

Boomsoort, strooiselkwaliteit en ondergroei in loofbossen op verzuringsgevoelige bodem

Een verkennend literatuur- en veldonderzoek

P.W.F.M. Hommel

Th. Spek

R.W. de Waal

Alterra-rapport 509

Alterra, Research Instituut voor de Groene Ruimte, Wageningen, 2002

REFERAAT

Hommel, P.W.F.M., Th. Spek en R.W. de Waal, 2002. *Boomsoort, strooiselkwaliteit en ondergroei in loofbossen op verzuringsgevoelige bodem. Een verkennend literatuur- en veldonderzoek*. Wageningen, Alterra, Research Instituut voor de Groene Ruimte. Alterra-rapport 509. 112 blz. 17 fig.; 23 tab.; 125 ref.

Dit rapport gaat in op de vraag in hoeverre de boomsoort in loofbossen op matig voedselrijke, verzuringsgevoelige bodem bepalend is voor de soortensamenstelling van de ondergroei. Om deze vraag te kunnen beantwoorden werd veld- en literatuuronderzoek verricht. Tijdens het veldonderzoek werden in een zestal bosgebieden de ondergroei en humusvorm onder verschillende boomsoorten maar op vergelijkbare bodem beschreven. Het literatuuronderzoek richtte zich op het Atlantisch lindenwoud als historische referentie en op bestaande kennis met betrekking tot de relaties tussen boomsoort, strooiselkwaliteit en ondergroei. Geconcludeerd werd dat op bovengenoemde bodems onder bomen met rijk strooisel (o.a. linde, es en esdoorn) een gemiddeld hogere soortenrijkdom en een groter aantal 'oud-bossoorten' voorkomt dan onder bomen met arm strooisel (o.a. eik en beuk).

Trefwoorden: Atlanticum, bosesystemen, bosgemeenschappen, humusvorm, lindenbos, oud-bossoorten, Tilia.

Foto's omslag:

Vier opstanden met een verschillende hoofdboomsoort (tamme kastanje, eik, beuk en linde) in het Pfälzerwald bij Neustadt (Rheinland-Pfalz, Duitsland): een zeer verschillende ondergroei op een vergelijkbare ondergrond ('Buntsandstein') (foto's: Patrick Hommel).

ISSN 1566-7197

Dit rapport kunt u bestellen door €24,- over te maken op banknummer 36 70 54 612 ten name van Alterra, Wageningen, onder vermelding van Alterra-rapport 509. Dit bedrag is inclusief BTW en verzendkosten.

© 2002 Alterra, Research Instituut voor de Groene Ruimte,
Postbus 47, NL-6700 AA Wageningen.
Tel.: (0317) 474700; fax: (0317) 419000; e-mail: postkamer@alterra.wag-ur.nl

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

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

Inhoud

Woord vooraf	5
Samenvatting	7
1 Inleiding	11
2 Uitwerking van de hypothese	15
2.1 'Arme' en 'rijke' bossen	15
2.2 Afhankelijke en onafhankelijke standplaatsfactoren	16
2.3 Strooisel als sleutelfactor	18
2.4 Toepassingen	21
3 Werkwijze	27
3.1 Historische referentie	27
3.2 Veldonderzoek	29
3.3 Bodemanalyses	30
3.4 Statistische verwerking	31
4 Historische referentie: het Atlantische lindenwoud	33
4.1 Ontstaan en verdwijnen	33
4.2 Standplaatsen	34
4.3 Soortensamenstelling	36
4.4 Oorzaken van de teloorgang	38
4.5 Iep, es en esdoorn	41
5 Beschrijving referentieplekken veldonderzoek	45
5.1 Duinvliet	45
5.2 Doorwerth	55
5.3 Hackfort	59
5.4 Heekenbroek	63
5.5 Limbrichterbosch	67
5.6 Geulhem	71
6 Resultaten veldonderzoek	75
6.1 Onafhankelijke standplaatsfactoren	75
6.2 Boom- en struiklaag	76
6.3 Afhankelijke standplaatsfactoren	79
6.4 Vegetatie	82
6.5 Humusvormen	84
6.6 Oud-bossoorten	85
6.7 Betekenis voor de recreatie	87
7 Conclusies	89
7.1 De werkhypothese	89
7.2 Verzuringsgevoelige groeiplaatsen	90
7.3 Betekenis voor de beheerder	94
7.4 Hiaten in kennis	96
Literatuur	101

Woord vooraf

De centrale vraag in het voor u liggend rapport is in hoeverre de boomsoort in loofbossen op matig voedselrijke, verzuringsgevoelige bodem primair bepalend is voor de soortensamenstelling van de ondergroei. Hierbij wordt er vanuit gegaan dat producenten van arm strooisel (o.a. eik, beuk en de meeste soorten naaldhout) de bosontwikkeling sturen in de richting van een 'arm' bos (*Quercetea robori-petraeae*) en producenten van rijk strooisel (o.a. linde, es en esdoorn) de ontwikkeling doen verlopen in de richting van een 'rijk' bos (*Querceto-Fagetea*).

Een mogelijk verband tussen boomsoort en ondergroei is voor de bosbeheerder van belang omdat 'rijke' bossen in den regel een hogere 'natuurwaarde' vertegenwoordigen en van grotere betekenis zijn voor de recreatie dan 'arme' bossen, terwijl juist 'arme' bossen op dit moment het grootste deel van de bosgroeiplaatsen in ons land bedekken. Om de hierboven geformuleerde hypothese te onderbouwen werd een verkennend literatuur- en veldonderzoek uitgevoerd.

Bij de uitvoering van het onderzoek hebben wij van diverse personen en instanties hulp ontvangen. Wij danken Rienk-Jan Bijlsma, Diana Prins en Joop Vrieling voor hun hulp bij het selecteren van de veldwerklocaties, Jaap de Gruijter voor zijn statistische adviezen, Bas van Delft voor zijn hulp bij de Canoco-berekeningen, Folkert de Vries voor het ontsluiten van het Bodemkundig Informatie Systeem (BIS), Ad van Hees en Bas van Delft voor het doorlezen en commentariëren van de gehele tekst en Willy Groenman-Van Waateringe voor haar adviezen met betrekking tot de historische referentie: het Atlantisch lindenwoud (hoofdstuk 4).

Delen van dit rapport werden eerder in beknoptere vorm gepubliceerd als opiniërend artikel in het Nederlands Bosbouw Tijdschrift (Hommel *et al.*, 2001). Wij danken onze co-auteurs Ella de Hullu en Jan den Ouden voor hun waardevolle inbreng. Ook zijn wij veel dank verschuldigd aan de terreinbeheerders van Staatsbosbeheer en Natuurmonumenten zonder wiens medewerking en flexibiliteit het veldonderzoek tijdens de MKZ-crisis niet mogelijk was geweest.

Het onderzoek werd mogelijk gemaakt door financiële bijdragen van Staatsbosbeheer en de onderzoeksprogramma's Functievervulling natuur, bos en landschap (DWK-programma 381) en Regionale identiteit en natuurontwikkeling (DWK-programma 382).

Samenvatting

Het belangrijkste doel van het onderzoek waarvan dit rapport verslag doet, is het onderbouwen van de werkhypothese dat: *in loofbossen op matig voedselrijke, verzuringsgevoelige bodem de boomsoort primair bepalend is voor de soortensamenstelling van de ondergroei*. De sturende mechanismen zouden hierbij vooral op verschillen in strooisel berusten en boomsoorten met een goed verterend strooisel als es, esdoorn en vooral linde zouden meer mogelijkheden bieden dan notoire bodemverzuurders als eik, beuk en de meeste naaldhoutsoorten. Dit zou betekenen dat beheerders van bossen op dergelijke groeiplaatsen via de boomsoortensamenstelling directe invloed kunnen uitoefenen op biodiversiteit en 'natuurwaarde'.

Om bovengenoemde werkhypothese te onderbouwen werd zowel literatuur- als veldonderzoek verricht. Het literatuuronderzoek was vooral gericht op het verzamelen van gegevens met betrekking tot de relatie boomsoort – humus – bodemontwikkeling. Ook werd aan de hand van palaeobotanische en palynologische bronnen een beeld geschetst van het Atlantisch lindenwoud als historische referentie. Het veldonderzoek was gericht op een zestal bosgebieden gelegen op zeer verschillend moedermateriaal. In elk gebied werden, steeds op één en dezelfde primaire groeiplaats maar onder verschillende boomsoorten, een 'arme' en een 'rijke' opstand (respectievelijk behorend tot de *Quercetea robori-petraeae* en de *Querceto-Fagetea*) vegetatie- en bodemkundig werd beschreven en bemonsterd. Het veldonderzoek beperkte zich tot loofbossen op matig voedselrijke, minerale, grondwater-onafhankelijke gronden buiten de invloedssfeer van de grote rivieren.

Het literatuuronderzoek naar de relatie boomsoort – humus – bodemontwikkeling leverde tal van aanwijzingen op dat de door ons veronderstelde relaties inderdaad optreden. Zo blijken boomsoorten te verschillen in hun vermogen mineralen (met name calcium) op te nemen uit de bodem, blijkt de bodemfauna selectief te reageren op verschillende typen bladstrooisel en blijkt de vertering onder verschillende boomsoorten op één en dezelfde groeiplaats verschillend te verlopen, resulterend in verschillen in zuurgraad, basenhuishouding en humusvorm. Deze laatste factoren kunnen direct gekoppeld worden aan verschillen in ondergroei. In veel literatuurbronnen komt de linde naar voren als de boomsoort die het best in staat is verzuring en verarming van de bovengrond tegen te gaan.

Ook het literatuuronderzoek naar de historische referentie (het Atlantisch lindenwoud) leverde een aantal interessante gezichtspunten op. Zo blijkt dat de oorspronkelijke lindenwouden voorkwamen op een breed scala aan bodemtypen. Blijkens de begeleidende soorten, voor zover uit pollenanalyses bekend, betrof het ook een veelheid aan bostypen. Belangrijk is de conclusie dat de teloorgang van het Atlantisch lindenwoud zeker niet primair kan worden toegeschreven aan klimaatsveranderingen, zoals (palaeo)ecologen tot in de jaren-70 veronderstelden. Stijging van de zeespiegel en vooral menselijk handelen zijn van grotere invloed geweest. Interessant is ook de observatie dat waar resten lindenbos tot in historische

tijd hebben weten te overleven, deze in hoge mate bestand bleken tegen invasie door beuk, hetgeen het concept van de beuk als dé zonale climax-soort ter discussie stelt.

Het veldonderzoek concentreerde zich op het verschil tussen inlandse eik als producent van 'arm' strooisel, en linde, esdoorn, es, populier en hazelaar als producenten van 'rijk' strooisel. Bij de verwerking van de resultaten werd (in navolging van het ecosysteemmodel van Jenny) een onderscheid gemaakt in onveranderlijke (onafhankelijke) en veranderlijke (afhankelijke) standplaatsfactoren. Bij de selectie van 'arme' en 'rijke' opstanden werd op grond van bodem-beschrijvingen in het veld getracht binnen elk gebied twee locaties te kiezen die zo volledig mogelijk overeenkwamen voor wat betreft de onafhankelijke standplaatsfactoren. Dit lijkt goed gelukt: ook bij statistische bewerking van de bodemanalyses kon geen enkel significant verschil worden aangetoond. Verschillen in ouderdom van de bosbodem spelen eveneens geen rol: het betreft in alle gevallen relatief oude bosbodems op zeer korte afstand van elkaar. De waargenomen verschillen in afhankelijke standplaatsfactoren en soortensamenstelling moeten daarom samenhangen met de verschillen in boomsoort en daaraan gekoppeld met de verschillen in strooiselkwaliteit.

De belangrijkste conclusie van het veldonderzoek is dat de veronderstelde relaties tussen boomsoort, basenhuishouding, humus en vegetatie inderdaad kunnen worden aangetoond en wel op een zeer breed scala aan groeiplaatsen, variërend van leemarme stuwwalgronden tot lösslemen en oude kleigronden. Wel werd duidelijk dat het 'scharnierpunt' tussen 'arme' en 'rijke' bossystemen groeiplaats-afhankelijk is: een bepaalde combinatie van strooiselproducenten, bijvoorbeeld een eikenbos met ondergroei van hazelaar, levert op de ene groeiplaats een 'arm' en op de andere groeiplaats een 'rijk' bos op. Opvallende uitkomsten waren verder dat de verschillen tussen beide ecosysteemtypen enerzijds relatief snel kunnen ontstaan (binnen enkele decennia), maar anderzijds leiden tot verschillen in chemische kenmerken die tot zeer diep in het bodemprofiel meetbaar zijn (> 1 meter).

Voor de bosbeheerder is verder van belang dat de geconstateerde verschillen in bostype (arm: *Quercion roboris*; rijk: *Carpinion betuli* of, in de binnenduinrand *Ulmion caprinifoliae*) ook tot uitdrukking komen in systematische verschillen in totaal soortenaantal, aantal 'oud-bossoorten' en aantal soorten met opvallende bloemen. Diversiteit en oud-bossoorten zijn van belang voor de natuurwaarde van het bos; opvallende bloemplanten, zoals Bosanemoon en Witte klaverzuring, zijn van betekenis voor de recreatie. In alle gevallen werden de hoogste aantallen aangetroffen in de 'rijke' bossen. Dit is met name voor wat betreft de oud-bossoorten verrassend en kan de gedachten over accessibiliteit en versnippering bij het op deze soortengroep gerichte bosbeleid enigszins nuanceren.

Bij het veldonderzoek werd weinig aandacht besteed aan dynamische aspecten van de bestudeerde relaties. Hoe de relevante processen van humusvorming en bodemontwikkeling precies verlopen, hoeveel tijd zij kosten en in hoeverre de gewenste ontwikkelingen door aanvullende beheersmaatregelen kunnen worden versneld en/of geoptimaliseerd is nog onduidelijk. Ook werd niet expliciet

onderzocht in hoeverre de factor licht interfereert met de invloed van de strooiselkwaliteit. De onderzoeksresultaten suggereren echter een sterke mate van meekoppeling. De onderzochte groeiplaatsen blijken bij aanplant van eik, vooral in geringe dichtheid en bij afwezigheid van een struiklaag, zeer gevoelig voor overgroeiing door bramen en/of Adelaarsvaren. Het lichtklimaat onder linde, esdoorn en hazelaar laat een dergelijke verruiging niet toe, hetgeen in het voordeel werkt van een 'rijke' ondergroei van vroege voorjaarsbloeiërs. Zowel de genoemde dynamische aspecten als de invloed van de factor licht verdienen echter zeker nader onderzoek.

1 Inleiding

Achtergrond

In de afgelopen decennia zijn in de Nederlandse bossen naast de houtteelt andere functies steeds belangrijk geworden. Zo zijn recreanten een factor geworden waarmee rekening moet worden gehouden. Ook nam de aandacht voor de natuurwaarde van de bossen toe en werden de eerste stappen gezet naar een integratie van de verschillende functies in het beheer van bos, natuur en landschap. Na de zware stormen van begin jaren-70 werd voorgoed de hegemonie van de monocultuur verlaten en werden nieuwe ontwikkelingen als natuurvolgend en geïntegreerd bosbeheer gangbaar als bosbouwkundige methoden.

Met de meer natuurgerichte benadering van het bosbeheer komt er ook meer ruimte om te experimenteren met de bosontwikkeling. Met name de boomsoortensamenstelling levert mogelijkheden om op relatief korte termijn de ecosysteem-ontwikkeling te sturen. De boomsoort beïnvloedt de ondergroei direct via licht, wortelconcurrentie en strooisel. Eigenschappen van het strooisel zijn daarnaast ook indirect van belang: zij hebben grote invloed op de ontwikkeling van de bosbodems. De pioniers van de Nederlandse bosbouw, zoals Van Schermbeek en Diemont, waren zich hier terdege van bewust en maakten van dit principe ook dankbaar gebruik om de vruchtbaarheid van de bodem te bevorderen, o.a. door de gerichte aanplant van 'vulhout'. Dergelijke maatregelen waren echter primair gericht op de houtproductie en niet op de ecologische en recreatieve waarde van de ondergroei.

Het wordt ons inziens tijd de traditie van Diemont c.s. weer op te pakken en ons opnieuw te gaan richten op bodemvormende processen in het bos. Via een gerichte inbreng van soorten die een bijdrage kunnen leveren aan het ontstaan van 'rijke' humus hebben we de kans om de ontwikkeling van een bosbodem te stimuleren die niet alleen goed groeiende bomen draagt, maar ook een ecologisch waardevolle en recreatief aantrekkelijke ondergroei. De grootste kansen voor deze benadering liggen voor wat betreft de groeiplaats op de matig voedselrijke, verzuringsgevoelige bodems en voor wat betreft de boomsoort bij de linde (Hommel *et al.*, 2001).

Probleem

Traditioneel laten bosbeheerders zich bij de boomsoortkeuze leiden door economische overwegingen en door de chemische en fysische eigenschappen van de bosbodem. Wanneer er al aandacht bestaat voor de spontane vegetatie is dit vaak alleen te danken aan de informatie die de ondergroei kan verschaffen over de mogelijkheden en beperkingen van de groeiplaats voor de houtteelt. Omgekeerd lijken Nederlandse vegetatiekundigen niet zelden behept met een opvallende blinde vlek voor het verschijnsel boomlaag, als onderdeel van de vegetatie én als verklarende milieufactor voor de ondergroei. Dit geldt met name voor de loofbossen. De invloed van 'donkere naaldbossen' op de spontane ondergroei is evident en komt ook in de gangbare vegetatiekundige bostypologieën tot uitdrukking.

In het algemeen echter worden verschillen in soortensamenstelling van de ondergroei en daarmee in 'bostype' primair verklaard vanuit verschillen in groeiplaats, waarbij verschillen in ouderdom, verstoring, beheer én aanplant impliciet als nuanceringen binnen het almachtige kader van de groeiplaats worden gezien. Op grond van veldwaarnemingen lijkt het echter aannemelijk dat met name in het matig voedselrijke, verzuringsgevoelige traject van de minerale bosgroeiplaatsen de boomsoort wel degelijk bepalend is voor de soortensamenstelling van de ondergroei. Dit zou betekenen dat beheerders van bossen op dergelijke groeiplaatsen via de boomsoortensamenstelling directe invloed kunnen uitoefenen op biodiversiteit en 'natuurwaarde'. De sturende mechanismen berusten hierbij vooral op verschillen in strooisel. Boomsoorten met een goed verterend strooisel als es, esdoorn en vooral linde lijken meer mogelijkheden te bieden dan notoire bodemverzuurders als eik en beuk.

Systematisch onderzoek naar verschillende vegetatie- en humustypen onder verschillende boomsoorten op één en de zelfde groeiplaats zijn voor de Nederlandse situatie nauwelijks voorhanden. Gezien de hierboven geschetste, recente belangstelling voor een meer multifunctioneel bosbeheer is het opvullen van deze kennislacunes van grote waarde.

Doel

Het onderzoeksproject 'Boomsoort en ondergroei op verzuringsgevoelige bodem' beoogt een bijdrage te leveren aan het opvullen van bovengenoemde kennislacunes. Het belangrijkste doel van de eerste onderzoeksfase, waarvan dit rapport verslag doet, is het onderbouwen van de werkhypothese dat: *in bossen op matig voedselrijke, verzuringsgevoelige bodem de boomsoort primair bepalend is voor de soortensamenstelling van de ondergroei*. Hiertoe werd zowel literatuur- als veldonderzoek verricht.

Nevendoelen van deze onderzoeksfase zijn (1) een globaal beeld te schetsen van het Nederlandse bos in de tijd vóór de systematische bevoordeling van eik, beuk en naaldhout ('historische referentie') en (2) een eveneens globale inschatting te geven van de groeiplaatsen waarop de hierboven geformuleerde hypothese van toepassing is.

De belangrijkste inperking van de eerste onderzoeksfase is dat geen aandacht wordt besteed aan bosbodems die onder invloed staan van (basenrijk) grondwater. Daarnaast blijft de invloed van naaldbomen op de ondergroei onbesproken en ligt bij het literatuuronderzoek naar de historische referentie de nadruk op de rol van de linde.

Leeswijzer

In hoofdstuk 2 wordt de bovengenoemde *hypothese* met betrekking tot de invloed van de boomsoort op de soortensamenstelling van de ondergroei op verzuringsgevoelige bodem nader uitgewerkt, waarbij getracht is een overzicht te geven van de meest relevante literatuur met betrekking tot de relaties tussen boomsoort, strooisel en bodemontwikkeling. Vervolgens wordt in hoofdstuk 3 aandacht besteed aan de *werkwijze* die werd gehanteerd bij het palaeobotanisch literatuuronderzoek, het veldwerk, de bodemanalyses en de statistische verwerking van de analyse-resultaten. Hoofdstuk 4 beschrijft de *historische referentie*: het Atlantisch lindenwoud.

In hoofdstuk 5 worden de *opnamelocaties* in de zes onderzochte bosgebieden beschreven: vegetatieopnamen, bodembeschrijvingen en bodemanalyses worden kort besproken en geïnterpreteerd. Hoofdstuk 6 geeft de *resultaten van het veldwerk*: de gegevens van de verschillende gebieden worden gecombineerd en besproken tegen de achtergrond van onze werkhypothese. In hoofdstuk 7 worden vervolgens op basis van alle gepresenteerde informatie een aantal *conclusies* geformuleerd, waarbij ook onzekerheden en niet beantwoorde vragen aan de orde komen.

2 Uitwerking van de hypothese

2.1 'Arme' en 'rijke' bossen

Beperken wij ons tot de loofbossen van de minerale gronden (buiten de invloed van de grote rivieren) dan worden in ons land twee hoofdgroepen van vegetatietypen onderscheiden: de bossen op voedselarme bodem (*Quercetea robori-petraeae*) en de bossen op voedselrijke bodem (*Querceto-Fagetea*; zie o.a. Stortelder *et al.*, 1999). Dit onderscheid wordt ondersteund door grote aantallen plantensoorten, die een (veelal strikte) voorkeur hebben voor één van beide klassen (zie tabel 1). In het algemeen geldt dat de rijke bossen worden gekenmerkt door het optreden van een uitbundig en zeer bloemrijk voorjaarsaspect, een hoge soortsdiversiteit en het optreden van diverse typische zogenaamde 'oud-bossoorten' (zie o.a. Honnay *et al.*, 1999). Kenmerkende *Querceto-Fagetea*-soorten zijn o.a. Bosanemoon, Gele anemoon, Daslook, Gewone salomonszegel, Grote keverorchis en Gulden boterbloem. De *Quercetea*-bossen missen het bloemrijke voorjaarsaspect en zijn gemiddeld beduidend soortenarmer, terwijl de meerderheid van de aanwezige soorten ook buiten het bos kunnen optreden of daar zelfs hun optimum hebben, bijvoorbeeld in bosranden en heidevegetaties. Voorbeelden van soorten die wij in de 'arme' bossen kunnen aantreffen zijn o.a. Blauwe bosbes, Bochtige smele, Adelaarsvaren, Gewoon gaffeltandmos en Heide-klauwtjesmos.

Het is opvallend dat het onderscheid tussen arme en rijke bossen in soortensamenstelling zeer duidelijk en abrupt is, terwijl in het abiotisch milieu in de meeste landschappen sprake is van zeer geleidelijke overgangen. Binnen dit abiotisch continuüm ligt het omslagpunt tussen 'rijk' en 'arm' bos grofweg bij een pH-KCl van 4.0 en een Ca-verzadiging van 30% in de minerale bovengrond (5–25 cm; bron: archief Project Bosecosystemen van Nederland).

Overgangstypen tussen 'rijk' en 'arm' bos bestaan wel, maar zijn zeldzaam en veelal gebonden aan specifieke milieu's: het Wintereiken-Beukenbos met Lelietje-der-dalen (*Fago-Quercetum convallarietosum*) aan de arme, en het Eiken-Haagbeukenbos met Witte klaverzuring (*Stellario-Carpinetum oxalidetosum*) aan de rijke kant. Het contrast tussen 'rijk' en 'arm' bos wordt verder vergroot doordat in veel gevallen het bos aan de arme kant van het omslagpunt opvallend soortenarm is en gevoelig voor overwoekering door Adelaarsvaren of braam.

De verklaring van het ogenschijnlijk merkwaardige fenomeen van contrasterende bostypen in een abiotisch continuüm is dat de ontwikkeling van rijke dan wel arme bossen (in vegetatiekundige zin) berust op een tweetal fundamenteel verschillende processen in de ontwikkeling van de bosbodem. Beide processen hebben een zichzelf versterkend karakter, waardoor het na verloop van tijd steeds moeilijker wordt de ingeslagen successie-weg te verlaten. Verschillen in 'humusvorm' spelen hierbij een doorslaggevende rol.

Tabel 1. Voorkomen van bossoorten in ondergroei van diverse bostypen op zand- en leemgronden (excl. struiken, grassen, schijngrassen, varens en mossen).

Bostype:		'arm' bos				'rijk' bos		
		EB	BB	WB	WB +	EH -	EH	AI
Boomlaag:		eik/berk, eik/den of eik	beuk	eik/ beuk of eik	eik/beuk of eik	es, kers, esdoorn en eik	es, kers, esdoorn en eik	Es, iep, esdoorn en eik
Soorten ondergroei :	OB							
Blauwe bosbes	+							
Dalkruid	+							
Gewone salomonszegel	+							
Witte klaverzuring	+							
Lelietje-van-dalen	+							
Bosanemoon	+							
Grote muur	+							
Gele dovenetel	+							
Knopig helmkruid	-							
Bleeksporig bosviooltje	+							
Speenkruid	-							
Groot heksenkruid	+							
Gevlekte aronskelk	+							
Muskuskruid	+							
Eenbes	+							
Slanke sleutelbloem	+							
Donkersporig bosviooltje	+							
Heelkruid	+							
Lievestrui	+							
Rapunzel	-							
Bergasterdwederik	+							
Gulden boterbloem	+							
Aardbeiganzerik	+							
Bloedzuring	-							
Bosbingelkruid	+							
Ruig klokje	+							
Grote keverorchis	-							
Daslook	+							
Gewone vogelmelk	-							
Vingerhelmbloem	-							
Wilde hyacinth	+							
Gewoon sneeuwkllokje	-							

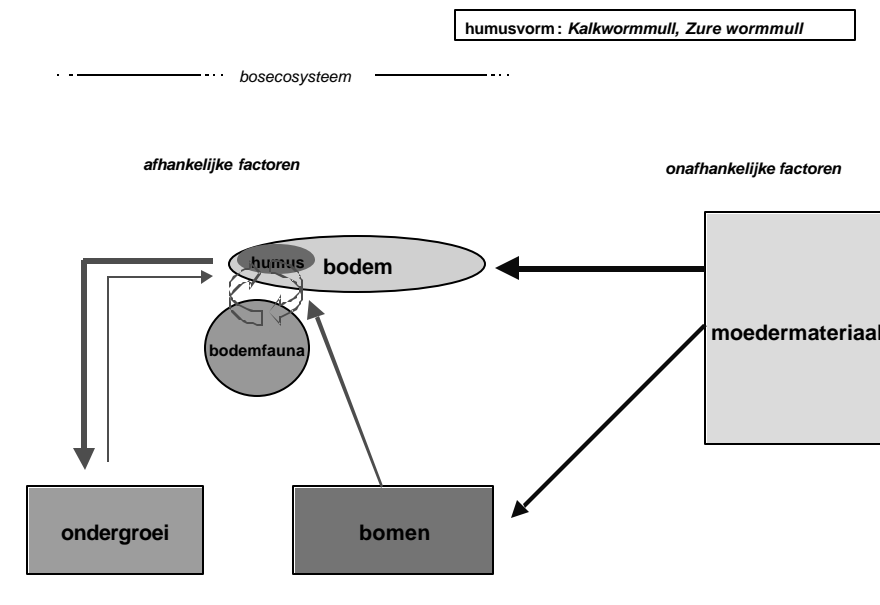
Lijst van bossoorten naar Honnay et al. (1999); de mate van voorkomen wordt weergegeven in verschillende grijs tinten (overeenkomend met de presentie klassen 6-20%, 21-40%, 41-60%, 61-80% en 81-100%; naar Stortelder et al., 1999). OB: oud-bossoort (volgens Honnay et al., 1999); EB: eiken-berkenbos; BB: Bochtige smele-Beukenbos; WB: Wintereiken-Beukenbos; WB +: subassociatie van Lelietje-van-dalen (overgang naar 'rijke' bossen); EH: Eiken-Haagbeukenbos; EH -: subassociatie van Witte klaverzuring (overgang naar 'arme' bossen); AI: Abelen-Iepenbos.

2.2 Afhankelijke en onafhankelijke standplaatsfactoren

De soortensamenstelling van de ondergroei in een bos wordt bepaald door het beheer en het totaal van abiotische milieu-factoren: de 'groeiplaats'. In navolging van Jenny (1961) maken wij hierbij een onderscheid tussen onveranderlijke (primaire) en veranderlijke (secundaire) factoren. In het algemeen geldt dat bij langdurige ongestoorde ontwikkeling het belang van de veranderlijke factoren toeneemt ten

coste van de onveranderlijke factoren. Voor een gedetailleerdere uiteenzetting van dit theoretisch model, zie o.a. Stortelder *et al.*, 1998. Wij zullen ons hier beperken tot die aspecten die van belang zijn om het verschil tussen ‘arme’ en ‘rijke’ bosccosystemen beter te begrijpen.

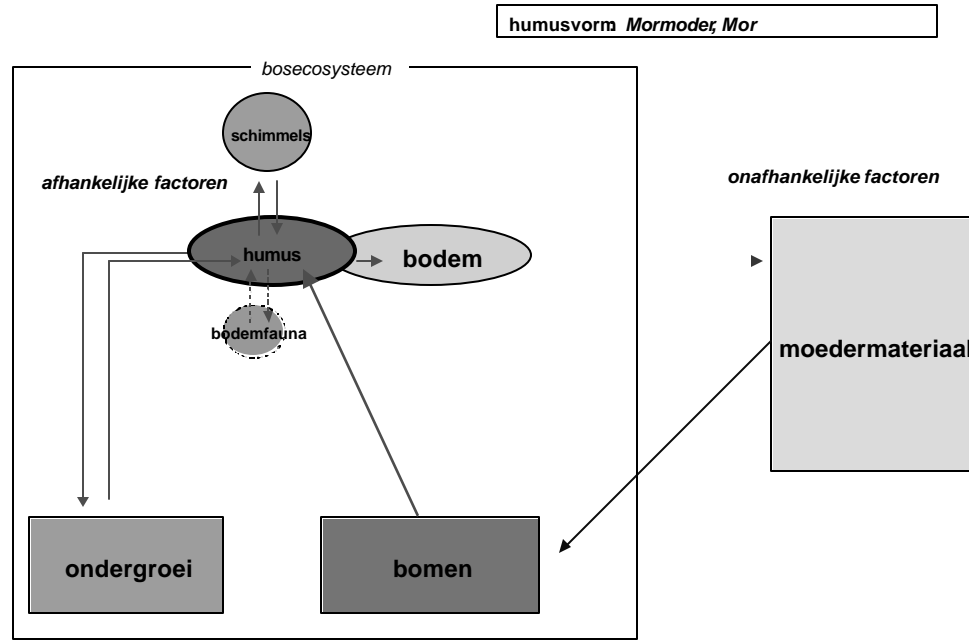
Bij bosontwikkeling op uitgesproken voedselrijke groeiplaatsen neemt de invloed van veranderlijke factoren, zoals vegetatie en strooisel, weliswaar toe, maar de invloed van ‘onveranderlijke’ factoren, zoals de basen- en voedselrijkdom van het moedermateriaal blijft dominant (De Waal, 1996). In een voedsel- en baserijk milieu vindt namelijk een snelle strooiselvertering plaats en door het rijke bodemleven ontstaat een intensieve menging van humus en minerale bodemdeeltjes, waarbij een luchtige, ‘milde’ *inwendige* strooisellaag ontstaat (*mull*). Verzuring treedt hierbij nauwelijks op en zowel voedingsstoffen als basen blijven voor de kruidlaag beschikbaar (figuur 2.1).



Figuur 2.1. Schema ecosystem-ontwikkeling in rijk milieu

In bossen op uitgesproken voedselarme groeiplaatsen daarentegen wordt de invloed van de ‘onveranderlijke’ factoren geleidelijk minder groot en wordt de wederzijdse beïnvloeding van de ‘veranderlijke’ factoren als vegetatie (incl. boomlaag), bodem en humus steeds belangrijker. In een voedsel- en basenarm milieu berust de afbraak van het strooisel namelijk vooral op de aanwezigheid van langzaam werkende schimmels, terwijl de invloed van de bodemfauna gering is. Zowel de diversiteit als de aantallen bodemdieren is laag en doormenging van humus speelt nauwelijks een rol. Door de traagheid van de strooiselvertering en het ontbreken van doormenging ontstaat op het minerale bodemprofiel een *uitwendige* strooisellaag (*mor; moder*). Ondertussen is het belangrijkste bodemvormende proces in de minerale bodem uitspoeling van humus, basen, ijzer en aluminium waarbij een (micro)podzol ontstaat. Deze ontwikkeling gaat gepaard met een gestage verzuring en verarming. Hierbij is duidelijk sprake van een zelfversterkend ‘vliegwielen-effect’: bij de omzetting van de uitwendige strooisellaag

ontstaan namelijk organische zuren die het laatste restje van de buffercapaciteit in de minerale bovengrond verbruiken. Door de verzuring neemt de activiteit van de bodemfauna verder af, waardoor het strooisel nog trager verteert en er meer strooisel boven op de minerale bodem blijft liggen (figuur 2.2). Het resultaat is dat er weer meer organische zuren de bodem inspoelen, waardoor in steeds sneller tempo verzuring en verarming plaatsvindt (zie o.a. Kuiters, 1987).



Figuur 2.2. Schema ecosysteem-ontwikkeling in arm milieu.

In het overgangsgebied van een arm naar een rijk milieu is het op voorhand onzeker of het bos zich zal ontwikkelen in de richting van een 'rijk', dan wel een 'arm' ecosysteem. Juist in dit 'machtsvacuüm' blijkt de boomsoort de doorslag te geven.

2.3 Strooisel als sleutelfactor

De boomsoort beïnvloedt de ondergroei vooral via licht, wortelconcurrentie en strooisel. Waar de ontwikkeling naar een 'rijk' dan wel een 'arm' systeem niet *a priori* vaststaat is vooral de laatstgenoemde factor van belang (o.a. Miles, 1985a). De chemische eigenschappen van het strooisel zijn namelijk afhankelijk van de boomsoort, al heeft ook de basenrijkdom van het moedermateriaal enige invloed. Zo is bekend dat de strooiselkwaliteit van eik op rijkere gronden iets beter is dan van eik op armere gronden (Muys, 1991). Boomsoorten blijken echter sterk te verschillen voor wat betreft hun vermogen om mineralen in hun bladeren op te slaan, waarbij in lindeblad de hoogste gehalten werden vastgesteld (Duvigneaud & Denaeyer-De Smet, 1973; tabel 2.1).

Tabel 2.1. Mineralegehalten in bladeren van verschillende boomsoorten (meq./100 gram droge stof; naar: Duvigneaud & Denaeyer-De Smet, 1973).

	K	Ca	Mg	N	P
Linde	1,6	2,2	0,34	2,9	0,18
Haagbeuk	0,8	2,1	0,14	2,3	0,13
Esdoorn	1,2	1,5	0,23	2,2	0,17
Eik	1,0	1,0	0,14	2,4	0,15
Beuk	1,0	1,0	0,12	2,0	0,12

De kwaliteit van het strooisel hangt samen met de verhoudingen aan wateroplosbare substanties, het nutriëntengehalte, het gehalte aan cellulosen en dat aan polyfenolen en ligninen (Scheffer & Schachtschabel, 1973; Kuiters, 1987). Vooral het gehalte aan polyfenolen is in negatieve zin van belang voor de afbraaksnelheid op de korte termijn. Ze vormen onoplosbare bruine complexen met eiwitten die alleen door speciale organismen als 'witrotschimmels' kunnen worden afgebroken. Daarnaast vertragen de polyfenolen de afbraak van ander organisch materiaal (Kuiters, 1987). Op de lange termijn speelt het gehalte aan ligninen een grote rol: hoe hoger het gehalte des te trager de afbraak. Op grond van de afbraaksnelheid onderscheidt Kuiters (1990) drie typen strooiselproducenten:

- snelle vertering: linde, es, zwarte els, ruwe iep, haagbeuk en gewone esdoorn;
- intermediair: beuk, wintereik, ruwe berk, zachte berk en zomereik;
- trage vertering: zilverspar, fijnspar, Douglasspar en Grove den.

De kwaliteit van het strooisel (nutriënten- en basenrijkdom, textuur en zuurgraad) is vervolgens bepalend voor de activiteit van diverse soorten bodemdieren. Globaal geldt: hoe hoger de rijkdom, hoe hoger de pH en hoe lemiger de minerale bovengrond, des te groter de activiteit van de bodemfauna en des te sneller de afbraak. In zure, arme bodems en humusprofielen overheerst de langzame microbiologische afbraak. Dit resulteert in grote verschillen in strooiselvertering. Heath *et al.* (1966) onderzochten op één en dezelfde bosgroeiplaats de mate van strooiselvertering onder verschillende boomsoorten met en zonder regenwormen. De strooiselvertering zonder regenwormen geeft in hun proefopzet een indicatie voor de situatie onder nog voedselarmere en zuurdere omstandigheden. De resultaten geven duidelijk aan dat de vertering onder linde, iep, es en berk veel sneller plaatsvindt dan onder eik en beuk, en dat de verschillen in de praktijk groter zijn naarmate de groeiplaats zuurder en armer is (tabel 2.2).

Of de directe invloed van de organochemische samenstelling van het strooisel (afhankelijk van de boomsoort) of de invloed van de daar mede van afhankende activiteit van de bodemfauna het belangrijkste is voor de afbraak is moeilijk vast te stellen. Daarnaast bestaat er ook een directe werking van de bij strooiselvertering vrijkomende stoffen (aromatische verbindingen), die een groeiremmende (Scheffer & Schachtschabel, 1973; Kuiters, 1987) of kiemingremmende (Miles, 1985b) werking kunnen hebben op sommige plantensoorten. Over deze werking van de afbraakcomponenten van het strooisel is echter weinig bekend. In werkelijkheid is het humificatieproces mogelijk nog ingewikkelder als ook de interacties tussen strooisel van verschillende boomsoorten in gemengde opstanden in beschouwing genomen wordt (zie § 7.4).

