de boomlaag vanaf 12 m.

Rsv	Grove den	Zomereik	Ruwe berk	Zachte berk	Beuk	Fijnspar	Zwarte den	Douglaspasp	Sitkaspar	Japane lariks	Tsuga	Amerikaanse eik	Zeeden
t Quin	146,7												
Zeesserveld 1989	147,7												
Zeesserveld 2000	167,5		130,0	140,0									
Stille Eenzaamheid-West	183,2	153,0	150,0	170,0	197,0								
Zwarte Bulten	168,0	151,8	150,8		207,5		130,0	147,5					
Leenderbos	158,5												
leesten 1988	174,6	155,0	147,5							195,0			
leesten 2000	211,4	171,3	146,7							237,5			
Mattemburgh	195,1	151,5	164,3	260,0	187,5								178,8
Nieuw Milligen 1989	142,1	145,0	147,1										
Nieuw Milligen 2002	162,9		144,7		131,0		147,5						
Riemstruiken	142,5	133,1	143,3										
Kremboong	150,0	139,3											
De Heul	180,4	170,0	141,8	151,4		165,8		201,9		229,7	142,5	160,0	
Lheebroek 1988	151,3	152,1	154,2			150,2	160,8					170,0	
Lheebroek 1999	170,5	165,7	135,7		150,0	159,8	170,0					185,0	
Dieverzand	160,9	150,0	140,0			205,0							
Starnumansbos 1989	158,7	143,9	144,9		142,5	170,0		191,0	194,0				
Starnumansbos 1997	169,6	143,5	147,9		145,0	152,5		196,7	206,4				
Stille Eenzaamheid-oost	221,7	166,4	242,5	190,0	183,3								

Tabel 5.7. Gemiddelde aantallen dode stammen per soort per ha, verdeeld over (schadecode) hangend (6), staand (7) en liggend dood hout (8) van de belangrijkste soorten. *= incl. zachte berk.

N cirkels	jaar	schade	Zomer-eik	Ruwe berk	Grove den	Overige loof-soorten	Overige naald-soorten
Starnumansbos	1989	6	1.1		4.9		
	1989	7	175.7	4.9	5.9	1.1	2.2
	1989	8	1.1		22.7		2.2
	1997	6			1.1		
	1997	7	397.8	26.7	2	11.1	7.8
	1997	8	12.2	7.8	33.3		2.2
Lheebroeker Zand	1988	6			0.3		
		7	1.5	0.3	8.7		2.1
		8	0.3	0.9	25.7		
	1999	6	0.7		1.3		
		7	6.0		13.3	0.7	3.3
	8	0.7		33.3			
Zeesserveld	1989	7			1		
		8			42.8		
	2000	7			10.6		
		8			52.9		
Nieuw Milligen	1989	7		0.6	3.2		1.0
		8			13.9		1.3
	2002	7	0.6	8.5	44.2	0.6	0.6
		8		1.8	47.9		3.6
Het Leesten	1988	7			5.0		
		8			115.0		
	2000	7		6.7	13.3		6.7
		8			73.3		
Het Quin	1990	6			1		
		7					10.0
		8			1		
Riemstruiken	1991	6	10.7		0.5	0.5	
		7	302.0	1.0		0.5	
		8	1.5			0.5	
Zwarte Bulten	1991	6			1.2		
		7	0.4	5.0	18.8		
		8		3.5	76.9		1.2
Leenderbos	1992	7			1.7		
		8			1.7		
Dieverzand	1992	6			1.8		
		7			50.9		
		8		1.8	53.6		
De Heul	1999	6			1.2		
		7		8.9*	10.6		4.1
		8		5.3*	49.4		21.2
Kremboong	1998	7	64			10.0	
		8	2				
Stille Eenzaamheid West	2000	6			0.5		
		7	10.5	3.8	19.5		

N cirkels	jaar	schade	Zomereik	Ruwe berk	Grove den	Overige loofsoorten	Overige naaldsoorten
		8	1.9	5.2	25.7	0.5	
Mattemburgh	1998	6	0.7		1.4		
		7	95.7	3.6	81.4	2.9	
		8	12.1	2.1	82.1		0.7
Stille Eenzaamheid Oost	2000	7	47.1		23.5		
		8		6.7			

Tabel 5.8. Gemiddelde dbb van de dode stammen voor zomereik, ruwe berk en grove den, uitgesplitst naar categorie dood hout.

rsv_code	jaar	schade	Zomereik	Ruwe berk	Grove den
Starnumansbos	1989	6	7.0		16.7
		7	7.4	7.0	27.7
		8	24.5		20.1
	1997	6			16.0
		7	9.1	8.1	39.3
		8	9.3	10.0	19.6
Lheebroeker Zand	1988	6			33.0
		7	15.6	6.0	20.1
		8	9.0	11.3	17.5
	1999	6	7.0		23.5
		7	16.8		18.8
		8	6.0		14.7
Zeesserveld	1989	7			20.1
		8			16.8
	2000	7			21.0
		8			17.6
Nieuw Milligen	1989	7			13.6
		8			13.4
	2002	7	5.0	9.5	8.3
		8		7.5	8.4
Het Leesten	1988	7			15.0
		8			14.2
	2000	7		9.0	26.0
		8			20.8
Het Quin	1990	6			23.0
		7			
		8			19.0
Riemstruiken	1991	6	8.2		34.0
		7	8.6	13.5	
		8	11.7		
Zwarte Bulten	1991	6			15.7
		7	6.0	9.5	13.8
		8		13.7	18.4
Leenderbos	1992	7			18.0
		8			16.0

rsv_code	jaar	schade	Zomereik	Ruwe berk	Groveden
Dieverzand	1992	6			17.5
		7			16.3
		8		18.5	17.9
De Heul	1999	6			27.0
		7		10.3	17.6
		8		11.7	18.9
Kremboong	1998	7	9.1		
		8	16.5		
Stille Eenzaamheid-West	2000	6			33.0
		7	11.0	15.9	22.2
		8	13.5	20.9	21.2
Mattemburgh	1998	6	19.0		35.5
		7	11.2	16.4	32.0
		8	14.2	17.7	25.3
Stille Eenzaamheid-Oost		7	9.6		40.0
		8	13.0	19.0	30.1