Tabel 2.2. Mate van strooselvertering door bodemfauna (in percentages). De waarden tussen haakjes betreffen de mate van vertering zonder regenworm-invloed (naar Heath, Arnold & Edward; 1966).

Periode	30/10 tot 12/3	12/3 tot 9/5	9/5 tot 9/11
Boomsoort			
Beuk	12 (5)	25 (11)	64 (20)
Eik	16 (6)	38 (9)	89 (24)
Iep	99 (88)	99 (94)	96 (96)
Berk	89 (50)	100 (78)	? (75)
Linde	54 (51)	92 (69)	? (80)
Es	61 (32)	95 (63)	? (88)

Dijkstra (2002) onderzocht in Canada de calciumhuishouding onder Ahorn (*Acer saccharum*) en Hemlock-spar (*Tsuga canadensis*). Het bleek dat bij omzetting van het Ahornstrooisel veel hogere gehalten aan calcium beschikbaar kwamen dan onder Hemlock. De calcium-fluxen via de biomassa en het strooisel bleken daarbij veel groter dan de fluxen van atmosferische depositie en vertering van de zure minerale bodem. Ahorn is in staat door zijn diepe fijne wortelstelsel calcium uit de diepe ondergrond op te nemen; Hemlock neemt alleen calcium op uit de bovengrond. Daarbij bleek, ook op langere termijn, een geringe toename van de opname via de wortels tot een substantiële verhoging van de beschikbaarheid van calcium in de bovengrond te leiden.

Een en ander leidt onvermijdelijk tot de conclusie dat op de bovengenoemde, voor wat betreft trofie- en zuurgraad intermediaire groeiplaatsen, de boomsoort bepalend is voor de basenhuishouding, zuurgraad en humusvorm van de bosbodem. Daarmee bepaalt de boomsoort of de ecosysteemontwikkeling leidt in de richting van een 'rijk' bos (*Quercus-Fagetea*) dan wel in de richting van een 'arm' bos (*Quercetea*). Een duidelijke aanwijzing voor deze hypothese vinden wij in het werk van Rackham (1980) die voor Engelse bosgroeiplaatsen per boomsoort de zuurgraad geeft waarbij een omslag plaats vindt van inwendige naar uitwendige humus-profielen (tabel 2.3).

Tabel 2.3. Omslagpunt van inwendig naar uitwendig humusprofiel per boomsoort (incl. hazelaar) uitgedrukt in de zuurgraad van de bodem (naar Rackham, 1980).

Boomsoort	pH
Tamme kastanje	4.6 of hoger
Beuk	4.6
Eik	4.4 (ongeveer)
Haagbeuk	4.4 (4.2 - 4.7)
Berk	4.2
Linde	4.1 (4.0 - 4.2)
Es	4.1 (3.7 - 4.4)
Hazelaar	4.0 (3.3 - 4.4)
Iep	3.9 (3.7 - 4.2)
Esdoorn	3.5 (3.4 - 4.3)

Uiteraard zijn de in tabel 2.3 gegeven grenswaarden vooral indicatief. De zuurgraad van de bovengrond is namelijk geen vast gegeven, maar variabel zowel in de ruimte (met name vertikaal) als in de tijd. Desondanks blijkt uit deze tabel echter heel duidelijk dat gegeven een zuurgraad in het pH-traject tussen circa 3.5 en 4.5 de boomsoort mede-bepalend is voor de ontwikkeling van strooisellaag en humusvorm. Strooisellaag en humusvorm zijn echter op hun beurt weer bepalend voor de zuur-

graad en basenbezetting middels de eerder genoemde zelf-versterkende processen (verzuring en verarming versus doormenging en buffering). In de praktijk kan dit leiden tot aanzienlijke verschillen in chemische kenmerken van de bovengrond onder verschillende boomsoorten op één zelfde groeiplaats (Sioen *et al.*, 1994; tabel 2.4).

Tabel 2.4. Vergelijking van bodemkenmerken en vegetatie onder verschillende boomsoorten in 70 jaar oud bos op gelijke groeiplaats bij Halle, België (naar: Sioen *et al.*, 1994).

	pH-H ₂ O			Basenverzadiging (%)		
	0-5	5-20	20-40	0-5	5-20	20-40
Diepte (cm)						
Linde	4,7	4,4	4,4	59,2	20,2	14,5
Esdoorn	3,9	4,1	4,3	50,4	15,2	7,9
Es	3,7	4,0	4,2	33,0	13,7	3,5
Eik	3,7	4,0	4,2	26,0	10,2	7,8
Beuk	3,6	4,0	4,2	21,5	8,3	7,3

De resultaten van Sioen *et al.* (1994) geven ons de mogelijkheid de effectiviteit als 'bodemverbeteraar' dan wel 'bodemverzuurder' van de vijf onderzochte soorten in de praktijk te vergelijken. Een eerste conclusie is dat op deze rijke groeiplaats (met regenwormen!) het verschil tussen eik en es niet noemenswaard is. De belangrijkste conclusie is echter dat van alle onderzochte boomsoorten de linde verreweg de grootste capaciteit heeft de pH en basenverzadiging van de bovengrond op peil te houden, dan wel te herstellen. Recent onderzoek in Denemarken (Kristiaansen en Dalsgaard, 2000) wijst eveneens in deze richting.

2.4 Toepassingen

Verbetering van de bodemvruchtbaarheid onder invloed van het bosstrooisel is een normaal fenomeen, onder andere bekend van heidebebossingen. Hier treedt in de loop van de eerste generatie al enige verbetering op. Dit is ook bij spontane opslag het geval: Miles (1985a) vermeldt een toename van de pH in de bovengrond van 3.8 naar 4.9 binnen 90 jaar na spontane opslag van berk in een vegetatie van Struikheide. Ook is het bekend dat de tweede generatie veelal een betere groei vertoont dan de eerste. Bij de ontginning van de 'woeste gronden' speelden dergelijke overwegingen al een rol. De commissie die zich eind van de negentiende eeuw bezighield met de oprichting van het Staatsbosbeheer voerde als één van de argumenten voor bebossing van heidegronden aan dat hiermee de bodemvruchtbaarheid van de arme zandgronden zou worden verhoogd. Zo zou een dubbel rendement worden gehaald: in eerste instantie zou hout worden geproduceerd en op termijn zou goede landbouwgrond beschikbaar komen (Buis *et al.*, 1999).

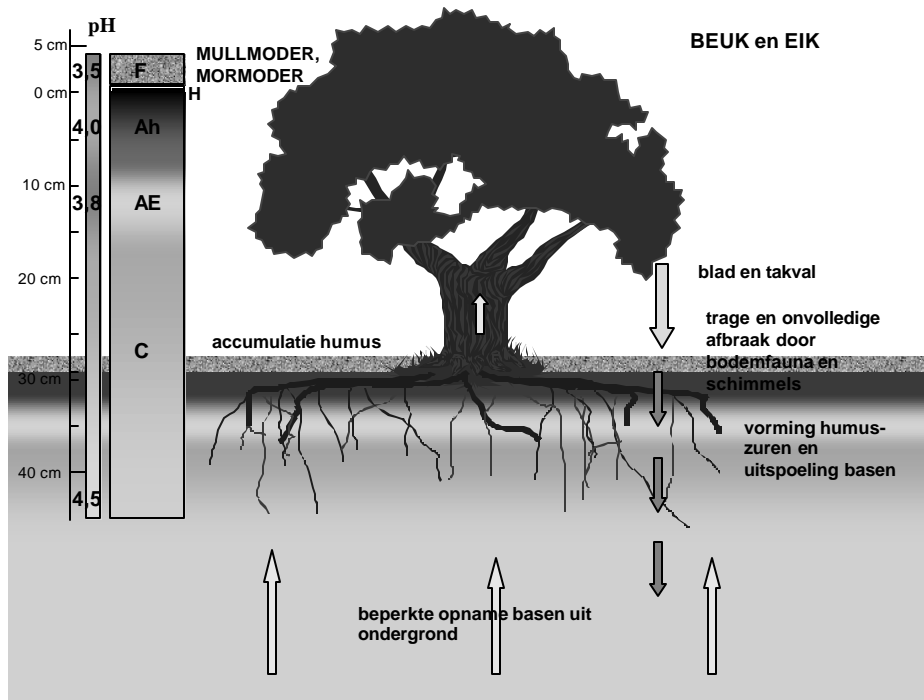
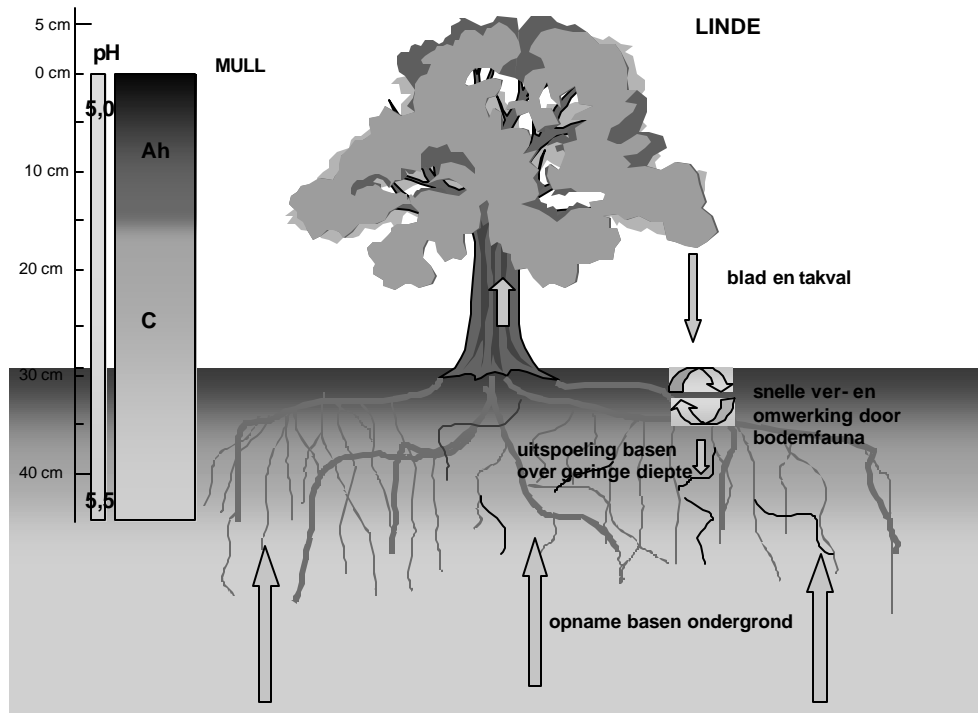
Ook met de aanplant als 'bodemverbeteraars' van diverse boomsoorten met 'rijk' strooisel is in Nederland veel ervaring opgedaan. Van Schermbeek plantte al rond 1900 loofboomsoorten tussen het naaldhout, voornamelijk eik, beuk en tamme kastanje. Ook het gebruik als 'vulhout' van els en esdoorn werd in die tijd aanbevolen, waarbij vooral Grauwe els hogelijk werd gewaardeerd. Nadat in de elzen het elzenhaantje een plaag ging vormen, kwam de aanplant van Amerikaanse vogelkers in zwang. Rond 1920 was dit een van de belangrijkste vulhoutsoorten in

naaldhoutbossen geworden. De aanplant van Amerikaanse vogelkers ging door tot in de jaren-50, waarna onmiddellijk met de bestrijding werd begonnen.

De theoretische basis voor het gebruik van 'vulhoutsoorten' werd in de jaren dertig gelegd door Diemont. Hij koppelde bosbouwkundige kennis niet alleen aan plantensociologische inzichten, maar benadrukte ook het belang van natuurlijke processen voor de keuze van de boomsoorten en mengingen: *'Het is dan nodig de natuurlijke evenwichtstoestand van het bosch te kennen en te beseffen, dat deze door ingrijpen van de mensch gemakkelijk in ongunstigen zin (tendens tot 'Rohhumus-vorming', bodemverzuring enz.) verschoven kan worden.'* (Diemont, 1937). Concreet geeft hij bijvoorbeeld aan dat wanneer er een dennenbos op voedselarme bodem wordt geplant, men vooral niet moet onderplanten met beuk, fijnspar of zilverspar maar van nature aanwezige soorten als lijsterbes, vuilboom, hulst of berk moet gebruiken. Ook bij de bebossing van heide adviseert hij van deze soortencombinatie uit te gaan om zo een versnelling van de natuurlijke ontwikkeling te bewerkstelligen.

Het gebruik van soorten met een 'rijk' strooisel sluit dus aan bij een lange bosbouwkundige traditie en met name bij het gedachtengoed van Diemont. In een eerder artikel (Hommel *et al.*, 2001) werd voorgesteld van dezelfde principes gebruik te maken om door aanplant van soorten met een 'rijk' strooisel de bosontwikkeling te sturen van een relatief soortenarm *Quercetea*- naar een veel soortenrijker *Quercus-Fagetea*-bos. In tegenstelling tot de vroegere benadering gaat het daarbij dan (1) niet zozeer om de aanplant van vulhout maar vooral om de hoofdboomsoort, (2) niet specifiek om de allerarmste gronden maar vooral om gronden met een intermediaire voedingstoestand en zuurgraad, en (3) niet primair om het verhogen van de bodemvruchtbaarheid maar om het verhogen van de biodiversiteit. Overigens is verbetering van de bodemvruchtbaarheid door aanplant van rijk-strooisel-producenten vanuit bosbouwkundig oogpunt ook op armere gronden natuurlijk nog steeds een aantrekkelijk optie (zie ook Kuiters, 1992). Onderzoek in Engeland, Duitsland en Oostenrijk toont aan dat bodemvruchtbaarheid en humustype door verandering van boomsoort inderdaad op relatief korte termijn geheel of gedeeltelijk hersteld kunnen worden (o.a. Miles, 1985a; Gerboth, 1998; Hruska & Kram, 2000).

Aangezien in het bosbeheer op de in dit opzicht interessante 'intermediaire' groeiplaatsen traditioneel wordt gekozen voor soorten die verzuring en verarming bevorderen (eik, beuk en naaldhout), kan hier naar verwachting op relatief korte termijn een grote 'natuurwinst' worden behaald, waarbij ook voor recreanten een aantrekkelijker bosbeeld (o.a. met veel voorjaarsbloeiërs) ontstaat. Uit de verschillende geciteerde onderzoeken blijkt dat es, esdoorn, iep, berk en linde in staat zijn de basenvoorziening van de bovengrond op peil houden of mogelijk zelfs herstellen (figuur 2.3). Ook het gebruik van hazelaar in de ondergroei biedt goede perspectieven (zie tabel 2.3) en hetzelfde geldt waarschijnlijk voor populier (Kuiters, 1992). Niet alle soorten zijn echter in alle situaties even bruikbaar. In de praktijk is de waarde van zowel berk en iep als 'bodemverbeteraar' beperkt: de berk speelt op de minerale gronden, met uitzondering van de meest voedselarme en zure situaties, alleen een rol van betekenis in de jeugdfase van het bos (van der Werf, 1991) en het bevorderen van de iep is momenteel nauwelijks een haalbare kaart in verband met de



Figuur 2.3. Humusvormen en basenhuishouding onder linde (boven) en beuk of eik (onder). F= half verteerd strooisel; H= amorfte humus; Ah= humushoudende minerale bovengrond.

iepenziekte. Het effect van de es lijkt op relatief rijke groeiplaatsen weinig te verschillen van de eik, terwijl op armere en verdrogingsgevoelige groeiplaatsen de mogelijkheden voor deze soort waarschijnlijk beperkt zijn. Hetzelfde geldt voor uitheemse populierensoorten en cultivars waarvan het gebruik in de meeste gevallen bovendien strijdig is met een meer natuurlijke bosontwikkeling. Abelen daarentegen zijn inheemse populieren en minder gevoelig voor droogte, maar zij gedijen weer slecht onder kalkarme omstandigheden.

De esdoorn lijkt daarentegen met name op relatief arme en zure 'overgangsgroeiplaatsen' zeker perspectief te bieden. Een objectieve herwaardering van de rol van deze vermeende plaagsoort in het Nederlandse bos lijkt dan ook zeker op zijn plaats. Door zijn vermogen tot zeer uitbundige verjonging en de vaak overdadige schaduwwerking, met name in de jeugdfase, is het gebruik van deze soort in veel situaties echter riskant.

Van alle genoemde soorten lijkt de linde het best in staat de pH en basenbezetting in de bovengrond op peil te houden en waar mogelijk te herstellen. Daarbij speelt naast het vermogen van de linde kalk te accumuleren in het bladstrooisel waarschijnlijk ook het ontbreken van verzurende stoffen in de bladeren en de intensieve beworteling een rol (Kuiters, 1987; Sonn, 1960). Hierbij gaat het dan in de eerste plaats om de kleinbladige of winterlinde (figuur 3), een soort die voor wat betreft zijn standplaatseisen tussen beuk (arm) en esdoorn (iets rijker) in staat (Rackham, 1998). De gebruiksmogelijkheden van de relatief veeleisende zomerlinde op matig voedselrijke groeiplaatsen zijn waarschijnlijk beperkt. Ook de mogelijkheden van de Hollandse linde, de grotendeels steriele bastaard van zomer- en winterlinde (figuur 4), zijn voor de natuurlijke bosontwikkeling beperkt. Wel is deze 'soort' dankzij de relatief geringe standplaatseisen (Hegi, 1925) geschikt om op een breed scala aan groeiplaatsen ook binnen bestaande bossen als laanbeplanting gebruikt te worden, bijvoorbeeld om de aanwezigheid van oude wegenpatronen te accentueren. De betekenis van padranden voor bosplanten (zie Bijlsma *et al.*, 2001) kan zo nog verder worden verhoogd.

Overigens lijkt ook buiten het meest kritische pH-traject een boomsoort met 'rijk' strooisel de ontwikkeling van de ondergroei positief te kunnen beïnvloeden, al is het effect dan doorgaans niet zo sterk dat een ander bostype (in vegetatiekundige zin) ontstaat. Zo hebben in de 'rijke' rivierbegeleidende bossen van het hardhout-ooibos-type de meest kritische soorten (zoals Slangelook) een duidelijke voorkeur voor es en iep, terwijl onder eik de vegetatie veelal slecht ontwikkeld is. Ook in de 'rijke' delen van de landgoedbossen van de binnenduinrand (anthropogene vormen van het 'Abelen-Iepenbos' dan wel het 'Essen-Iepenbos') vinden wij veelal de grootste concentraties stinzenplanten onder linde en esdoorn, en een opvallende soortenarmoede onder eik en beuk (Bakker & Boeve, 1985; Hommel *et al.*, 1999). Een derde voorbeeld binnen de 'rijke' bossen vinden wij in Zuid-Limburg, waar op de randen van de lössplateaus aanplant van eik en/of beuk de ontwikkeling van een soortenrijke ondergroei grondig kan frustreren en 'rijke' soorten in de ondergroei zich alleen onder hazelaarstruiken kunnen handhaven (o.a. in het Kloosterbos bij Houthem). Ook binnen de 'arme' bossen vinden wij vergelijkbare verschijnselen: een

'verdwaalde' es in een door eiken gedomineerde, doorgeschoten houtwal kan het systeem plaatselijk op een iets hoger trofieniveau brengen, waar soorten als Grote muur dankbaar van profiteren. Deze voorbeelden hebben echter vooral betrekking op losse veldwaarnemingen en zijn daarom nogal anekdotisch van karakter. Systematisch onderzoek naar verschillende vegetatie- en humustypen onder verschillende boomsoorten op één en de zelfde groeiplaats zijn voor de Nederlandse situatie nauwelijks voorhanden.

Natuurlijk kleven er nog veel onzekerheden aan het gebruik van linde en andere 'strooisel-verbeteraars' voor het verhogen van de biodiversiteit, bodemvruchtbaarheid en recreatieve waarde van het bos. Met name met de linde is tot op heden in ons land nog nauwelijks enige bosbouwkundige ervaring opgedaan, dit in tegenstelling tot bijvoorbeeld in Duitsland en Hongarije (zie bijvoorbeeld Böckmann, 1990 en Schültz, 1992). De huidige boswet heeft de ondergeschikte positie van de linde in de Nederlandse bosbouw mede in de hand gewerkt aangezien de linde hierin expliciet 'buiten de wet' is gesteld. Bij een herziening van de boswet zou de linde gewoon als normale boomsoort dienen te worden beschouwd. Daarbij is er duidelijk behoefte aan gericht onderzoek naar de bodemvormende processen onder linde, naar historische en geografische referentiesituaties en naar de implicaties voor de bosbouw-praktijk.

3 Werkwijze

3.1 Historische referentie

Tot op heden hebben paleoecologen in Noordwest-Europa nog geen gedetailleerd inzicht kunnen krijgen in de vegetatiekundige structuur en dynamiek van de Atlantische lindenbossen. Het pollenmateriaal en de gehanteerde onderzoekstechnieken bieden hiervoor tot nog toe onvoldoende mogelijkheden. Een gedetailleerde reconstructie is aan de hand van de bestaande literatuur dan ook zeer moeilijk te maken. De meest gedetailleerde bijdragen zijn op dit terrein vooralsnog geleverd door Aaby (1983) in Jutland (Denemarken) en Behre en Kucan (1994) in Ost-Friesland (Noord-Duitsland). In Hoofdstuk 4 bespreken we in het kort de plantensoorten en –families die in de literatuur voor het Atlantisch lindenwoud worden genoemd en proberen hierin vervolgens enkele hoofdlijnen te onderscheiden.

Vóóraf dienen echter nog enkele methodische opmerkingen te worden gemaakt. Dit betreft met name de herkomst van het bestudeerde pollenmateriaal, een factor die zeer bepalend is voor de zeggingskracht van de pollendiagrammen. Het maakt namelijk een groot verschil welk soort bodem of welke geologische afzetting wordt bemonsterd voor pollenanalyse. Voor ons doel zijn de volgende vier categorieën te onderscheiden:

- oude bosbodems (in dit geval zand- en leemgronden);
- veen- en gyttjalagen uit kleine veentjes;
- veen- en gyttjalagen uit grote hoogveengebieden in de regio;
- amorfe humuslagen in oude bosrestanten.

In *oude bosbodems* is het overgrote deel van het neergeslagen pollen in de loop der eeuwen sterk gecorrodeerd, waardoor zeer onduidelijk is in hoeverre het bestudeerde pollenmonster nog een betrouwbare indruk geeft van de oorspronkelijk aanwezige bosvegetatie. Bovendien is in deze bodems de kans op vermenging van pollen uit verschillende perioden relatief groot. Pollendiagrammen van oude bosbodems geven daarom in de regel een vrij globaal beeld van de lokale en regionale vegetatieontwikkeling. Wel blijkt in veel bosbodems een zekere pollenzonering aanwezig te zijn als gevolg van een in de loop der eeuwen steeds ondiepere homogenisatie door bodemfauna (Dimbleby, 1957; 1985; Havinga, 1962; 1985; Casparie & Groenman-Van Waateringe, 1980; Spek *et al.*, 1999). De diverse fasen in deze ontwikkeling zijn echter in absolute zin vaak moeilijk te dateren, door de afwezigheid van geschikt materiaal voor ¹⁴C-datering. Wel kan door opbouw van een landschapshistorische referentiereeks in een bepaald landschapstype – bijvoorbeeld door onderzoek van pollenspectra onder een reeks gedateerde grafmonumenten van verschillende ouderdom – tot een globale datering van bepaalde pollenzone's worden gekomen (Casparie & Groenman-Van Waateringe, 1980). Omdat deze reeksen voor veel gebieden ontbreken, zijn oude bosbodems slechts beperkt bruikbaar voor ons gedetailleerde doel.

De analyse van pollen en macroresten uit *veen- en gyttjalagen uit kleine veentjes of meertjes* (Ned. *dobben*, Duits *Kesselmoore*) die midden in het voormalige Atlantische boscomplex hebben gelegen, geven in de regel een veel hogere resolutie. Voor ons doel is deze categorie van monstermateriaal dan ook zeer geschikt. In Nederland zijn de meeste veentjes in het verleden vaak tot grote diepte uitgegraven ten behoeve van de winning van turf (boerenvervening). De veentjes die bijvoorbeeld in Drenthe zijn onderzocht, missen vaak de lagen uit de laatste twee à drie millennia (Cleveringa & De Gans, 1978; Bohncke, 1991; Bakker, Groenman-Van Waateringe & Van de Kamp, 1999). In Denemarken en Duitsland daarentegen zijn veentjes met een veel gaver profiel onderzocht (Kramm, 1978; Behre, 1986; Behre & Kucan, 1994; Odgaard, 1994). Voor onderzoek van het Atlantische lindenwoud kunnen uiteraard ook uitgegraven veentjes geschikt zijn.

Pollenonderzoek van *hoogveensecties* die niet al te ver van een hoger gelegen zandgebied lagen, geven een meer regionaal beeld van de vegetatieontwikkeling. Hierdoor is het moeilijk om bossen van verschillende groeiplaatsen van elkaar te onderscheiden. Wel is voor Noord-, Oost- en Zuid-Nederland en voor het noorden van Duitsland veel materiaal voorhanden (zie onder andere: Van Zeist, 1959b; Janssen & Ten Hove, 1971; Casparie, 1972; Van Geel, 1978; Van Geel *et al.*, 1981; Dupont, 1985; Van der Molen & Hoekstra, 1988; Dörfler, 1991). Voor ons doel is deze categorie echter beperkt bruikbaar.

Een vierde mogelijkheid is de analyse van *dikke strooisellagen* (amorfe humuslagen) in oude bosresten. Hoewel selectieve corrosie van pollen ook hier roet in het eten kan gooien, zijn met de analyse van dergelijke strooisellagen toch zeer fraaie resultaten behaald (Iversen, 1969; Stockmarr, 1976; Aaby, 1983). Vanwege de sterk lokale herkomst van het materiaal is deze categorie zeer geschikt voor ons doel.

In Hoofdstuk 4 maken we hoofdzakelijk gebruik van pollengegevens uit kleine veentjes en amorfe humuslagen. Omdat de Pleistocene zandgebieden van Nederland, Noord-Duitsland en Jutland (Denemarken) onderling slechts weinig verschillen in klimatologisch, geologisch, bodemkundig en hydrologisch opzicht, maken we gebruik van gegevens uit elk van deze drie Noordwesteuropese landen. Vooraf kan reeds worden vastgesteld dat het aantal plantensoorten dat in deze context bij het pollenonderzoek is aangetroffen relatief beperkt is. Dit kan twee dingen betekenen: (1) het aantal plantensoorten in het Atlantische lindenwoud was relatief beperkt; (2) het aantal plantensoorten was hoger dan we in de pollendiagrammen aantreffen, maar een deel van deze soorten wordt niet in dit diagram gereflecteerd, bijvoorbeeld omdat deze soorten geen of slechts zeer weinig pollen produceerden, de ruimtelijke verspreiding van hun pollen onvoldoende was of hun pollen in de loop der eeuwen volledig is verteerd (gecorrodeerd). Welke van beide verklaringen de overhand heeft, kan niet met zekerheid worden gezegd.

3.2 Veldonderzoek

In zes bosgebieden in Nederland zijn locaties geselecteerd waar zich op één en dezelfde groeiplaats onder verschillende loofhout-soorten een zeer verschillende ondergroei heeft ontwikkeld. Hierbij werd per gebied steeds één opstand met overwegend ‘arm’ strooiselproducenten (vooral eik) en één opstand met overwegend ‘rijk’ strooiselproducenten (vooral linde, es, esdoorn, populier en hazelaar) onderzocht. In één gebied (Heekenbroek) werden twee ‘rijke’ opstanden onderzocht; het totaal aantal onderzochte locaties bedraagt dus dertien (tabel 3.1). De zes gebieden verschillen onderling sterk voor wat betreft hun landschappelijke positie en de aard van het moedermateriaal. Zij komen overeen in die zin dat het in alle gevallen matig voedselrijke, verzuringsgevoelige gronden betreft. Een andere overeenkomst is dat het blijkens oude topografische kaarten in alle gevallen relatief oude boscomplexen betreft. Dit is gedaan omdat een belangrijk deel van de voor dit onderzoek relevant geachte differentiërende soorten tussen ‘arm’ en ‘rijk’ bos behoort tot de groep van de zogenaamde ‘oud-bossoorten’ (zie o.a. Honnay *et al.*, 1999) en om eventuele storende invloeden van recent landbouwkundig gebruik te vermijden. In alle onderzochte opstanden waren ‘oud-bossoorten’ aanwezig. Bij de selectie van de uiteindelijke opname-locaties werden de volgende criteria gehanteerd:

- zo gering mogelijke afstand tussen de ‘arme’ en de ‘rijke’ opname (10 tot 25 meter; in Duinvliet 75 meter);
- zo volledig mogelijke ontwikkeling van de aanwezige ‘arme’ en ‘rijke’ plantengemeenschap;
- vergelijkbare fysiografische ligging van de ‘arme’ en ‘rijke’ opname;
- ontbreken van indicaties voor landbouwkundig gebruik in het recente verleden (circa 100 jaar);
- zo gering mogelijke variatie in vegetatie en bodemkenmerken binnen de opnamen;
- zo gering mogelijk verschil in bodemkenmerken (excl. humusprofiel) tussen de ‘arme’ en ‘rijke’ opname (geen grotere verschillen tussen opnamen dan binnen opnamen). Dit werd gecontroleerd aan de hand van korte bodemprofielbeschrijvingen en van veldbepalingen van de pH.

Tabel 3.1. Overzicht van de onderzochte gebieden met strooiselproducenten en landschap/moedermateriaal.

Gebied	groeiplaats	Bodemtype*	belangrijkste strooiselproducenten boom- en struiklaag	
			‘arm’ bos (<i>Quercetea r.p.</i>)	‘rijk’ bos (<i>Fago-Quercetea</i>)
Duinvliet (NH)	strandwal	duinvaaggrond	eik	linde
Doorwerth (Ge)	stuwwal	moderpodzolgrond	eik	linde
Hackfort (Ge)	opgevlude laagte	enkeerdgrond	eik	linde, eik
Heekenbroek (Ge)	oud rivierterras	oude rivierkleigrond	eik	(1) populier, esdoorn, hazelaar
Limbrichterbos (L)	zandig lössplateau	kuilbrikgrond	eik, hazelaar	(2) eik; hazelaar
Geulhem (L)	plateaurand	bergbrik/ooivaaggrond	eik	es, populier, hazelaar
				esdoorn

* bodemtype volgens De Bakker & Schelling, 1986.

Vervolgens is op elke geselecteerde locaties één vegetatieopname gemaakt en drie monsterpunten geselecteerd. Elke monsterpunt werd, voor zover niet gehinderd door bijvoorbeeld grindrijke lagen, tot een diepte van 240 cm uitgeboord en

beschreven, waarbij van elke substantiële horizont (bodemiaag) de pH in het veld werd bepaald met behulp van Merck pH-strookjes. De profielopbouw is beschreven door benoeming van bodemhorizonten. Voor elke horizont is de textuur (zand-, leem- en kleigehalte), de zandkorrelgrootte en organisch stof gehalte bepaald. Verder is aandacht besteed aan hydromorfe kenmerken (reductie-kleur, reductie-, ijzer- en mangaanvlekking en/of concreties) en de ontkalkingsdiepte (vrije kalk volgens bruismethode). Indien waarneembaar werd de actuele grondwaterstand opgemeten.

Het humusprofiel (de eerste 40 cm van het bodemprofiel en de eventueel daarop aangetroffen strooisellaag) zijn beschreven aan de hand van de volgende kenmerken:

- aard, herkomst en mate van vertering van de organische stof;
- aanwezigheid van macro-bodemfauna (voornamelijk regenwormen) of excrementen daarvan;
- zuurgraad;
- uitlogingsverschijnselen;
- aard van de humusovergangen (scherp of geleidelijk);
- dikte van de afzonderlijke lagen.

Bij de benoeming van de humusprofielen is de nomenclatuur gehanteerd zoals voorgesteld door Kemmers *et al.* (in voorb.). Deze nomenclatuur is voor Nederlandse omstandigheden afgeleid van het humusclassificatiesysteem van Klinka *et al.* (1992). Tenslotte zijn per monsterpunt op drie vaste diepten mengmonsters genomen namelijk op 0 - 5, 5 - 25 en 80 - 100 cm onder maaiveld. Waar een ectorganisch (uitwendig) humusprofiel aanwezig was werd de bovenzijde hiervan als maaiveldhoogte beschouwd.

3.3 Bodemanalyses

De in het veld verzamelde monsters zijn geanalyseerd op:

- pH(KCl);
- basen verzadiging (Bascomb extractie bij pH = 8,1) gemeten in:
 - uitwisselbaar Ca+Mg+K+Na;
 - uitwisselbaar H;
 - CEC;
- organisch stofgehalte (gloeiverlies);
- P-totaal (Kjeldahl-destructie);
- N-totaal (Kjeldahl-destructie).

Voor enkele monster is ter controle van de veldschattingen de leemfractie bepaald.

Aan de hand van de analyse-uitkomsten zijn de volgende parameters bepaald:

- calciumbezetting (uitwisselbaar calcium/CEC);
- gecorrigeerde calciumbezetting (uitwisselbaar calcium/ uitwisselbare basen en H⁺);
- H/Ca-verhouding (uitwisselbaar H⁺/ uitwisselbaar calcium);
- OS/Ca-verhouding (organisch stofgehalte/ calcium uitwisselbaar);
- C/N-verhouding (0,5 x organische stof/ N-totaal);
- C/P-verhouding (0,5 x organische stof/ P-totaal).

Zowel de gecorrigeerde calciumbezetting als de OS/Ca-verhouding maken het mogelijk om organische humuslagen te vergelijken met minerale lagen. Slecht verteerde, zure strooisellagen kunnen in absolute zin een hoog gehalte aan uitwisselbaar calcium bezitten. Deze calcium is echter voor de meeste planten niet beschikbaar. De H/Ca-verhouding vertoont meestal een goede correlatie met de humificatie. Bij waarden < 1 is er sprake van een goede humificatie waarbij stabiele humus ontstaat en waarbij in lemige gronden klei-humuscomplexen kunnen ontstaan. Bij waarden tussen 1 en 10 vindt een gedeeltelijke humificatie plaats. Bij hogere waarden is de omzetting van organische stof in amorfe humus zeer langzaam en geschiedt grotendeels door schimmels en micro-organismen.

Het belang van de pH voor het voorkomen en groei van boomsoorten en voor de ondergroei is volgens Van de Burg (1996) in het verleden vaak overschat. De pH is slechts gedeeltelijk gecorreleerd aan meer verklarende bodemchemische kenmerken als calciumbezetting en N-beschikbaarheid. In combinatie met het humusprofiel blijkt de pH van de specifieke (humus)horizonten echter wel degelijk indicatief te zijn voor ontwikkelingen in het boscysteem.

C/N- en C/P-ratio's zijn een grove maat voor de beschikbaarheid van respectievelijk N en P. De C/N gehalten zijn door oxydatie van de organisch stof in absolute zin niet zeer betrouwbaar; voor onderlinge vergelijking zijn ze echter wel bruikbaar. Door het stabielere karakter van P zijn C/P-ratio's iets betrouwbaarder en zeker meer differentiërend. De C/P getallen en P-getallen zijn onder meer gebruikt om te controleren of de gronden een vergelijkbare nutriënten-toestand bezitten in verband met een mogelijke bemestingsinvloed in het verleden.

3.4 Statistische verwerking

Bij de verwerking van de veldkenmerken, analysecijfers en de daaruit afgeleide parameters in hoofdstuk 6 komt voortdurend de vraag aan de orde of de waargenomen verschillen tussen de 'arme' en de 'rijke' opstanden significant zijn. Voor de beantwoording van deze vragen is systematisch de t-toets gebruikt (met behulp van het programma Excel). Aangezien de data in dit onderzoek niet *ad random* zijn verzameld, maar in de vorm van duplo-waarnemingen per gebied, is deze toetsing gepaard uitgevoerd. Waar het op voorhand niet duidelijk is of de hoogste waarden in de 'arme' dan wel in de 'rijke' opstanden kunnen worden aangetroffen, is

de toetsing tweezijdig uitgevoerd. Dit is o.a. het geval bij alle onafhankelijke standplaatsfactoren, waar immers bij monsternamen getracht is verschillen tussen 'arm' en 'rijk' te vermijden. Waar de gevonden trend in de verschillen in de waarden tussen 'arme' en 'rijke' opstanden te verklaren is vanuit bestaande kennis of hypothesen, is de toetsing eenzijdig uitgevoerd. Dit is o.a. het geval bij alle afhankelijke standplaatsfactoren. In beide gevallen is een overschrijdingskans van 5% gehanteerd.

Strikt genomen is voor het toepassen van de t-toets een normale verdeling van het steekproefgemiddelde binnen de opstanden een vereiste. Gezien het geringe aantal waarnemingspunten zal niet in alle gevallen aan deze voorwaarde zijn voldaan. Aangezien het echter (1) om bodemkundige kenmerken gaat waarvan bij beschikbaarheid van meer waarnemingen een bij benadering normale verdeling aannemelijk is en het (2) ons bij toetsing niet zozeer om harde uitspraken over de 'foutkans', maar veeleer om een interpretatie van de gevonden trends gaat, is het eventueel ontbreken van normaliteit geen bezwaar (de Gruijter, mond. med.).

Aan de hand van de uitkomsten van de t-toets zijn de meest relevante, d.w.z. de meest differentiërende standplaatsfactoren geselecteerd. Deze zijn vervolgens in een multivariate analyse als 'verklarende factoren' voor de gevonden variatie in soortensamenstelling en humusvormen gebruikt. In het eerste geval (soortensamenstelling) betreft het een 'canonische correspondentie-analyse' (CCA), in het tweede geval (humusvormen) een 'canonische discriminant-analyse' (CVA). Beide technieken worden uitgevoerd met behulp van het programma Canoco en resulteren in een zogenaamd 'ordinatiediagram' waarin de variatie van de responsvariabelen (opnamen, typen of soorten) twee-dimensionaal wordt weergegeven (ter Braak, 1996). In hetzelfde diagram worden de 'verklarende' factoren in de vorm van pijlen weergegeven.