5.6 Literatuur

- Broekmeyer, M.E.A., 1995. Bosreservaten in Nederland. IBN rapport 133. Instituut voor Bos en Natuuronderzoek, Wageningen, 87 p.
- Broekmeyer, M.E.A. en A.P.P.M. Clerkx, 1997. Vegetatie en bosstructuur van het bosreservaat De Zwarte Bulten. IBN-rapport 257. Instituut voor Bos - en Natuuronderzoek, Wageningen. 77 p.
- Clerkx, A.P.P.M. 2001. Bosreservaat De Heul. Bosstructuur en vegetatie bij aanwijzing tot bosreservaat. Alterra, Research Instituut voor de Groene Ruimte. Rapport nr. 371.
- Clerkx, A.P.P.M. & W.W.P. Jans. 1998. Bosstructuur en vegetatie bosreservaat 'T Quin. IBN-DLO rapport 394. Instituut voor Bos en Natuuronderzoek, Wageningen, 33 pp.
- Clerkx, A.P.P.M. en A.F.M. van Hees, 1999. Bosdynamiek in het Starnumansbos. IBN-DLO rapport 398. Instituut voor Bos en Natuuronderzoek, Wageningen, 36 pp.
- Clerkx, A.P.P.M., M.J. Schelhaas & M.E. Sanders. 2001. Bosreservaat Mattemburgh. Bosstructuur en vegetatie bij aanwijzing tot bosreservaat. Alterra, Research Instituut voor de Groene Ruimte. Rapport nr. 223.
- Clerkx, A.P.P.M., S.M.J. Wijdeven & M.E. Sanders. 2002. Bosdynamiek in bosreservaat Lheebroeker Zand. Alterra-rapport 537.
- Clerkx, A.P.P.M., M.E. Sanders & R.J. Bijlsma. 2002. Bosdynamiek in bosreservaat Het Leesten. Alterra-rapport 556.
- Clerkx, A.P.P.M., D.M. de Goede & M.E. Sanders, 2003. Bosdynamiek in bosreservaat Zeesserveld. Alterra-rapport 668.
- Clerkx A.P.P.M. & R.J. Bijlsma, 2003. Veluwe heide blijkt open boslandschap na ecologische interpretatie van het kadastrale archief van 1832. De Levende Natuur 104: 148-155

- Fanta, J. 1982. Natuurlijke verjonging van bos op droge zandgronden. Wageningen. Rapport RBL De Dorschkamp
- Gorris, R. 2002. Dendrochronologische analyse van spontane verjonging van zomereikw onder grove den in het bosreservaat Mattemburgh. Scriptie Universiteit Gent.
- Lust, N. D. Maddelein & S. Meyen. 1989. Rehabilitation of forest ecosystems on former heathlands by a first generation of scots pine. *Silva Gandavensis*. Nr 54.
- Prach K., 1989. Primary forest succession in sand dune areas. Wageningen De Dorschkamp. Report 544.
- Schelhaas, M.J. & K.W. van Dort. 2003. Bosreservaat De Stille Eenzaamheid. Bosstructuur en vegetatie bij aanwijzing tot bosreservaat. Alterra-rapport 746.

Bijlage 1 Vegetatiegegevens in de proefvlakken in de stuifzandbossen

Aantal proefvlakken (n) en gemiddelde bedekking (bed) per soort per vegetatielaag per fysiotoop. N: totaal aantal proefvlakken per fysiotoop. Soorten zijn geordend naar boom-, struik-, kruid- en moslaag (b1, s1, k1 en m). Fysiotoopen: landduinen (2a), forten en overstoven terrein (2b) en uitgestoven laagten (2c).

N	De Heul	0		17		17	
		2a n	2a bed	2b n	2b bed	2c n	2c bed
b1	<i>Betula pendula</i>			11	20.0	8	11.6
b1	<i>Larix kaempferi</i>			3	33.3	1	40.0
b1	<i>Picea abies</i>					2	35.0
b1	<i>Pinus nigra</i> var. <i>nigra</i>			2	40.0		
b1	<i>Pinus sylvestris</i>			10	27.0	11	38.2
b1	<i>Prunus serotina</i>			5	22.0		
b1	<i>Pseudotsuga menziesii</i>			3	46.7	2	45.0
b1	<i>Quercus robur</i>			1	30.0	1	3.0
b1	<i>Quercus rubra</i>			1	40.0		
b1	<i>Sorbus aucuparia</i>			1	3.0		
s1	<i>Betula pendula</i>			9	14.0	8	6.0
s1	<i>Fagus sylvatica</i>					1	3.0
s1	<i>Larix kaempferi</i>			1	2.0	1	2.0
s1	<i>Pinus strobus</i>					2	2.5
s1	<i>Pinus sylvestris</i>			5	6.0	5	14.4
s1	<i>Prunus serotina</i>			6	5.0		
s1	<i>Pseudotsuga menziesii</i>			4	18.8	2	25.0
s1	<i>Quercus robur</i>			1	3.0	1	2.0
s1	<i>Rhamnus frangula</i>			12	9.9	12	5.3
s1	<i>Sorbus aucuparia</i>			10	4.6	1	2.0
k1	<i>Acer platanoides</i>			1	1.0		
k1	<i>Amelanchier lamarckii</i>			2	1.5	3	1.3
k1	<i>Betula pendula</i>			2	1.5	6	1.3
k1	<i>Calamagrostis epigejos</i>			1	10.0		
k1	<i>Calluna vulgaris</i>					3	2.0
k1	<i>Carex pilulifera</i>					1	1.0
k1	<i>Ceratocarpus claviculata</i>			14	1.9	11	1.5
k1	<i>Deschampsia flexuosa</i>			16	43.3	16	25.4
k1	<i>Dryopteris carthusiana</i>			9	2.1	10	1.4
k1	<i>Dryopteris dilatata</i>			5	14.8		
k1	<i>Erica tetralix</i>					4	4.3
k1	<i>Larix kaempferi</i>					2	2.0
k1	<i>Lonicera periclymenum</i>			2	2.0		
k1	<i>Molinia caerulea</i>			6	8.2	11	35.8
k1	<i>Picea abies</i>					2	2.0
k1	<i>Pinus sylvestris</i>			2	1.5	4	1.5
k1	<i>Prunus serotina</i>			4	2.0	1	1.0
k1	<i>Pseudotsuga menziesii</i>			1	1.0	1	2.0