Bij interpretatie van de ordinatiediagrammen geldt dat (1) de lengte van de pijl een maat is voor het aandeel van de betreffende variabele in de totale verklaarde variantie, (2) de hoek tussen twee pijlen een maat is voor de correlatie tussen de twee betreffende variabelen (kleine hoek is hoge correlatie) en (3) de projectie van een punt op een pijl een maat is voor de relatieve waarde van die variabele voor dat punt, d.w.z. voor de positie van het punt op de gradiënt die door de pijl wordt beschreven.

4 Historische referentie: het Atlantische lindenwoud

In dit hoofdstuk gaan we na welke informatie over de voormalige lindenwouden kan worden ontleend aan de beschikbare paleoecologische en historisch-ecologische bronnen. Na een korte inleiding (§ 4.1) wordt aandacht besteed aan de standplaatsen van het Atlantische lindenwoud (§ 4.2), de vegetatiekundige samenstelling van dit prehistorische bostype (§ 4.3), alsmede de redenen waarom het lindenwoud in de loop van de geschiedenis zo sterk in oppervlakte is afgenomen (§ 4.4). Hoewel de rol van de linde in dit hoofdstuk centraal staat, zullen we ook enige aandacht besteden aan drie andere boomsoorten die in dit rapport als producent van 'rijk' strooisel worden genoemd: esdoorn, es en iep (§ 4.5).

4.1 Ontstaan en verdwijnen

De linde maakt al meer dan achtduizend jaar deel uit van de Noordwest-Europese flora. Met het warmer worden van het klimaat na de laatste ijstijd arriveerden als boomsoorten allereerst berk (*Betula*) en den (*Pinus*) in onze streken, later gevolgd door hazelaar (*Corylus*), iep (*Ulmus*) en eik (*Quercus*). Linde (*Tilia*) was samen met els (*Alnus*), esdoorn (*Acer*) en es (*Fraxinus*) een relatieve laatkomer. De linde bereikte pas rond 6500 vóór Chr. (Vroeg-Atlanticum) de Noordwest-Europese laagvlakte. Eenmaal gearriveerd, verwierf ze zich echter al snel een belangrijke plaats in de toen aanwezige loofwouden. Op de lössgronden en de zandgronden werd linde één van de meest dominante boomsoorten, plaatselijk zelfs dé dominante boomsoort. Op de oeverwallen en rivierduinen in het rivierengebied kwam de soort eveneens voor, zij het niet zo talrijk als op de löss en op het zand (Janssen, 1960; Havinga, 1962; Munaut, 1967; Verbruggen, 1984; Zagwijn, 1986). De bloeiperiode van het lindenwoud lag in de periode 6000 – 3500 v. Chr. In geologische termen gaat het dan om het Midden- en Laat-Atlanticum, alsmede om de eerste paar eeuwen van het Subboreaal. In archeologische termen bestrijkt deze periode het Laat-Mesolithicum en een groot deel van het Neolithicum. Ook na die tijd kwam linde nog voor in onze bossen, maar dan op veel bescheidener schaal dan in de perioden daarvoor. Wel is uit palynologisch onderzoek van grafheuvels duidelijk geworden dat de teruggang van de linde in ons land regionaal verschillend is verlopen. Zo kon de linde zicht op de Veluwe en in Noord-Brabant aanmerkelijk langer handhaven dan in Drenthe (Casparie & Groenman-Van Waateringe, 1980).

Uit het voorkomen van vele honderden middeleeuwse plaats- en veldnamen met het bestanddeel 'linde' (bv. Lintelo, Linderte, Lintvelde, Linde etc.) blijkt dat de linde ook in de historische periode nog op veel plaatsen als karakteristieke boomsoort werd herkend, waarbij we uiteraard het onderscheid tussen 'natuurlijke' en bewust aangeplante linden scherp in de gaten dienen te houden. Opvallend is de grote concentratie van historische linde-namen in de Gelderse Achterhoek, wat het idee geeft dat lindebomen hier in de Middeleeuwen nog in vrij ruime mate aanwezig waren (Van der Werff, 1996).

4.2 Standplaatsen

Het uitvoerige pollenonderzoek dat in de afgelopen decennia is verricht in Nederland, België, Noord-Duitsland en Denemarken heeft veel duidelijk gemaakt over de vroegere standplaatsen van de linde. Omdat linde geen wind- maar een insectenbestuiver is, komt het kleverige pollen niet erg ver (Andersen, 1970; Greig, 1982; Pigott, 1991). Wanneer een bodemmonster veel lindepollen bevat, betekent dit dus dat de bomen vrijwel zeker in de directe omgeving van de monsterplek moeten hebben gestaan. Dit opent de weg om aan de hand van pollendiagrammen een grondige analyse te verrichten van de prehistorische standplaats van de linde. Hoewel systematisch onderzoek op dit punt vooralsnog ontbreekt, kunnen op basis van de literatuur al wel een aantal voorlopige conclusies worden getrokken. We beperken ons daarbij tot de zandstreken. Wie zich wil oriënteren op de Atlantische lindenbossen in het lössgebied van Zuid-Limburg en het aangrenzende deel van Duitsland kan zich wenden tot de daartoe beschikbare palynologische literatuur (o.a. Van Zeist, 1959a; Janssen, 1960; Bakels, 1978; 1992; Kalis, 1988). Over de rol van de linde in de voormalige bosvegetaties in het prehistorische strandwallen- en duinenlandschap is weinig bekend. Wel is bekend dat deze boomsoort vóór de Romeinse tijd op kalkrijke duingronden zeker deel heeft uitgemaakt van de natuurlijke bosvegetatie, zelfs nog op vrij grote afstand van de toenmalige kustlijn. In de Vroege Middeleeuwen – toen door de teruglopende invloed van de mens het natuurlijke bos in de duinstreek zich op grote schaal kon herstellen - lijkt de linde evenwel ontbroken te hebben (Zagwijn, 1997). Eenmaal verdwenen, kon zij zich klaarblijkelijk niet gemakkelijk opnieuw vestigen.

Linde op droge lemige zandgronden

Een analyse van de pollendiagrammen uit de periode van het Atlanticum maakt duidelijk dat de linde haar onbetwiste optimum had op de droge lemige zandgronden. Tegenwoordig classificeren we dergelijke gronden hoofdzakelijk als sterk lemige moderpodzolgronden (Y23, Y23x) en vorstvaaggronden (mZb23x) (De Bakker & Schelling, 1986). Op de lemige dekzandgronden (Oud Dekzand, Brabantse leem, sterk lemig Jong Dekzand I), op de keileemgronden en op de rijkere stuwwalgronden was de linde zelfs zo dominant aanwezig dat ze de eik qua bedekking niet alleen evenaarde, maar soms zelfs overvleugelde (Van Zeist, 1959; Havinga, 1962; Iversen, 1969; Stockmarr, 1976; Aaby, 1983; Verbruggen, 1984; Kuhry, 1985; Odgaard, 1994). We zouden hier met recht van een linden-eikenbos (*Tilio-Quercetum*) kunnen spreken. Wel moeten we steeds in de gaten houden dat pollen van eik veel sneller corrodeert dan dat van de linde. Het aandeel van deze boomsoort kan dan ook groter zijn geweest dan de pollenspectra op het eerste gezicht suggereren. Daartegenover staat dat eik meer pollen produceert dan linde. Palynologen hebben voor dergelijke effecten correctiefactoren opgesteld (Andersen, 1970).

Linde op droge leemarme zandgronden

Op droge leemarme dekzanden en fluvioglaciale zanden groeiden in het Atlanticum eveneens gemengde loofbossen van linde en eik, maar hier was de eik vrijwel steeds dominant over de linde. Opmerkelijk is echter wel dat de linde zelfs in dekzandbodems met een extreem laag leemgehalte nog relatief hoge pollenpercentages kan bereiken (Havinga, 1962; Verbruggen, 1984; Behre, 1986; Odgaard, 1994; Spek *et al.*, 1999). Dit

zou men op basis van de huidige standplaatsen niet verwachten. Klaarblijkelijk kende de linde in de prehistorie een ruimer verspreidingsgebied dan in de historische en tegenwoordige tijd.

We moeten echter bedenken dat de bosbodems in het Atlanticum nog nauwelijks waren uitgelooft. Hoewel we tegenwoordig op deze droge leemarme zanden vooral haarpodzol-gronden (Hd21) aantreffen, bestonden de bosbodems tijdens het Atlanticum nog vrijwel zonder uitzondering uit niet gepodzoleerde bruine bosgronden. Dit valt onder meer te bewijzen aan de hand van de fossiele bodems die we onder grafmonumenten uit die tijd aantreffen, dat wil zeggen onder de hunebedden uit de periode 3400-2900 v. Chr. (Midden-Neolithicum). Deze bodems bestaan zonder uitzondering uit ongepodzoleerde bruine bosgronden, een teken dat deze groeiplaatsen in de vroege prehistorie nog aanzienlijk rijker waren dan tegenwoordig (Casparie & Groenman-Van Waateringe, 1980; Bakker, 1982; Spek, 1996). Verder bestaan op basis van geologische en bodemkundige waarnemingen ook aanwijzingen dat veel dekzanden in de laatste ijstijd kalkrijk zijn afgezet. De kans is dan ook groot dat in de vrijwel gesloten nutriëntenkringloop van het Atlantische bosesysteem nog relatief veel kalk aanwezig was, zelfs op de meest leemarme gronden. Deze was voor het overgrote deel opgeslagen in de vegetatie en de strooisellaag, niet of nauwelijks meer als vrije kalk in de bodem. Pas na de aantasting van het bos door de mens verdween deze kalk in hoog tempo uit het systeem (Spek *et al.*, 1999).

Interessant is uiteraard in dit verband de in dit rapport naar voren gebrachte theorie dat er niet een eenzijdige afhankelijkheid tussen boomsoort en groeiplaats bestaat, maar dat zij elkaar in bepaalde gevallen ook wederzijds beïnvloeden. Met andere woorden: eenmaal gevestigd kan de linde onder bepaalde voorwaarden haar eigen groeiplaats in standhouden.

Linde op vochtige en natte zandgronden

Op vochtige en natte zandgronden kwam linde blijkens de pollendiagrammen in de literatuur slechts in geringe mate voor (Kuhry, 1985; Waller, 1995). Alleen op vochtige leemarme zandgronden kwam als bijmenging van de dominante soorten els, berk en eik ook in kleine hoeveelheden hazelaar en linde voor. Tegenwoordig classificeren we dergelijke gronden in hoofdzaak als leemarme veldpodzolgronden (Hn21). Op vochtige lemige zandgronden domineerden iep, es en eik en kwam linde nauwelijks voor. De bodems die we tegenwoordig als lemige veldpodzolgronden (Hn23, Hn23x), keileemstagnatiegronden (KX), gooreerdgronden (pZn21, pZn23) en bekeerdgronden (pZg21, pZg23) classificeren, zullen dus in de regel niet of nauwelijks linde hebben gedragen (De Bakker & Schelling, 1986). Hoewel iep en linde in overgangsmilieus tussen hoog en laag ook samen voorkomen, lijkt linde toch hoofdzakelijk op de hogere gronden te hebben gestaan, iep op de lagere gronden (Bottema, 1984; Aaby, 1986).

4.3 Soortensamenstelling

De boomlaag

Welke boomsoorten kwamen voor in het Atlantische lindenwoud? Een blik op de pollendiagrammen van kleine veentjes en amorfe humuslagen levert de volgende boomsoorten op: eik (*Quercus spec.*), linde (*Tilia spec.*), berk (*Betula spec.*), iep (*Ulmus spec.*), es (*Fraxinus excelsior*), esdoorn (*Acer spec.*), hulst (*Ilex aquifolia*), taxus (*Taxus baccata*) en den (*Pinus spec.*). De eerste vijf soorten komen nagenoeg altijd voor, waarbij de onderlinge verhouding regionaal en lokaal kon variëren. De andere soorten komen regelmatig voor, meestal in vrij geringe percentages.

Op de armere droge zandgronden was eik in de regel de dominante boomsoort, gevolgd door linde, berk, iep en es, waarbij van de laatste vier linde meestal overheerst en de overige drie een lager aandeel hebben, waarbij hun onderlinge verhouding overigens ongeveer gelijk is (Behre & Kucan, 1994). Hier zouden we van een Atlantisch eiken-lindenbos kunnen spreken, hoewel paleoecologen doorgaans meer het gemengde karakter van dit bos benadrukken ('*Quercetum mixtum*').

Op droge, lemige zandgronden daarentegen was de linde blijkens de pollendiagrammen vaak dominant over de eik en de andere genoemde boomsoorten. Ook iep kwam in deze bossen in vrij grote getale voor. We zouden dit bostype dan ook kunnen aanduiden als een Atlantisch linden-eiken-iepenbos. Es en hulst treden op lemige zandgronden overigens wat meer op de voorgrond dan op leemarme zandgronden. Voor esdoorn en taxus kan hetzelfde worden vermoed, maar deze komen in zo geringe getale voor in de pollenspectra, dat het moeilijk is om hierover duidelijke uitspraken te doen.

Overigens is het voor paleoecologen in veel gevallen onmogelijk om de bovengenoemde pollentypen tot op soortniveau te determineren. Zo valt het onderscheid tussen Zomereik (*Quercus robur*) en Wintereik (*Quercus petraea*) niet te maken en weten we ook bij de berk, iep en esdoorn niet om welke soorten of soortencombinaties het precies ging. Wel kunnen we op grond van de standplaats en de huidige autoecologie van de soorten tot bepaalde aannamen komen. In het geval van de linde denken paleoecologen vaak wel een onderscheid te kunnen maken tussen de beide soorten. Uit gedetailleerde studie van de aanwezige pollentypen valt af te leiden dat in de Atlantische wouden zowel de Winterlinde (*Tilia cordata*) als de Zomerlinde (*Tilia platyphyllos*) voorkwam, de Winterlinde echter in veel grotere getale dan de Zomerlinde (Janssen, 1960; Munaut, 1967; Behre & Kucan, 1994; Spek *et al.*, 1999).

Ten aanzien van de vegetatiepatronen van het Atlantische en Subboreale eiken-lindenbos zijn alleen voor het dekzandlandschap rond Flögeln (Ostfriesland, Noord-Duitsland) betrouwbare uitspraken te doen, omdat hier meerdere veentjes in één gebied zijn onderzocht. Hierbij bleek dat de bosvegetatie op de hogere zandgronden op korte afstand vrij sterk kon variëren. In de literatuur wordt gewoonlijk verondersteld dat het Atlantische loofbos vrijwel altijd uit een gemengde opstand van eik, linde, iep, es en eventueel andere boomsoorten bestond (*Quercetum mixtum sensu lato*). Uit het onderzoek in Flögeln blijkt echter dat het veeleer ging om een mozaïek van opstanden

die op zichzelf vrij homogeen waren voor wat betreft de samenstelling van de boomlaag. Plaatselijk groeide een bos waarin linde vrijwel de enige boomsoort was (85% winterlinde, 15% zomerlinde) (Profil Immenmoor). Enkele honderden meters verderop was het aandeel van dezelfde boomsoorten minder dan 10% en domineerde de eik volledig (Profil Schweinskuhle). De desbetreffende onderzoekers concluderen dan ook dat het natuurlijke Atlantische woud uit een mozaïek van verschillende bosgemeenschappen moet hebben bestaan. Als belangrijkste verklarende factor zien zij de lokale bodemkundige variatie, waarbij linde op wat lemiger grond (keileem, keizand) domineert en eik op leemarme dekzanden en fluvioglaciale gronden (Behre & Kucan, 1994).

De struiklaag

Kijken we naar de struiklaag van de Atlantische bossen dan blijkt uit de pollendiagrammen dat deze sterk werd gedomineerd door de Hazelaar (*Corylus avellana*). Andere struiken die voorkwamen zijn Wegedoorn (*Rhamnus catharticus*), Sporkehout (*Frangula alnus*) en Wilde lijsterbes (*Sorbus aucuparia*). De laatste twee soorten komen vooral aan het einde van het Atlanticum en in het Vroege Subboreaal voor, wat er op zou kunnen wijzen dat de bodem in die tijd reeds enigszins verzuurd was. De komst van de eerste landbouwers (Trechterbekercultuur), die in deze periode op grote schaal de lindenbossen op de zandgronden koloniseerden, heeft daar vrijwel zeker mee te maken (zie § 4.4).

De kruidlaag

In de pollenspectra van Atlantische linden-eikenbossen op de zandgronden van Nederland, Noord-Duitsland en West-Denemarken kunnen we de volgende plantensoorten en -families uit de kruidlaag onderscheiden: Grassen (*Poaceae*), Struikheide (*Calluna vulgaris*), Bosanemoon (*Anemone nemorosa*), Ooievaarsbek (*Geranium spec.*), Dagkoekoeksbloem (*Silene dioica*), Grootbloemige muur (*Stellaria holostea*), Zweedse kornoelje (*Cornus suecica*), Adelaarsvaren (*Pteridium aquilinum*), Koningsvaren (*Osmunda regalis*), Stekelvaren (*Dryopteris spec.*), Eikvaren (*Polypodium vulgare*), Wijfjesvaren (*Athyrium filix-femina*), Zwartkoren (*Melampyrum spec.*), Ganzenvoetachtigen (*Chenopodiaceae*) en Zandblauwtje (*Jasione montana*). Als klimplanten en halfparasieten zien we Klimop (*Hedera helix*), Hop (*Humulus lupulus*), Wilde Kamperfoelie (*Lonicera periclymenum*), Bosrank (*Clematis vitalba*) en Maretak (*Viscum album*).

In de meeste spectra is het aantal plantensoorten in de kruidlaag zeer beperkt. In de literatuur wordt dit vaak geweten aan het zeer schaduwrijke karakter van het Atlantische bos die ondergroei nauwelijks mogelijk zou hebben gemaakt. In pollendiagrammen zien we dan ook vaak dat een stijging van de *Tilia*-curve samengaat met een daling van de totaalcurve van de kruiden en omgekeerd (Aaby, 1986). Alleen op plekken waar een boom was omgevallen, door hoge ouderdom of door een storm, zou in de zomerperiode voldoende licht tot het bodemoppervlak zijn doorgedrongen om de tijdelijke vestiging van bepaalde plantensoorten mogelijk te maken. Voor het overige zal de ondergroei hoofdzakelijk uit voorjaarsbloeiers hebben bestaan, een categorie van planten die met behulp van pollenonderzoek niet of nauwelijks te traceren valt.

De hoge percentages die het pollen van grassen (*Poaceae*) in deze bossen herhaaldelijk bereikt, ook in de periode vóór de Trechterbekercultuur, lijkt er echter op te wijzen dat het Atlantische bos niet overal zo gesloten en schaduwrijk was. Ook de veelvuldige aanwezigheid van Struikheide (*Calluna vulgaris*) en Zandblauwtje (*Jasione montana*) wijst op het bestaan van open plekken c.q. op een bos met een vrij open structuur. De Deense paleoecoloog Odgaard kwam op basis van zeer uitvoerig onderzoek in westelijk Jutland tot de conclusie dat het Atlantische bos op de hogere zandgronden voordurend heeft blootgestaan aan de verwoestende invloed van natuurlijke dan wel door mensen veroorzaakte bosbranden. Hij vond namelijk in de veenlagen uit het Atlanticum een groot aantal laagjes houtskool die werden gevolgd door een stijging van de pollencurven van plantensoorten van open terrein. In het geval van een natuurlijke oorzaak denkt hij aan bosbranden veroorzaakt door blikseminslag, in het geval van menselijke oorzaken aan het doelbewust platbranden van stukken bos door Mesolithische jagers. Het creëren van open plekken zou tot een meer gevarieerde en rijkere wildstand leiden en ook de jacht zelf gemakkelijker hebben gemaakt (Odgaard, 1994).

Uit de pollenspectra van Atlantische loofbossen blijkt dat zowel soorten van wat rijkere als van wat armere groeiplaatsen voorkomen. Hoewel het hier in veel gevallen om een variatie in standplaats kan gaan, blijkt uit pollendiagrammen met een wat grotere tijddiepte en resolutie dat zich in de loop van het Atlanticum toch een zekere verschuiving van rijk naar arm heeft voorgedaan (Stockmarr, 1975; Kuhry, 1985). De invloed van de mens, die zich aan het einde van het Atlanticum steeds sterker deed gelden – getuige ook de toename van de antropogene indicatoren in de desbetreffende pollendiagrammen - heeft hierbij vrijwel zeker een belangrijke rol gespeeld. Bodemkundig zien we in dezelfde periode eveneens een duidelijke verzuring optreden. Het humustype verandert op veel plaatsen van mull naar moder en bruine verweringsgronden veranderen geleidelijk aan in moderpodzolgronden en later zelfs in humuspodzolgronden (Stockmarr, 1975; Spek, 1996; Spek *et al.*, 1999).

4.4 Oorzaken van de teloorgang

De bloeiperiode van de lindenbossen in onze streken lag in de periode 6000-3500 v. Chr. (Atlanticum, Vroeg-Subboreaal). Tussen 3500 en 3000 v. Chr. zien we in veel pollendiagrammen van de Noordwesteuropese zandgebieden een duidelijke teruggang van de linde optreden (Behre, 1986; Behre & Kucan, 1994). Soms gebeurde dit in een zeer geleidelijk tempo, waarbij de eik steeds meer de plaats van de linde innam. Veel vaker zien we echter een relatief snel verlopende teruggang van de linde. In het laatste geval wordt, analoog aan de bekende 'iepenval' – die overigens in een wat eerder stadium plaatsvond - ook wel gesproken van de 'lindenval' (Eng. *lime decline*) (Turner, 1962). De oorzaken voor deze snelle terugval van de linde vormen al meer dan een halve eeuw onderwerp van paleoecologische discussie. Vrijwel zeker gaat het om een samenspel van natuurlijke en antropogene factoren.

Aanvankelijk werd de oorzaak gezocht in een klimatologische verslechtering aan het einde van het Atlanticum. Met name de afkoeling van het klimaat op de overgang van Atlanticum naar Subboreaal en de daarmee gepaard gaande vernatting zou tot

een afname van de linde hebben geleid (Godwin, 1940; 1956). Toen echter bleek dat de chronologie van de lindeval regionaal vrij grote verschillen vertoont en ook lang niet altijd synchroon liep met de bovengenoemde klimaatsveranderingen, was deze verklaring niet langer houdbaar. Een belangrijker factor leek de sterke stijging van de zeespiegel die zich in de loop van het Holoceen heeft voorgedaan. Deze veroorzaakte in de loop van het Atlanticum en Subboreaal een sterke stijging van de grondwaterstanden in de dekzandlandschappen van Noordwest-Europa. Alleen de hoogste dekzandruggen bleven buiten bereik van het grondwater. Het spreekt voor zich dat het areaal van de voor linde geschikte bodems hierdoor sterk slonk. Op meerdere plaatsen is dan ook een direct verband tussen de teruggang van de linde en de vernatting van het landschap vastgesteld (Kuhry, 1986; Waller, 1994; Spek *et al.*, 1997).

Een zeer belangrijke factor was zonder twijfel ook de invloed van de prehistorische mens. In talrijke pollendiagrammen is een direct verband waar te nemen tussen de toename van antropogeen bepaalde plantengemeenschappen en de teruggang van het lindenwoud (Van Zeist, 1959; Turner, 1962; Aaby, 1986; Behre & Kucan, 1994). Ook dit is het best onderzocht in het gebied rond Flögeln in Ostfriesland, waar ondubbelzinnig is aangetoond dat de komst van de eerste landbouwers – die van de Trechterbeker-cultuur – in een zeer snelle terugval van de linde resulteerde. Volgens Behre verliep de invloed van de Trechterbekerbevolking op de natuurlijke bosvegetatie in twee fasen. Allereerst was er de fase van de *Laubfutterwirtschaft* die vooral in de eerste eeuwen van de Trechterbeker-periode op de voorgrond trad. Geleidelijk aan ging deze over in de fase van de *landnam*. We lichten beide fasen kort toe.

Tijdens de eerste fase was het linden-eikenbos nog zeer schaduwrijk en relatief arm aan grassen. Bosbeweiding met kuddes runderen was hierdoor niet goed mogelijk. Omdat vanwege het ontbreken van open graslanden ook de hooiwinning in die tijd nog niet bestond, zochten de toenmalige boeren hun toevlucht bij een nieuwe techniek van voederwinning: het snijden van bladrijke twijgen en het afstropen van bladloof die werden gevoerd aan vee dat in veekralen bij de nederzetting verbleef (Duits: *Schneitelwirtschaft*, *Laubfutterwirtschaft*). Deze techniek is tijdens het Neolithicum op grote schaal toegepast en bleef in tal van Europese streken tot in de 19^{de} eeuw voortbestaan, met name in verafgelegen bergstreken (Brockmann-Jerosch, 1918; 1936; Troels-Smith, 1960; Trier, 1963; Rackham, 1980; Austad, 1983; Rasmussen, 1989). De meest geschikte boomsoorten voor deze cultuur waren linde, es en iep. Daarnaast zijn ook bladeren en takken van hazelaar, alsmede van klimop, kamperfoelie en bosrank verzameld als wintervoer. Linde had overigens ook op andere manieren te lijden van de invloed van de mens. De soepele bast van linde was zeer geschikt gebruikt voor de vervaardiging van touw, gordelriemen en matten, het hout voor snijwerk. De oorspronkelijke betekenis van de naam 'linde' verwijst dan ook naar de opvallende buigzaamheid van de lindebast. Het Germaanse woord *lenthja* betekent namelijk 'soepel, zacht' (Kluge, 1995).

In de loop van de Trechterbekerperiode trad een nieuwe wijze van bosgebruik op de voorgrond: de *landnam* die vooral door het werk van de Deense paleoecoloog Iversen bekend is geworden (Iversen, 1941; 1973). In deze fase werd het natuurlijke linden-

eikenbos op tal van plekken platgebrand voor de aanleg van akkerland en om open plekken voor beweiding te creëren. Voor het eerst in de geschiedenis vond in deze periode ook bosbeweiding plaats. Een sterke intensivering van deze bosbeweiding in de loop van het Midden-Neolithicum zorgde voor het ontstaan van een veel opener type bos waarin de omstandigheden voor de vestiging van plantensoorten uit de struik- en kruidlaag aanmerkelijk verbeterden. Aanvankelijk trad in de ondergroei gedurende korte tijd een explosie van varens (*Pteridium*, *Dryopteris*) op, die echter ook snel weer verdween en plaatsmaakte voor een ondergroei waarin grassen en kruiden domineerden. In de pollendiagrammen zien we een zeer sterke daling van de curve van de linde, de bekende 'lindenval'. Uit ¹⁴C-dateringen blijkt dat deze val in Noordwest-Europa, afhankelijk van de bewoningsgeschiedenis, meestal tussen 4500 en 4000 BP (3200-2700 v. Chr) heeft plaatsgevonden (Behre & Kucan, 1994). De meest concrete datering van de lindenval in Nederland komt uit de Peel (Oost-Brabant) ligt rond 4040 BP (ca 2800 v. Chr.) (Janssen & Ten Hove, 1971).

De eik handhaafde zich in deze periode blijkens de pollendiagrammen overigens veel beter dan de linde. Dit kan zowel een direkt als een indirekt gevolg van menselijk ingrijpen zijn geweest. Zowel in Drenthe als in Noord-Duitsland kon worden vastgesteld dat de Trechterbekerbevolking bij voorkeur lokaties met lindenbos heeft uitgekozen voor bewoning en akkerbouw. Omdat de neolithische bevolking zijn nederzettingen, grafmonumenten en akkers bij voorkeur aanlegde op de goed ontwaterde löss- en zandgronden waar ook de linde zijn optimale standplaats had, is de lindeval deels veroorzaakt door een direkte terugloop van het biotoop van deze boomsoort (Van Zeist, 1959b; Bakels, 1992; Behre, 1986; Bakker & Groenman-Van Waateringe, 1988; Behre & Kucan, 1994). Bovendien werd linde nog eens extra aangetast door de winning van bladloof en twijgen. Bij het herstel van het bos – na het verlaten van het gebied door de mens – speelde hazelaar (*Corylus*) overigens een belangrijke rol als pionier (Iversen, 1964; Aaby, 1983).

De rol van de mens bij de achteruitgang van het lindenbos kan echter ook een indirekt karakter hebben gehad. De openlegging van de Atlantische loofwouden door de neolithische mens leidde namelijk tot belangrijke wijzigingen in de hydrologie en nutriëntenuishouding van de bodem (Spek, 1996). Als gevolg hiervan zette zich een proces van bodemdegradatie in gang dat aanvankelijk vooral een verzuring van de bovengrond tot gevolg had, later ook een zichtbare degradatie van de bruine bosbodems in de richting van podzolgronden. De linde heeft van deze bodemdegradatie vrijwel zeker sterk te lijden gehad. In de pollendiagrammen zien we de lindecurve na de komst van de neolithische landbouwers namelijk vrijwel steeds zeer drastisch dalen. Bovendien zien we dat de eik zich na het vertrek van de mens veel gemakkelijker kan herstellen dan de linde, met name op de lichtere zandgronden (Aaby, 1986). Klaarblijkelijk is de nutriëntentoestand (basenverzadiging) van de oude bosbodem in de tussentijd dermate verslechterd dat herstel van het lindenbos niet of nauwelijks meer mogelijk was.

Interessant is echter wel dat in gebieden met geringe menselijke invloed het lindenbos zich nog zeer lang kan handhaven, soms zelfs tot op de dag van vandaag, en dan met name op de lemige zandgronden. Dit blijkt uit paleoecologisch

detailonderzoek van oude bosbodems op Jutland en uit bosecologisch onderzoek in deze gebieden (Aaby, 1983; 1986; Andersen, 1984; Kristiansen & Dalsgaard, 2000). Ook na de komst van de beuk (ca 1500 v. Chr.) bleven hier tot ver in de historische tijd linden-eikenbossen bestaan waarin de beuk niet of nauwelijks heeft kunnen infiltreren. Daarentegen laten de bossen die reeds in de prehistorische periode sterk door de mens zijn beïnvloed reeds in het derde millennium v. Chr. een sterke verschuiving van linde naar eik zien, in het tweede en eerste millennium gevolgd door een al dan niet sterke invasie van de beuk. Hiermee wordt duidelijk dat de beuk in de prehistorie niet de directe opvolger was van de linde, zoals vaak wordt gesuggereerd. In werkelijkheid verliep de overgang van de gemengde linden-eikenbossen uit het Neolithicum naar de gemengde eiken-beukenbossen van de Late Bronstijd via een tussenstadium met hoofdzakelijk eik. In de omgeving van Flögeln is bij palynologisch onderzoek van een veentje eveneens een lindenopstand uit de Midden-IJzertijd (ca 500 v. Chr.) aangetroffen, een teken dat lindenbossen zich ook op de zandgronden van Noord-Duitsland nog zeer lang hebben kunnen handhaven (Behre en Kucan, 1994: Profil Stertmoor Fickmühlen). Hetzelfde geldt overigens voor de zandgronden van de Veluwe en Noord-Brabant (Casparie & Groenman-Van Waateringe, 1980).

In de IJzertijd en Romeinse tijd was de linde op onze zandgronden echter over het algemeen nog slechts spaarzaam aanwezig. Hetzelfde geldt voor de Middeleeuwen. De laatste refugia lagen op de keileemgronden van het Drents Plateau en de lemige dekzandgronden van Oost- en Zuid-Nederland. Dit leiden we af uit de bestaande kennis van middeleeuwse plaatsnamen en veldnamen. Bij een eerste inventarisatie door Van der Werf zijn circa 700 namen met het bestanddeel 'linde' gevonden, waarvan overigens slechts een deel teruggaat op een natuurlijke begroeiing van linde (Van der Werf, 1996). Met behulp van een combinatie van toponymisch, bodemkundig en paleoecologisch onderzoek kunnen de exacte lokaties en groeiplaatsen van deze middeleeuwse lindenbossen wellicht nog nader worden bestudeerd. Voorts bevatten de reeds bestaande pollendiagrammen uit onze zand-, löss- en rivierengebieden nog dermate veel onderzoeksmateriaal over de linde, dat een nadere studie van dit materiaal door een paleoecologisch specialist zeer zinvol lijkt.

4.5 Iep, es en esdoorn

Iep

De iep (*Ulmus spec.*) arriveerde rond 7000 v. Chr. in onze streken, geruime tijd na berk, den en hazelaar, ongeveer gelijktijdig met de eik, maar eerder dan de meeste andere boomsoorten, waaronder de linde die pas sinds ca 6500 v. Chr. in ons land voorkomt. Onduidelijk is of het hierbij om de Veldiep (*Ulmus minor*) of om de Ruwe iep (*Ulmus glabra*) ging. Bij palynologisch onderzoek van veenprofielen in het Pleistocene zandgebied van West-Jutland is met behulp van morfologisch detailonderzoek aan pollen vastgesteld dat circa 80% van het pollen afkomstig was van de Ruwe iep (*Ulmus glabra*) (Odgaard, 1994). Mogelijk domineerde deze soort dus op de prehistorische zandgronden.

Vergelijking van pollendiagrammen van verschillende standplaatsen maakt duidelijk dat de iep tijdens het Atlanticum veel ruimer aanwezig was op vochtige tot natte leem- en kleigronden dan op droge zandgronden, hoewel de soort op de laatstgenoemde gronden zeker voorkwam. Iep en linde vormden qua standplaats dus min of meer elkaars complement, wat uiteraard niet wil zeggen dat ze binnen dezelfde regio niet allebei konden voorkomen. Wel waren ze gebonden aan anderssoortige lokaties. Op de zandgronden dienen we iep eerder in beekdalen en op vochtige leemgronden te zoeken dan op de hoge, droge zandgronden. Voor onze reconstructie van het Atlantische lindenwoud is deze soort dan ook van relatief gering belang. Iep kwam hier wel voor, maar in geringe percentages (< 3%).

In de paleoecologische literatuur wordt veel aandacht besteed aan de zogenaamde 'iepenval' (Eng. *elm decline*), het in talrijke pollendiagrammen waargenomen verschijnsel dat de curve van de iep in zeer korte tijd een drastische daling te zien geeft. Omdat dit verschijnsel in grote delen van Noordwest-Europa is waargenomen en ook zeer scherp te dateren valt, wordt het moment van de iepenval in de praktijk gebruikt als chronostratigrafische grens tussen het Atlanticum en het Subboreaal. Deze grens ligt in Noordwest-Europa tussen 4200 en 3800 v. Chr., afgerond op ca 4000 v. Chr. (Behre & Kucan, 1994, 147). In Nederland houden geologen een grens van 3850 v. Chr. aan (Zagwijn, 1986).

Over de exacte oorzaken van deze sterke terugval van de iep is decennia lang gediscussieerd. Aanvankelijk dacht men aan klimaatsinvloeden (Iversen, 1941), later meer aan directe en indirecte invloed van de mens (branden, ontginning, loofvoederwinning, bosbeweiding etc.) (o.a. Troels-Smith, 1954). Beide theorieën bleken onhoudbaar, onder meer omdat de iepenval vaak eerder optrad dan de komst van de eerste landbouwers in de desbetreffende streek. Vervolgens is de iepenval vooral geweten aan parasieten als de Grote iepenspintkever (*Scolytus scolytus*), een soort waarvan het voorkomen in het Laat-Atlanticum ook daadwerkelijk is vastgesteld (Watts, 1961; Groenman-Van Waateringe, 1983; Moore, 1984; Peglar & Birks, 1993). Wel kan ingrijpen van de mens tot een verslechterde conditie van de iepen hebben geleid en daarmee tot het versneld toeslaan van de iepenziekte (Aaby, 1983). Recent onderzoek in Denemarken en Noord-Duitsland levert echter toch weer aanwijzingen voor een model waarin plaats is voor de mens (Kalis & Meurers-Balke, 1998). De veehouders van de Ertebölle-cultuur blijken namelijk reeds gerichte ingrepen in het toenmalige schaduwrijke loofwoud te hebben gedaan om het biotoop van grote grazers (zowel natuurlijke dieren als huisdieren) te bevorderen. Dit ging op de betere gronden duidelijk ten koste van de iep.

De iepenval zorgde voor een dramatische afname van de iep in de zand-, klei- en lössgebieden. In pollenspectra uit de bloeitijd van het Atlantische woud bereikt de iep vaak percentages van 5-10 %, soms zelfs meer dan 10 %, na de iepenval nog slechts enkele procenten. Volgens Behre blijft na de iepenval vaak ongeveer één derde deel van het voormalige iepenbestand over (Behre & Kucan, 1994).

De betekenis van de naam 'iep' is onduidelijk. Etymologen tasten hier vooralsnog volledig in het duister. De naam komt sinds 1567 in het Nederlands voor, maar kent

geen enkele pendant in andere talen. De veel oudere naam olm kent wel varianten in andere talen (Engels *elm*, Duits *Ulme*), maar ook van deze naam is geen betrouwbare naamsverklaring bekend (Kluge, 1995; Van Veen & Van der Sijs, 1997).

Es

De Gewone es (*Fraxinus excelsior*) arriveerde rond 6500 v. Chr. in onze streken, ongeveer gelijktijdig met Linde en Zwarte els. Vanwege zijn grote lichtbehoefte was deze boom in het schaduwrijke Atlantische woud aanvankelijk nog vrij schaars. Pas toen iep en linde in bedekking duidelijk afnamen door toedoen van de mens, steeg het aandeel van de es. Es was in het vijfde en vierde millennium voor Christus dan ook een duidelijke pioniersoort die op de betere gronden (löss, rivierklei) de iep kon vervangen waar deze door menselijk ingrijpen terugliep (Kalis & Meurers-Balke, 1998). Om deze reden bereikt de es pas aan het einde van het Atlanticum zijn piek in de pollendiagrammen. Over de precieze standplaats zijn we slecht geïnformeerd. Hoewel we weten dat de soort op zeer bescheiden schaal voorkwam in de linden-eikenbossen op de hogere gronden, wordt over het algemeen toch aangenomen dat es net als iep hoofdzakelijk gebonden is aan rijkere en nattere standplaatsen (Aaby, 1983). In de periode dat de hogere gronden nog waren bedekt met gesloten bos, kwam de es vrijwel uitsluitend voor langs lichtrijke beek- en rivieroevers en niet in het zeer schaduwrijke gesloten bos op de hogere gronden.