N	De Heul	0		17		17	
		2a n	2a bed	2b n	2b bed	2c n	2c bed
k1	<i>Quercus robur</i>			10	1.6	12	1.2
k1	<i>Quercus rubra</i>			2	1.0	2	1.0
k1	<i>Rhamnus frangula</i>			12	1.9	10	1.7
k1	<i>Rubus fruticosus</i>			5	1.6		
k1	<i>Sorbus aucuparia</i>			11	2.2	12	1.4
k1	<i>Vaccinium myrtillus</i>			5	13.4	7	9.6
m	<i>Atrichum undulatum</i>					1	2.0
m	<i>Aulacomnium androgynum</i>			2	1.5		
m	<i>Brachythecium rutabulum</i>			8	2.0	3	2.0
m	<i>Campylopus flexuosus</i>			2	10.5	5	1.2
m	<i>Dicranella heteromalla</i>			8	2.8	6	1.8
m	<i>Dicranum scoparium</i>			15	2.6	15	4.5
m	<i>Eurhynchium praelongum</i>			9	3.8	3	2.0
m	<i>Eurhynchium striatum</i>			1	2.0		
m	<i>Hypnum cupressiforme</i>			2	6.5	1	2.0
m	<i>Hypnum jutlandicum</i>			15	14.9	15	29.3
m	<i>Larix kaempferi</i>					1	1.0
m	<i>Lophocolea bidentata</i>			1	2.0		
m	<i>Mnium hornum</i>			1	2.0	1	2.0
m	<i>Plagiothecium denticulatum</i>					1	2.0
m	<i>Plagiothecium undulatum</i>			1	2.0		
m	<i>Pleurozium schreberi</i>			13	23.0	15	25.1
m	<i>Pohlia nutans</i>					5	2.4
m	<i>Polytrichum formosum</i>			9	2.2	13	7.2
m	<i>Pseudoscleropodium purum</i>			7	45.0	2	25.0
m	<i>Rhytidiadelphus squarrosus</i>			1	2.0		

N	De Stille Eenzaamheid	23		7		9	
		2a n	2a bed	2b n	2b bed	2c n	2c bed
b1	<i>Betula pendula</i>	5	9.0	2	6.0	1	2.0
b1	<i>Fagus sylvatica</i>	7	42.0				
b1	<i>Pinus sylvestris</i>	23	41.7	7	51.4	9	40.0
b1	<i>Pseudotsuga menziesii</i>	1	2.0				
b1	<i>Quercus petraea</i>	2	35.0				
b1	<i>Quercus robur</i>	4	25.8				
s1	<i>Betula pendula</i>	6	6.3	1	3.0	3	2.0
s1	<i>Fagus sylvatica</i>	8	5.5				
s1	<i>Ilex aquifolium</i>	2	1.0				
s1	<i>Pinus sylvestris</i>	11	6.8	3	1.7	6	17.5
s1	<i>Prunus serotina</i>	6	2.0	2	16.0	1	2.0
s1	<i>Quercus petraea</i>	2	2.5				
s1	<i>Quercus robur</i>	11	2.1	1	2.0	1	20.0
s1	<i>Rhamnus frangula</i>	15	6.9	4	20.5	6	5.2
s1	<i>Sorbus aucuparia</i>	4	1.3	2	1.5	2	1.0
k1	<i>Amelanchier lamarckii</i>	4	1.5	1	1.0		
k1	<i>Betula pendula</i>	10	1.1	3	1.3		

N		23		7		9	
	De Stille Eenzaamheid	2a n	2a bed	2b n	2b bed	2c n	2c bed
k1	<i>Calluna vulgaris</i>	1	1.0				
k1	<i>Carex arenaria</i>	2	11.0	2	1.5		
k1	<i>Cerastium fontanum</i>	1	1.0				
k1	<i>Ceratocarpus claviculata</i>	12	1.8	3	1.7	2	6.0
k1	<i>Deschampsia flexuosa</i>	23	35.3	7	40.0	9	24.4
k1	<i>Dryopteris carthusiana</i>	11	1.2	4	1.5	2	1.0
k1	<i>Empetrum nigrum</i>	12	4.3	5	28.6	8	38.1
k1	<i>Fagus sylvatica</i>	5	1.6				
k1	<i>Galium saxatile</i>	10	2.7	3	2.7	4	1.8
k1	<i>Ilex aquifolium</i>	4	1.5				
k1	<i>Lonicera periclymenum</i>	3	2.0	2	2.5	1	2.0
k1	<i>Moehringia trinervia</i>	1	1.0				
k1	<i>Molinia caerulea</i>			1	2.0		
k1	<i>Pinus sylvestris</i>	13	1.2	2	1.0	6	1.0
k1	<i>Prunus serotina</i>	3	1.7				
k1	<i>Quercus robur</i>	13	1.5	4	1.0	6	1.7
k1	<i>Rhamnus frangula</i>	23	1.7	5	1.8	8	1.5
k1	<i>Rubus fruticosus</i>			1	1.0		
k1	<i>Rumex acetosella</i>					1	2.0
k1	<i>Sorbus aucuparia</i>	13	1.2	5	1.4	4	1.5
k1	<i>Stellaria holostea</i>	1	1.0				
k1	<i>Stellaria media</i>					1	1.0
k1	<i>Vaccinium myrtillus</i>	17	5.6	3	11.7	5	6.8
k1	<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	6	2.8	2	2.0	2	1.5
m	<i>Aulacomnium androgynum</i>	1	1.0				
m	<i>Brachythecium rutabulum</i>	3	2.3	3	2.0		
m	<i>Campylopus flexuosus</i>	9	1.7	1	1.0	5	1.8
m	<i>Dicranella heteromalla</i>	18	1.5	3	2.0	5	1.4
m	<i>Dicranum scoparium</i>	21	9.7	6	3.7	9	12.3
m	<i>Eurhynchium praelongum</i>	3	1.3	3	1.0		
m	<i>Hypnum cupressiforme</i>	21	19.8	7	28.6	9	26.7
m	<i>Isoetecium myosuroides</i>	3	1.0				
m	<i>Lepidozia reptans</i>	3	1.3				
m	<i>Leucobryum glaucum</i>	3	1.7			1	2.0
m	<i>Lophocolea bidentata</i>	6	1.3				
m	<i>Mnium hornum</i>	2	1.5				
m	<i>Pleurozium schreberi</i>	19	12.6	5	21.2	9	25.0
m	<i>Pohlia nutans</i>	3	1.3				
m	<i>Polytrichum formosum</i>	16	2.1	2	2.0	5	3.6
m	<i>Pseudoscleropodium purum</i>	3	2.0	3	4.7	1	20.0
m	<i>Ptilidium ciliare</i>	1	1.0			1	1.0
m	<i>Tetraphis pellucida</i>	1	1.0				