Uit archeologische en historische waarnemingen is bekend dat de es één van de meest geschikte boomsoorten is voor het snijden van bladrijke twijgen en bladloof voor wintervoeding (Rackham, 1980; Austad, 1983). Uit pollendiagrammen blijkt echter dat de es zich ook bij intensieve bewoning door de mens nog zeer lang heeft kunnen handhaven in prehistorische woongebieden. De pollencurve van de es is dan ook veel onafhankelijker van de antropogene indicatoren in de diagrammen dan bijvoorbeeld de curven van linde en iep. Aaby wijdt dit aan het zeer snelle herstel van deze boomsoort. Jonge scheuten van de es kunnen al na twee of drie jaar na de snoei weer bloeien. Bij de linde duurt dit ca vier jaar, bij de iep acht jaar. Wanneer bij de 'Schneitelwirtschaft' inderdaad een zeer korte cyclus van 2-3 jaar wordt aangehouden, zoals Troels-Smith (1960) heeft vastgesteld, dan zal de es dus veel minder te lijden hebben gehad dan de linde en de iep. Dit verklaart mogelijk de snelle val van de beide laatgenoemde soorten tijdens het Neolithicum en de verhoudingsgewijs veel grotere persistentie van de es (Aaby, 1983).

De naam 'es' (Oudsaksisch en Oudhoogduits *ask*, Oudengels *æsc*, Engels *ash*) is afgeleid van het Germaanse woord *aska* en heeft als grondbetekenis 'speer'. In de prehistorie werden werpsperen vaak vervaardigd van essenhout en in dat licht gezien is het begrijpelijk dat deze boomsoort geleidelijk aan een naam heeft gekregen die direct verwant is aan de naam voor het belangrijkste gebruiksvoorwerp dat van deze boomsoort werd gemaakt. De vrij zeldzame combinatie van een grote elasticiteit en een relatief grote hardheid maakt essenhout al vele duizenden jaren zeer geliefd als gebruikshout. In historische periode, maar ook tegenwoordig nog, werd essenhout onder meer gebruikt voor de vervaardiging van stelen voor spaden en anderssoortige gereedschappen. Diverse middeleeuwse plaatsnamen in Nederland bevatten een bestanddeel dat van de boomnaam 'es' of van de bosnaam *aski* 'essenbos' is afgeleid

(Künzel *et al.*, 1984, 134; Van Berkel & Samplonius, 1989). Voorbeelden zijn Es bij Haren in de Brabantse Meijerij (oudste vermelding 773-774 *Hes*), Eschede bij Gorsel in Oost-Gelderland (oudste vermelding 1046 *Ascethe*) en Esselijkerwoude bij Woubrugge in Zuidholland (oudste vermelding 1^{ste} helft 11^{de} eeuw *Aslecarwald*), Assel bij Apeldoorn (oudste vermelding 814-815 *Hasle*), Asselt bij Swalmen in Limburg (oudste vermelding 860 *Aschlo*), Asch bij Buren in de Betuwe (oudste vermelding 889 *Aske*) en mogelijk ook Assen in Drenthe (oudste vermelding 1267-68 *Ascen*). Uit de geografische verbreiding van deze namen valt gemakkelijk af te leiden hoe breed de ecologische amplitude van deze boomsoort is. Ze komt zowel in zand- als in rivierklei- en lössgebieden voor. Wel valt op dat de plaatsnamen in de zandgebieden vrijwel zonder uitzondering betrekking hebben op nederzettingen die in de onmiddellijke nabijheid van beekdalen liggen. Voor de veldnamen met het bestanddeel 'es' (*Asbroeken* etc.) geldt dit evenzeer.

Esdoorn

Esdoorn (*Acer spec.*) maakte zonder twijfel deel uit van het Atlantische loofbos op de zandgronden, maar dan wel in zeer geringe aantallen (Van Zeist, 1959; Behre & Kucan, 1994). Hoewel palynologen geen nader onderscheid kunnen aanbrengen tussen de diverse *Acer*-soorten, is de kans toch zeer groot dat we hier met de Spaanse aak (*Acer campestre*) te maken hebben. Omdat de soort in pollendiagrammen slechts sporadisch voorkomt, is het vrijwel onmogelijk om over de vroegere standplaats en geschiedenis van deze boomsoort iets zinnigs te zeggen. Wel kunnen we uit de betekenis van een aantal middeleeuwse plaatsnamen afleiden dat de esdoorn in de historische periode plaatselijk beeldbepalend moet zijn geweest voor de bosvegetatie ter plekke. Voorbeelden zijn Meppel in Zuidwest-Drenthe (oudste vermelding 1141 *Meppelē*), alsmede de plaatsnaam Meppen die zowel in Zuidoost-Drenthe (oudste vermelding 1335 *Meppen*) als in het Duitse Emsland (oudste vermelding 834 *Meppiam*) voorkomt. De namen gaan overigens alle terug op het Germaanse woord *mapulja* waarmee de esdoorn werd aangeduid (Künzel *et al.*, 1984, 249). Vergelijk ook het Oudengelse *mapultreo* en het Engelse *maple*.

Alle genoemde plaatsen liggen op een keileemplateau dat grenst aan de benedenloop van een beek of riviersysteem. Onduidelijk is of de esdoornbossen waarnaar deze plaatsen genoemd zijn op de keileemplateaus zelf dan wel in de aangrenzende stroomdalen hebben gestaan. Gezien de huidige behoefte van de Spaanse aak aan kalkhoudende, vruchtbare grond, lijkt een standplaats in een kwelrijk beekdal waarschijnlijker dan op een relatief arm en verzuurd keileemplateau, temeer daar in de benedenloop van de desbetreffende stroomdalen kalkrijke regionale kwel uit de diepere ondergrond aan de oppervlakte komt. Naast de bovengenoemde term is er ook nog een andere historische benaming voor de esdoorn, namelijk 'ahorn' (Duits *Ahorn*). Dit woord gaat terug op het Indogermaanse woord *aker* 'punt, spits'. Het puntige blad van de esdoorn gaf deze boomsoort in de prehistorie klaarblijkelijk zijn naam. Vergelijk ook het huidige woord 'esdoorn', waarin eveneens een puntig karakter ('doorn') doorklinkt.

5 Beschrijving referentieplekken veldonderzoek

In dit hoofdstuk wordt per bosgebied een bodemkundige en vegetatiekundige beschrijving gegeven van de onderzochte referentieplekken voor 'arm' en 'rijk' bos. Per gebied wordt tevens een korte interpretatie gegeven. Voor de resultaten van de statistische analyse van de gecombineerde gegevens voor de zes onderzochte gebieden wordt verwezen naar Hoofdstuk 6.

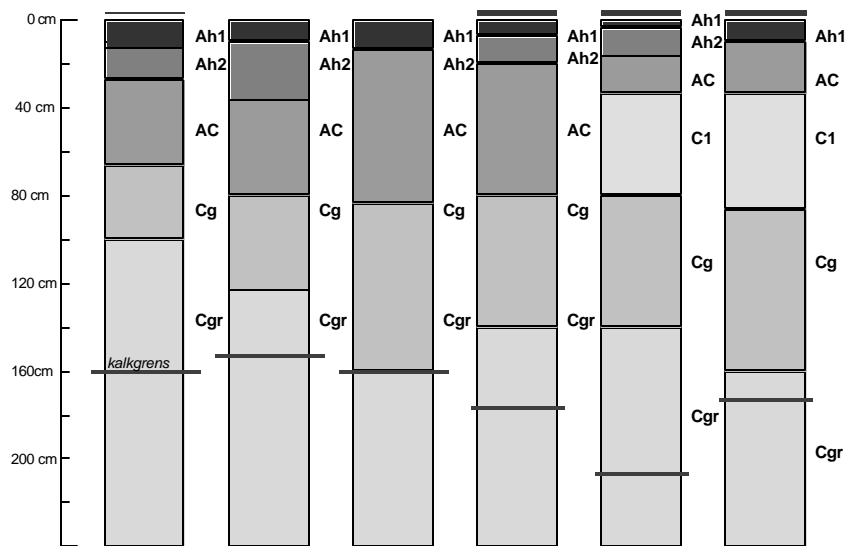
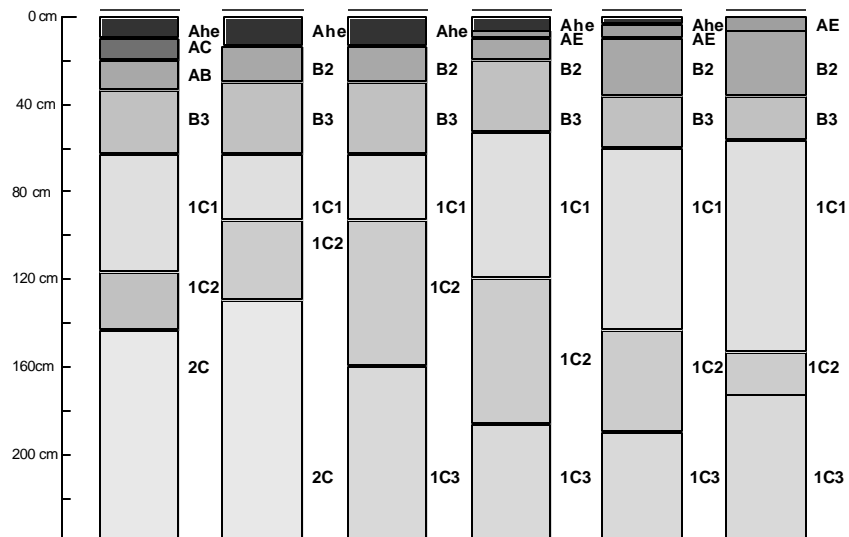
5.1 Duinvliet

Algemeen

Het parkbos Duinvliet ligt op een oud duin in de binnenduinrand bij Overveen (NH) op de overgang van de 'jonge' kustduinen naar de achterliggende, oudere strandwallen. Het bos bestaat vooral uit voormalig eiken-hakhout (spaartelgenbos) met veel Lelietje-van-dalen (*Convallaria majalis*) in de ondergroei. Opvallende elementen zijn verder oude linden- en eiken- en beukenlanen en enkele recente kapvlakten (o.a. van iepenbos). Deze kapvlakten zijn deels zeer rijk aan Wilde hyacinth (*Scilla non-scripta*), een soort die plaatselijk ook talrijk is in gemengd eiken-esdoornbos. De bodem van het oude duincomplex bestaat uit fijn, goed gesorteerd duinzand (korrelgrootte: ongeveer 130 μ). Het oude duin is ontkalkt tot op een diepte van ongeveer 1,5 tot 2,5 meter onder maaiveld. De bodem wordt gekenmerkt door vage sporen van bodembewerking tot op een diepte van 35-75 cm. Dit kan samenhangen met landbouwactiviteiten in een ver verleden, mogelijk in combinatie met verstuing. Het plaatselijk voorkomen min of meer ruderaal (bos)vegetaties duidt op recentere verstoring en bemesting, mogelijk eveneens in samenhang met gebruik als landbouwgrond (Hommel & de Waal, 2002).

Referentieplekken

De referentie plekken bestaan uit een plek in een grote complex voormalig eikenhakhout ('arm') en een bosstrook langs een oude, onverharde, lindenlaan ('rijk'). Deze laan werd enkele decennia geleden voor het publiek werd afgesloten (mond. med. L. Dedding, beheerder SBB). De beschreven bosstrook bevindt zich onder de kronen van de lindebomen, maar grenst aan een voormalig eiken-hakhoutbosje. Het noordelijke uiteinde van de lindenlaan is verruigd door het (extensief) gebruik als illegale stortplaats voor tuinafval. Als referentieplek is een rijk met voorjaarsbloeiende begroeiende plek aan de oostrand van de voormalige weg gekozen. De afstand tussen beide referentieplekken (eikenhakhout en lindenlaan) bedraagt circa 75 meter. Dit is aanzienlijk meer dan bij de andere vijf veldwerkgebieden het geval was. De relatief grote afstand tussen beide referentie-plekken wordt veroorzaakt door het kleinschalige patroon van vergraving, mogelijke voormalige bemesting (ruderaal vegetatie) en ontkalkingsdiepte.

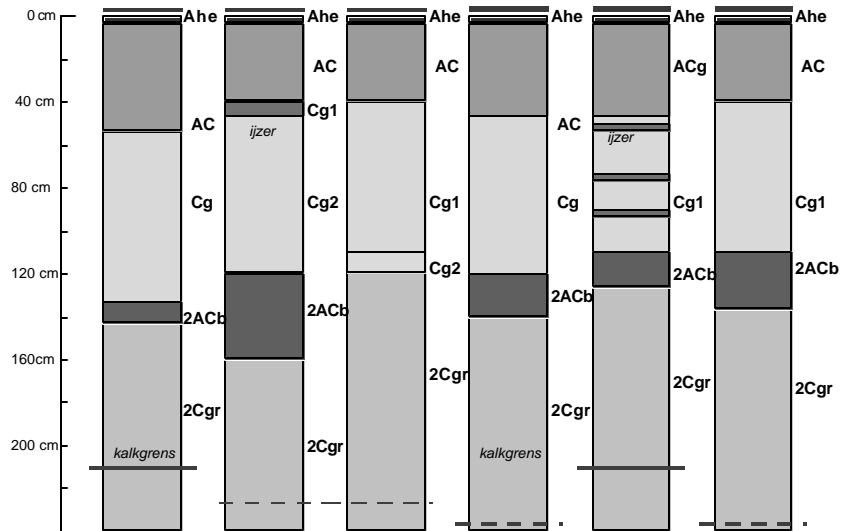
A**Duinvllet****B****Doorwerth**

Figuur 5.1 a t/m f. Bodemprofielen van de referentieplekken (tot 250cm onder maaiveld). De linker drie profielen hebben betrekking op 'rijk' bos (*Quercus-Fagetea*), de rechter drie profielen op 'arm' bos (*Quercetea robri-petraeae*).

Ah = humushoudende minerale bovengrond; AC= overgangshorizont van Ah naar C; A2 =uitspoelingshorizont (hier in lössleem); Bt = kleiinspoelingshorizont; B(2,3)= podzol-B (moderpodzol); BC= overgangshorizont B naar C; C= onveranderd moedermateriaal; 'g' staat voor roestvlekking; 'r' voor reductievlekking).

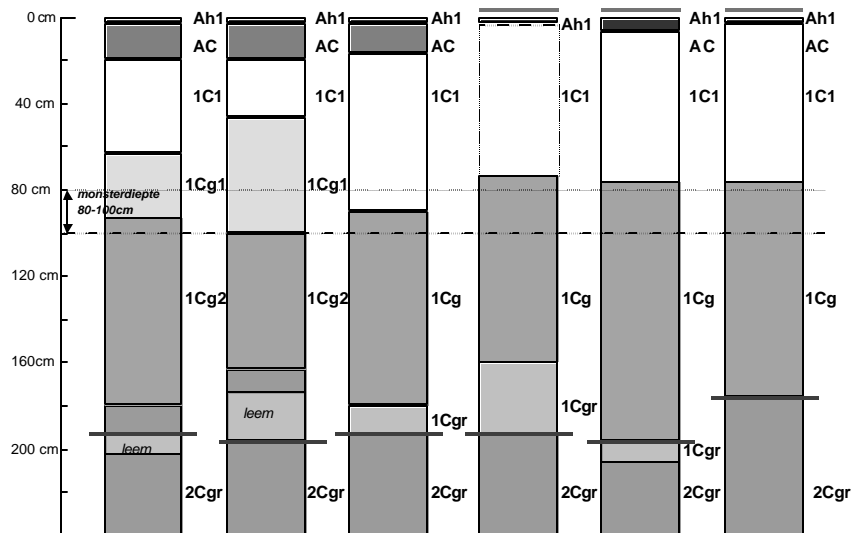
C

Hackfort



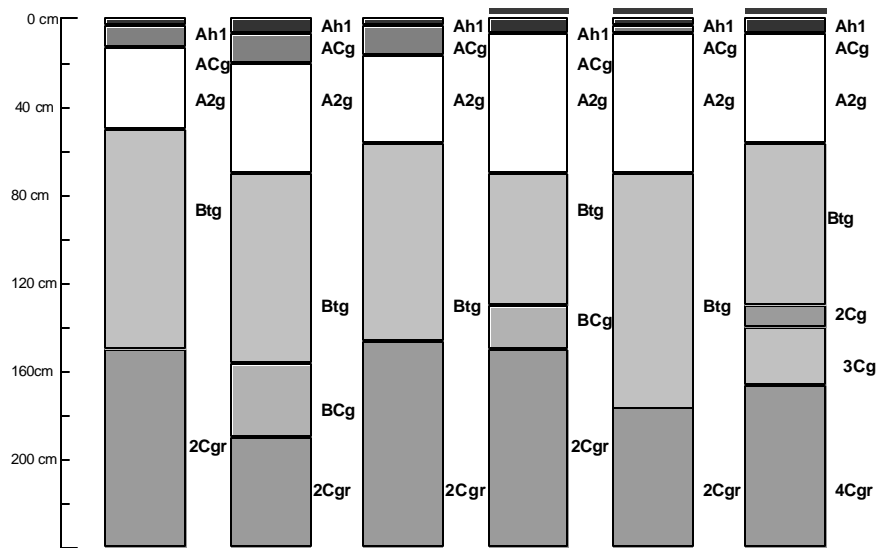
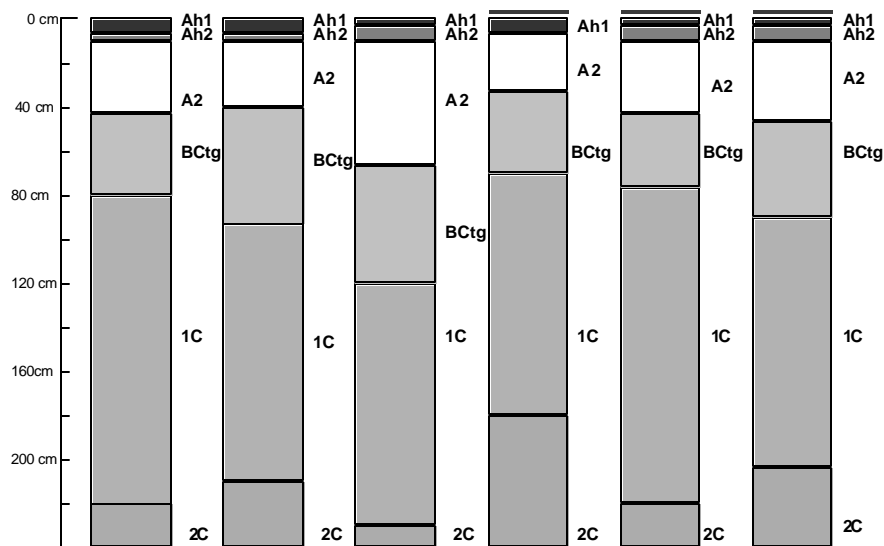
D

Heekenbroek



Figuur 5.1 a t/m f. Bodemprofielen van de referentieplekken (tot 250cm onder maaiveld). De linker drie profielen hebben betrekking op 'rijk' bos (*Quercus-Fagetea*), de rechter drie profielen op 'arm' bos (*Quercetea robur-petraeae*).

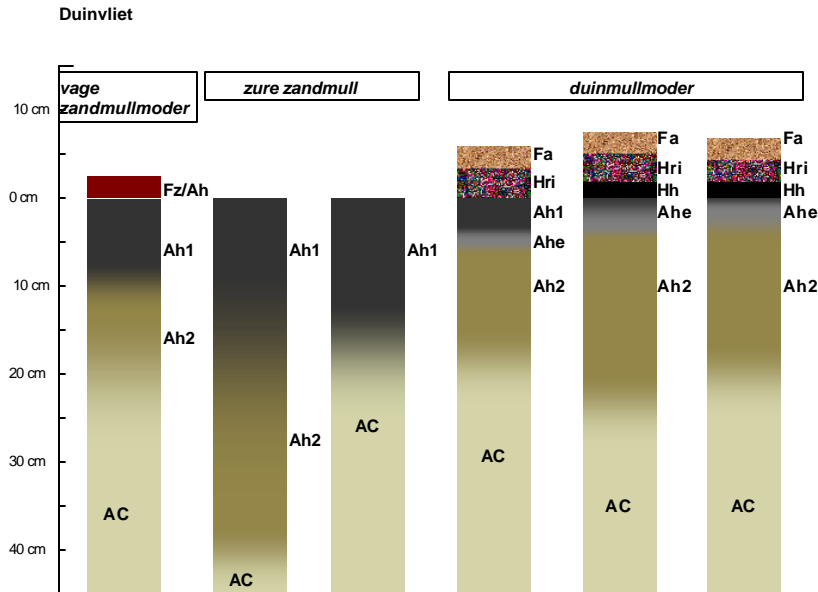
Ah = humushoudende minerale bovengrond; AC= overgangshorizont van Ah naar C; A2 =uitspoelingshorizont (hier in lössleem); Bt = kleinspoelingshorizont; B(2,3)= podzol-B (moderpodzol); BC= overgangshorizont B naar C; C= onveranderd moedermateriaal; 'g' staat voor roestvlekking; 'r' voor reductievlekking.

E**Limbrichterbos****F****Geulhem**

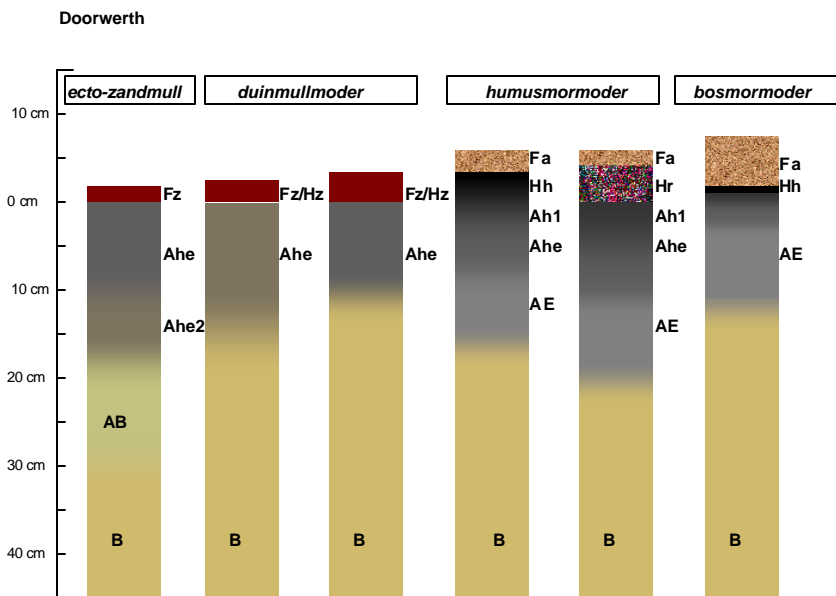
Figuur 5.1 a t/m f. Bodemprofielen van de referentieplekken (tot 250cm onder maaiveld). De linker drie profielen hebben betrekking op 'rijk' bos (*Quercus-Fagetea*), de rechter drie profielen op 'arm' bos (*Quercetea robri-petraeae*).

Ah = humushoudende minerale bovengrond; AC= overgangshorizont van Ah naar C; A2 =uitspoelingshorizont (hier in lössleem); Bt = kleinspoelingshorizont; B(2,3)= podzol-B (moderpodzol); BC= overgangshorizont B naar C; C= onveranderd moedermateriaal; 'g' staat voor roestvlekking; 'r' voor reductievlekking).

A



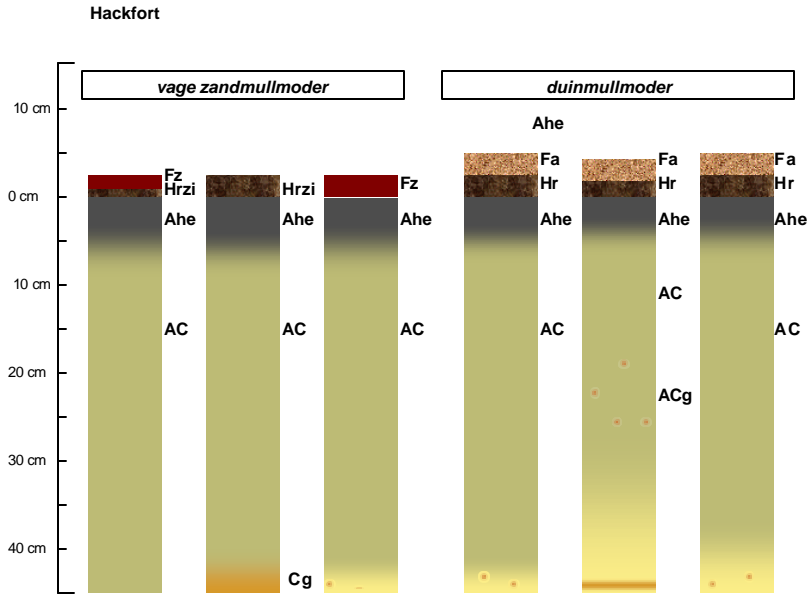
B



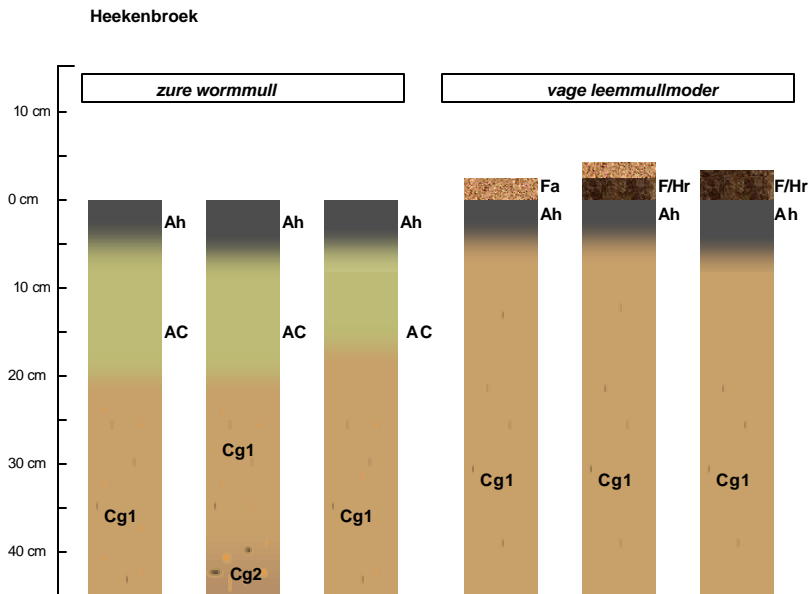
Figuur 5.2 a t/m f. Humusprofielen van de referentieplekken (strooisellaag en de bovenste 40 cm van de minerale bodem). De linker drie profielen hebben betrekking op 'rijk' bos (*Quercus-Fagetea*), de rechter drie profielen op 'arm' bos (*Quercetea robori-petraeae*).

Fz = halfverteerde strooisellaag rijk aan bodemfauna; Fa = halfverteerde strooisellaag met geringe activiteit van bodemfauna; Hz = gehumificeerde laag, rijk aan bodemfauna; Hr = gehumificeerde laag met wat herkenbare planteresten; Hh = amorphe, volledig gehumificeerde laag; Ahe = Ah met enige gebleekte zandkorrels; AE = bovengrond met een hoog gehalte aan gebleekte zandkorrels. Zie voor overige coderingen figuur 5.1.

C

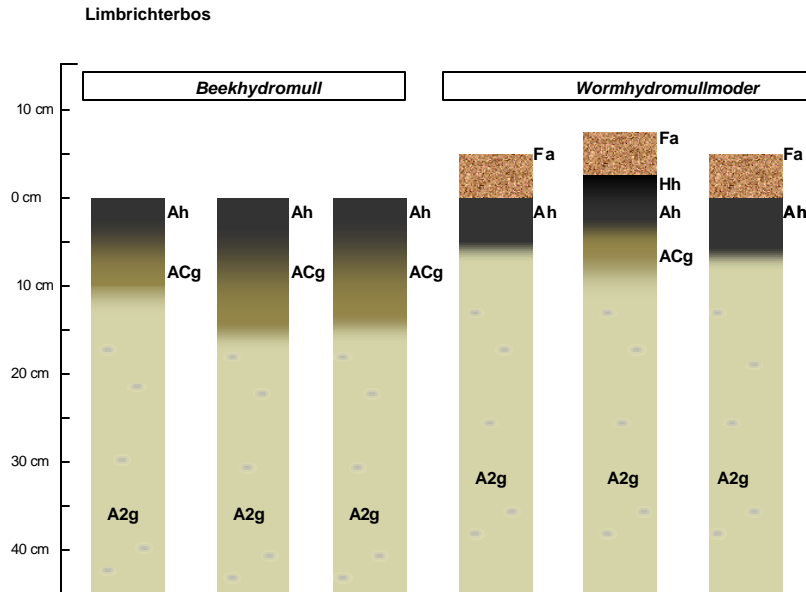
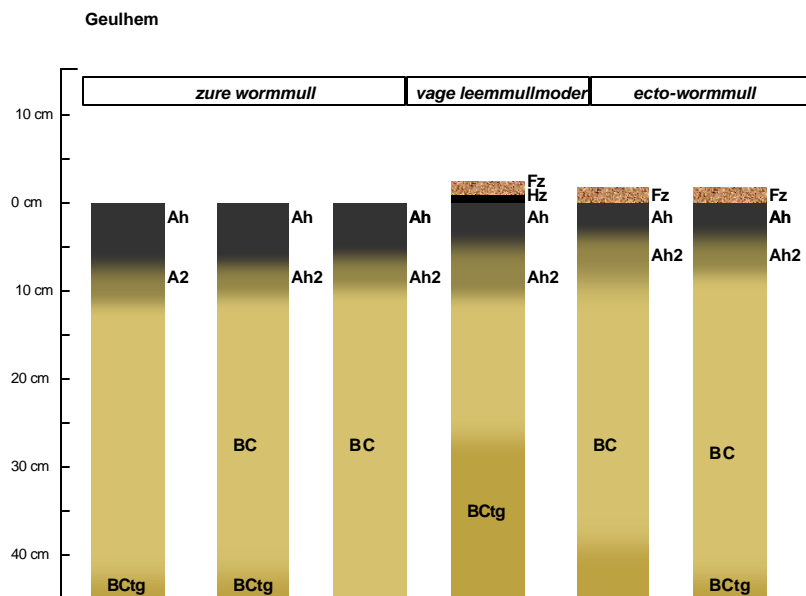


D



Figuur 5.2 a t/m f. Humusprofielen van de referentieplekken (strooisellaag en de bovenste 40 cm van de minerale bodem). De linker drie profielen hebben betrekking op 'rijk' bos (*Quercus-Fagetea*), de rechter drie profielen op 'arm' bos (*Quercetea robori-petraeae*).

Fz = halfverteerde strooisellaag rijk aan bodemfauna; Fa = halfverteerde strooisellaag met geringe activiteit van bodemfauna; Hz = gehumificeerde laag, rijk aan bodemfauna; Hr = gehumificeerde laag met wat herkenbare planteresten; Hh = amorf, volledig gehumificeerde laag; Ahe = Ah met enige gebleekte zandkorrels; AE = bovengrond met een hoog gehalte aan gebleekte zandkorrels. Zie voor overige coderingen figuur 5.1.

E**F**

Figuur 5.2 a t/m f. Humusprofielen van de referentieplekken (strooisellaag en de bovenste 40 cm van de minerale bodem). De linker drie profielen hebben betrekking op 'rijk' bos (*Quercus-Fagetes*), de rechter drie profielen op 'arm' bos (*Quercus robur-petraea*).

Fz = halfverteerde strooisellaag rijk aan bodemfauna; Fa = halfverteerde strooisellaag met geringe activiteit van bodemfauna; Hz = gehumificeerde laag rijk aan bodemfauna; Hr = gehumificeerde laag met wat herkenbare planteresten; Hh = amorfe, volledig gehumificeerde laag; Ahe = Ah met enige gebleekte zandkorrels; AE = bovengrond met een hoog gehalte aan gebleekte zandkorrels. Zie voor overige coderingen figuur 5.1.

Vegetatie (tabel 5.1)

De vegetatie van de 'arme' kan worden geclassificeerd als een vrij soortenarm Wintereiken-Beukenbos (*Fago-Quercetum*) en wel de subassociatie met met Lelietje-van-dalen (*convallarietosum*). Kenmerkend voor een 'arm' bos zijn Amerikaanse vogelkers (*Prunus serotina*), Amerikaans krentenboompje (*Amelanchier lamarkii*) en de klasse-kensoorten Wilde lijsterbes (*Sorbus aucuparia*) en Heide-klauwtjesmos (*Hypnum cupressiforme*). Ook zijn enkele 'rijke' soorten aanwezig. Hiervan zijn *Taxus* (*Taxus baccata*) en Klimop (*Hedera helix*) binnen het *Quercion* differentiërend voor het Wintereikenbeukenbos; het voorkomen van Gewone esdoorn (*Acer pseudoplatanus*) is karakteristiek voor de typische duinvorm van het *convallarietosum*. Van deze soort zijn overigens alleen in de ondergroei enkele juveniele exemplaren aanwezig, maar voor de strooisellaag speelt de esdoorn hier geen rol van betekenis.

De referentieplek voor een 'rijk' bos heeft een zeer afwijkende vegetatie t.o.v. de omliggende eikenhakhout-percelen. De begroeiing is rijk aan kensoorten van de klasse *Quercio-Fagetea* (en lagere eenheden), stinzenplanten en oud-bossoorten (overigens drie ten dele overlappende categorieën). Opvallende soorten zijn o.a. *Allium ursimum*, *Ornithogalum umbellatum* en *Ornithogalum nutans*. De begroeiing kan geclassificeerd worden als een zeer goed ontwikkelde vorm van het *Violo odoratae-Ulmetum scilletosum*, de stinzenform van het Abelen-Iepenbos.

Tabel 5.1. Vegetatieopnamen Duinvliet (NH). (1) *Fago-Quercetum convallarietosum* ('arm'); (2) *Violo odoratae-Ulmetum scilletosum* ('rijk')

Opname:	1	2		
Datum (mei 2001):	10	9		
Oppervlakte proefvlak (m ²):	50	50		
Hoogte boomlaag (m):	14	18		
Bedekking boomlaag (%):	80	95		
Gemiddelde dbh (cm):	19*	55		
Hoogte struiklaag (m):	1.5-3.5 (5)	1.5-2.5 (4)		
Bedekking struiklaag (%):	80	30		
Hoogte kruidlaag (cm):	10-50	30-50		
Bedekking kruidlaag (%):	10	80		
Bedekking moslaag (%):	<1	<1		
Totaal aantal soorten:	23	28		
Aantal oud-bossoorten:	1	4		
Boomlaag:				
<i>Quercus robur</i>	5	-	Zomereik	
<i>Tilia x vulgaris</i>	-	5	Hollandse linde	
Struiklaag:				
<i>Fagus sylvatica</i>	3	-	Beuk	A
<i>Prunus serotina</i>	2b	-	Amerikaanse vogelkers	
<i>Sorbus aucuparia</i>	2b	-	Wilde lijsterbes	A
<i>Amelanchier lamarkii</i>	2a	-	Amerikaans krentenboompje	
<i>Taxus baccata</i>	+	-	<i>Taxus</i>	R
<i>Ilex aquifolium</i>	+	-	Hulst	
<i>Sorbus aria</i>	()	-	Meelbes	
<i>Prunus padus</i>	()	2a	Vogelkers	R
<i>Tilia x vulgaris</i>	-	2b	Hollandse linde	
<i>Acer pseudoplatanus</i>	-	+	Gewone esdoorn	R
<i>Aesculus hippocastanum</i>	-	()	Witte paardekastanje	R
<i>Sambucus nigra</i>	-	()	Gewone vlier	

Kruidlaag:

Convallaria majalis	1	-	Lelietje-van-dalen	(S)
Amelanchier lamarckii (juv.)	1	-	Amerikaans krent enboompje	
Prunus serotina (juv.)	1	-	Amerikaanse vogelkers	
Fagus sylvatica (juv.)	1	-	Beuk	A
Dryopteris dilatata	r	-	Brede stekelvaren	
Galeopsis tetrahit	+	1	Gewone hennepnetel	
Acer pseudoplatanus (juv.)	+	+	Gewone esdoorn	R
Rubus fruticosus	+	-	Gewone braam	
Prunus padus (juv.)	r	+	Vogelkers	R
Sorbus aucuparia (juv.)	+	-	Wilde lijsterbes	A
Taxus baccata (juv.)	+	-	Taxus	
Fagus sylvatica (k)	+	-	Beuk	A
Ilex aquifolium (juv.)	r	-	Hulst	
Lonicera periclymenum	0	-	Wilde kamperfoelie	
Hedera helix	0	-	Klimop	R
Holcus lanatus	0	-	Gestreepte witbol	
Allium ursinum	-	5	Daslook	R, (S)
Adoxa moschatellina	-	1	Muskuskruid	R
Corydalis solida	-	1	Vingerhelmbloem	R, (S)
Veronica hederifolia	-	1	Klimopereprijs	R
Ranunculus ficaria	-	1	Speenkruid	R
Impatiens parviflora	-	1	Klein springzaad	
Glechoma hederacea	-	1	Hondsdrif	
Scilla non-scripta	-	+	Wilde hyacint	R, S
Ornithogalum umbellatum	-	+	Gewone vogelmelk	R, (S)
Narcissus pseudonarcissus	-	+	Wilde narcis	R, S
Allium vineale	-	+	Kraailook	
Anthriscus sylvestris	-	+	Fluitenkruid	
Silene dioica	-	+	Dagkoekoeksbloem	R
Stachys sylvatica	-	+	Bosandoorn	R
Alliaria petiolata	-	+	Look-zonder-look	
Geranium robertianum	-	+	Robertskruid	R
Geum urbanum	-	+	Geel nagelkruid	R
Urtica dioica	-	+	Grote brandnetel	
Ornithogalum nutans	-	0	Knikkende vogelmelk	S
Galanthus nivalis	-	0	Gewoon sneeuwkllokje	R, S
Moslaag:				
Mnium hornum	2m	-	Gewoon sterremos	
Polytrichum formosum	1	-	Fraai haarmos	
Hypnum jutlandicum	+	-	Heide-klawwtjesmos	A
Eurhynchium praelongum	+	+	Fijn snavelmos	
Brachythecium rutabulum	-	+	Gewoon dikkopmos	

* dbh spaartelgen; oude stobben (merendeels dood) hebben gemiddelde diameter van 79 cm (max. 103). A: ken- en differentiërende soorten van klasse Quercetea robori-petraeae en kensoorten lagere eenheden; R: ken- en differentiërende soorten van klasse Quercu-Fagetea en kensoorten lagere eenheden (naar Stortelder et al., 1999). S: stinzenplant; (S) in binnenduinrand tevens inheems (naar Hommel et al., 1999). Gearceerd: oud-bossoorten (naar Honnay et al. 1999).