N		0		3		0	
	De Stille Eenzaamheid O	2a n	2a bed	2b n	2b bed	2c n	2c bed
b1	<i>Betula pendula</i>			2	15.0		

N	De Stille Eenzaamheid O	0		3		0	
		2a n	2a bed	2b n	2b bed	2c n	2c bed
b1	<i>Fagus sylvatica</i>			2	80.0		
b1	<i>Pinus sylvestris</i>			2	20.0		
b1	<i>Quercus petraea</i>			1	10.0		
b1	<i>Quercus robur</i>			3	46.7		
s1	<i>Fagus sylvatica</i>			2	15.0		
s1	<i>Prunus serotina</i>			1	1.0		
k1	<i>Ceratocapnos claviculata</i>			2	2.0		
k1	<i>Deschampsia flexuosa</i>			3	8.3		
k1	<i>Dryopteris carthusiana</i>			2	2.0		
k1	<i>Hedera helix</i>			1	1.0		
k1	<i>Ilex aquifolium</i>			1	1.0		
k1	<i>Oxalis acetosella</i>			2	3.5		
k1	<i>Pinus sylvestris</i>			1	1.0		
k1	<i>Rhamnus frangula</i>			2	1.5		
k1	<i>Sorbus aucuparia</i>			3	1.7		
k1	<i>Stellaria holostea</i>			2	1.5		
k1	<i>Vaccinium myrtillus</i>			3	1.7		
m	<i>Aulacomnium androgynum</i>			1	2.0		
m	<i>Brachythecium rutabulum</i>			2	1.5		
m	<i>Dicranella heteromalla</i>			3	1.7		
m	<i>Dicranum scoparium</i>			2	1.0		
m	<i>Hypnum cupressiforme</i>			3	11.7		
m	<i>Isoetecium myosuroides</i>			2	1.0		
m	<i>Lophocolea bidentata</i>			3	1.0		
m	<i>Mnium hornum</i>			3	1.7		
m	<i>Pleurozium schreberi</i>			1	2.0		
m	<i>Polytrichum formosum</i>			3	1.7		
m	<i>Ptilidium ciliare</i>			1	1.0		

N	Dieverzand	0		6		3	
		2a n	2a bed	2b n	2b bed	2c n	2c bed
b1	<i>Pinus sylvestris</i>			6	33.3	3	30.0
s1	<i>Betula pendula</i>			2	2.5		
s1	<i>Pinus sylvestris</i>			1	10.0		
s1	<i>Quercus robur</i>					1	1.0
s1	<i>Rhamnus frangula</i>			4	8.0	3	8.0
s1	<i>Sorbus aucuparia</i>			2	1.5	2	1.5
k1	<i>Ceratocapnos claviculata</i>			3	1.7	2	1.0
k1	<i>Deschampsia flexuosa</i>			6	23.0	3	20.0
k1	<i>Dryopteris dilatata</i>			1	2.0	1	1.0
k1	<i>Empetrum nigrum</i>			5	78.0	3	73.3
k1	<i>Galium saxatile</i>			2	2.0	2	2.0
k1	<i>Quercus robur</i>			1	1.0	1	1.0
k1	<i>Rhamnus frangula</i>			4	1.3	2	1.0
k1	<i>Sorbus aucuparia</i>			2	1.0	1	1.0
m	<i>Brachythecium</i>			1	2.0		

N		0		6		3	
		2a n	2a bed	2b n	2b bed	2c n	2c bed
	Dieverzand						
m	<i>Brachythecium rutabulum</i>			2	1.5	1	1.0
m	<i>Dicranum scoparium</i>			2	6.0	1	3.0
m	<i>Hypnum cupressiforme</i>			3	17.3	2	15.0
m	<i>Hypnum jutlandicum</i>			3	8.7	1	2.0
m	<i>Pleurozium schreberi</i>			6	18.7	3	26.7
m	<i>Polytrichum formosum</i>			2	2.0		
m	<i>Pseudoscleropodium purum</i>			2	2.5	2	1.5

N		0		3		0	
		2a n	2a bed	2b n	2b bed	2c n	2c bed
b1	<i>Betula pendula</i>			1	20.0		
b1	<i>Larix kaempferi</i>			1	10.0		
b1	<i>Pinus sylvestris</i>			3	30.0		
b1	<i>Prunus serotina</i>			1	30.0		
b1	<i>Pseudotsuga menziesii</i>			1	10.0		
s1	<i>Betula pendula</i>			2	2.0		
s1	<i>Fagus sylvatica</i>			2	2.0		
s1	<i>Larix kaempferi</i>			1	3.0		
s1	<i>Prunus serotina</i>			1	2.0		
s1	<i>Pseudotsuga menziesii</i>			2	2.0		
s1	<i>Sorbus aucuparia</i>			1	2.0		
k1	<i>Ceratocarpus claviculata</i>			1	2.0		
k1	<i>Deschampsia flexuosa</i>			3	10.0		
k1	<i>Dryopteris dilatata</i>			1	1.0		
k1	<i>Fagus sylvatica</i>			1	1.0		
k1	<i>Galium saxatile</i>			1	2.0		
k1	<i>Holcus mollis</i>			1	2.0		
k1	<i>Prunus serotina</i>			1	1.0		
k1	<i>Rubus fruticosus</i>			1	2.0		
k1	<i>Rumex acetosella</i>			1	1.0		
k1	<i>Sorbus aucuparia</i>			2	1.5		
k1	<i>Vaccinium myrtillus</i>			3	70.0		
m	<i>Dicranum scoparium</i>			3	2.0		
m	<i>Hypnum jutlandicum</i>			3	53.3		
m	<i>Plagiothecium denticulatum</i>			2	1.0		
m	<i>Pleurozium schreberi</i>			3	11.0		
m	<i>Prunus serotina</i>			1	1.0		

N		0		2		0	
		2a n	2a bed	2b n	2b bed	2c n	2c bed
s1	<i>Betula pubescens</i>			1	2.0		
s1	<i>Rhamnus frangula</i>			2	21.5		
s1	<i>Sorbus aucuparia</i>			2	35.0		
k1	<i>Agrostis vinealis</i>			1	1.0		
k1	<i>Amelanchier lamarckii</i>			2	2.0		
k1	<i>Holcus mollis</i>			1	1.0		

N		0		2		0	
		2a n	2a bed	2b n	2b bed	2c n	2c bed
	Kremboong						
k1	<i>Ilex aquifolium</i>			1	1.0		
k1	<i>Lonicera periclymenum</i>			1	3.0		
k1	<i>Molinia caerulea</i>			2	3.0		
k1	<i>Quercus robur</i>			1	1.0		
k1	<i>Rhamnus frangula</i>			2	2.0		
k1	<i>Sorbus aucuparia</i>			2	2.0		
k1	<i>Vaccinium myrtillus</i>			2	2.5		
m	<i>Dicranella heteromalla</i>			2	1.0		
m	<i>Dicranum scoparium</i>			2	2.0		
m	<i>Hypnum cupressiforme</i>			2	2.0		
m	<i>Leucobryum glaucum</i>			1	1.0		
m	<i>Mnium hornum</i>			1	2.0		
m	<i>Polytrichum commune</i>			2	20.0		

N		0		1		0	
		2a n	2a bed	2b n	2b bed	2c n	2c bed
	Leenderbos						
b1	<i>Pinus sylvestris</i>			1	50.0	1	40.0
k1	<i>Betula pendula</i>			1	2.0	1	2.0
k1	<i>Deschampsia flexuosa</i>			1	2.0	1	2.0
k1	<i>Dryopteris dilatata</i>			1	10.0	1	20.0
k1	<i>Molinia caerulea</i>					1	2.0
m	<i>Dicranella heteromalla</i>			1	2.0	1	2.0
m	<i>Hypnum cupressiforme</i>			1	40.0	1	20.0
m	<i>Pleurozium schreberi</i>			1	2.0		
m	<i>Polytrichum formosum</i>					1	2.0

N		2		29		16	
		2a n	2a bed	2b n	2b bed	2c n	2c bed
	Lheebroek						
b1	<i>Betula pendula</i>	1	10.0	13	17.7	6	15.0
b1	<i>Picea abies</i>					2	30.0
b1	<i>Pinus sylvestris</i>	2	25.0	28	34.3	14	35.1
b1	<i>Prunus serotina</i>			4	20.0	1	30.0
b1	<i>Quercus robur</i>	2	35.0	14	25.7	7	21.7
b1	<i>Quercus rubra</i>			2	35.0	1	30.0
b1	<i>Sorbus aucuparia</i>			2	15.0		
b2	<i>Pinus nigra</i> var. <i>nigra</i>			1	20.0	1	20.0
s1	<i>Amelanchier lamarckii</i>			11	11.7	3	4.7
s1	<i>Betula pendula</i>			11	9.5	4	2.3
s1	<i>Juniperus communis</i>	1	3.0	4	15.5	2	3.0
s1	<i>Picea abies</i>			1	3.0	1	2.0
s1	<i>Pinus sylvestris</i>	1	20.0	8	14.3	3	10.7
s1	<i>Prunus serotina</i>	1	2.0	5	12.6	2	11.0
s1	<i>Quercus robur</i>			11	7.7	3	20.7
s1	<i>Quercus rubra</i>			1	2.0		
s1	<i>Rhamnus frangula</i>	2	15.0	21	9.9	10	4.7
s1	<i>Sorbus aucuparia</i>			8	4.1	1	3.0