Bodem (figuur 5.1.a)

De bodem van de 'rijke' referentieplek wordt gekenmerkt door vage sporen van bodembewerking: een iets donkerder en iets met organisch stof verrijkte bodemhorizont van 65 tot 80 cm dik. Dit soort bovengronden wordt ook elders in Duinvliet aangetroffen. Zelfs onder de voormalige, onverharde laan zelf zijn echter geen sporen van ernstige verstoring aangetroffen en bestaat het gehele profiel uit hetzelfde moedermateriaal (duinzand). De ontkalking onder de referentieplek is gevorderd tot een diepte van 155 tot 160 cm, met tekenen van grondwaterinvloed op een diepte van 80 tot 100 cm. Deze 'hydromorfe' kenmerken stammen voor een deel uit een periode met een ondiepere grondwaterstand dan de huidige. Geschat wordt

dat het grondwater nooit ondieper dan 150 cm voorkomt, een diepte die ongeveer overeenkomt met de ontkalkingsdiepte.

Ook op de 'arme' referentieplek werd een iets verrijkte bovengrond aangetroffen, die in dikte echter sterker varieert dan op de 'rijke' referentieplek (35 tot 80 cm) en de ontkalkingsgrens bevindt zich op iets grotere diepte (175-200 cm). De hydromorfe kenmerken beginnen daarentegen op een vergelijkbare diepte; de actuele grondwaterinvloed reikt waarschijnlijk tot een diepte van 170 cm onder maaiveld.

Humusprofiel (figuur 5.2.a)

De humusprofielen verschillen duidelijk op de twee referentieplekken. Op de 'rijke' plek is op twee van de drie monsterpunten geen uitwendige (ectorganische) strooisellaag aanwezig. De humusvormen behoren hier tot de *zure zandmulls*. Bij de enige waarnemingneming met ectorganisch strooisel bestaat de half verteerde F-laag uit een luchtig mengsel van goed omgezette humus, blad- en twijgrestanten en licht gebleekte zandkorrels (*vage zandmullmoder*). De bladresten bestaan hoofdzakelijk uit eikenblad dat afkomstig is van de aangrenzende eiken. Het lindenstrooisel is waarschijnlijk al door de bodemfauna (o.a. regenwormen) omgezet en gemengd met zowel de minerale bovengrond als het gedeeltelijk omgezette eikenblad, waardoor een geleidelijke overgang naar de minerale deel van de bovengrond ontstaan is.

Het humusprofiel onder het voormalige eikenhakhout ('arm') bestaat uit een 4 tot 6 cm dikke strooisellaag (het verse strooisel niet meegerekend). De onderkant van de strooisellaag bestaat uit enkele cm dikke goede verteerde amorfe humuslaag (Hr en Hh) die 'scherp' op de minerale bovengrond ligt. Het bovenste deel van het minerale profiel bestaat uit een enkele cm's dikke, enigszins uitgeloozd Ahe (begin van micropodzolvorming). De humusprofielen van de arme lokatie behoren tot de *duinmullmoders*, die karakteristiek zijn voor ontkalkte duinbodems.

Bodemanalyses

Zowel voor wat betreft de pH als de calciumverzadiging en zijn er binnen de eerste meter grote verschillen geconstateerd tussen de de twee referentieplekken. De H/Ca-verhouding, een goede maat voor de verzuring, verschilt eveneens. De C/P-verhouding lijkt vooral in de bovengrond (0 tot 5 cm) belangrijk lager op de 'rijke' plek, wat duidt op een veel grotere beschikbaarheid van fosfor.

De pH-KCl op de 'rijke' referentieplek is significant hoger dan op de 'arme' plek. Dit geldt voor alle drie de bemonsterde lagen (tot 1 m diep). Blijkens de pH-veldmetingen blijken de verschillen in zuurgraad pas op een diepte van meer dan 2 m onder maaiveld verwaarloosbaar. Voor zowel de calciumbezetting als de calciumverzadiging geldt dat deze vanaf 5 cm tot 100 cm diepte groter is onder linde ('rijk'). De hoeveelheid uitwisselbaar calcium in de bovengrond (0 tot 5 cm) is plaatselijk onder eik hoger. De H/Ca- en C/N-verhoudingen zijn binnen de eerste meter het hoogst onder eik. De C/P-verhouding verschilt echter alleen in de bovengrond (0-5 cm) sterk; in de ondergrond (80-100 cm) zijn de verschillen verwaarloosbaar.

Interpretatie

Bij vergelijking van de twee referentieplekken lijken de plekken op grond van de profiel-kenmerken iets te verschillen. De dikte van de iets met organisch stof verrijkte AC-horizont is veel dikker onder de linde dan onder eik. Ook de diepte van de ontkalkingsgrens en de grondwaterinvloed lijken iets te verschillen. Hierbij dringt de vraag zich op of de 'rijke' plek langs de oude lindelaan mogelijk iets verrijkt is door antropogene invloed en grondwaterinvloed. Het vermoeden dat beide plekken in een ver verleden direkt (extensieve landbouw) of indirekt (verstuiwing van nabijgelegen akkertjes) zijn beïnvloed wordt bevestigd door het vrij lage C/P-getal op beide plekken in de laag 5-25 cm. De C/P-verhouding vertoont echter alleen in de eerste 5 cm een groot verschil. Dit duidt erop dat de lindeplek oorspronkelijk eenzelfde bemestingsniveau heeft gehad als het eikenhakhout en dat de geconstateerde verschillen samenhangen met de verschillen in strooiselkwaliteit. Zowel de lindelaan als het eikenhakhout zijn oud en de door het strooisel veroorzaakte verschillen zijn gedurende een aanzienlijke periode ontstaan. Zelfs de verschillen in kalkdiepte zouden in dit soort zandgronden met oude opstanden beïnvloed kunnen zijn door verschillen in boomtype.

Een mogelijke andere verklaring voor het ontstaan van deze vegetatie, afgezien van de invloed van het lindenstrooisel, zou een voormalige verharding van de laan met schelpen kunnen zijn, zoals in het aangrenzende landgoed Elswout veelvuldig is toegepast (Hommel *et al.*, 1999). Hiervoor zijn bij boringen (ook midden op de laan) geen aanwijzingen gevonden. Ook is van belang dat deze opvallende begroeiing in Duinvliet beperkt is tot het afgesloten lindelaantje; langs de overige, door eiken en beuken geflankeerde lanen vinden wij of een armere *Quercion*-vegetatie of een ruderaal begroeiing.

De grote hoeveelheid uitwisselbaar calcium in de bovengrond (0 tot 5 cm) in het eikenhakhout, tenslotte, wordt verklaard door het voorkomen van een ectorganische strooisellaag. In ectorganische strooisellagen is namelijk altijd een vrij hoog gehalte aan uitwisselbaar calcium aanwezig, dat echter, zo blijkt uit tal van gecombineerde vegetatie en humus/bodemgegevens (Boscosystemen, OBN en Referentieproject) voor de meeste planten niet beschikbaar is. Wat dat betreft kunnen strooisellagen en veenlagen niet zonder meer vergeleken worden met minerale bovengronden.

5.2 Doorwerth

Algemeen

De Staatsbossen bij Doorwerth zijn gelegen op de stuwwal van Arnhem en maken deel uit van de Boswachterij Oostereng-Doorwerth (van Delft *et al.*, 1988). Het betreft merendeels (zeer) oude boscomplexen waarin de beuk een zeer prominente plaats inneemt (deels als voormalig beukenhakhout!). De bossen zijn relatief rijk aan zgn. 'oudbossoorten'; met name Dalkruid (*Maianthemum bifolium*) komt in grote aantallen voor. Beide beschreven referentie-plekken bevinden zich op korte afstand van de grafheuvels van 'Rolandseck', op een hoger gedeelte van de stuwwal bestaande uit matig fijn zand (plaatselijk verspoeld dekzand) met een leemgehalte tussen 16 en 18%. Tussen 50 en 70

cm onder maaiveld neemt het leemgehalte af. Vrijwel alle loofbossen op de stuwwalgronden van Doorwerth zijn te classificeren als *Fago-Quercetum* of *Deschampsio-Fagetum* (beide behorend tot het 'arme' *Quercion robori-petraeae*).

Referentieplekken

Als referentiepunt voor 'arm'bos werd een eikenopstand (gemiddelde dbh 22 cm) beschreven. De referentieplek voor 'rijk' bos betreft een linden-aanplant op circa 35 meter afstand van bovengenoemde eikenopstand. In de tussenliggende zone is ook onder linde de vegetatie floristisch minder goed ontwikkeld en treedt Adelaarsvaren geleidelijk meer op de voorgrond. De reden hiervan is niet bekend; wellicht spelen een geringere kroonsluiting van de lindes (meer licht op de bosbodem!) en/of een recente (oppervlakkige) bosbrand een rol. Beide opstanden zijn relatief jong (1949) en in beide gevallen is, blijkens aantekeningen op de opstandenkaart, bij aanleg bemest met kalk en slakkemeel (waarschijnlijk in het plantgat). De analysecijfers van de bodemonsters uit beide opstanden vertonen echter geen tekenen van enige bemestingsinvloed (zie hieronder: *interpretatie*).

Vegetatie (tabel 5.2)

De meest opvallende soorten van de ondergroei op de 'arme' referentieplek zijn Adelaarsvaren (*Pteridium aquilinum*, hoge bedekking), Amerikaanse vogelkers (*Prunus serotina*) en Gewone braam (*Rubus fruticosus*). De moslaag is relatief soortenrijk en herbergt uitsluitend 'arme' soorten als Kussentjesmos (*Leucobryum glaucum*), Gewoon gaffeltandmos (*Dicranum scoparium*) en Heide-klauwtjesmos (*Hypnum jutlandicum*). De vegetatie kan worden geclassificeerd als een *Fago-Quercetum pteridietosum*. Aangrenzende percelen met oud eikenhakhout (op grotere afstand tot de referentieplek voor 'rijk' bos hebben een vrijwel identieke vegetatie.

De begroeiing van de beschreven referentieplek vertoont een groot contrast met de aangrenzende *Quercion*-bossen. Bosanemoon (*Anemone nemorosa*) en Witte klaverzuring (*Oxalis acetosella*) zijn aspectbepalend; laatstgenoemde soort bedekt meer dan 50% van de oppervlakte. Andere oud-bossoorten zijn Gewone salomonszegel (*Polygonatum multiflorum*), Bleeksporig bosviooltje (*Viola riviniana*), Adelaarsvaren (*Pteridium aquilinum*, weinig exemplaren!) en Dalkruid (*Maianthemum bifolium*). Het voorkomen van Dalkruid binnen de opname lijkt gerelateerd te zijn aan de mate van inwaai van beukenstrooisel. De vegetatie kan, mede op grond van het met lage bedekking voorkomen van Adelaarsvaren en enkele *Quercion*-soorten, worden geclassificeerd als een *Stellario-Carpinetum oxalidetosum*. Vooral het voorkomen van Bosanemoon in een bos op droge stuwwalgronden is zeer uitzonderlijk. De enige andere ons bekende groeiplaats van de Bosanemoon bij Doorwerth bevindt zich bij de 'Rolandseck' onder een solitaire, eeuwenoude linde. De afstand tussen beide groeiplaatsen van de Bosanemoon bedraagt circa 250 meter.

Tabel 5.2. Vegetatieopnamen Doorwerth (Gld.). (1) *Fago-Quercetum pteridietosum* ('arm'); (2) *Stellario-Carpinetum oxalidetosum* ('rijk')

Opname:	1	2		
Datum (mei 2001):	31	31		
Oppervlakte proefvlak (m ²):	100	50		
Hoogte boomlaag (m):	16	18		
Bedekking boomlaag (%):	90	85		
Gemiddelde dbh (cm):	22	29		
Hoogte struiklaag (m):	3	2		
Bedekking struiklaag (%):	10	3		
Hoogte kruidlaag (cm):	(40-)100	10(-40)		
Bedekking kruidlaag (%):	40	90		
Bedekking moslaag (%):	3	<1		
Totaal aantal soorten:	13	22		
Aantal oud-bossoorten:	1	7		
Boomlaag:				
<i>Quercus robur</i>	5	-	Zomereik	
<i>Tilia x vulgaris</i>	-	5	Hollandse linde	
Struiklaag:				
<i>Prunus serotina</i>	2a	-	Amerikaanse vogelkers	
<i>Sorbus aucuparia</i>	+	-	Wilde lijsterbes	A
<i>Acer pseudoplatanus</i>	+	-	Gewone esdoorn	R
<i>Frangula alnus</i>	0	-	Sporkehout	
<i>Tilia x vulgaris</i>	-	+	Hollandse linde	
Kruidlaag:				
<i>Pteridium aquilinum</i>	3	+	Adelaarsvaren	
<i>Rubus fruticosus</i>	2b	+	Gewone braam	
<i>Prunus serotina</i> (juv.)	+	-	Amerikaanse vogelkers	
<i>Oxalis acetosella</i>	-	4	Witte klaverzuring	R
<i>Anemone nemorosa</i>	-	2b	Bosanemoon	R
<i>Maianthemum bifolium</i>	-	1	Dalkruid	R
<i>Impatiens parviflora</i>	-	1	Klein springzaad	
<i>Carex pilulifera</i>	-	1	Pilzegge	
<i>Polygonatum multiflorum</i>	-	+	Gewone salomonszegel	R
<i>Scrophularia nodosa</i>	-	+	Knopig helmkruid	R
<i>Cytisus scoparius</i>	-	+	Brem	
<i>Teucrium scorodonia</i>	-	+	Valse salie	
<i>Luzula multiflora</i>	-	+	Veelbloemige veldbies	
<i>Acer pseudoplatanus</i> (juv.)	-	+	Gewone esdoorn	R
<i>Betula pendula</i> (juv.)	-	r	Ruwe berk	A
<i>Sorbus aucuparia</i> (juv.)	-	+	Wilde lijsterbes	A
<i>Fagus sylvatica</i> (k)	-	+	Beuk	A
<i>Viola riviniana</i>	-	0	Bleeksporig bosviooltje	R
<i>Carpinus betulus</i> (juv.)	-	0	Haagbeuk	R
Moslaag:				
<i>Hypnum jutlandicum</i>	2m	-	Heideklauwtjesmos	A
<i>Dicranum scoparium</i>	1	-	Gewoon gaffeltandmos	A
<i>Leucobryum glaucum</i>	+	-	Kussentjesmos	
<i>Aulacomnium androgynum</i>	+	-	Gewoon knopjesmos	A
<i>Campylopus introflexus</i>	+	-	Grijs kronkelsteeltje	
<i>Dicranella heteromalla</i>	+	-	Gewoon pluisjesmos	A
<i>Orthodontium lineare</i>	-	+	Geelsteeltje	A
<i>Mnium hornum</i>	-	0	Gewoon sterremos	
<i>Brachythecium rutabulum</i>	-	0	Gewoon dikkopmos	

A: ken- en differentiërende soorten van klasse *Quercetea robori-petraeae* en kensoorten lagere eenheden; R: ken- en differentiërende soorten van klasse *Quercio-Fagetea* en kensoorten lagere eenheden (naar Stortelder et al., 1999). Gearceerd: oud-bossoorten (naar Honnay et al. 1999).

Bodem (figuur 5.1.b)

Op de lindeplek ('rijk') wordt het zand op een diepte van 130 à 160 cm onder maaiveld iets grover en wordt grind aangetroffen (mineralogisch arme, fluvioglaciale afzettingen). De zandfractie wordt echter nergens echt grof (180 tot 210 μ). Het leemgehalte blijft laag en de in het veld gemeten pH is beneden de 50 cm vrijwel gelijk aan die van de eikenplek op dezelfde diepte. In de eikenopstand ('arm') is door het hele profiel hier en daar een grindje aangetroffen. Op beide plekken is het leemgehalte door het gehele profiel gelijk en heeft de bodemvorming in beide gevallen geleid tot het ontstaan van matig ontwikkelde moderpodzolgronden met een Bw-horizont van 40 tot 50 cm dikte. Alle profielen zijn hangwaterprofielen. Vage hydromorfe kenmerken in de vorm van ijzervlekking zijn op beide plekken aangetroffen en duiden op een geringe stagnatie van het percolerende regenwater.

Humusprofiel (figuur 5.2.b)

Ondanks het feit dat in beide opstanden ectorganische horizonten voorkomen verschillen de humusvormen onder eik en linde duidelijk. De ectorganische humus onder linde ('rijk') bestaat uit een luchtig mengsel van amorfe stabiele humus, halfverteerde strooiselresten en minerale bodem bestandelen. Deze door bodemfauna doormengde strooisellaag gaat geleidelijk over in een Ah met bijmenging van wat gebleekte zandkorrels. Deze Ahe is 10 tot 18 cm dik en gaat geleidelijk over in de onder gelegen B-horizont. Deze strooisellaag is dunner en heeft een hogere pH(KCl) dan die plekken onder eik (3,3 tegen 2,6). De voor strooisel relatief hoge pH (pHKCl 3,3 komt ongeveer overeen met een pH-H₂O van 4), de totale dikte, de geleidelijke overgangen en de menging duiden op een aanmerkelijk hogere activiteit van de bodemfauna en is typisch voor goed verteerbaar strooisel onder zure omstandigheden. De niet sterk uitgeloopte Ahe-horizont is onder linde dikker dan het bovenliggende strooisel, waarmee de humusvorm in geval van een dunne F/H-laag tot de *ecto-mulls* en de dikkere profielen tot de *mullmoders* behoren.

De totale dikte van de A-horizonten onder eik is vrijwel hetzelfde als onder linde, maar de uitloging vooral onder de eerste 5 cm is veel verder gevorderd (voorkomen van een AE). De strooisellaag is hier dikker en er kan duidelijk een F- en een H-laag worden onderscheiden; bovendien zijn de overgangen tussen de lagen scherper. De vertering van het strooisel vindt vooral plaats onder invloed van schimmels. De humusprofielen worden tot de *arme mormoders* gerekend. Uit de humusprofielen valt af te leiden dat hier, zoals in de meeste bossen op de zwak lemige stuwwallen, degradatie (verzuring) van de moderpodzol plaats vindt. Er is een ontwikkeling naar een armere humuspodzol gaande. Onder linde is de humusvertering nog in belangrijke mate moderachtig en daarmee in overeenstemming met het bodemtype.

Bodemanalyses

De verschillen tussen de eiken- en de lindenplek voor wat betreft pH(KCl), calciumverzadiging en H/Ca-verhouding worden met toenemende diepte geringer. De pH-veldmetingen (die altijd een hogere waarde vertonen dan de KCl-metingen) geven dezelfde trend weer. Op ongeveer 80-100 cm zijn de bodemchemische karakteristieken gelijk. De C/P-verhouding in de wortelzone van de kruidlaag (5-25 cm) is aanmerkelijk lager onder linde.

De pH-waarden vertonen alleen in bovengrond en wortelzone (0-25 cm) duidelijke verschillen; H/Ca- verhouding en Ca-bezetting verschillen ook op een meter diepte nog duidelijk. De verschillen tussen C/P-verhoudingen en de uitwisselbare calcium in de laag 5-25 cm verlopen geheel volgens de verwachting, namelijk respectievelijk lager en hoger onder linde.

Interpretatie

Veldkenmerken van de bodem, als textuur en bodemopbouw, komen op beide locaties sterk overeen. Wel zijn dieper dan 130 cm onder maaiveld er verschillen in korrelgrootteverdeling van de zandfractie en grindgehalte aangetroffen. Het leemgehalte en de pH-veldmetingen (ongeveer 5,0) in de ondergrond duiden op een vergelijkbare basenhuishouding. De kenmerken van de humusprofielen verschillen sterk. Onder linde heeft de vertering een duidelijk moder-karakter, terwijl in de moderpodzol onder eik een bij een humuspodzol horende uitloging en strooiselopbouw (mormoders) waarneembaar is (bodemkundige degradatie). Deze verschillen in de bovengrond samen met de overeenkomsten van de ondergrond leiden tot de conclusie dat onder linde en eik op hetzelfde bodemtype voor de ondergroei verschillende ontwikkelingen hebben plaatsgevonden.

Voor wat betreft de chemische bodemkenmerken van de ondergrond zijn de verschillen tussen beide opstanden ecologisch gezien van weinig betekenis, ook al werden wel verschillen in de H/Ca-verhouding en de Ca-bezetting geconstateerd. De verschillen in calcium-bezetting zijn op grotere diepte in absolute zin namelijk veel kleiner dan in de bovengrond en ecologisch niet relevant. De H/Ca-verhouding verschilt in absolute zin sterk (400 tegenover 600), maar deze waarden mogen niet op een lineaire schaal geïnterpreteerd worden. Bovendien liggen de gevonden waarden ver boven de 10, duidend op uiterst basenarme omstandigheden. Verschillen in deze range van de H/Ca-verhouding zijn ecologisch gezien van weinig betekenis.

De verschillen in C/P-verhouding en hoeveelheid uitwisselbare calcium in de laag 5-25 cm zijn geheel conform de verwachting, namelijk respectievelijk lager en hoger onder linde. De gevonden waarden van de C/P-ratio (variërend van 85 tot 130) wijzen bovendien op een natuurlijke, dus niet bemeste, P-huishouding; de waarde van bemeste situaties op dit soort bovengronden ligt onder de 30.

5.3 Hackfort

Algemeen

Het landgoed Hackfort ligt aan de Vordensche Beek in de Achterhoek tussen Vorden en Wichmond. De beschreven referentieplekken bevinden zich in de directe omgeving van het kasteel in een bosstrook tussen de beek en een hoger gelegen akker. Het bos heeft hier grotendeels het karakter van een parkbos met opvallend veel linde, maar is ten dele recent omgezet in productiebos met eik. Overigens vertonen veel oude lindes sporen van een voormalig hakhout-beheer, hetgeen erop duidt dat het park ook vroeger reeds een nevenfunctie als productiebos had.

Het kasteelbos van Hackfort ligt in een vrij diep ingesneden beekdal. Aan beide kanten wordt het beekdal begrensd door oud bouwland dat gedeeltelijk in gebruik is als grasland. De beek voert sinds de aanleg van een afwateringskanaal dat dit beektraject afsnijdt van zijn natuurlijke watervoorziening nog maar een fractie van het oorspronkelijke debiet. Hierdoor treedt de beek tegenwoordig niet of nauwelijks meer buiten zijn oevers.

Referentieplekken

De referentieplek voor 'arm bos' betreft een aanplant van Zomereik met een ondergroei die volledig gedomineerd wordt door Adelaarsvaren (*Pteridium aquilinum*). De referentieplek voor 'rijk bos' bevindt zich op geringe afstand van deze eikenopstand (circa 15 meter). Het betreft een klein perceel oud-lindehakhout ingeklemd tussen de bosrand met robinia en een onverhard bospad met oude eiken. Waarschijnlijk leveren alle drie de boomsoorten een bijdrage aan het bosstrooisel dat echter voornamelijk uit lindeblad bestaat. De lindeplek ligt iets hoger dan de eikenopstand, die meer naar de flank van het beekdal ligt. Beide maken onderdeel van de voormalige dalbodem. De bodemkundige situatie kan hier binnen korte afstand enigszins verschillen.

Vegetatie (tabel 5.3)

De referentieplek voor 'arm' bos wordt gedomineerd door Adelaarsvaren (*Pteridium aquilinum*). Typische 'arme' soorten zijn Wilde lijsterbes (*Sorbus aucuparia*) en Heideklauwtjesmos (*Hypnum jutlandicum*). Een opvallend 'rijk' element is het Lelietje-vandalen (*Convallaria majalis*), wellicht een relict uit de periode vóór omvorming tot eikenbos. Verdere soorten zijn schaars; de vegetatie is te classificeren als een 'rijke' vorm van het *Fago-Quercetum pteridietosum*.

De referentieplek voor 'rijk' bos heeft een geheel andere soortensamenstelling. Aspect-bepalend zijn een drietal voorjaarsbloeiers: Bosanemoon (*Anemone nemorosa*), Witte klaverzuring (*Oxalis acetosella*) en Grote muur (*Stellaria holostea*). De vegetatie is relatief rijk aan oud-bossoorten en soorten die kenmerkend zijn voor de 'rijke' bossen (*Querc-Fagetea* en lagere eenheden). De vegetatie kan worden geclassificeerd als een *Stellario-Carpinetum oxalidetosum*. Kenmerkend voor deze subassociatie is de aanwezigheid van Adelaarsvaren (*Pteridium aquilinum*) en de *Quercion*-soort Dalkruid (*Maianthemum bifolium*), beide met geringe bedekking.

Tabel 5.3.a. Vegetatieopnamen Hackfort (Gld.). (1) *Fago-Quercetum pteridietosum* ('arm'); (2) *Stellario-Carpinetum oxalidetosum* ('rijk')

Opname:	1	2		
Datum (mei 2001):	16	16		
Oppervlakte proefvlak (m ²):	49	50		
Hoogte boomlaag (m):	22	12-15*		
Bedekking boomlaag (%):	80	100		
Hoogte struiklaag (m):	2-4	1-2		
Bedekking struiklaag (%):	10	10		
Hoogte kruidlaag (cm):	100	15(-60)		
Bedekking kruidlaag (%):	85	90		
Bedekking moslaag (%):	2	<1		
Totaal aantal soorten:	15	19		
Aantal oud-bossoorten:	2	9		
Boomlaag:				
<i>Quercus robur</i>	5	4	Zomereik	
<i>Tilia x vulgaris</i>	-	5	Hollandse linde	
<i>Robinia pseudacacia</i>	-	2a	Robinia	
Struiklaag:				
<i>Frangula alnus</i>	2a	-	Sporkehout	
<i>Sorbus aucuparia</i>	+	-	Wilde lijsterbes	A
<i>Sambucus nigra</i>	+	-	Gewone vlier	
<i>Tilia x vulgaris</i>	-	2a	Hollandse linde	
Kruidlaag:				
<i>Pteridium aquilinum</i>	5	1	Adelaarsvaren	
<i>Convallaria majalis</i>	1	()	Lelietje-van-dalen	
<i>Rubus fruticosus</i>	1	1	Gewone braam	
<i>Rubus idaeus</i>	1	-	Framboos	
<i>Holcus lanatus</i>	1	2b	Gestreepte witbol	
<i>Hedera helix</i>	+	3	Klimop	R
<i>Juncus effusus</i>	r	-	Pitrus	
<i>Anemone nemorosa</i>	-	3	Bosanemoon	R
<i>Oxalis acetosella</i>	-	2b	Witte klaverzuring	R
<i>Stellaria holostea</i>	-	2b	Grote muur	R
<i>Polygonatum multiflorum</i>	-	1	Gewone salomonszegel	R
<i>Lamium galeobdolon</i>	-	1	Gele dovenetel	R
<i>Maianthemum bifolium</i>	-	+	Dalkruid	A
<i>Corylus avellana</i> (juv.)	-	+	Hazelaar	R
<i>Euonymus europaeus</i> (juv.)	-	+	Wilde kardinaalsmuts	
<i>Sambucus nigra</i> (juv.)	-	+	Gewone vlier	
<i>Fagus sylvatica</i> (juv.)	-	r	Beuk	A
Moslaag:				
<i>Brachythecium rutabulum</i>	2m	-	Gewoon dikkopmos	
<i>Hypnum jutlandicum</i>	1	-	Heide-klauwtjesmos	A
<i>Mnium hornum</i>	1	1	Gewoon sterremos	
<i>Eurhynchium praelongum</i>	1	-	Fijn snavelmos	

* hoogte doorgeschoten lindenakhout; bomen buiten opname (eik en robinia) circa 22 m hoog; A: ken- en differentiërende soorten van klasse *Quercetea robori-petraeae* en kensoorten lagere eenheden; R: ken- en differentiërende soorten van klasse *Querceto-Fagetea* en kensoorten lagere eenheden (naar Stortelder et al., 1999). Gearceerd: oud-bossoorten (naar Honnay et al. 1999).

Bodem (figuur 5.1.c)

Op beide referentieplekken bestaat de bodem uit een zwak ontwikkelde eerdlaag van 40 tot 50 cm dikte. Volgens criteria van het Nederlandse bodemclassificatiesysteem (De Bakker & Schelling, 1986) zou hier sprake zijn van 'enkeerdgronden'. Deze aanduiding is hier echter niet gebruikt, omdat van deze benaming ten onrechte de suggestie uitgaat, dat het om een oud bouwlanddek zou gaan. Wij hebben de bodem daarentegen geïnclassificeerd als een beekerdgrond. De bodem is ontwikkeld in zwak lemig tot lemig dekzand (14 tot 20% leem) met soms dunne lagen met

ijzeraccumulatie. Het zand heeft een fijne tot matig fijne textuur (140 μ) en bestaat mogelijk uit vanuit de omgeving verstoffen dekzand. Op ongeveer 110 tot 120 cm diepte wordt de bodem aanmerkelijk lemiger en de zandfractie nog fijner. Ook komen in de ondergrond fijne humusbandjes en kleibandjes voor. Deze onderste zone wordt op ongeveer 120 cm diepte gemarkeerd door licht humeuze, bruinige lagen van één tot enkele decimeters dik. Deze lagen zijn zuurder dan de direkt boven- en onderliggende lagen. Het zijn waarschijnlijk begraven oude bovengronden. De bijbehorende nu begraven bodems zijn, gezien de profielopbouw, ontstaan in een door overstromend beekwater gedomineerd milieu. De kalkgrens ligt vrijwel overal tussen de 2 en 2,5 meter. Op één monsterpunt valt de kalkgrens samen met het voorkomen van een dunne laag moeraskalk. Gley-verschijnselen zijn in beide onderzochte opstanden binnen de 50 cm aan te treffen. Op 130 cm diepte neemt de reductie van het bodemmateriaal toe (grijsgekleurde matrix). De volledig gereduceerde bodem begint dieper dan 2 m en valt ongeveer samen met de kalkgrens. De bovenste hydromorfe zone (40 tot en met 130 cm) lijkt een fossiele zone, die samenhangt met de vroegere hogere waterstanden in het beekdal.

Humusprofiel (figuur 5.2.c)

Zowel onder linde als onder eik vinden we ectorganische humusvormen en bijmenging van gebleekte zandkorrels (Ahe) in de minerale bovengrond. De verschillen zitten vooral in de dikte van het ectorganische gedeelte en de aard hiervan. Onder linde varieert de dikte van 2 tot 2,5 cm, terwijl onder eik diktes zijn waargenomen variërend van 3 tot 4,5 cm. Onder linde is verder de amorfe humus in zekere mate gemengd met het half afgebroken strooisel en de minerale bovengrond (*vage mullmoder*). Onder eik is dit veel minder het geval (*duinmullmoder*). Blijkbaar is de bodemfauna in de lindenopstand actiever dan onder eik. De dikte van de Ahe-horizont van beide opstanden verschilt nauwelijks en hetzelfde geldt voor de onderliggende AC-horizont. Volgens veldwaarnemingen is de AC-horizont tussen 25 en 50 cm iets humusrijker onder de linde dan onder eik.

Bodemanalyses

Het pH-verloop van beide opstanden verschilt iets in het traject tot 90 cm diepte: de 'rijke' plek met linde is iets minder zuur dan de 'arme' plek met eik. Uit de veldmetingen van de pH blijkt verder dat op een diepte van 120 tot 210 cm de zuurgraad onder linde gemiddeld wat hoger ligt dan onder eik. De verschillen zijn echter gering. De C/P-verhouding is binnen de bovenste 25 cm minerale bovengrond lager onder linde; op 80-100 cm is deze ratio onder eik iets lager (iets hogere P-beschikbaarheid). De H/Ca-cijfers over de eerste 25 cm verschillen nauwelijks. Tussen de 80 en 100 cm verschillen de H/Ca-waarden in absolute zin aanzienlijk (circa 140: 'rijk' tegen 360: 'arm'). De calciumbezetting vertoont geringe verschillen tussen de 'arme' en de 'rijke' opstand; de hoeveelheid uitwisselbare calcium in de bovengrond (0-5 cm) is onder eik significant hoger. Hier speelt echter het verschil in humus een rol waarbij de calcium onder eik grotendeels niet beschikbaar is voor de vegetatie, in tegenstelling tot de beter verteerde humus onder linde.

Interpretatie

Beide waarnemingsplekken verschillen nauwelijks in pH, verzuring en calciumhuishouding. Alleen, en dit komt overeen met de waargenomen humusvormen, is de bodemfauna ondanks de lage zuurgraad nog actiever in het lindenstrooisel en heersen daar net iets gunstiger omstandigheden (pH en beschikbare P) dan onder eik. Gelet op de P-beschikbaarheid in de ondergrond (80-100 cm) is de groeiplaats onder de eikenopstand echter van origine iets rijker.

De grotere hoeveelheid uitwisselbare calcium in de bovengrond onder eik wordt verklaard door het verschil in humusprofiel. De ogenschijnlijk ruime hoeveelheid calcium in de strooisellaag onder eik is grotendeels niet beschikbaar voor de vegetatie, in tegenstelling tot de beter verteerde humus onder linde. Voor wat betreft de H/Ca-waarden werden op grotere diepte aanzienlijke verschillen geconstateerd tussen de linden- en de eikenopstand. In beide gevallen zijn de cijfers echter hoog, hetgeen duidt op een verregaande verzuring (binding van H-ionen ten koste van Ca-ionen). In dit verzuurde traject zeggen grote absolute verschillen weinig. Voor de calciumbezetting geldt daarentegen dat de verschillen in absolute zin gering zijn en daardoor ook niet ecologisch relevant.

De indruk bestaat dat ook de lindeplek op de rand van de verzuring balanceert. Mogelijk is de 'rijke' ondergroei ontstaan in een periode dat de omstandigheden op groeiplaats dankzij grond- of beekwaterinvloed gunstiger waren. Ook kan het feit dat op deze plek maar een beperkt aantal linden-stobben, pal naast een laanbeplanting van zware eiken met een slechter verteerbaar strooisel van invloed zijn op de fragiele balans op deze plek.

5.4 Heekenbroek

Algemeen

Het bosgebied Heekenbroek maakt deel uit van een licht glooiend landschap van oude rivierterrassen, gelegen ten noorden van de Oude IJssel bij Hoog-Keppel (Ge). Op de hoogste gedeelten komen zandige bodems voor. Over het grootste oppervlak worden echter lichte kleien en zware zavelen op kleiig zand aangetroffen. Het gaat hierbij om oude, slecht drainerende rivierkleien.

Referentieplekken

In het Heekenbroek werden, anders dan in de overige onderzoeksgebieden, drie referentieplekken beschreven. Een monocultuur van eik met een door Adelaarsvaren (*Pteridium aquilinum*) gedomineerde ondergroei ('arm' bos), een eikenopstand met een vrijwel gesloten struiklaag van Hazelaar (*Corylus avellana*) en opvallend veel Bosanemoon (*Anemone nemorosa*) in de ondergroei ('rijk' bos) en een gemengd bos met co-dominantie van esdoorn en populier met een zeer gevarieerde ondergroei van o.a. Witte klaverzuring (*Oxalis acetosella*) en Grote muur (*Stellaria holostea*). De 'rijke' opstanden bevinden zich in een brede bosstrook tussen een verharde weg en (de resten van) een oude boswal; de afstand tot de rand van de opname en de weg bedroeg respectievelijk 5 (eik/hazelaar) en 18 meter (esdoorn/populier), de afstand

tot de iets verder van de weg gelegen 'arme' opstand bedroeg respectievelijk 12 en 50 meter.

Vegetatie (tabel 5.4)

De soortenarme begroeiing van de 'arme' eikenopstand met dominantie van Adelaarsvaren (*Pteridium aquilinum*) en het sporadisch voorkomen van 'arme' soorten als Wilde lijsterbes (*Sorbus aucuparia*) en Heide-klauwtjesmos (*Hypnum jutlandicum*), is eenduidig te classificeren als een typisch voorbeeld van het *Fago-Quercetum pteridietosum*. De eerste 'rijke' opstand (eik en hazelaar) is heeft een sterk afwijkende soortensamenstelling, waarbij met name Bosanemoon (*Anemone nemorosa*) en Bosgierstgras (*Milium effusum*) aspect-bepalend zijn. Opvallend is dat het totale soortenaantal hier maar weinig hoger is dan in de 'arme' eikenopstand (14 versus 11), maar dat het aantal oud-bossoorten spectaculair hoger is (6 versus 1). Op grond van het niet-bedekkend voorkomen van Adelaarsvaren (*Pteridium aquilinum*) en het ontbreken van 'rijkere' *Carpinion*-soorten kan deze vegetatie, ondanks het ontbreken van de naamgevende soort, getypeerd worden als een *Stellario-Carpinetum oxalidetosum*.

De tweede 'rijke' opstand (esdoorn en populier) heeft een beduidend hoger totaal soortenaantal (31) en een nog hoger aantal oud-bossoorten (9) dan beide hierboven beschreven referentieplekken. Het vegetatietype kan getypeerd worden als een goed voorbeeld van het *Stellario-Carpinetum typicum*, zij het dat er sprake is van enige overeenkomsten met de subassociatie *dryopteridetosum*. De voor deze laatste subassociatie (zwak) differentiërende soorten, Wijfjesvaren (*Athyrium filix-femina*), Mannetjesvaren (*Dryopteris filix-mas*) en Knopig helmkruid (*Scrophularia nodosa*), treden echter onvoldoende op de voorgrond om de vegetatie tot deze subassociatie te rekenen. Ook de opvallend hoge bedekking van Witte klaverzuring (*Oxalis acetosella*) is voor de classificatie op subassociatie-niveau van weinig betekenis, al blijft het in dit geval verwarrend dat deze soort hier domineert en in het eerder beschreven *oxalidetosum* ontbreekt!

Tabel 5.4.a. Vegetatieopnamen Heekenbroek (Gld.). (1) *Fago-Quercetum pteridietosum* ('arm'); (2) *Stellario-Carpinetum oxalidetosum* ('rijk'); (3) *Stellario-Carpinetum typicum* ('rijk')

Opname:	1	2	3		
Datum (juni 2001):	20	20	20		
Oppervlakte proefvlak (m ²):	100	100	100		
Hoogte boomlaag (m):	22-24	22-24	30*		
Bedekking boomlaag (%):	80	90	100		
Gemiddelde dbh (cm):	53	37	51*		
Hoogte struiklaag (m):	1,5-2,5	(3) 4-8	3-5		
Bedekking struiklaag (%):	2	80	35		
Hoogte kruidlaag (cm):	60-120	5-40 (80)	10-20 (80)		
Bedekking kruidlaag (%):	85	60	90		
Bedekking moslaag (%):	2	<1	<1		
Totaal aantal soorten:	11	14	31		
Aantal oud-bossoorten:	1	6	9		
Boomlaag:					
<i>Quercus robur</i>	5	5	-	Zomereik	
<i>Populus x canadensis</i>	-	-	4	Canadapopulier	
<i>Acer pseudoplatanus</i>	-	-	4	Gewone esdoorn	R
<i>Carpinus betulus</i>	-	-	2a	Haagbeuk	R
<i>Fraxinus excelsior</i>	-	-	2a	Gewone es	R
<i>Alnus incana</i>	-	-	+	Witte els	

<i>Prunus serotina</i>	-	-	+	Amerikaanse vogelkers	
Struiklaag:					
<i>Sorbus aucuparia</i>	+	-	+	Wilde lijsterbes	A
<i>Frangula alnus</i>	0	-	-	Sporkehout	
<i>Lonicera periclymenum</i>	0	-	-	Wilde kamperfoelie	
<i>Corylus avellana</i>	-	4	3	Hazelaar	R
<i>Sambucus nigra</i>	-	2a	+	Gewone vlier	
<i>Fagus sylvatica</i>	-	0	-	Beuk	A
<i>Carpinus betulus</i>	-	-	+	Haagbeuk	R
<i>Acer pseudoplatanus</i>	-	-	+	Gewone esdoorn	R
Kruidlaag:					
<i>Pteridium aquilinum</i>	4	r	-	Adelaarsvaren	
<i>Rubus fruticosus</i>	3	2a	+	Gewone braam	
<i>Rubus idaeus</i>	1	-	-	Framboos	
<i>Quercus robur</i> (juv.)	1	1	-	Zomereik	
<i>Prunus serotina</i> (juv.)	+	-	-	Amerikaanse vogelkers	
<i>Anemone nemorosa</i>	-	2b	()	Bosanemoon	R
<i>Hedera helix</i>	-	2b	+	Klimop	R
<i>Milium effusum</i>	-	2a	1	Bosgierstgras	R
<i>Polygonatum multiflorum</i>	-	r	-	Gewone salomonszegel	R
<i>Lonicera periclymenum</i>	-	+	-	Wilde kamperfoelie	
<i>Sorbus aucuparia</i> (juv.)	-	+	-	Wilde lijsterbes	
<i>Lamium galeobdolon</i>	-	0	-	Gele dovenetel	R
<i>Stellaria holostea</i>	-	0	2a	Grote muur	R
<i>Oxalis acetosella</i>	-	-	4	Witte klaverzuring	R
<i>Viola riviniana</i>	-	-	2m	Bleeksporig bosviooltje	R
<i>Acer pseudoplatanus</i> (k)	-	-	2m	Gewone esdoorn	R
<i>Acer pseudoplatanus</i> (juv.)	-	-	1	Gewone esdoorn	R
<i>Fraxinus excelsior</i> (juv.)	-	-	1	Gewone es	R
<i>Galeopsis tetrahit</i>	-	-	1	Gewone hennepnetel	
<i>Ribes rubrum</i>	-	-	+	Aalbes	R
<i>Adoxa moschatellina</i>	-	-	+	Muskuskruid	R
<i>Circaea lutetiana</i>	-	-	+	Groot heksenkruid	R
<i>Athyrium filix-femina</i>	-	-	+	Wijfjesvaren	
<i>Dryopteris filix-mas</i>	-	-	+	Mannetjesvaren	R
<i>Dryopteris carthusiana</i>	-	-	+	Smalle stekelvaren	
<i>Holcus lanatus</i>	-	-	+	Gestreepte witbol	
<i>Carpinus betulus</i> (juv.)	-	-	+	Haagbeuk	R
<i>Scrophularia nodosa</i>	-	-	r	Knopig helmkruid	R
<i>Galium aparine</i>	-	-	r	Kleefkruid	
<i>Crataegus monogyna</i> (juv.)	-	-	r	Eenstijlige meidoorn	
Moslaag:					
<i>Hypnum jutlandicum</i>	1	-	-	Heide-klauwtjesmos	A
<i>Brachythecium rutabulum</i>	1	+	+	Gewoon dikkopmos	
<i>Eurhynchium praelongum</i>	+	-	1	Fijn snavelmos	
<i>Eurhynchium striatum</i>	-	-	+	Geplooid snavelmos	R
<i>Mnium hornum</i>	-	-	+	Gewoon sterremos	

* cijfers hebben betrekking op eerste boomlaag van populier; tweede boomlaag (vnl. esdoorn, es en haagbeuk): 15-18 m hoog, gemiddelde dbh: 16 cm. A: ken- en differentiërende soorten van klasse Quercetea robori-petraeae en kensoorten lagere eenheden; R: ken- en differentiërende soorten van klasse Querco-Fagetea en kensoorten lagere eenheden (naar Stortelder et al., 1999). Gearceerd: oud-bossoorten (naar Honnay et al. 1999).

Bodem (figuur 5.1.d)

Op alle drie de referentieplekken komen gley-verschijnselen, in de vorm van kleine ijzer- en mangaankorreltjes, overal in de bodem binnen de 30 cm voor. Op een diepte van 75 cm (onder beide eikenopstanden) tot 95 cm (onder esdoorn en populier) zijn steeds bonte gley-horizonten aanwezig, bestaande uit duidelijke ijzer- en mangaanvlekking. In de eerste meter van het bodemprofiel varieert het kleigehalte van 15 tot 25%. Op grotere diepte komen overal zowel kleiiger lagen voor als dunne lagen kleiig fijn zand. Soms kunnen ook intens gekleurde ijzerbanden aangetroffen

worden. Op circa twee meter diepte wordt de zandfractie op de meeste monsterpunten duidelijk grover. De kalkgrens bevindt zich op de meeste monsterpunten rond de twee meter diepte.

Humusprofiel (figuur 5.2.d)

De humusprofielen onder populier en esdoorn kenmerken zich door het ontbreken van een permanente uitwendige strooisellaag (*zure wormmulls*). De Ah-horizonten zijn hier niet veel dikker dan die onder beide eikenopstanden. De ruim 15 cm dikke humushoudende AC-horizont komt alleen voor onder de 'rijkere' boomlaag (populier en esdoorn) en duidt op een goede doormenging, onder invloed van de relatief rijke bodemfauna. Hierdoor ontstaan dikke, geleidelijke overgangen van de humusrijke A- naar de C-horizonten. Onder eik zijn de overgangen van humusrijk naar humusarme lagen veel scherper. Bovendien liggen op het minerale bovengrond permanente strooisellagen, waarin overigens ook een zekere doormenging van F en H-laag heeft plaatsgevonden. De dikte van het ectorganische deel van het humusprofiel is dunner dan de Ah-horizont (*mullmoders*). Ook onder eik met hazelaar komen ectorganisch lagen voor die echter wat dunner zijn dan onder eik zonder hazelaar.

Bodemanalyses

Wat betreft de pH-KCl zijn de verschillen tussen de bodem onder de populieren/esdoorn-opstand en die onder eik (zonder hazelaar) groot, vooral in de bovengrond (0-5 cm). Tussen de 5 en 25 cm is er nog steeds sprake van een duidelijk verschil, maar in de ondergrond (80-100 cm) worden vrijwel gelijke pH-waarden gemeten. De veldmetingen van de pH geven voor de eerste meter een vergelijkbaar beeld te zien. Dieper dan één meter zijn (vooral op grotere diepten) de monsterpunten onder eik zelfs minder zuur dan die onder populier en esdoorn. De aan de calcium-huishouding gerelateerde kenmerken vertonen de duidelijkste verschillen in de laag 5-25 en 80-100 cm: de H/Ca verhouding is relatief laag, de hoeveelheid uitwisselbaar calcium hoog en de Ca-bezetting eveneens hoog. De C/P-verhouding vertoont eenzelfde verloop als de pH, met dien verstande dat deze het laagst is op de rijkere plekken.

Het verloop van de pH, H/Ca-verhouding en C/P-verhouding onder eik met hazelaar ('rijk') komt in veel opzichten sterk overeen met die onder eik zonder hazelaar ('arm'). Onder hazelaar zijn in de laag 5 tot 25 cm de pH en C/P-waarden gunstiger, terwijl de calciumhuishouding (H/Ca-getal) juist in de ondergrond (80-100 cm) een iets gunstiger (lagere) waarde laat zien.

Interpretatie

De verschillen onder eik (zonder hazelaar) en de rijkere opstanden worden het duidelijkst weerspiegeld in de pH en C/P-verhouding in de eerste 25 cm van de bodem. De verschillen in kenmerken die de calciumhuishouding beschrijven zijn in de ondergrond (80-100 cm) in absolute zin wat kleiner dan in de laag 5 tot 25 cm maar nog wel duidelijk. De H/Ca-verhouding geeft zelfs een erg groot verschil tussen 'arm' en 'rijk' te zien, maar de gevonden waarden hebben slechts een beperkte betekenis, omdat de absolute waarde van het calciumgehalte tegen de detectiegrens

aanzit. Hoewel minder duidelijk dan in Doorwerth geldt ook hier dat de H/Ca-verhouding zowel onder populier als onder eik zich in een sterk verzuurd traject bevindt. Het verrijkingseffect van de bovengrond door bomen met een milder strooisel lijkt hier duidelijk aanwezig. Opvallend is ook dat op deze toch kleirijke gronden het al dan niet voorkomen van een ectorganische humuslaag een duidelijke indicatie voor de heersende milieu-omstandigheden biedt. De verschillen in pH zijn, zowel voor wat betreft de geanalyseerde waarden als de veldmetingen, op grotere diepte nauwelijks verschillend. Wat veldmetingen betreft blijkt de pH beneden de 150 cm onder eik zelfs hoger te zijn dan onder populier; de kalkgrens ligt hier ook wat ondieper dan onder de opstand met populier en esdoorn.

De vraag dringt zich nu op of het effect van de boomsoort hier nog dieper dan één meter doorwerkt door de grote mobiliteit van de H⁺-ionen of dat er in de laag 80-100 cm onder beide eiken-opstanden van oorsprong al een iets basenarmere situatie heerste. In dat laatste geval wordt het oorspronkelijke verschil dankzij het verschil in boomsoort wel uitvergroet in de bovenste bodemlaag. De gevonden verschillen zijn niet te herleiden op verschillen in textuur. In de bodemopbouw zijn bij nader inzien wel verschillen aan te wijzen. Onder de populier beginnen de bonte ijzer- en mangaanrijke horizonten op een diepte van 90 tot 95 cm, terwijl onder beide eiken-opstanden deze laag al op 75 cm diepte begint. Dat betekent dat net op de monsterdiepte van 80 en 100 cm de verschillen groter lijken, dan ze gezien het gehele bodemprofiel beneden de 50 cm in werkelijkheid zijn.

De abiotische verschillen tussen de bovengronden van de 'arme' eiken-opstand (zonder hazelaar) en de 'rijke' eiken-opstand (met hazelaar) lijken erg klein te zijn. Wel zijn er duidelijke verschillen in humusprofiel en in de pH-waarde op een diepte van 5-25 cm aan te wijzen. Deze verschillen kunnen zowel direct met de strooisel-input als met de verschillen in lichthuishouding (resulterend in verschillen in bedekking van Adelaarsvaren en daarmee indirect in strooisel) samenhangen. Eventueel oorspronkelijk aanwezige, kleine verschillen in de basenrijkdom van de bovengrond kunnen door de strooisel-invloed gemakkelijk zijn 'overruled'.

5.5 Limbrichterbosch

Algemeen

Het Limbrichterbosch bevindt zich ten noorden van het plaatsje Limbricht bij Sittard (L). Het bos ligt op een laag, vrijwel vlak plateau van zandige löss op oude rivierafzettingen. Beide referentiepunten bevinden zich in het centrale deel van het bos, net ten noorden van de zeer smalle bovenloop van een beekje dat het bosgebied doorsnijdt.

Referentiepunten

Als referentieplek voor 'arm' bos werd een eikenopstand met een niet-gesloten struiklaag van Hazelaar (*Corylus avellana*) en een vrij ijle kruidlaag met o.a. Gewone salomonszegel (*Polygonatum multiflorum*) gekozen. Als referentieplek voor 'rijk' bos diende een aansluitend bosgedeelte met een gemengde boomlaag van o.a. es en

populier, eveneens een struiklaag van Hazelaar, en een gesloten bloemrijke kruidlaag, waarin Bosanemoon (*Anemone nemorosa*) en Speenkruid (*Ranunculus ficaria*) aspect-bepalend waren. De afstand tussen beide plekken bedroeg slechts 15 meter.

Vegetatie (tabel 5.5)

De vrij soortenarme vegetatie van de eiken-opstand kan op grond van het nagenoeg ontbreken van 'rijke' soorten en de aanwezigheid van o.a. Heide-klauwtjesmos (*Hypnum jutlandicum*), Wilde lijsterbes (*Sorbus aucuparia*) en Gewone kamperfoelie (*Lonicera periclymenum*) geassocieerd worden als een *Fago-Quercetum convallarietosum*. Het betreft echter een 'arme' slecht ontwikkelde vorm van deze subassociatie zonder de naamgevende soort Lelietje-der-dalen (*Convallaria majalis*), die overigens op luttele meters afstand, onder es en populier, wel aanwezig is.

De vegetatie van de 'rijke' referentieplek is zeer afwijkend: het totale soortenaantal en aantal oud-bossoorten zijn duidelijk hoger (respectievelijk 25 en 9 versus 17 en 3). Ook is de kruidlaag uitgesproken rijk aan voorjaarsbloeiërs. Opvallend is het enerzijds het ontbreken van Adelaarsvaren en *Quercion*-elementen als Dalkruid (*Maianthemum bifolium*) en anderzijds de aanwezigheid van een aantal wat 'rijkere' soorten die in het *Stellario-Carpinetum oxalidetosum* meestal ontbreken: o.a. Speenkruid (*Ranunculus ficaria*), Muskuskruid (*Adoxa moschatellina*) en Gevlekte aronskelk (*Arum maculatum*). De vegetatie vormt hiermee een goed voorbeeld van het *Stellario-Carpinetum typicum*, al is ook hier sprake van enige overeenkomsten met de subassociatie *dryopteridetosum* (zie § 5.4 Heekenbroek).

Bodem (figuur 5.1.e)

In beide referentieplekken vinden wij een sterk stagnerende bodem die tot de 'kuilbrikgronden' gerekend kan worden. Vanuit aardwetenschappelijk oogpunt vormen deze bodems een bijzonderheid. In de zandige löss (60 % leem; 10 tot 14% lutum) is in de loop der (geologische) tijd klei vanuit de bovengrond naar de B-horizon gespoeld (Btg). Deze Btg-horizont begint op een diepte van 55 tot 70 cm onder maaiveld en kan soms meer dan een meter dik zijn. Door de intense ijzer- en mangaanverrijking en -concreties is vooral de bovenkant van de Btg zeer bont. In één van de profielen onder eik is zelfs sprake van een zwak ontwikkelde ijzerbank. Op een diepte variërend van 150 tot 190 cm gaat de zandige löss over in leemarm, matig grof, kalkarm rivierzand. Zowel op de dieper gelegen oude, kleiige rivierafzettingen, als op de klei-inspoelingshorizont vindt stagnatie van het inzijgend regenwater plaats.

In de meeste monsterpunten komen binnen de eerste 10 cm van de minerale bodem al duidelijk hydromorfe kenmerken als gley en ijzervlekking voor. De pH (volgens veldmetingen, dus geen pH-KCl) verloopt van 4 op 20 cm diepte tot hooguit 5,5 op meer dan twee meter diepte. De opbouw van het bodemprofiel is op elke monsterplek vrijwel hetzelfde met dien verstand dat bij één profiel onder eik op ongeveer 130 cm diepte een dunne zandlaag werd aangetroffen.

Tabel 5.5. Vegetatieopnamen Limbrichterbos (L.). (1) *Fago-Quercetum convallarietosum* ('arm'); (2) *Stellario-Carpinetum typicum* ('rijk')

Opname:	1	2		
Datum (mei 2001):	14	14		
Oppervlakte proefvlak (m ²):	100	100		
Hoogte boomlaag (m):	25	25		
Bedekking boomlaag (%):	80	80		
Gemiddelde dbh (cm):	40*	33**		
Hoogte struiklaag (m):	2-6	2-4 (8)		
Bedekking struiklaag (%):	75	80		
Hoogte kruidlaag (cm):	10-40 (100)	10 (60)		
Bedekking kruidlaag (%):	3	75		
Bedekking moslaag (%):	<1	1		
Totaal aantal soorten:	17	25		
Aantal oud-bossoorten:	3	9		
Boomlaag:				
<i>Quercus robur</i>	5	-	Zomereik	
<i>Betula pendula</i>	0	-	Ruwe berk	A
<i>Fraxinus excelsior</i>	-	4	Gewone es	R
<i>Populus x canadensis</i>	-	2b	Canadapopulier	
Struiklaag:				
<i>Corylus avellana</i>	3	4	Hazelaar	R
<i>Acer pseudoplatanus</i>	3	+	Gewone esdoorn	R
<i>Sorbus aucuparia</i>	2b	-	Wilde lijsterbes	A
<i>Quercus robur</i>	-	+	Zomereik	
Kruidlaag:				
<i>Rubus fruticosus</i>	1	+	Gewone braam	
<i>Fraxinus excelsior</i> (k)	1	1	Gewone es	R
<i>Acer pseudoplatanus</i> (k)	1	+	Gewone esdoorn	R
<i>Lonicera periclymenum</i>	+	-	Wilde kamperfoelie	
<i>Polygonatum multiflorum</i>	+	1	Gewone salomonszegel	R
<i>Dryopteris carthusiana</i>	+	r	Smalle stekeelvaren	
<i>Sorbus aucuparia</i> (juv.)	+	-	Wilde lijsterbes	A
<i>Acer pseudoplatanus</i> (juv.)	+	-	Gewone esdoorn	R
<i>Quercus robur</i> (k)	+	-	Zomereik	
<i>Betula pendula</i> (juv.)	r	-	Ruwe berk	A
<i>Fagus sylvatica</i> (juv.)	r	-	Beuk	A
<i>Acer platanoides</i> (juv.)	r	-	Noorse esdoorn	
<i>Quercus rubra</i> (k)	r	-	Amerikaanse eik	
<i>Anemone nemorosa</i>	-	3	Bosanemoon	R
<i>Ranunculus ficaria</i>	-	3	Speenkruid	R
<i>Ribes rubrum</i>	-	2a	Aalbes	R
<i>Adoxa moschatellina</i>	-	2a	Muskuskruid	R
<i>Convallaria majalis</i>	-	1	Lelietje-van-dalen	
<i>Ribes uva-crispa</i>	-	+	Kruisbes	
<i>Arum maculatum</i>	-	+	Gevlekte aronskelk	R
<i>Stellaria holostea</i>	-	+	Grote muur	R
<i>Milium effusum</i>	-	+	Bosgierstgras	R
<i>Moehringia trinervia</i>	-	+	Drienerfmuur	R
<i>Athyrium filix-femina</i>	-	+	Wijfjesvaren	
<i>Dryopteris filix-mas</i>	-	+	Mannetjesvaren	R
<i>Prunus serotina</i> (k)	-	r	Amerikaanse vogelkers	
<i>Castanea sativa</i> (k)	-	r	Tamme kastanje	A
Moslaag:				
<i>Mnium hornum</i>	1	+	Gewoon sterremos	
<i>Hypnum jutlandicum</i>	+	-	Heide-klauwtjesmos	A
<i>Eurhynchium praelongum</i>	+	-	Fijn snavelmos	
<i>Brachythecium rutabulum</i>	+	1	Gewoon dikkopmos	
<i>Atrichum undulatum</i>	-	2m	Groot rimpelmos	

* dikte eik zeer variabel: dbh 21–52 cm; es (dbh 30-38 cm) en populier (dbh 31-32 cm) van vergelijkbare dikte. A: ken- en differentiërende soorten van klasse *Quercetea robori-petraeae* en kensoorten lagere eenheden; R: ken- en differentiërende soorten van klasse *Querco-Fagetea* en kensoorten lagere eenheden (naar Stortelder et al., 1999). Gearceerd: oud-bossoorten (naar Honnay et al. 1999).

Humusprofiel (figuur 5.2.e)

De humusvormen in de opstand met es kenmerken zich door het ontbreken van een ectorganische strooisellaag en een vrij dikke humushoudende Ah en ACg. Deze humusprofielen zijn van het *zure mull*-type. Onder eik worden wel permanente strooisellagen aangetroffen: een 4 cm dikke F-laag met plaatselijk een dunne Hh-laag, bestaande uit amorfe humus. De ACg-horizont is hier dunner dan in de 'rijke' opstand of ontbreekt geheel. De overgangen binnen het humusprofiel zijn onder eik scherper door de geringere activiteit van de bodemfauna. Dankzij de lemigheid van het bodemmateriaal behoort het humusprofiel tot een relatief rijke ectorganische humusvorm (*mullmoder*) met een Ah die dikker is dan de ectorganische laag.

Bodemanalyses

Onder es en populier zijn de pH en de calciumbezetting hoger, en de C/P en de H/Ca lager dan onder eik. Voor wat betreft de pH zijn vooral in de bovenste 5 cm de verschillen duidelijk. Uit de pH-veldmetingen beneden deze laag blijken de waarden onder es en onder eik echter vrijwel gelijk. Voor wat betreft de overige factoren komen de verschillen tussen de ondergrond (80-100 cm) van de 'arme' en de 'rijke' plek globaal overeen met de verschillen in de bovengronden. De verschillen in calciumbezetting zijn zelfs op 80-100 cm het meest duidelijk.

Bij nadere bestudering van de analyse-uitkomsten blijkt één monsterpunt onder eik (met een sterk met ijzer en mangaan verkitte horizont op 140 cm) ook in de bemonsterde laag tussen 80 en 100 cm sterk van de andere twee 'arme' monsterpunten af te wijken, met name voor wat betreft de pH-KCl en de basenbezetting. Ook het absolute gehalte aan calcium is de helft of zelfs minder dan in de andere monsterpunten onder eik. Deze andere twee 'arme' monsterpunten vertonen in de ondergrond veel meer overeenkomsten met de 'rijke' monsterpunten onder es en populier dan met het slechts anderhalve meter verder gelegen derde (afwijkende) monsterpunt onder eik.

Interpretatie

Uit de gemiddelde uitkomsten van de bodemanalyses blijken de verschillen in zuurgraad en basen- en fosforhuishouding in de laag van 80 tot 100 cm niet, zo als verwacht, geringer te zijn dan in de bovengrond. Daarbij gaat het, vooral wat de basen-huishouding, betreft zeker niet om verwaarloosbare absolute waarden. Met name de verschillen in de calciumbezetting in de ondergrond lijken te wijzen in de richting van onvergelijkbare bodems. Het gaat hierbij om gecorrigeerde calciumbezettingen van 29% onder eik tegenover 39% onder es. Bij vergelijking van de afzonderlijke monsterpunten blijkt echter slechts één profiel onder eik juist op 80 tot 100 cm diepte sterk af te wijken in pH, calciumbezetting (18%!) en H-bezetting, terwijl de andere twee profielen (calciumbezetting 33 tot 35%) niet substantieel afwijken. Het afwijkende profiel kenmerkt zich volgens de veldkenmerken ook door een hoog gehalte aan ijzer- en mangaanoxiden op 140 tot 200 cm diepte.

De bodems blijken dus op zeer korte afstand sterk te kunnen variëren zonder dat dit direct in de vegetatie tot uitdrukking komt. Al met al lijkt het verantwoord niet te veel belang te hechten aan het ene afwijkende monsterpunt onder eik en er van uit te

gaan dat de bodemgesteldheid onder de twee referentieplekken wel degelijk vergelijkbaar is.

5.6 Geulhem

Algemeen

Het bosgebied bij Geulhem ligt op een vrij steile noordhelling (15 tot 25%) aan de zuidelijke rand van het plateau van Margraten (L). De door ons beschreven referentieplekken bevinden zich hoog op de helling, vlak onder de terrasrand.

Referentieplekken

Als referentieplek voor 'arm' bos werd een eikenopstand met een (vergeleken met de overige onderzoeksgebieden) soorten- en structuurrijke struik- en kruidlaag gekozen. Aspectbepalende soorten in de ondergroei waren Adelaarsvaren (*Pteridium aquilinum*) en Wilde kamperfoelie (*Lonicera periclymenum*). De 'rijke' referentieplek betrof een, op min of meer gelijke hoogte op de helling gelegen, bosgedeelte met esdoorn als hoofdboomsoort en een bloemrijke kruidlaag. Bosanemoon (*Anemone nemorosa*), Witte klaverzuring (*Oxalis acetosella*) en Lelietje-van-dalen (*Convallaria majalis*) waren hier aspectbepalend.

Vegetatie (tabel 5.6)

Met een hoge bedekking van Adelaarsvaren (*Pteridium aquilinum*), Gewone kamperfoelie (*Lonicera periclymenum*), het terrestrisch voorkomen van Heideklauwtjesmos (*Hypnum jutlandicum*) en de aanwezigheid van enkele bijzonder 'arme' soorten als Wintereik (*Quercus petraea*), Mispel (*Mespilus germanica*) en Dubbelloof (*Blechnum spicant*), alsmede een vrijwel compleet assortiment wat 'rijkere' voor het *Fago-Quercetum* differentiërende soorten vormt de eikenopstand een zeer fraai voorbeeld van deze associatie. Gezien de hoge bedekking van Adelaarsvaren is sprake van een zekere overeenkomst met de subassociatie *pteridietosum*, maar deze soort komt niet tot dominantie (wat gebruikelijk is in genoemde subassociatie) en ook de totale soortensamenstelling wijst eenduidig op het *convallarietosum*.

De rijke *Carpinion*-vegetatie kan dankzij de aanwezigheid van zowel Adelaarsvaren (niet bedekkend) als enkele *Quercion*-soorten, o.a. Dalkruid (*Maianthemum bifolium*), en de relatief hoge bedekking van Bosgierstgras (*Milium effusum*) worden getypeerd als een *Stellario-Carpinetum oxalidetosum*. Anders dan bijvoorbeeld in het Heekenbroek het geval was is van verwantschap met de subassociatie *dryopteridetosum* nauwelijks sprake. Dit is te meer opvallend aangezien noordhellingen in het Zuid-Limburgse heuvelland als optimaal milieu voor deze (zwak gedefiniëerde) subassociatie worden opgegeven (Stortelder *et al.*, 1999).

Van alle in dit rapport beschreven referentieplekken zijn de opstanden in Geulhem het meest soortenrijk. Dit geldt zowel voor de 'arme' als de 'rijke' referentieplekken. Zoals steeds is ook hier het totaal aantal soorten in de 'rijke' opstand het hoogst. Dit geldt ook voor het aantal oud-bossoorten, maar de verschillen zijn in dit geval relatief klein (12 'rijk' versus 10 'arm').

Tabel 5.6. Vegetatieopnamen Geulhem (L.). (1) *Fago-Quercetum convallarietosum* ('arm'); (2) *Stellario-Carpinetum oxalidetosum* ('rijk')

Opname:	1	2		
Datum (mei 2001):	16	16		
Oppervlakte proefvlak (m ²):	50	50		
Expositie:	WNW	NNW		
Helling (%):	20-25	20-25		
Hoogte boomlaag (m):	22-25	22		
Bedekking boomlaag (%):	90	95		
Gemiddelde dbh (cm):	36	23		
Hoogte struiklaag (m):	1,5-4 (8)	2-4 (6)		
Bedekking struiklaag (%):	40	15		
Hoogte kruidlaag (cm):	10-30 (100)*	10-40 (70)		
Bedekking kruidlaag (%):	70	70		
Bedekking moslaag (%):	1	3		
Totaal aantal soorten:	27	38		
Aantal oud-bossoorten:	10	12		
Boomlaag:				
<i>Quercus robur</i>	5	+	Zomereik	
<i>Quercus petraea</i>	+	-	Wintereik	A
<i>Fagus sylvatica</i>	0	-	Beuk	A
<i>Betula pendula</i>	0	-	Ruwe berk	A
<i>Acer pseudoplatanus</i>	-	5	Gewone esdoorn	R
Struiklaag:				
<i>Sorbus aucuparia</i>	2b	()	Wilde lijsterbes	A
<i>Acer pseudoplatanus</i>	2a	2a	Gewone esdoorn	R
<i>Sambucus racemosa</i>	+	-	Trosvlir	
<i>Mespilus germanica</i>	0	-	Mispel	A
<i>Corylus avellana</i>	-	+	Hazelaar	R
<i>Sambucus nigra</i>	-	0	Gewone vlier	
Kruidlaag:				
<i>Pteridium aquilinum</i>	3	+	Adelaarsvaren	
<i>Lonicera periclymenum</i>	3	+	Wilde kamperfoelie	
<i>Rubus fruticosus</i>	2b	1	Gewone braam	
<i>Milium effusum</i>	1	2a	Bosgierstgras	R
<i>Hedera helix</i>	+	+	Klimop	R
<i>Maianthemum bifolium</i>	+	+	Dalkruid	A
<i>Oxalis acetosella</i>	+	2a	Witte klaverzuring	R
<i>Polygonatum multiflorum</i>	+	1	Gewone salomonszegel	R
<i>Convallaria majalis</i>	+	2a	Lelietje-van-dalen	
<i>Luzula pilosa</i>	+	()	Ruige veldbies	R
<i>Holcus lanatus</i>	+	1	Gestreepte witbol	
<i>Blechnum spicant</i>	+	-	Dubbelloof	A
<i>Dryopteris dilatata</i>	+	-	Brede stekelvaren	
<i>Sorbus aucuparia</i> (juv.)	+	1	Wilde lijsterbes	A
<i>Quercus robur</i> (juv.)	+	-	Zomereik	
<i>Quercus petraea</i> (juv.)	+	-	Wintereik	A
<i>Acer pseudoplatanus</i> (juv.)	+	1	Gewone esdoorn	R
<i>Carex pilulifera</i>	r	-	Pilzegge	
<i>Anemone nemorosa</i>	-	3	Bosanemoon	R
<i>Adoxa moschatellina</i>	-	1	Muskuskruid	R
<i>Fraxinus excelsior</i> (juv.)	-	1	Gewone es	R
<i>Acer pseudoplatanus</i> (k)	-	1	Gewone esdoorn	R
<i>Ribes rubrum</i>	-	+	Aalbes	R
<i>Ranunculus ficaria</i>	-	+	Speenkruid	R
<i>Moehringia trinervia</i>	-	+	Drienerfmuur	R
<i>Geranium robertianum</i>	-	+	Robertskruid	R
<i>Galium aparine</i>	-	r	Kleefkruid	
<i>Dactylis glomerata</i>	-	+	Kropaar	
<i>Athyrium filix-femina</i>	-	+	Wijfjesvaren	
<i>Dryopteris filix-mas</i>	-	+	Mannetjesvaren	R

<i>Corylus avellana</i> (juv.)	-	+	Hazelaar	R
<i>Prunus avium</i> (juv.)	-	+	Zoete kers	R
<i>Carpinus betulus</i> (juv.)	-	+	Haagbeuk	R
<i>Crataegus monogyna</i> (juv.)	-	r	Eenstijlige meidoorn	
<i>Acer platanoides</i> (juv.)	-	r	Noorse esdoorn	
<i>Viburnum opulus</i> (juv.)	-	()	Gelderse roos	
Moslaag:				
<i>Atrichum undulatum</i>	2m	2m	Groot rimpelmos	
<i>Mnium hornum</i>	1	1	Gewoon sterremos	
<i>Brachythecium rutabulum</i>	1	1	Gewoon dikkopmos	
<i>Polytrichum formosum</i>	1	-	Fraai haarmos	
<i>Hypnum jutlandicum</i>	+	-	Heide-klauwtjesmos	A
<i>Dicranella heteromalla</i>	-	+	Gewoon plusjesmos	A
<i>Eurhynchium praelongum</i>	-	+	Fijn snavelmos	

* Wilde kamperfoelie tot 3 meter hoog. A: ken- en differentiërende soorten van klasse Quercetea robori-petraeae en kensoorten lagere eenheden; R: ken- en differentiërende soorten van klasse Querceto-Fagetea en kensoorten lagere eenheden (naar Stortelder et al., 1999). Gearceerd: oud-bossoorten (naar Honnay et al. 1999).

Bodem (figuur 5.1.f)

De bodems onder beide referentieplekken zijn ontwikkeld in (voornamelijk verspoelde) löss, met op een diepte van 170 tot 230 cm hellingafzettingen bestaande uit een mengsel van verspoelde löss (met dezelfde samenstelling als de bovenste lösslaag) en grind. Terrasafzettingen (een afwisseling van pliocene zanden, kleien en grinden) zijn nergens binnen de 250 cm aangetroffen.

De zwakke ontwikkeling van een klei-inspoelingshorizont, hier aangeduid met 'BCtg', duidt op een lange stabiele periode, waarin weinig erosie en sedimentatie van bodemmateriaal heeft plaatsgevonden. Boven de geelbruinige klei-inspoelingshorizont is overal een wat blekere uitspoelingshorizont, met een iets lager kleigehalte, aangetroffen.

Humusprofiel (figuur 5.2.f)

De verschillen tussen de 'arme' eiken- en de 'rijke' esdoorn-opstand zijn niet groot maar wel markant. Op lössgrond voltrekt de stapeling van humus zich door het hoge leemgehalte traag en in beperkte mate. Ook de hellingshoek speelt hierbij mogelijk een rol (i.v.m. erosie van het ectorganisch humusprofiel). Onder eik is overal een dunne, maar duidelijke permanente strooisellaag aanwezig. De humusvorm wordt gekenmerkt door een geleidelijk overgang naar de minerale bodem. Daar waar de strooisellaag (d.w.z. de F- en H-laag, niet de L-laag) meer dan 2 cm dik is behoort de humusvorm tot de *vage mullmoders*. Waar de strooisellaag dunner is worden *ectowormmulls* onderscheiden. Onder de rijke boomsoorten verloopt de vertering van organische stof vollediger en zijn *zure wormmulls* ontstaan.

Bodemanalyses

De bodemchemisch verschillen tussen de 'arme' eikenopstand en de 'rijke' esdoornopstand zijn zeer gering. Voor wat betreft de pH verschillen beide opstanden het sterkst in de bovengrond; tussen 80 en 100 cm zijn de pH-waarden vrijwel gelijk. De calciumbezetting verschilt echter juist in de ondergrond (80-100 cm) het sterkst, evenals de H/Ca verhouding. De C/P verhoudingen zijn vrijwel overal hetzelfde.

Interpretatie

Ondanks het verloop van de pH, die met toenemende diepte al snel convergeert, is het niet geheel duidelijk in hoeverre eventuele verschillen in de diepere ondergrond nog van invloed zijn op de verschillen in bodemchemie in de laag van 80 tot 100 cm. Duidelijk is wel dat de verschillen in de bovenste laag 0-5 cm aan niets anders zijn toe te schrijven dan aan de verschillen in strooiselaanbod.

6 Resultaten veldonderzoek

6.1 Onafhankelijke standplaatsfactoren

In elk onderzoeksgebied is getracht op één en dezelfde groeiplaats twee opstanden met verschillende hoofdboomsoort en daaraan gekoppeld met verschillende ondergroei ('arm' en 'rijk') te bemonsteren. Het blijkt echter dat op detailschaal de onderzochte bodemprofielen nooit geheel identiek zijn, noch in textuur, noch in bodemchemische kenmerken. Dit geldt zowel binnen één opstand als tussen de twee onderzochte opstanden in één gebied. Om uit te sluiten dat de veronderstelde verschillen in ondergroei binnen de verschillende onderzoekslocaties veroorzaakt worden door 'verborgen' verschillen in primaire standplaatsfactoren zijn voor elk van deze factoren de gemiddelde waarden per opstand getoetst, waarbij gelijkheid van de waarden als nul-hypothese werd gehanteerd. Deze toetsing werd uitgevoerd voor: de textuur (op verschillende diepte), de natuurlijke logaritme van de textuur (als maat voor het vochtleverend vermogen van de bodem, eveneens op verschillende diepte), de ontkalkingsdiepte en enkele chemische eigenschappen van de ondergrond die als indicator kunnen dienen voor bodembemesting in het verleden. Voor wat betreft deze laatste categorie van kenmerken is gekozen is voor een vergelijking van de analyse-cijfers van de ondergrond (80-100 cm -mv) omdat de betreffende chemische eigenschappen in de bovengrond niet als onafhankelijk van de ecosysteem-ontwikkeling kunnen worden gezien. Zij worden dan ook besproken in § 6.3. De resultaten met betrekking tot de onafhankelijke factoren worden weergegeven in tabel 6.1.