N		2		29		16	
	Lheebroek	2a n	2a bed	2b n	2b bed	2c n	2c bed
k1	<i>Agrostis capillaris</i>			2	2.0		
k1	<i>Amelanchier lamarckii</i>	1	1.0	11	1.4	7	1.4
k1	<i>Betula pendula</i>			4	1.3	2	1.0
k1	<i>Calluna vulgaris</i>	1	3.0	12	2.7	7	1.6
k1	<i>Ceratocarpus claviculata</i>	1	3.0	11	2.0	4	6.0
k1	<i>Deschampsia flexuosa</i>	2	50.0	29	27.0	16	19.4
k1	<i>Dryopteris dilatata</i>	2	1.5	23	3.7	9	1.3
k1	<i>Empetrum nigrum</i>	2	10.0	17	37.1	10	47.5
k1	<i>Erica tetralix</i>			3	4.3	4	1.5
k1	<i>Fagus sylvatica</i>			1	1.0		
k1	<i>Galium saxatile</i>			5	5.4	2	1.5
k1	<i>Ilex aquifolium</i>	1	1.0	1	1.0	1	1.0
k1	<i>Lonicera periclymenum</i>	1	1.0	2	5.5		
k1	<i>Molinia caerulea</i>			16	26.3	6	20.8
k1	<i>Pinus sylvestris</i>	1	1.0			1	1.0
k1	<i>Prunus serotina</i>	1	1.0	4	1.5	3	1.3
k1	<i>Quercus robur</i>	2	1.0	25	1.2	11	1.2
k1	<i>Quercus rubra</i>			3	1.0	1	1.0
k1	<i>Rhamnus frangula</i>	2	1.5	21	1.7	8	1.6
k1	<i>Rubus fruticosus</i>			5	2.0	5	1.4
k1	<i>Rumex acetosella</i>	1	2.0	1	2.0	1	1.0
k1	<i>Sorbus aucuparia</i>	1	1.0	16	1.2	7	1.1
m	<i>Brachythecium rutabulum</i>	2	2.0	10	1.8	3	2.3
m	<i>Campylopus introflexus</i>			1	2.0		
m	<i>Dicranella heteromalla</i>	1	2.0	2	1.0	5	1.2
m	<i>Dicranum scoparium</i>	2	11.0	25	5.0	15	3.2
m	<i>Eurhynchium praelongum</i>			6	1.3	2	1.0
m	<i>Eurhynchium striatum</i>			1	1.0		
m	<i>Hypnum jutlandicum</i>	2	15.0	27	15.7	15	22.4
m	<i>Plagiothecium undulatum</i>	1	2.0	2	1.5		
m	<i>Pleurozium schreberi</i>	2	11.5	24	24.0	14	24.7
m	<i>Polytrichum formosum</i>	1	2.0	9	1.0	10	1.7
m	<i>Polytrichum juniperinum</i>	1	2.0				
m	<i>Pseudoscleropodium purum</i>	1	2.0	3	1.7		

N		1		26		2	
	Mattemburgh	2a n	2a bed	2b n	2b bed	2c n	2c bed
s1	<i>Betula pendula</i>			4	10.5	1	2.0
s1	<i>Betula pubescens</i>			1	2.0		
s1	<i>Pinus sylvestris</i>			1	20.0		
s1	<i>Quercus robur</i>			1	2.0		
s1	<i>Rhamnus frangula</i>	1	2.0	14	4.4	2	2.0
s1	<i>Sorbus aucuparia</i>			5	5.4		
k1	<i>Amelanchier lamarckii</i>			2	1.0		
k1	<i>Betula pubescens</i>			6	1.2		
k1	<i>Ceratocarpus claviculata</i>			1	30.0		

N		1		26		2	
		2a n	2a bed	2b n	2b bed	2c n	2c bed
	Mattemburgh						
k1	<i>Chamerion angustifolium</i>			2	2.0		
k1	<i>Crataegus monogyna</i>			1	1.0		
k1	<i>Deschampsia flexuosa</i>	1	70.0	21	58.1	2	50.0
k1	<i>Dryopteris dilatata</i>	1	2.0	23	15.5	2	35.0
k1	<i>Fagus sylvatica</i>			2	1.0		
k1	<i>Galium saxatile</i>			4	6.3	1	10.0
k1	<i>Ilex aquifolium</i>			1	1.0		
k1	<i>Lonicera periclymenum</i>			18	3.8	2	15.0
k1	<i>Moehringia trinervia</i>			4	1.8		
k1	<i>Molinia caerulea</i>			10	19.4	1	2.0
k1	<i>Pinus sylvestris</i>			6	1.0		
k1	<i>Prunus serotina</i>			1	1.0		
k1	<i>Pteridium aquilinum</i>			6	60.3		
k1	<i>Quercus robur</i>	1	1.0	18	1.0	2	1.0
k1	<i>Rhamnus frangula</i>	1	2.0	25	2.3	1	1.0
k1	<i>Rubus fruticosus</i>	1	2.0	14	2.4	2	2.0
k1	<i>Sorbus aucuparia</i>			24	1.5	2	1.5
k1	<i>Vaccinium myrtillus</i>	1	20.0	8	12.3		
m	<i>Brachythecium rutabulum</i>			7	2.1	1	2.0
m	<i>Dicranella heteromalla</i>	1	2.0	12	1.9	1	2.0
m	<i>Dicranum scoparium</i>	1	2.0	7	1.7	1	2.0
m	<i>Eurhynchium praelongum</i>			8	3.0		
m	<i>Hypnum cupressiforme</i>	1	40.0	21	9.4	2	1.5
m	<i>Leucobryum glaucum</i>			1	2.0		
m	<i>Lophocolea bidentata</i>			1	1.0		
m	<i>Pleurozium schreberi</i>	1	10.0	17	36.1	1	30.0
m	<i>Polytrichum commune</i>	1	1.0	1	1.0		
m	<i>Pseudoscleropodium purum</i>			5	2.4		

N		0		40		2	
		2a n	2a bed	2b n	2b bed	2c n	2c bed
	Nieuw Milligen						
b1	<i>Betula pendula</i>			18	15.2	2	30.0
b1	<i>Fagus sylvatica</i>			3	50.0		
b1	<i>Pinus sylvestris</i>			34	41.4	2	30.0
b1	<i>Prunus serotina</i>			1	2.0		
b1	<i>Pseudotsuga menziesii</i>			5	10.4	1	10.0
b1	<i>Quercus robur</i>			6	15.3	2	6.0
b1	<i>Rhamnus frangula</i>			1	10.0		
b2	<i>Quercus petraea</i>			1	2.0		
s1	<i>Betula pendula</i>			22	11.9	2	10.0
s1	<i>Betula pubescens</i>			3	4.3		
s1	<i>Fagus sylvatica</i>			5	12.2		
s1	<i>Pinus sylvestris</i>			16	8.3	2	25.0
s1	<i>Prunus serotina</i>			6	1.5		
s1	<i>Pseudotsuga menziesii</i>			9	4.6		
s1	<i>Quercus petraea</i>			4	1.3	2	15.0

N		0		40		2	
		2a n	2a bed	2b n	2b bed	2c n	2c bed
	Nieuw Milligen						
s1	<i>Quercus robur</i>			15	9.5	2	15.0
s1	<i>Rhamnus frangula</i>			13	14.5		
s1	<i>Sorbus aucuparia</i>			6	1.0	1	1.0
k1	<i>Betula pendula</i>			2	2.0		
k1	<i>Betula pubescens</i>			2	1.5		
k1	<i>Calluna vulgaris</i>			10	2.7		
k1	<i>Carex arenaria</i>			2	3.5		
k1	<i>Carex pilulifera</i>			1	1.0		
k1	<i>Ceratocarpus claviculata</i>			10	2.7	1	1.0
k1	<i>Deschampsia flexuosa</i>			38	28.1	2	40.0
k1	<i>Dryopteris carthusiana</i>			3	1.3		
k1	<i>Dryopteris dilatata</i>			9	1.2	1	1.0
k1	<i>Fagus sylvatica</i>			2	1.0		
k1	<i>Holcus lanatus</i>					1	1.0
k1	<i>Luzula multiflora</i>			1	1.0		
k1	<i>Melampyrum pratense</i>			1	2.0		
k1	<i>Pinus sylvestris</i>			7	1.6		
k1	<i>Prunus serotina</i>			5	1.2	1	1.0
k1	<i>Pseudotsuga menziesii</i>			2	1.0		
k1	<i>Quercus robur</i>			9	1.3		
k1	<i>Rhamnus frangula</i>			13	1.2	1	1.0
k1	<i>Sorbus aucuparia</i>			11	1.1	2	1.0
k1	<i>Vaccinium myrtillus</i>			36	29.3	2	11.0
k1	<i>Vaccinium vitis-idaea</i>			23	8.0	2	1.5
m	<i>Atrichum undulatum</i>			1	1.0		
m	<i>Brachythecium rutabulum</i>			4	1.3		
m	<i>Campylopus introflexus</i>			2	1.0		
m	<i>Cladina</i>			1	1.0		
m	<i>Dicranella heteromalla</i>			21	2.3	2	1.5
m	<i>Dicranum scoparium</i>			37	7.7	2	4.0
m	<i>Eurhynchium praelongum</i>			7	2.6		
m	<i>Hypnum cupressiforme</i>			34	23.8	2	40.0
m	<i>Hypnum jutlandicum</i>			31	33.5	2	10.5
m	<i>Leucobryum glaucum</i>			2	1.5		
m	<i>Pinus sylvestris</i>			1	1.0		
m	<i>Plagiothecium laetum</i> s.l.			1	2.0	1	1.0
m	<i>Pleurozium schreberi</i>			21	5.4	2	7.0
m	<i>Polytrichum formosum</i>			13	3.2	2	4.0
m	<i>Polytrichum juniperinum</i>			1	30.0		
m	<i>Rhytidiadelphus squarrosus</i>			1	4.0		

N		1		5		0	
		2a n	2a bed	2b n	2b bed	2c n	2c bed
b1	<i>Pinus sylvestris</i>			1	10.0		
b1	<i>Quercus robur</i>	1	70.0	5	54.0		
s1	<i>Rhamnus frangula</i>			2	20.0		

N		1		5		0	
	Riemstruiken	2a n	2a bed	2b n	2b bed	2c n	2c bed
s1	<i>Sorbus aucuparia</i>	1	2.0				
k1	<i>Agrostis capillaris</i>			1	2.0		
k1	<i>Calluna vulgaris</i>			1	3.0		
k1	<i>Carex arenaria</i>			1	1.0		
k1	<i>Ceratocarpus claviculata</i>	1	2.0	3	2.0		
k1	<i>Corynephorus canescens</i>			1	40.0		
k1	<i>Deschampsia flexuosa</i>	1	10.0	4	25.8		
k1	<i>Lonicera periclymenum</i>	1	3.0	1	2.0		
k1	<i>Picea abies</i>			1	2.0		
k1	<i>Pinus sylvestris</i>			1	2.0		
k1	<i>Pteridium aquilinum</i>			2	75.0		
k1	<i>Rhamnus frangula</i>			4	2.0		
k1	<i>Rumex acetosella</i>			1	3.0		
k1	<i>Sorbus aucuparia</i>	1	3.0	4	1.8		
k1	<i>Vaccinium myrtillus</i>	1	80.0	4	24.0		
m	<i>Campylopus introflexus</i>			1	10.0		
m	<i>Cladonia</i>			1	1.0		
m	<i>Dicranella heteromalla</i>			5	1.6		
m	<i>Hypnum cupressiforme</i>	1	2.0	5	1.6		

N		0		11		0	
	Starnumansbos	2a n	2a bed	2b n	2b bed	2c n	2c bed
b1	<i>Betula pendula</i>			7	20.0		
b1	<i>Pinus sylvestris</i>			6	28.3		
b1	<i>Pseudotsuga menziesii</i>			1	50.0		
b1	<i>Quercus robur</i>			10	38.0		
b1	<i>Rhamnus frangula</i>			1	20.0		
s1	<i>Betula pendula</i>			1	20.0		
s1	<i>Prunus serotina</i>			1	2.0		
s1	<i>Quercus robur</i>			1	2.0		
s1	<i>Rhamnus frangula</i>			7	11.6		
s1	<i>Sorbus aucuparia</i>			3	8.0		
k1	<i>Betula pubescens</i>			1	1.0		
k1	<i>Blechnum spicant</i>			2	2.5		
k1	<i>Ceratocarpus claviculata</i>			8	25.4		
k1	<i>Deschampsia flexuosa</i>			8	7.9		
k1	<i>Dryopteris dilatata</i>			11	44.5		
k1	<i>Lonicera periclymenum</i>			1	2.0		
k1	<i>Molinia caerulea</i>			11	29.5		
k1	<i>Quercus robur</i>			3	1.7		
k1	<i>Rhamnus frangula</i>			10	1.6		
k1	<i>Rubus fruticosus</i>			2	2.0		
k1	<i>Senecio sylvaticus</i>			1	1.0		
k1	<i>Sorbus aucuparia</i>			5	2.0		
m	<i>Brachythecium rutabulum</i>			2	2.5		
m	<i>Dicranella heteromalla</i>			3	1.7		