Uit de in tabel 6.1 gegevens 'foutkans' voor de paarsgewijze vergelijking van de gemiddelde waarden voor 'arme' en 'rijke' opstanden blijkt dat voor geen van de onderzochte factoren ongelijkheid van de waarden kon worden aangetoond. Hierbij moet worden aangetekend dat de gemiddelde ontkalkingsdiepte een zeer ruwe maat is om het kalkverloop in de verschillende profielen te beschrijven. Figuur 6.1.a geeft in dit opzicht gedetailleerdere informatie. Aangegeven wordt het gemiddeld pH-verloop per opstand per gebied gebaseerd op geëxtrapoleerde veldmetingen.

Deze figuur maakt duidelijk dat het pH-verloop van groeiplaats tot groeiplaats sterk kan verschillen. Ook is duidelijk dat de bovengrond van de 'arme' bossen in alle gevallen zuurder is dan de bovengrond van het 'rijke' bos op dezelfde primaire groeiplaats. Met toenemende diepte neemt dit verschil in zuurgraad echter af en in alle gevallen treedt in de diepere ondergrond uiteindelijk volledige convergentie op. Aangezien wij steeds uitgaan van twee identieke primaire groeiplaatsen per onderzoeksgebied (zie hierboven) betekent dit dat de zuurgraad tot diep in het profiel beïnvloed wordt door de bosvegetatie en met name door de aard van het bladstrooisel. De pH-waarden voor de drie bemonsterde lagen (0-5 cm; 5-25 cm; 80-100 cm) worden hier dan ook beschouwd als afhankelijke (secundaire) factoren (zie 6.3).

Tabel 6.1. Gemiddelde waarden van primaire standplaatsfactoren. Bij een foutkans kleiner dan 5 % wordt het verschil tussen de gevonden waarden voor 'arm' en 'rijk' als significant beschouwd

	Quercetea robori-petraeae ('arm' bos)						Quercu-Fagetea ('rijk' bos)							foutkans t-student tweezijdig, gepaard (%)
	Duinvlief	Doorwerth	Hackfort	Heekenbroek	Limbricht	Geulhem	Duinvlief	Doorwerth	Hackfort	Heekenbroek 1	Heekenbroek 2	Limbricht	Geulhem	
leem%														
0-5 cm	3	15	15	68	50	68	3	15	15	77	65	53	70	32
15-20 cm	3	16	15	68	50	70	3	17	16	77	65	53	70	35
45-50 cm	3	17	13	68	50	70	3	17	15	68	67	53	70	41
70-75 cm	3	11	13	68	60	70	3	13	12	68	67	58	70	44
95-100 cm	3	11	13	75	60	70	3	13	12	67	70	58	70	16
log leem%														
0-5 cm	1,1	2,7	2,7	4,2	3,9	4,2	1,2	2,7	2,7	4,3	4,2	4,0	4,2	16
15-20 cm	1,1	2,8	2,7	4,2	3,9	4,2	1,1	2,8	2,8	4,3	4,2	4,0	4,2	19
45-50 cm	1,1	2,8	2,6	4,2	3,9	4,2	1,1	2,8	2,7	4,2	4,2	4,0	4,2	22
70-75 cm	1,1	2,4	2,6	4,2	4,1	4,2	1,1	2,5	2,5	4,2	4,2	4,1	4,2	95
95-100 cm	1,1	2,4	2,6	4,3	4,1	4,2	1,1	2,5	2,5	4,2	4,2	4,1	4,2	54
kalkdiepte (cm)	181	250	233	190	250	250	158	250	235	198	207	250	250	90
chemie (80-100cm)														
OS %	0,3	0,4	0,4	1,4	1,3	0,7	0,4	0,4	0,4	1,5	1,3	1,4	0,8	39
P-tot	14,2	10,3	10,1	27,0	10,9	30,6	20,7	11,2	6,6	21,4	26,8	16,6	21,6	74
C/P	10,0	22,4	22,8	26,2	61,9	11,9	11,1	18,4	39,0	35,7	24,9	46,9	17,7	66
C/N	19,9	13,1	10,3	32,1	33,4	23,4	10,5	41,8	14,0	33,9	27,7	25,1	101,6	32

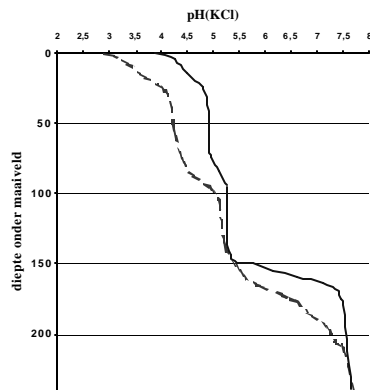
Heekenbroek 1: populier/esdoorn, Heekenbroek 2: eik/hazelaar. Het gehalte P-totaal is uitgedrukt in mg/100g. De waarden voor de 'arme' opstand in het Heekenbroek zijn ten behoeve van de gepaarde toetsing tweemaal ingevoerd.

6.2 Boom- en struiklaag

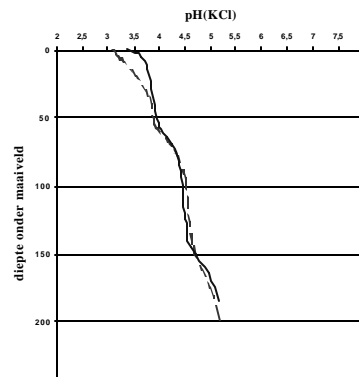
In volledig natuurlijke, ongestoorde bossen behoren de boom- en struiklaag tot de spontane vegetatie en zijn daarmee als secundaire (afhankelijke) componenten van het ecosysteem te beschouwen. In de Nederlandse situatie is dit echter zelden het geval. Ook in alle hier onderzochte opstanden zijn boom- en struiklaag sterk afhankelijk van het gevoerde beheer. Voor de boomlaag geldt zelfs dat de soortensamenstelling grotendeels door aanplant tot stand is gekomen; mogelijk geldt plaatselijk voor hazelaars in de struiklaag hetzelfde. Dit betekent dat de invloed die boom- en struiklaag middels bladstrooisel, lichtklimaat en wortelconcurrentie uitoefenen op ondergroei en bodemontwikkeling als een grotendeels primaire (onafhankelijke) ecosysteemfactor moet worden beschouwd. Tabel 6.2 geeft een overzicht van de belangrijkste boom- en struiksoorten in de onderzochte opstanden.

A

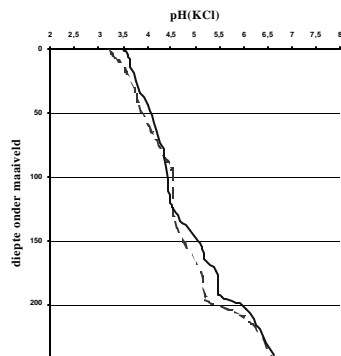
Duinvliet

**B**

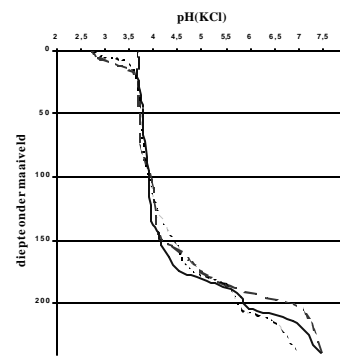
Doorwerth

**C**

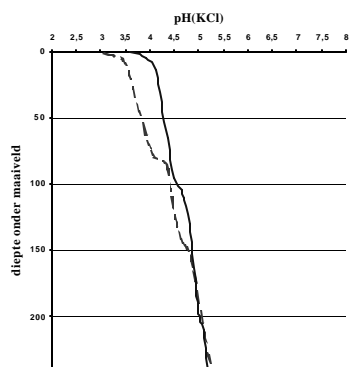
Hackfort

**D**

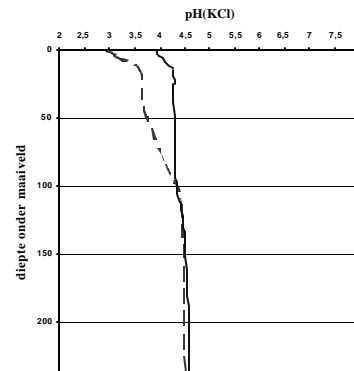
Heekenbroek

**E**

Limbrichterbos

**F**

Geulhem



Figuur 6.1. Gemiddeld pH-verloop per opstand per gebied (gebaseerd op geëxtrapoleerde veldmetingen). De niet-onderbroken lijn en de stippellijn (alleen in D: Heekenbroek) hebben betrekking op 'rijk' bos (*Quercus-Fagetea*), de onderbroken lijn op 'arm' bos (*Quercetea robori-petraeae*).

Tabel 6.2. Soortensamenstelling van boom- en struiklaag. Soorten die in geen van de opnamen bedekkend voorkomen zijn niet opgenomen

	Quercetea roburi.-petr. ('arm' bos)						Querco-Fagetea ('rijk' bos)							
	Duinvllet	Doorwerth	Hackfort	Heekenbroek	Limbricht	Geulhem	Duinvllet	Doorwerth	Hackfort	Heekenbroek 1	Heekenbroek 2	Limbricht		Geulhem
Rijk strooisel														
Acer pseudoplatanus	-	+	-	-	3	2a	+	-	-	4	-	+	5	Gewone esdoorn
Corylus avellana	-	-	-	-	3	-	-	-	-	3	4	4	+	Hazelaar
Fraxinus excelsior	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2a	-	4	-	Gewone es
Populus x canadensis	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4	-	2b	-	Canadapopulier
Tilia x vulgaris	-	-	-	-	-	-	5	5	5	-	-	-	-	Hollandse linde
Onbekend/indifferent														
Amelanchier lamarckii	2a	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Am. Krentenboompje
Carpinus betulus	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2a	-	-	-	Haagbeuk
Frangula alnus	-	-	2a	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Sporkehout
Prunus padus	0	-	-	-	-	-	2a	-	-	-	-	-	-	Vogelkers
Prunus serotina	2b	2a	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	Amerikaanse vogelkers
Robinia pseudo-acacia	-	-	-	-	-	-	-	-	2a	-	-	-	-	Robinia
Sambucus nigra	-	-	+	-	-	-	0	-	-	+	2a	-	0	Gewone vlier
Sorbus aucuparia	2b	+	+	+	2b	2b	-	-	-	+	-	-	-	Wilde lijsterbes
Arm strooisel														
Quercus robur	5	5	5	5	5	5	-	-	4	-	5	+	+	Zomereik
Fagus sylvatica	3	-	-	-	-	0	-	-	-	-	0	-	-	Beuk

In deze studie zijn wij vooral geïnteresseerd in de verschillen in strooiselkwaliteit tussen de verschillende boom- en struiksoorten. Daarom zijn de verschillende soorten op grond van literatuurgegevens (zie Hoofdstuk 3) ingedeeld in soorten met 'rijk' strooisel, soorten met 'arm'strooisel en soorten die in dit opzicht een intermediaire positie innemen of waarvan geen gegevens beschikbaar zijn. Aan de hand van de bedekkingswaarden van de soorten in de vegetatieopnamen is vervolgens een schatting gemaakt van het aandeel van deze soortsgroepen aan de strooiselproductie in elke onderzochte opstand (tabel 6.3).

Tabel 6.3. Geschatte samenstelling van het strooisel op grond van bedekking van soorten in boom- en struiklaag. Soorten die in geen van de opnamen bedekkend voorkomen zijn niet opgenomen

Vegetatieklasse	Quercetea roburi.-petr. ('arm' bos)						Querco-Fagetea ('rijk' bos)						t-student foutkans éénzijdig	
	Duinvllet	Doorwerth	Hackfort	Heekenbroek	Limbricht	Geulhem	Duinvllet	Doorwerth	Hackfort	Heekenbroek 1	Heekenbroek 2	Limbricht		Geulhem
Rijk strooisel (%)	0	2	0	0	42	8	91	100	55	92	39	99	98	0,00
Onbekend/indifferent (%)	27	11	13	2	10	16	9	0	6	8	6	0	0	0,08
Arm strooisel (%)	73	87	87	98	48	76	0	0	39	0	55	1	2	0,00

De waarden voor de 'arme' opstand in het Heekenbroek zijn ten behoeve van de gepaarde toetsing tweemaal ingevoerd.

Een gepaard uitgevoerde toets geeft aan dat er een zeer significant verschil bestaat in de hoeveelheden 'rijk'en 'arm' strooisel tussen de 'rijke' en de 'arme' opstanden. Dat is natuurlijk niet verwonderlijk, aangezien dit *a priori* ook de opzet van het veldwerk is geweest. Tabel 6.3 maakt echter ook duidelijk dat gegeven de door ons bestudeerde

range aan groeiplaatsen het bij een bepaalde verhouding tussen 'rijk' en 'arm' strooisel het nog niet op voorhand duidelijk is hoe de vegetatieontwikkeling zal verlopen. De samenstelling van boom- en struiklaag (en daaraan gekoppeld van het strooisel) in de 'arme' opstand in het Limbrichterbos en een van de 'rijke' opstanden in het Heekenbroek zijn bijvoorbeeld nagenoeg identiek: een gesloten eikenbos met een door Hazelaar gedomineerde struiklaag. In het eerste geval (op zandige löss) levert dit een *Quercion*-bos op, in het tweede geval (op oude klei) een *Carpinion betuli*.

De in tabel 6.3 gegevens schattingen van het aandeel 'rijk' dan wel 'arm' strooisel worden in een volgende paragraaf (6.5) gebruikt als verklarende factor voor de variatie in humusvormen. De mogelijke invloed van de boom- en struiklaag op bodemvorming en ondergroei via lichtklimaat en wortelconcurrentie zijn niet nader onderzocht (zie hoofdstuk 7).

6.3 Afhankelijke standplaatsfactoren

In de bovenstaande paragrafen werd aangetoond dat de 'arme' en 'rijke' opstanden niet significant verschillen in primaire (onafhankelijke) standplaatsfactoren, maar wel in samenstelling van de boom- en struiklaag, en daaraan gekoppeld ook in kwaliteit van het bladstrooisel. In deze paragraaf wordt nu nader onderzocht in hoeverre deze verschillen zich vertalen in secundaire (afhankelijke) standplaatsfactoren. Hierbinnen kunnen grofweg drie categorieën worden onderscheiden:

- factoren die betrekking hebben op de basenhuishouding (pH, Ca-uitwisseling, H-Ca-verhouding en Ca-bezetting);
- factoren die betrekking hebben op de organische stof (percentage organische stof, P-totaal, C-P-verhouding en C-N-verhouding);
- factoren die betrekking hebben op het humusprofiel (dikte van de ectorganische laag, F-laag, H-laag, Ah-horizont en AC-horizont; diepte van de eventuele uitloging).

De eerste categorie factoren werd op drie dieptes onderzocht (0-5 cm, 5-25 cm, 80-100 cm), de tweede categorie factoren op twee dieptes (0-5 cm, 5-25 cm). Voor elke factor werd met behulp van een gepaard uitgevoerde toets bepaald of er significante verschillen bestaan tussen de 'arme' en 'rijke' opstanden. De resultaten staan vermeld in tabel 6.4. De afzonderlijke factoren worden hieronder kort besproken, waarbij de gevonden verschillen in tussen 'arm' en 'rijk' worden gerelateerd aan de in hoofdstuk twee naar voren gebrachte werkhypothese.

Het blijkt dat met name in de bovengrond beide opstandstypen sterk verschillen in zuurgraad, waarbij volgens verwachting in de 'arme' opstanden de laagste pH-waarden worden gevonden.. Op grotere diepte (80-100 cm) is deze trend nog steeds waarneembaar (zie ook figuur 6.1), maar de verschillen zijn hier net niet meer significant. Op grotere diepte treden wel significante verschillen op in de H-Ca-verhouding (hoger in 'arm' bos) in en de hoeveelheid uitwisselbaar calcium (hoger in 'rijk' bos) . Ook deze verschillen zijn conform de verwachting. Beide factoren zijn in hoge mate gecorreleerd, maar de eerstgenoemde factor geeft betrouwbaarder

informatie omdat zij minder gevoelig is voor al dan niet toevallige verschillen in hoeveelheid organische stof. De Ca-bezetting tenslotte blijkt zowel in bovengrond (0-5 cm) als in de ondergrond (80-100 cm) te verschillen, waarbij de hoogste waarden steeds in de 'rijke' opstanden werden gevonden, opnieuw overeenkomstig onze verwachting. Het is echter opmerkelijk dat juist in de wortelzone van de kruidlaag de gevonden verschillen niet significant zijn. Waarschijnlijk is dit een artefact veroorzaakt door de monstermethode, waarbij de diepte bepaald werd vanaf de bovenkant van de strooisellaag en niet vanaf de bovenkant van het minerale deel van het bodemprofiel (zie hoofdstuk 2).

Het organische stof-gehalte in de bovengrond (0-5 cm) is significant hoger in de 'arme' opstanden, hetgeen samenhangt met het optreden van een uitwendige strooisellaag. Zowel deze 'ectorganische' laag in zijn geheel, als de F- en de H-horizonten afzonderlijk zijn, geheel conform de verwachting, in de 'arme' opstanden significant dikker. De hypothese dat in de 'rijke' profielen meer doormenging van organische stof plaatsvindt wordt niet bevestigd door de gevonden waarden in de wortelzone (5-25 cm). Waarschijnlijk speelt ook hier de bemonsteringsmethode ons parten (zie hierboven). Het verwachte effect wordt namelijk wel aangetoond door de significant dikkere AC-horizont in de 'rijke' opstanden. Het gehalte P-totaal is in de wortelzone van de 'rijke' bossen significant hoger dan in hun 'arme' tegenhangers hetgeen duidt op een iets betere kwaliteit van de organische stof. Uiteraard wordt het P-totaal gehalte echter ook sterk bepaald door de aanwezige hoeveelheid organische stof. De C/P-ratio is dan ook een betere maat voor de kwaliteit van de organische stof. Geheel volgens verwachting is de ratio lager en daarmee de kwaliteit hoger in de 'rijke' opstanden, zowel in de bovengrond als in de wortelzone.

Hetzelfde geldt voor de C/N-ratio, zij het dat hier alleen de verschillen in de bovengrond significant zijn. De diepte van uitloging werd alleen bepaald in de zandprofielen. Volgens verwachting is in de 'arme' profielen de uitloging verder gevorderd. De gevonden verschillen zijn echter niet significant hetgeen waarschijnlijk vooral samenhangt met het zeer geringe aantal waarnemingen.

In de volgende paragrafen wordt onderzocht in hoeverre de verschillende secundaire standplaatsfactoren verklarend zijn voor de variatie in vegetatietypen en humusvormen, alsmede voor de verspreiding van 'oud-bossoorten'. Hiertoe is op grond van bovenstaande overwegingen een selectie gemaakt van de meest relevante factoren. In gevallen waar een relevant geachte factor in meerdere lagen werd bemonsterd werd die laag gekozen waar de verschillen tussen 'arm' en 'rijk' het meest significant zijn (zie tabel 6.4).

Tabel 6.4. Gemiddelde waarden van secundaire standplaatsfactoren. Bij een foutkans van < 5% wordt het verschil tussen de gevonden waarden voor 'arm' en 'rijk' bos als significant beschouwd

	Quercetea robori-petraeae ('arm' bos)						Quercus-Fageteta ('rijk' bos)						foutkans t-student éénz.; gepaard (%)	significant hogere waarde in rijk/arm	
	Duinvliet	Doorwerth	Hackfort	Heekenbroek	Limbricht	Geulhem	Duinvliet	Doorwerth	Hackfort	Heekenbroek 1	Heekenbroek 2	Limbricht			Geulhem
<i>pH-KCl</i>															
0-5 cm	2,8	2,6	2,8	2,7	2,6	3,0	4,0	3,1	3,0	3,7	2,8	3,4	3,4	0	rijk
5-25 cm	3,5	3,1	3,1	3,6	3,1	3,6	4,8	3,5	3,2	3,7	3,4	3,6	3,8	4	rijk
80-100 cm	4,5	4,5	4,1	3,5	3,5	3,5	5,4	4,5	4,1	3,6	3,6	3,9	3,6	7	-
<i>Ca-uitwiss.</i>															
0-5 cm	17,3	4,8	19,1	6,6	14,4	4,7	12,0	7,0	6,8	5,5	5,6	7,0	6,6	8	-
5-25 cm	0,2	0,2	0,8	0,2	0,7	0,2	4,9	0,8	0,5	2,0	0,4	1,3	0,3	7	-
80-100 cm	0,1	0,0	0,1	0,2	6,9	0,6	1,3	0,0	0,2	1,4	1,4	8,3	1,4	0	rijk
H/Ca															
0-5 cm	6,6	26,0	8,8	14,1	6,7	10,4	3,6	10,1	8,6	7,2	18,5	5,8	6,1	8	-
5-25 cm	52,2	271,4	52,0	165,5	34,7	69,0	5,9	77,7	47,7	16,2	91,9	16,8	73,6	3	arm
80-100 cm	90,9	823,1	357,5	463,1	2,6	80,8	7,7	452,8	138,7	26,5	27,2	1,4	14,7	1	arm
Ca-bezetting															
0-5 cm	13,4	4,0	10,2	6,5	12,8	8,7	26,9	9,0	10,3	12,1	5,3	15,9	14,0	2	rijk
5-25 cm	2,1	0,4	2,0	0,7	2,9	1,5	25,0	1,8	2,0	6,0	1,1	6,6	1,8	8	-
80-100 cm	1,3	0,1	0,3	0,4	28,7	2,6	17,9	0,2	1,2	4,1	3,6	39,4	7,0	2	rijk
<i>org. stof %</i>															
0-5 cm	52,6	29,5	48,8	31,3	46,3	16,7	12,4	17,9	14,5	6,1	27,3	13,2	14,3	1	arm
5-25 cm	1,8	7,9	4,4	2,8	3,2	2,0	2,4	5,5	3,3	2,3	3,0	2,9	1,9	11	-
P-totaal															
0-5 cm	85,0	44,6	120,2	65,8	68,8	55,7	64,0	54,0	54,4	48,6	88,0	49,2	49,2	12	-
5-25 cm	18,7	23,4	17,7	21,5	24,6	18,9	37,3	25,3	21,8	29,9	32,3	29,8	14,0	3	rijk
C/P															
0-5 cm	310,0	325,6	264,3	233,2	347,7	149,8	104,4	164,4	133,3	63,2	152,4	134,3	144,9	0	arm
5-25 cm	48,5	168,1	125,1	64,8	65,0	54,6	30,9	110,2	77,5	39,6	46,5	50,1	71,5	2	arm
C/N															
0-5 cm	14,3	13,2	12,4	13,4	15,9	14,3	10,6	12,7	11,9	11,9	14,4	12,1	12,8	3	arm
5-25 cm	15,5	17,1	13,3	17,1	19,0	31,7	11,7	20,1	13,0	18,4	21,0	12,4	26,2	25	-
<i>humusprofiel</i>															
ectorg. (cm)	5,2	5,7	3,7	2,5	5,8	1,8	0,8	1,8	2,5	0,0	1,7	0,0	0,0	0	arm
F-laag (cm)	1,7	2,7	1,8	1,7	5,8	1,3	0,8	0,9	2,0	0,0	1,3	0,0	0,0	3	arm
H-laag (cm)	3,5	2,8	1,8	0,8	1,0	0,5	0,0	0,9	0,5	0,0	0,3	0,0	0,0	1	arm
Ah-hor. (cm)	17,0	3,0	4,7	5,8	7,0	7,5	27,5	10,5	5,0	4,7	5,8	3,3	8,0	17	-
AC-hor. (cm)	31,7	0,0	35,7	0,0	0,0	0,0	45,0	3,0	37,3	14,3	0,0	6,3	0,0	3	rijk
d uitlog. (cm)	4,7	12,2	4,7	-	-	-	0,0	10,5	5,0	-	-	-	-	15	-

Heekenbroek 1: populier/esdoorn, Heekenbroek 2: eik/hazelaar. Het gehalte P-totaal is uitgedrukt in mg/100g. De waarden voor de 'arme' opstand in het Heekenbroek zijn ten behoeve van de gepaarde toetsing tweemaal ingevoerd. d uitlog. (diepte uitloging) is in löss- en kleiprofielen niet van toepassing. De gearceerde factoren worden in de hierna volgende CANOCO-berekeningen meegenomen.

6.4 Vegetatie

In deze paragraaf wordt onderzocht in hoeverre de gevonden variatie in soortensamenstelling in de onderzochte opstanden kan worden verklaard vanuit de verschillen in secundaire standplaatsfactoren. Dit gebeurt met behulp van een canonische correspondentie-analyse (CCA) binnen het programma CANOCO (zie hoofdstuk 2). Om tot een realistisch verklarend model te komen is aan de selectie van de meest relevant geachte secundaire factoren (zie tabel 6.4) de primaire factor textuur toegevoegd (uitgedrukt in de natuurlijke logaritme van het leemgehalte tussen 15 en 20 cm). De bijdrage aan de verklaarde variantie van de textuur is overigens gering (tabel 6.5). De CCA resulteerde in twee ordinatiediagrammen die worden weergegeven in figuur 6.2.

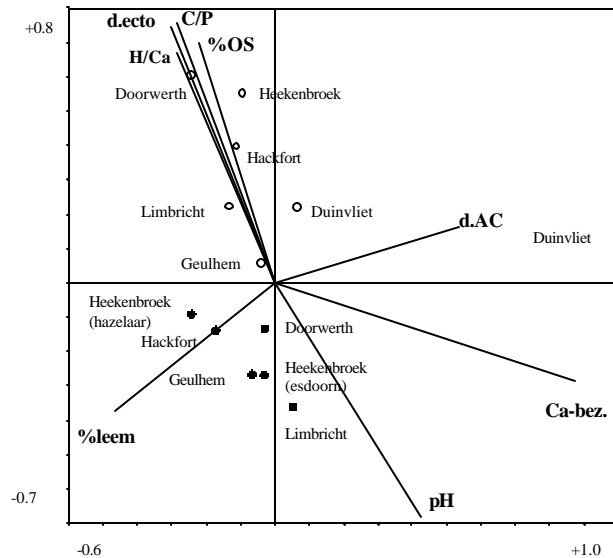
Tabel 6.5. Verklaarde variantie bij ordinatie van vegetatieopnamen met leemgehalte en secundaire standplaatskenmerken als verklarende factoren

	leemgehalte ¹		secundaire factoren ²		totaal	
	verklaarde variantie	Percentage van totaal	verklaarde variantie	percentage van totaal	verklaarde variantie	percentage van totaal
alle opnamen	11	14	70	91	77	100
idem, excl. <i>Ulmenion</i>	10	13	70	87	79	100

1) natuurlijke logaritme uit leemgehalte op 15-20 cm; 2) selectie van de meest relevante factoren (zie tabel 6.4).

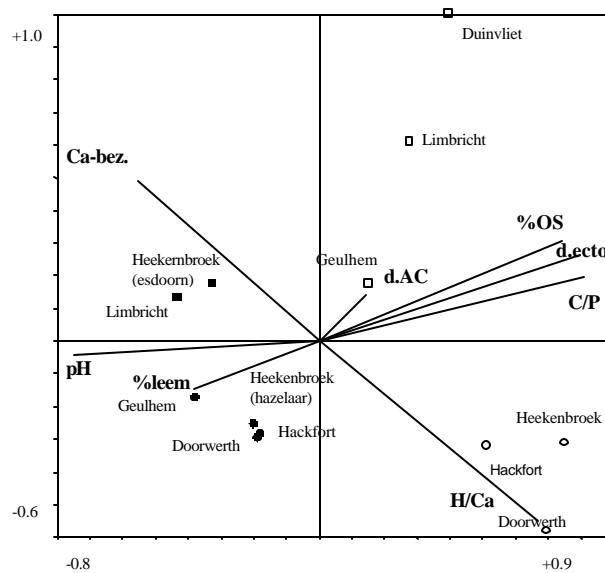
Figuur 6.2.a geeft het CCA-ordinatiediagram voor alle dertien onderzochte opstanden en de bovengenoemde set aan 'verklarende' standplaats factoren. Duidelijk is dat de opnamen op grond van hun totale soortensamenstelling (excl. boomsoorten) in drie groepen uiteenvallen, die overeenkomen met de drie verbonden waaraan wij de opnamen hebben toegedeeld: *Quercion roboris* ('arm' bos), *Carpinion betuli* ('rijk' bos p.p.) en *Ulmenion carpiniifoliae* ('rijk' bos p.p.). Het diagram leert ons verder dat de verschillen tussen 'rijk' en 'arm' bepaald worden door een vijftal factoren die vrijwel overeenkomstig effect op de vegetatiesamenstelling lijken te hebben: een dikke ectorganische laag, een hoog organische stofgehalte, een hoge C/P-ratio en een lage pH in de bovengrond, en een hoge H/Ca-ratio in de ondergrond zijn gecorreleerd met het voorkomen van een 'arm' *Quercion*-bos. De grote verschillen in soortensamenstelling tussen de twee typen 'rijk' bos zijn gecorreleerd met verschillen in textuur, dikte van de AC-horizont en Ca-bezetting in de bovengrond. Deze relaties zijn echter minder eenduidig. Aangezien de plaatsing van het *Ulmenion* in het ordinatiediagram slechts op één waarneming berust ('rijk' bos in Duinvliet) die door zijn afwijkend gedrag het zicht op de verschillen tussen de overige punten mogelijk enigszins vertroebelt, hebben wij dezelfde bewerking nogmaals toegepast op uitsluitend de *Quercion*- en *Carpinion*-punten (figuur 6.2.b).

In dit tweede ordinatiediagram zien wij dat op grond van hun soortensamenstelling de opnamen in vier groepen uiteenvallen (in elk quadrant van het assenkruis één), die overeenkomen met de vier onderscheiden subassociaties (zie hoofdstuk 5). De hoofdstructuur van het diagram wordt opnieuw bepaald door de combinatie van hoge C/P, hoog organische stof-gehalte, dikke ectorganische laag en lage pH die bepalend is voor het *Quercion* (rechts).



a: alle vegetatie-opnamen.

Indeling vegetatie op (onder)verbonds niveau: gesloten rondjes: *Carpinion betuli* ('rijk' bos); gesloten vierkantje: *Ulmion carpiniifoliae* ('rijk' bos); open rondjes: *Quercion roboris* ('arm' bos). %leem: natuurlijke logaritme uit leempercentage (15-20 cm); %OS: percentage organische stof (0-5 cm); C/P: C-P verhouding (0-5 cm); d.ecto: dikte ectorganische laag; Ca-bez.: Ca-bezetting (0-5 cm); pH: pH-KCl (0-5cm); d.AC: dikte AC-horizont; H/Ca: H-Ca verhouding (80-100 cm). Verklaarde variantie: 77%.



b: vegetatie-opnamen betreffen alleen het *Quercion roboris* ('arm' bos) en het *Carpinion betuli* ('rijk' bos p.p.); het *Ulmion carpiniifoliae* ('rijk' bos in Duinvliet) is niet opgenomen.

Indeling vegetatie op subassociatieniveau: gesloten vierkantjes: *Stellario-Carpinetum typicum* ('rijk' bos); gesloten rondjes: *Stellario-Carpinetum oxalidetosum* ('rijk' bos); open vierkantjes: *Fago-Quercetum convallarietosum* ('arm' bos); open rondjes: *Fago-Quercetum pteridietosum* ('arm' bos). % leem: natuurlijke logaritme uit leempercentage (15-20 cm); % OS: percentage organische stof (0-5 cm); C/P: C-P verhouding (0-5 cm); d.ecto: dikte ectorganische laag; Ca-bez.: Ca-bezetting (0-5 cm); pH: pH-KCl (0-5cm); d.AC: dikte AC-horizont; H/Ca: H-Ca verhouding (80-100 cm). Verklaarde variantie: 79%.

Figuur 6.2. Ordinatiediagram (CCA) van vegetatie-opnamen en een selectie van standplaatsfactoren.

Opvallend is echter dat in deze gedetailleerdere ordinarie de factor H/Ca uit deze set factoren is 'losgeweekt' en samen met de calcium-bezetting aanvullende informatie geeft die binnen de 'rijke' en de 'arme' bossen gecorreleerd blijkt met de verschillen op subassociatie-niveau. In beide gevallen zijn een hoge Ca-bezetting en een lage H/Ca-ratio kenmerkend (dat wil zeggen een relatief gunstige basen-voorziening) kenmerkend voor het optreden van de relatief 'rijke' vorm van het aanwezige bostype (SA *convallarietosum* in het *Fago-Quercetum*; SA *typicum* in het *Stellario-Carpinetum*). Opvallend is ook dat in deze set opnamen de dikte van de AC-horizont en de textuur nauwelijks onderscheidend zijn (korte pijlen).

6.5 Humusvormen

Met de term 'humusvormen' wordt hier het type humusprofiel bedoeld. In de door ons onderzochte opstanden bleken dertien verschillende humusvormen voor te komen, verdeeld over drie hoofdgroepen: mull, mullmoder, mormoder. Voor een definitie van de verschillende onderscheiden typen, zie Kemmers *et al.* (in voorb.). In deze paragraaf wordt ingegaan op drie vragen: wat bepaalt de variatie aan humusvormen, wat is hun relatie met de vegetatie en wat is het belang van deze informatie voor de beheerder.

Gezien het grote aantal aangetroffen humusvormen (N = 13) in relatie tot het aantal waarnemingspunten (N = 39) lijkt een canonische discriminantenanalyse (CVA) op dit detailniveau weinig zinvol. Wanneer wij echter de indeling in de drie hoofdgroepen aan een dergelijke analyse onderwerpen, met textuur, de vaste set van afhankelijke factoren en het aandeel 'rijk' en 'arm' strooisel als verklarende factoren, blijken alle drie deze categorieën van verklarende factoren van belang zijn (tabel 6.6). De textuur (onafhankelijke factor) staat hier bij voor het onveranderlijk kader, de afhankelijke standplaatsfactoren voor de geschiedenis en de strooiselkwaliteit voor het heden van de ecosysteemontwikkeling. Opvallend is dat de laatste categorie (de strooiselkwaliteit) het grootste aandeel heeft in de totale verklaarde variantie.

Tabel 6.6. Verklarend vermogen van textuur, afhankelijke standplaatsfactoren en strooiselkwaliteit voor de indeling in hoofdgroepen van humusvormen (mull, mullmoder, mormoder)

	verklaarde variantie CVA (%)	percentage van totaal (%)
textuur ¹	28	47
afhankelijke standplaatsfactoren ²	30	51
strooiselkwaliteit ³	48	81
totaal	59	100

1) natuurlijke logaritme uit leemgehalte; 2) selectie (zie tabel 6.4); 3) aandeel 'arm' en 'rijk' strooisel (zie tabel 6.3)

Dit alles maakt de humusvorm tot een heel fijngevoelig instrument om de actuele toestand en de toekomstige mogelijkheden van het boscysteem aan af te lezen. Voor de beheerder is dit van groot belang. Dit wordt geïllustreerd door tabel 6.7 waarin de verdeling van de door ons aangetroffen vegetatietypen over de verschillende humusvormen (gerangschikt naar toenemende invloed van verzuring en verarming) wordt weergegeven. Elk vegetatietype blijkt hier over een bepaalde range van humusvormen voor te komen. Deze informatie kan nu op twee manieren in de praktijk gebruikt worden, namelijk (1) om de potenties van een plek voor toekomstige gewenste ontwikkelingen in te schatten en (2) als 'early warning system' voor de voorspelling van

ongewenste ontwikkelingen in de toekomst (wanneer een bepaald vegetatietype door verzuring en verarming is 'afgeleden' naar de meest rechtse humusvorm van de aangegeven range.

Tabel 6.7. Relatie tussen vegetatietypen en humusvormen. Aangegeven wordt het aantal gevonden combinaties gebaseerd op 39 waarnemingen verdeeld over 13 opstanden.

vegetatieklasse	vegetatietype	moedermateriaal	fluviale hydromull	zure zandmull	zure wormmull	ectozandmull	ectowormmull	vage zandmullmoder	vage leemnullmoder	leemnullmoder	wormhydromullmoder	duinnullmoder	humusnormoder	bosnormoder
Querco-Fagetea (‘rijk’ bos)	Stellario-Carpinetum typicum	leem	3	3										
	Violo odoratae-Ulmetum scilletosum	zand		2			1							
	Stellario-Carpinetum oxalidetosum	leem/zand		3	3	3	1	2						
Quercetea rob.- petraeae (‘arm’ bos)	Fago-Quercetum convallarietosum	leem/zand			2	1	3	3						
	Fago-Quercetum pteridetosum	leem/zand				3		3					3	

6.6 Oud-bossoorten

Aan de groep van ‘oud-bossoorten’ wordt in het natuurbeheer vaak een bijzondere waarde toegekend. Zoals het woord al suggereert wordt voor hun verschijnen de factor tijd veelal als de meest belangrijke gezien. Het is echter duidelijk dat ook standplaatsfactoren een rol spelen bij de vestiging van deze soorten. Door het op zeer korte afstand van elkaar paarsbewijs bemonsteren van ‘arme’ en ‘rijke’ opstanden binnen dezelfde oude boscomplexen kunnen wij de invloed van deze standplaatsfactoren onafhankelijk van hun (veronderstelde) trage verspreiding onderzoeken.

Tabel 6.8 geeft een overzicht van alle oud-bossoorten die in dit onderzoek zijn aangetroffen en hun verbreiding over de ‘arme’ en de ‘rijke’ opstanden. Het blijkt dat in alle gevallen de ‘rijke’ opstand ook het rijkst aan oud-bossoorten is met gemiddeld 8 soorten tegen ‘slechts’ 3 in de ‘arme’ opstanden. Het grootste aantal (12) werd aangetroffen in de ‘rijke’ esdoornopstand bij Geulhem in Zuid-Limburg. Overigens is het contrast met de bijbehorende ‘arme’ gemengde eikenopstand hier wel kleiner dan in de andere onderzoeksgebieden. Opvallend is verder dat in ondergroei die wordt gedomineerd door Adelaarsvaren (steeds onder monocultures van eik) andere oud-bossoorten vrijwel geen kans krijgen (Doorwerth, Hackfort en Heekenbroek).