N		0		11		0	
	Starnumansbos	2a n	2a bed	2b n	2b bed	2c n	2c bed
m	<i>Dicranum scoparium</i>			7	1.9		
m	<i>Eurhynchium praelongum</i>			1	20.0		
m	<i>Hypnum cupressiforme</i>			10	6.6		
m	<i>Leucobryum glaucum</i>			3	2.0		
m	<i>Mnium hornum</i>			7	2.0		
m	<i>Pleurozium schreberi</i>			2	2.5		
m	<i>Polytrichum formosum</i>			2	2.5		
m	<i>Sphagnum fimbriatum</i>			1	3.0		

N		14		5		3	
	Zeesserveld	2a n	2a bed	2b n	2b bed	2c n	2c bed
b1	<i>Betula pendula</i>	3	4.7				
b1	<i>Ilex aquifolium</i>	1	2.0				
b1	<i>Pinus sylvestris</i>	14	30.7	5	36.0	3	26.7
b1	<i>Pseudotsuga menziesii</i>	2	6.5				
b1	<i>Quercus robur</i>	1	1.0				
s1	<i>Amelanchier lamarckii</i>	9	11.2	4	1.5	2	5.5
s1	<i>Betula pendula</i>	2	1.5				
s1	<i>Pinus sylvestris</i>	2	1.0	3	7.3	2	1.5
s1	<i>Prunus serotina</i>	7	2.4	1	1.0		
s1	<i>Pseudotsuga menziesii</i>	1	10.0				
s1	<i>Quercus robur</i>	5	1.6	2	1.5	2	1.5
s1	<i>Rhamnus frangula</i>	8	1.6	3	1.3	1	1.0
s1	<i>Sorbus aucuparia</i>	6	3.0	3	2.0	1	1.0
k1	<i>Amelanchier lamarckii</i>	6	1.0	4	1.3	2	1.0
k1	<i>Anthoxanthum odoratum</i>	1	2.0				
k1	<i>Calluna vulgaris</i>					1	3.0
k1	<i>Ceratocarpus claviculata</i>	13	2.2	4	1.5	1	1.0
k1	<i>Chamerion angustifolium</i>	2	1.5				
k1	<i>Cirsium vulgare</i>	1	1.0				
k1	<i>Deschampsia flexuosa</i>	14	66.6	5	80.0	3	66.7
k1	<i>Dryopteris carthusiana</i>	11	1.4	2	1.0	2	1.0
k1	<i>Dryopteris dilatata</i>	5	1.2				
k1	<i>Erica tetralix</i>					1	10.0
k1	<i>Galium saxatile</i>	1	1.0	1	1.0		
k1	<i>Holcus lanatus</i>	1	3.0				
k1	<i>Ilex aquifolium</i>	1	1.0				
k1	<i>Juncus effusus</i>	1	2.0				
k1	<i>Pinus sylvestris</i>	1	1.0				
k1	<i>Potentilla erecta</i>	1	2.0				
k1	<i>Prunus serotina</i>	3	1.0	1	1.0	1	1.0
k1	<i>Quercus robur</i>	6	1.0	3	1.0	2	1.0
k1	<i>Rhamnus frangula</i>	6	1.0	1	1.0	1	1.0
k1	<i>Rubus fruticosus</i>	1	2.0				
k1	<i>Rumex acetosella</i>	1	2.0				
k1	<i>Senecio sylvaticus</i>	1	2.0				

N		14		5		3	
	Zeesserveld	2a n	2a bed	2b n	2b bed	2c n	2c bed
k1	<i>Sorbus aucuparia</i>	4	1.0	1	1.0		
k1	<i>Stellaria media</i>	1	2.0				
k1	<i>Vaccinium myrtillus</i>					1	2.0
m	<i>Amelanchier lamarckii</i>	2	1.0			1	1.0
m	<i>Brachythecium rutabulum</i>	1	1.0				
m	<i>Cladina</i>					1	2.0
m	<i>Dicranum polysetum</i>			1	2.0		
m	<i>Dicranum scoparium</i>	12	4.5	5	5.4	3	2.3
m	<i>Hypnum jutlandicum</i>	14	19.5	5	35.0	3	44.0
m	<i>Pleurozium schreberi</i>	5	22.4	3	14.0	2	15.0
m	<i>Rhytidiadelphus squarrosus</i>	1	10.0				

N		6		0		0	
	Zwarte Bulten	2a n	2a bed	2b n	2b bed	2c n	2c bed
b1	<i>Betula pendula</i>	4	17.5				
b1	<i>Pinus sylvestris</i>	6	23.8				
b1	<i>Quercus robur</i>	3	17.3				
s1	<i>Betula pendula</i>	2	3.0				
s1	<i>Fagus sylvatica</i>	1	2.0				
s1	<i>Pinus sylvestris</i>	3	2.3				
s1	<i>Quercus robur</i>	4	2.0				
k1	<i>Deschampsia flexuosa</i>	6	53.3				
k1	<i>Fagus sylvatica</i>	1	1.0				
k1	<i>Galium saxatile</i>	1	2.0				
k1	<i>Pinus sylvestris</i>	1	2.0				
k1	<i>Prunus serotina</i>	1	1.0				
k1	<i>Quercus robur</i>	5	1.6				
k1	<i>Rhamnus frangula</i>	1	1.0				
k1	<i>Rubus fruticosus</i>	1	1.0				
k1	<i>Vaccinium myrtillus</i>	6	27.2				
m	<i>Campylopus introflexus</i>	1	1.0				
m	<i>Dicranum scoparium</i>	4	2.8				
m	<i>Eurhynchium praelongum</i>	1	1.0				
m	<i>Hypnum jutlandicum</i>	6	13.2				
m	<i>Pleurozium schreberi</i>	5	30.0				
m	<i>Pseudoscleropodium purum</i>	1	3.0				