Om een beeld te krijgen welke afhankelijke standplaatsfactoren vooral van belang zijn voor de vestiging van oud-bossoorten is opnieuw een ordinatie met behulp van het programma Canoco uitgevoerd. Soorten die slechts één maal voorkomen alsmede de sterk afwijkende *Ulmion*-opname in Duinvliet zijn in de analyse niet meegenomen. Het ordinatie-diagram wordt weergegeven in figuur 6.3.

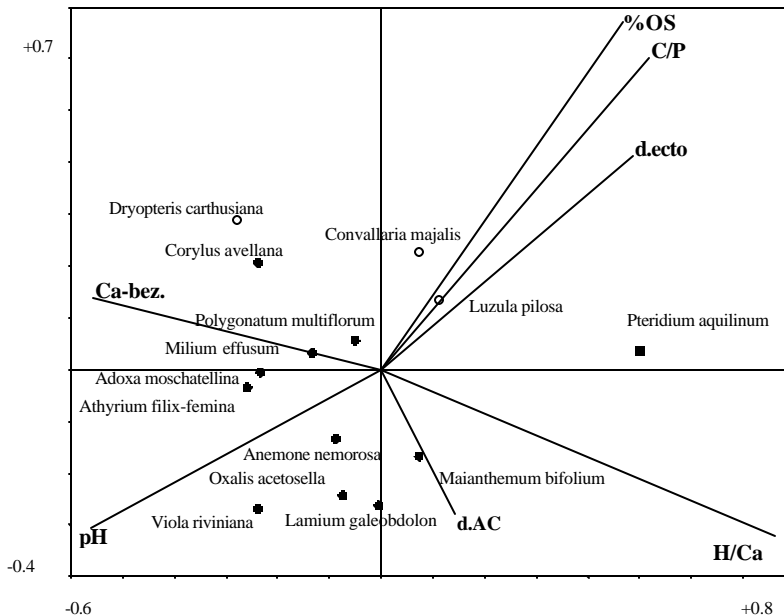
Tabel 6.8. Presentie en bedekking van oud-bossoorten in 'arm' en 'rijk' bos (lijst oud-bossoorten (naar Honnay et al. 1999))

Vegetatieklasse:	Quercetea robori-petraeae (‘arm’ bos)		Quercu-Fagetea (‘rijk’ bos)			
Aantal opnamen:	6		7			
Totaal aantal oud-bossoorten:	11		21			
Gem. aantal oud-bossoorten:	3,0		8,0			
	P (%)	B (%)	P (%)	B (%)		
Vooraf in ‘arm’ bos:						
<i>Blechnum spicant</i>	17	2	-	-	Dubbelloof	A
<i>Mespilus germanica</i>	17	1	-	-	Mispel	A
<i>Pteridium aquilinum</i>	67	58	57	2	Adelaarsvaren	
Niet onderscheidend:						
<i>Convallaria majalis</i>	50	3	43	4	Lelietje-van-dalen	
<i>Dryopteris carthusiana</i>	17	2	29	2	Smalle stekelvaren	
<i>Luzula pilosa</i>	17	2	14	1	Ruige veldbies	R
Vooraf in ‘rijk’ bos:						
<i>Anemone nemorosa</i>	-	-	86	25	Bosanemoon	R
<i>Corylus avellana</i>	17	38	71	36	Hazelaar	R
<i>Polygonatum multiflorum</i>	17	2	71	3	Gewone salomonszegel	R
<i>Adoxa moschatellina</i>	-	-	57	4	Muskuskruid	R
<i>Oxalis acetosella</i>	17	2	57	41	Witte klaverzuring	R
<i>Milium effusum</i>	17	3	57	5	Bosgierstgras	R
<i>Athyrium filix-femina</i>	-	-	43	2	Wijfjesvaren	
<i>Maianthemum bifolium</i>	17	2	43	2	Dalkruid	A
<i>Viola riviniana</i>	-	-	29	3	Bleeksporig bosviooltje	R
<i>Lamium galeobdolon</i>	-	-	29	2	Gele dovenetel	R
<i>Allium ursinum</i>	-	-	14	88	Daslook	R
<i>Arum maculatum</i>	-	-	14	2	Gevlekte aronskelk	R
<i>Euonymus europaeus</i>	-	-	14	2	Wilde kardinaalsmuts	R
<i>Teucrium scorodonia</i>	-	-	14	2	Valse salie	
<i>Circaea lutetiana</i>	-	-	14	2	Groot heksenkruid	R
<i>Narcissus pseudonarcissus</i>	-	-	14	2	Wilde narcis	R
<i>Scilla non-scripta</i>	-	-	14	2	Wilde hyacinth	R

A: ken- en differentiërende soorten van klasse Quercetea robori-petraeae en kensoorten lagere eenheden; R: ken- en differentiërende soorten van klasse Quercu-Fagetea en kensoorten lagere eenheden (naar Stortelder et al., 1999).

De hoofdstructuur van dit ordinarie-diagram wordt bepaald door de reeds uit eerdere analyses bekende set factoren die gebundeld voorkomen en het verschil tussen ‘arm’ en ‘rijk’ bos bepalen: C/P-ratio, organische stof-gehalte, dikte van de ectorganische laag en pH. De respons van de onderzochte soorten op deze set van gecombineerde factoren kan worden ingeschat door hun plaats in het diagram te projecteren op de diagonale hoofd-as. Wat nu opvalt is dat het diagram aan de ‘arme’ kant van deze gradiënt zeer leeg is. Slechts drie soorten, namelijk *Quercion*-soort *Pteridium aquilinum* en de ‘indifferente’ soorten *Convallaria majalis* en *Luzula pilosa*, vertonen een zwakke (!) voorkeur voor het ‘arme’ deel van de gradiënt. Alle andere soorten vertonen in meer of mindere mate een voorkeur voor het ‘rijkere’ deel, waarbij ook hier een tweede as, gerelateerd aan de basen-huishouding (Ca-bezetting; H/Ca-ratio), voor een nadere specificatie van de standplaatsvoorkeur zorgt. Opvallend hierbij is dat *Maianthemum bifolium*, een soort die te boek staat als kensoort van het *Fago-Quercetum* (*Quercion*) in ons materiaal weliswaar aan de zuurste kant van dit spectrum wordt weergegeven, maar op de hoofdgradiënt wel nog net aan de kant van de ‘rijke’ bossen terecht komt. Opvallend is verder de conclusie dat het verklarend vermogen van de geselecteerde afhankelijke factoren groot is: de verklaarde variantie bedraagt 73%. Toevoeging van de (onafhankelijke) factor textuur levert een verbetering op: de verklaarde variantie neemt in dat geval toe met slechts 6%.

Ondanks de zeer grote verschillen in textuur in de onderzochte opstanden wordt de variatie in oud-bossoorten dus grotendeels verklaard door afhankelijke, veranderlijke kenmerken van het boscysteem.



Figuur 6.3. Ordinatiediagram (CCA) van oud-bossoorten en een selectie van secundaire standplaatsfactoren. Alleen soorten die meer dan één maal voorkomen opgenomen; gegevens afkomstig uit het *Ulmenion caprinifoliae* ('rijk' bos Duinvliet) zijn niet verwerkt.

Gesloten rondjes: soorten met een voorkeur voor het *Carpinion betuli* ('rijk' bos), gesloten vierkantje: soort met een voorkeur voor het *Quercion roboris* ('arm' bos); open rondjes: soorten met geen duidelijke voorkeur. % OS: percentage organische stof (0-5 cm); C/P: C-P verhouding; d.ecto: dikte ertorganische laag; Ca-bez.: Ca-bezetting (0-5 cm); pH: pH-KCl (0-5cm); d.AC: dikte AC-horizont; H/Ca: H-Ca verhouding (80-100 cm). Verklaarde variantie: 73%.

6.7 Betekenis voor de recreatie

Verschillende aspecten van de vegetatie dragen bij aan de betekenis van een bosgebied voor de recreatie (zie o.a. Jans *et al.*, 2001). Een belangrijk aspect is de aanwezigheid en van soorten met opvallende bloemen. Tabel 6.8 geeft een overzicht van de presentie en karakteristieke bedekking van opvallende bloemplanten in de door ons beschreven 'arme' en 'rijke' bossen. Duidelijk is dat de 'rijke' bossen beduidend bloemrijker zijn. Het grootste deel van de opgesomde 'rijke' soorten zijn typische voorjaarsbloeiërs. In de 'arme' bossen ontbreken deze vrijwel geheel; de enige opvallende bloemplant die veel in de arme bossen werd aangetroffen is de Wilde kamperfoelie (*Lonicera periclymenum*): een zomerbloeiërs.

Een aantal van de uitsluitend in de 'rijke' bossen aangetroffen soorten behoort verder tot de categorie van de stinzenplanten. Dit zijn soorten met opvallende bloemen, die vroeger op buitenplaatsen en dergelijke zijn uitgeplant en vervolgens zijn verwilderd of ingeburgerd. Dergelijke soorten werden in de door ons onderzochte gebieden alleen in

de binnenduinrand (Duinvliet) aangetroffen. Interessant in het kader van de algemene vraagstelling van dit rapport is dat voor de ontwikkeling van een rijke stinzenflora de aanplant van boomsoorten met een rijk strooisel wordt aanbevolen (Bakker & Boeve, 1985; Hommel *et al.*, 1999) en dat als een van de natuurlijke referentie voor onze stinzenbossen veelal de midden-europese 'Schluchtwälder' worden aangewezen, vegetatiekundig behorend tot het verbond *Tilio-Acerion*: de gemengde linde-esdoornbossen (Londo & Leys, 1979).

Naast de aanwezigheid van opvallende bloemplanten zijn o.a. een afwisselende structuur en de aanwezigheid van geurplanten voor de recreant belangrijke kenmerken (Jans *et al.*, 2001). In beide opzichten kunnen 'rijke' bossen hoger gewaardeerd worden dan 'arme' bossen. Met name het geuraspect van lindenbossen is fameus ('*the scented limewoods in July, heavy with blossom and humming with bees...*'; Rackham, 1980). Deze aspecten zullen hier echter niet verder worden uitgewerkt.

Tabel 6.8. Presentie en bedekking van soorten in de kruidlaag met opvallende bloemen.

Vegetatieklasse:	Quercetea robori-petraeae (‘arm’ bos)		Quercu-Fagetea (‘rijk’ bos)			
Aantal opnamen:	6		7			
Totaal aantal opvallende bloemplanten:	5		20			
Gem. aantal opvallende bloemplanten:	1,6		6,3			
	P (%)	B (%)	P (%)	B (%)		
Vooral in ‘arm’ bos:						
<i>Lonicera periclymenum</i>	50	14	29	2	Wilde kamperfoelie	
Niet onderscheidend:						
<i>Convallaria majalis</i>	50	3	43	4	Lelietje-van-dalen	(S)
Vooral in ‘rijk’ bos:						
<i>Anemone nemorosa</i>	-	-	86	25	Bosanemoon	R
<i>Polygonatum multiflorum</i>	17	2	71	3	Gewone salomonszegel	R
<i>Oxalis acetosella</i>	17	2	57	41	Witte klaverzuring	R
<i>Stellaria holostea</i>	-	-	57	7	Grote muur	R
<i>Ranunculus ficaria</i>	-	-	43	14	Speenkruid	R
<i>Maianthemum bifolium</i>	17	2	43	2	Dalkruid	A
<i>Viola riviniana</i>	-	-	29	3	Bleeksporig bosviooltje	R
<i>Lamium galeobdolon</i>	-	-	29	2	Gele dovenetel	R
<i>Allium ursinum</i>	-	-	14	88	Daslook	R, S
(S)						
<i>Corydalis solida</i>	-	-	14	3	Vingerhelmbloem	R,
(S)						
<i>Narcissus pseudonarcissus</i>	-	-	14	2	Wilde narcis	R, S
<i>Scilla non-scripta</i>	-	-	14	2	Wilde hyacinth	R, S
<i>Ornithogalum umbellatum</i>	-	-	14	2	Gewone vogelmelk	R,
(S)						
<i>Anthriscus sylvestris</i>	-	-	14	2	Fluitenkruid	
<i>Silene dioica</i>	-	-	14	2	Dagkoekoeksbloem	R
<i>Alliaria petiolata</i>	-	-	14	2	Look-zonder-look	
<i>Ornithogalum nutans</i>	-	-	14	()	Knikkende vogelmelk	S
<i>Galanthus nivalis</i>	-	-	14	()	Gewoon sneeuwkllokje	R, S

A: ken- en differentiërende soorten van klasse *Quercetea robori-petraeae* en kensoorten lagere eenheden; R: ken- en differentiërende soorten van klasse *Quercu-Fagetea* en kensoorten lagere eenheden (naar Stortelder *et al.*, 1999). S: stinzenplant binnenduinrand; (S) tevens inheems (naar Hommel *et al.*, 1999). Gearceerd: karakteristieke bedekking 25% of hoger.

7 Conclusies

7.1 De werkhypothese

Het belangrijkste doel van het onderzoek waarvan dit rapport verslag doet, is het onderbouwen van de werkhypothese dat *in bossen op matig voedselrijke, verzuringsgevoelige bodem de boomsoort primair bepalend is voor de soortensamenstelling van de ondergroei*. De sturende mechanismen zouden hierbij vooral berusten op verschillen in strooisel, en boomsoorten met een goed verterend strooisel zoals es, esdoorn en vooral linde zouden meer mogelijkheden bieden dan notoire bodemverzuurders als eik, beuk en de meeste naaldhoutsoorten.

Het literatuuronderzoek naar de relatie boomsoort – humus – bodemontwikkeling leverde tal van aanwijzingen op dat de door ons veronderstelde relaties inderdaad optreden. Zo blijken boomsoorten te verschillen in hun vermogen mineralen (met name calcium) op te nemen uit de bodem, blijkt de bodemfauna selectief te reageren op verschillende typen bladstrooisel en blijkt de vertering onder verschillende boomsoorten op één en dezelfde groeiplaats verschillend te verlopen, resulterend in verschillen in zuurgraad, basenhuishouding en humusvorm. Deze laatste factoren kunnen direct gekoppeld worden aan verschillen in ondergroei. In veel literatuurbronnen komt de linde naar voren als de boomsoort die het best in staat is verzuring en verarming van de bovengrond tegen te gaan (zie ook § 7.4).

Ook de resultaten van het veldonderzoek lijken de werkhypothese volledig te bevestigen. Bij de verwerking van de resultaten werd, in navolging van het ecosysteemmodel van Jenny (1961) een onderscheid gemaakt in ‘onafhankelijke’ (dwz onveranderlijke) en ‘afhankelijke’ (dwz veranderlijke) standplaatsfactoren. Bij de selectie van ‘arme’ en ‘rijke’ opstanden werd op grond van bodembeschrijvingen in het veld getracht binnen elk gebied twee locaties te kiezen die zo volledig mogelijk overeenkwamen voor wat betreft de onafhankelijke standplaatsfactoren. Dit lijkt goed gelukt: bij statistische bewerking van de bodemanalyses kon geen enkel significant verschil worden aangetoond.

Één ‘onafhankelijke’ factor is in dit verband van grote betekenis, aangezien deze niet zonder meer uit de bodemanalyses kan worden afgeleid: namelijk mogelijke bemesting van de bosbodem in het verleden. Bemesting in het verleden werkt veelal niet door tot in de diepere ondergrond, terwijl de voedingstoestand in het bovenste deel van het profiel mede beïnvloed wordt door aard van het bladstrooisel en dus een afhankelijke standplaatsfactor is. Abnormale verschillen in de C/P-ratio's van boven- en ondergrond kunnen echter bemesting in het verleden verraden. De C/N-ratio is hiervoor minder geschikt.

Onder andere om bemestingsinvloed bij voorbaat zoveel mogelijk uit te sluiten werden uitsluitend relatief oude boslocaties geselecteerd, waarbij op topografische kaarten werd gecontroleerd of er in het recente verleden geen kortstondig landbouwkundig gebruik

heeft plaatsgevonden. Dergelijke voormalige landbouwenclaves, zoals bijvoorbeeld aanwezig in het onderzoeksgebied Heekenbroek, zijn vaak ingeplant met populier en herkenbaar aan de iets 'rijkere' vegetatie, waarbij de zgn. 'oud-bossoorten' zich vaak opvallend makkelijk kunnen vestigen (van Hees, mond. med.). Kennelijk bieden dergelijke voor korte tijd aan het bos onttrokken groeiplaatsen deze soorten een veel beter vestigingsmilieu dan jonge bossen op oude landbouwgronden (vgl. Jacquemyn *et al.*, 2000).

In de door ons onderzochte bosgebieden is tweemaal twijfel gerezen in hoeverre voormalige bemesting een rol heeft gespeeld bij het ontstaan van een 'rijke' bosvegetatie. In de eerste plaats betreft dit de bosstrook langs een oude, afgesloten lindenlaan op het landgoed Duinvliet in de binnenduinrand, in de tweede plaats een vrij jonge aanplant van linde op een oude bosgroeiplaats bij Doorwerth. In Duinvliet speelde mogelijk de invloed van een vroeger 'stinzenbeheer' (bekalken, bemesten, spitten), terwijl ook instuif van kalk bij verharding van de laan met schelpen een rol zou kunnen hebben gespeeld (zie o.a. Bakker & Boeve, 1985; Hommel *et al.*, 1999). Bij Doorwerth is volgens de opstandskarten sprake geweest van enige bemesting bij aanplant (waarschijnlijk in het plantgat), hetgeen overigens ook in de aangrenzende referentieplek voor 'arm' bos het geval was. In beide gevallen kon echter op grond van de bodemanalyses aannemelijk worden gemaakt dat in het verleden geen bemesting van de bosbodem is opgetreden.

Uit het bovenstaande mogen wij concluderen dat in geen van de onderzochte gebieden het verschil tussen 'arm' en 'rijk' bos verklaard kan worden door verschillen in onafhankelijke standplaatsfactoren, noch natuurlijk noch antropogeen van karakter. Verschillen in ouderdom van de bosbodem spelen eveneens geen rol: het betreft in alle gevallen relatief oude bosbodems, gelegen op zeer korte afstand van elkaar. De waargenomen verschillen in afhankelijke standplaatsfactoren en soortensamenstelling van de vegetatie moeten daarom samenhangen met de verschillen in boomsoort en daaraan gekoppeld met de verschillen in strooiselkwaliteit. Hiermee mogen wij onze werkhypothese als bevestigd beschouwen.

7.2 Verzuringsgevoelige groeiplaatsen

Een belangrijke conclusie van het veldonderzoek is dat de veronderstelde relaties tussen boomsoort, basenhuishouding, humus en vegetatie kunnen worden aangetoond voor een zeer breed scala aan groeiplaatsen. Tabel 7.1.a en 7.1.b geven, respectievelijk voor de laag van 0-5 en voor de laag van 5-25 cm -mv, een aantal kritische waarden waaraan een bodem moet voldoen wil de ontwikkeling van een 'rijke' bosvegetatie behorend tot de *Quercus-Fagetea* mogelijk zijn. Hierbij wordt een onderscheid gemaakt in drie typen groeiplaatsen:

- Voedselrijke groeiplaatsen met 'rijke' bossen: het bosecosysteem is voldoende gebufferd om van een stabiele situatie te kunnen spreken (stabiele *mull*-humusvormen). Het moedermateriaal is de dominante factor in de ecosysteem ontwikkeling. Alleen door een verandering van een van de onafhankelijke factoren kan deze situatie verstoord worden.

- Matig voedselrijke, verzuringsgevoelige groeiplaatsen met zowel 'rijke' als 'arme' bossen: de boomsoort is bepalend voor de ecosysteemontwikkeling. Het bufferend vermogen is zo gering dat een verandering van afhankelijke factoren het ecosysteem kan laten afglijden naar een ongunstiger situatie waarin *Quercus-Fagetea*-vegetaties niet kunnen standhouden. Aanplant van alternatieve boomsoorten kan de bodemdegradatie geheel of gedeeltelijk terugdraaien. Ook kan sprake zijn van najiling van de 'rijke' ondergroei.
- Voedselarme groeiplaatsen: normaliter kunnen de meeste 'rijke' soorten niet meer voorkomen. Het humustype is de dominante factor in de ecosysteemontwikkeling.

Tabel 7.1. Kritische waarden voor de ontwikkeling van 'rijk' dan wel 'arm' bos.

a) kenmerken van de laag van 0-5 cm -mv.

Groeiplaats Bostype Dominante factor	voedselrijk rijk moedermateriaal	matig voedselrijk rijk / arm boomsoort	voedselarm arm humusvorm
pH (KCl)	> 3,25	3,25 - 3,0	< 3,0
Calciumverzadiging (gecorrigeerd met H ⁺)	> 15 %	15- 7,5 %	< 7,5 %
Calcium verzadiging Minerale bovengrond)	> 25 %	25-12,5 %	< 12,5 %
H/Ca-verhouding	<8	8-12,5	>12,5
C/P	<150	150-200	>200
OS/Ca	<2,5	2,5-3	>3
Humusvorm op zandige gronden	zure zandmull	vage mullmoder, ectozandmull, duinmullmoder	duinmullmoder, humusmoder, bosmoder
Humusvorm op leemrijke grond	zure wormmull	ectowormmull, vage mullmoder	mullmoder

b) kenmerken van de laag van 5-25 cm -mv.

groeiplaats bostype dominante factor	voedselrijk rijk moedermateriaal	matig voedselrijk rijk / arm boomsoort	voedselarm arm humusvorm
pH (KCl)	> 3,7	3,7 - 3,2	< 3,2
Calciumverzadiging (gecorrigeerd met H ⁺)	> 3 %	3 - 1 %	< 1 %
Calcium verzadiging	> 7 %	7 - 2 %	< 2 %
H/Ca-verhouding	<30	30-70	> 70
C/P	<50	50-120	> 120
uitwis. calcium (cmol/kg)	> 1,2	1,2 - 0,4	< 0,4
OS/Ca	<4,25	4,25 - 10	> 10

In zijn algemeenheid geldt dat op niet-voedselrijke groeiplaatsen die ontkalkt zijn (d.w.z. geen *vrije* kalk meer bevatten) maar nog wel over enige buffercapaciteit beschikken, de boomsoort bepalend is voor de ondergroei. Binnen dit traject gelden voor enkele boomsoorten wel nog beperkingen ten aanzien van het grondwaterregime. Linde en esdoorn houden van een vrij droge groeiplaats (grondwatertrap III of droger); es kan ook onder vochtiger omstandigheden groeien.

Titel:

Gemaakt door:
ArclInfo 8.1. (Thu Oct 18 10:39:05 PDT 2001)

Voorbeeld:
Deze EPS-figuur is niet opgeslagen
met een ingesloten voorbeeld.

Commentaar:
Dit EPS-bestand kan worden afgedrukt
op een PostScript-printer, maar niet
op een ander type printer.

Op de bijgevoegde kaart wordt de verspreiding weergegeven van groeiplaatsen waar de boomsoort primair bepalend is voor de soortensamenstelling van de ondergroei. Hieronder wordt het kaartbeeld per type moedermateriaal nader toegelicht.

Kleigronden (incl. keileem)

In het algemeen is op holocene kleigronden, inclusief de kalkarme versies, de boomsoort niet bepalend voor de vegetatie-ontwikkeling. Zij zijn te voedselrijk: op alle groeiplaatsen bestaande uit zee- of rivierklei is het moedermateriaal dominant en is de boomsoort van weinig invloed. Eik en beuk kunnen deze groeiplaatsen dan ook niet verzuren. Voor groeiplaatsen in oude kleien en lemen (oude rivierklei, potklei, terrasklei en keileem) geldt daarentegen dat de ontkalkte en sterk verweerde facies wel gevoelig kan zijn voor de boomsoortenkeuze (zie § 5.4: Heekenbroek). In potklei en keileem komen ook groeiplaatsen voor die licht kalkhoudend zijn; hier wordt de vegetatie-ontwikkeling bepaald door het moedermateriaal.

Leemgronden

Voor de lösslemen geldt dat alle zandige lössen vallen binnen het traject waarin de boomsoort bepalend is voor de ondergroei (zie § 5.5: Limbrichterbos). De siltige lösstypen, die in het grootste deel het Zuid-Limburgse lössgebied aan de oppervlakte liggen, zijn als moedermateriaal te rijk. Ook overal waar deze bodems geploegd of onder oude boomgaarden sterk gehomogeniseerd zijn, zijn de groeiplaatsen te rijk. Alleen daar waar ongestoorde, sterk uitgeloopte, oude, niet-geërodeerde bodems voorkomen, kan de boomsoort beslissend zijn voor de ecosysteemontwikkeling. Ook waar in het bodemprofiel nog een dikke klei-uitspoelingshorizont (E) wordt aangetroffen kan onder eik of beuk een ontwikkeling richting 'arm' bos plaatsvinden. Deze laatste groeiplaatsen zijn echter in Limburg nauwelijks meer te vinden.

Waar het lössprofiel wordt beïnvloed door ondiep in de ondergrond voorkomende sterk zure, arme afzettingen, zoals vuursteenluidium of terrasafzettingen, kan de boomsoort wel van invloed zijn. Ditzelfde geldt voor lössachtige hellingafzettingen (zie § 5.6 Geulhem). De glauconitische groenzanden in Zuid-Limburg zijn veelal te rijk.

Pleistocene zandgronden

Bij de kalkloze pleistocene zanden bezitten alle zanden met meer dan 15% leem in principe genoeg bufferend vermogen voor de ontwikkeling van een 'rijkere' ondergroei (zie § 5.2: Doorwerth). Ook alle zandgronden met een met organische stof verrijkte bovengrond, waaronder oude bouwlanddekken, hebben een geschikt bufferend vermogen. Deze eerdgronden kunnen echter sterk bemest zijn en daardoor te eutroof.

Groeiplaatsen van leemarme dekzanden en stuifzanden zonder eerdlaag zijn in het algemeen te arm en te weinig gebufferd voor de ontwikkeling van een rijkere ondergroei. Alleen in die gevallen dat binnen 1.20 m een wat rijkere afzetting voorkomt kan de boomsoort van invloed zijn. Grondwater gevoede pleistocene zandgronden zijn normaliter niet gevoelig voor boomsoortkeuze. De constante invloed van basenrijk grondwater (onafhankelijke factor) is hier sturend. Bij verdroging en aan de randen van de grondwater gestuurde groeiplaatsen kan echter wel een zodanige afzwakking van het bufferend vermogen voorkomen dat de boomsoort wel degelijk van invloed is.

Holocene zandgronden

Langs de kust zijn binnen de ontkalkte groeiplaatsen (> 60 cm) de oude duingronden (zie § 5.1: Duinvliet) en de duinzanden met een met organisch stof verrijkte bovengrond (eerdgronden) gevoelig voor de boomsoortenkeuze. Dergelijke groeiplaatsen komen voornamelijk voor in de binnenduinrand en in de oude duinen. De meeste oude bouwlanden in de duinstreek ('kroften' en 'schurvelingen') zijn relatief kort gebruikt als akker en daardoor slechts in beperkte mate bemest. De ontkalkte, niet verrijkte duingronden (meest duinvaaggronden) zijn te arm voor de ontwikkeling van een 'rijkere' ondergroei.

Tesamen vormen de op de kaart aangegeven gronden een substantieel deel van het Nederlandse bosareaal. Overigens blijkt uit het literatuuronderzoek naar de historische referentie dat ook het Atlantisch lindenwoud al op een zeer breed scala aan bodemtypen voorkwam (zie hoofdstuk 4). Blijkens de begeleidende soorten, voor zover uit pollenanalyses bekend, betrof het ook een veelheid aan bostypen. Hierbij moet een tweetal kanttekeningen worden gemaakt: enerzijds blijkt duidelijk dat hier ook toen al sprake was van bosgedeelten waar soorten voorkwamen die kenmerkend zijn voor relatief arme en zure omstandigheden, anderzijds dat juist dergelijke situaties waarschijnlijk enigszins oververtegenwoordigd zijn in de pollendiagrammen die immers voor een (beperkt) deel uit amorfe humuslagen, dwz uit arme systemen, afkomstig zijn. Hoe dan ook maken de palaeo-ecologische bronnen duidelijk dat de ecologische amplitude van beide lindesoorten veel breder is dan de huidige relictpopulaties in Nederland suggereren.

7.3 Betekenis voor de beheerder

Een mogelijk verband tussen boomsoort en ondergroei is voor de bosbeheerder van belang omdat 'rijke' bossen in den regel een hogere natuurwaarde vertegenwoordigen en van grotere betekenis zijn voor de recreatie dan 'arme' bossen, terwijl juist 'arme' bossen op dit moment het grootste deel van de bosgroeiplaatsen in ons land bedekken. Het verband tussen boomsoort en ondergroei in loofbossen op verzuringsgevoelige bodem geeft de bosbeheerder in principe de mogelijkheid op de betreffende groeiplaatsen via de boomsoortsamenstelling directe invloed uit te oefenen op de natuurwaarde en de betekenis voor de recreatie.

Natuurwaarde

Voor de bosbeheerder is het van belang dat de geconstateerde verschillen in bostype (arm: *Quercion roboris*; rijk: *Carpinion betuli* of, in de binnenduinrand *Ulmion caprinifoliae*) ook tot uitdrukking komen in systematische verschillen in zowel het totale soortenaantal als het aantal 'oud-bossoorten' (zie § 6.5). Diversiteit en oud-bossoorten zijn van belang voor de natuurwaarde van het bos. Met name de relatie tussen oud-bossoorten en boomlaag is verrassend. Het blijkt namelijk dat niet alleen typische rijk bos-soorten als Bosanemoon (*Anemone nemorosa*) een voorkeur hebben voor de opstanden met dominantie van 'rijk' strooiselproducenten, maar dat dit ook geldt voor soorten die binnen het 'arme' Wintereiken-Beukenbos (*Fago-Quercetum*) kunnen voorkomen, zoals Gewone salomonszegel (*Polygonatum multiflorum*) en Witte

klaverzuring (*Oxalis acetosella*). Zelfs Dalkruid (*Maianthemum bifolium*), een kensoort van het Wintereiken-Beukenbos, blijkt in ons materiaal een voorkeur voor de rijkere opstanden te hebben. Hoewel het aantal waarnemingen te gering is om op grond van deze resultaten harde uitspraken te doen over de vestigingskans van genoemde soorten in nog niet gekoloniseerde bosmilieus, maken de resultaten wel duidelijk dat eventuele vestiging mede afhankelijk is van secundaire standplaatsfactoren en niet alleen van de in de literatuur sterk benadrukte traagheid van dispersie. Een en ander kan de gedachten over accessibiliteit en versnippering bij het op deze soortengroep gerichte bosbeheer nuanceren.

Recreatie

Welke kenmerken van een bos voor een recreant wel of juist niet aantrekkelijk zijn is nog slecht bekend. Jans *et al.* (2001) geven echter enkele vuistregels. Belangrijk is dat bossen die rijk zijn aan 'mooie' bloemen door recreanten hoger gewaardeerd worden dan bossen die dergelijke soorten missen. In de door ons onderzochte bosgebieden blijken de hoogste aantallen opvallende bloemplanten, zoals Bosanemoon (*Anemone nemorosa*) en Witte klaverzuring (*Oxalis acetosella*), te worden aangetroffen in de 'rijke' opstanden (zie § 6.6).

Andere voor de recreatie interessante aspecten van het bos werden door ons niet systematisch onderzocht. Het lijkt echter duidelijk dat de 'rijke' opstanden tenminste in drie opzichten aantrekkelijk voor recreanten zijn. In de eerste plaats hebben rijke bossen een relatief ingewikkelde bosstructuur (eenvoudig gestructureerde bossen worden veelal als saai ervaren). In de tweede plaats speelt het geur-aspect een rol, waarbij met name vogelkers en linde van belang zijn: '*the scented limewoods of July, heavy with blossom and humming with bees...*' (Rackham, 1980). De 'arme' bossen zijn weliswaar rijker aan kamperfoelie (*Lonicera periclymenum*), maar dit is een typische avond- en nachtgeurder en is daarmee voor de gemiddelde recreant minder interessant. Tenslotte wijzen verschillende auteurs (o.a. Hegi, 1925; Maes & van Vuure, 1989) op de cultuurhistorische betekenis van de linde in het Noordwest-Europese landschap. Dit is mogelijk een verklaring voor de bijzondere waardering die de linde bij een breed publiek geniet, of in de woorden van Rackham (1980): '*it is a tree of beauty, delight, and mystery...*'.

Houtteelt

In deze studie is niet expliciet aandacht besteed aan de houtteelt. Wij zullen ons hier dan ook beperken tot enkele algemene opmerkingen. Uiteraard heeft een overschakeling van eik, beuk en naaldhout naar alternatieve boomsoorten als linde vanuit houtteeltkundig./bedrijfseconomisch oogpunt zekere nadelen. Men dient hierbij echter te bedenken dat verhoging van de bodemvruchtbaarheid door aanplant van rijk strooisel-producenten (eventueel in menging met de traditionele boomsoorten) ook houtteeltkundig een aantrekkelijke optie is (Schultz, 1992). Bovendien lijken de mogelijkheden van linde als waardehoutsoort systematisch te worden onderschat (Böckmann, 1990).

Kansrijke situaties voor ontwikkeling 'rijke' ondergroei op verzuringsgevoelige bodem

Landschap

- langs de binnenduinrand;
- op het Drents keileemplateau;
- op de glaciale stuwwallen;
- op oud-bouwland;
- in verdroogde beekdalen;
- op oude rivierterrassen (o.a. in de Achterhoek);
- op zandige lössplateaus in Midden-Limburg;
- op plateauranden in Zuid-Limburg.

Bodem

- klei: geschikt zijn ontkalkte oude rivierklei, keileem, potklei en terrasklei;
- lössleem: geschikt zijn zandige lössgronden en ongestoorde, sterk uitgeloopte siltige lössgronden (laatstgenoemde type is zeer zeldzaam);
- pleistocene zandgronden: geschikte zijn alle zandbodems met een leem gehalte > 15% en/of een met organische stof verrijkte bovengrond (minimaal circa 15 cm dik en 5 % organische stof);
- holocene zandgronden (binnenduinrand): 'jong' duinzand met ontkalkingsgrens > 60 cm (anders: te rijk) én een met organische stof verrijkte bovengrond (anders: te arm), alsmede alle oude duinzanden.

Humuvmor

- op zand vnl. vage mullmoder, ectozandmull of duinmullmoder;
- op leem vnl. ectowormmull of vage mullmoder.

Grondwaterstand

Geschikt zijn vooral vrij droge standplaatsen (met een grondwatertrap droger dan III). Vochtiger gronden zijn mogelijk minder geschikt voor linde en esdoorn, maar wel geschikt voor es en hazelaar.

Vegetatie

Vegetatietypen die kunnen wijzen op een kansrijke situatie zijn:

- relatief rijke vormen van het Wintereiken-beukenbos (*Fago-Quercetum*), met name subassociaties met Adelaarsvaren (*pteridietosum*) en Lelietje-van-dalen (*convallarietosum*); laatstgenoemde subassociatie is veelal slecht ontwikkeld (kruidlaag kan vrijwel ontbreken);
- afgeleide romp- en derivaatgemeenschappen: RG Witbol en Stekelvaren, RG Gewone braam, RG Groot laddermos/Fijn snavelmos en DG Amerikaanse vogelkers van de *Quercetea robori-petraeae*;
- parallel-gemeenschappen in naaldbos: RG Adelaarsvaren, RG Gewone braam, RG Groot laddermos/Fijn snavelmos en DG Amerikaanse vogelkers van de *Vaccinio-Piceetea*.

Indicator-soorten (in opstand of directe omgeving)

- positieve indicatoren zijn o.a. Adelaarsvaren, diverse oud-bossoorten (zie *bosgeschiedenis*), Grote muur, Klein springzaad, Hulst, Taxus, Hazelaar en spontane verjonging van Gewone esdoorn;
- negatieve indicatoren zijn o.a. Grote brandnetel, Hondsdraf en Zevenblad (indiceren bemesting: te rijk), alsmede Blauwe bosbes, Vossebes, Bochtige smele en Pijpestrootje (indien vegetatievormend: te arm).

Bosgeschiedenis

Veel van de voor de 'rijke' bossen differentiërende soorten behoren tot de categorie van de 'oud-bossoorten'. Deze soorten verspreiden zich uiterst traag en zijn gevoelig voor versnippering van het bosareaal. Oude bosbodems en direct daaraan grenzende boslocaties met dergelijke soorten hebben daarom bij aanplant de voorkeur. Belangrijke oud-bossoorten zijn in dit verband: Dalkruid, Gewone salomonszegel, Lelietje-van-dalen, Witte klaverzuring, Bosanemoon en Bleeksporig bosviooltje.

Kansrijke situaties

In de voorafgaande paragraaf (7.2) werd voor verschillende bodemkenmerken een overzicht gegeven van de kritische waarden die het traject definiëren waarin de boomsoort bepalend is voor de soortensamenstelling van de ondergroei. In veel gevallen zal een beheerder echter niet over gedetailleerde bodemanalyses beschikken. Dit is ook

niet altijd noodzakelijk. Aan de hand van een aantal eenvoudige kenmerken kan al een goede inschatting worden gemaakt of een concrete bosgroeiplaats binnen het kritische traject van verzuringsgevoelige bodems ligt (zie: kader).

7.4 Hiaten in kennis

Beheersmaatregelen en snelheid bodemprocessen

Bij het onderzoek werd weinig aandacht besteed aan dynamische aspecten van de bestudeerde relaties. Hoe de relevante processen van humusvorming en bodemontwikkeling precies verlopen, hoeveel tijd zij kosten en in hoeverre de gewenste ontwikkelingen door aanvullende beheersmaatregelen kunnen worden versneld en/of geoptimaliseerd is nog onduidelijk.

Naijling of successie?

Hoewel de bosgeschiedenis van de onderzochte veldwerklocaties geen onderdeel van deze studie vormde is het duidelijk dat tenminste een deel van de 'rijke' opstanden geen relictten van rijke bossen betreft, maar ten gevolge van een afwijkende boomsoortkeuze nieuw ontstane rijke plekken in een vanoudsher arme omgeving. Dit geldt met name voor de lindenaanplant uit 1949 op de glaciale stuwwal bij Doorwerth en voor de aanleg van de lindelaan door het eikenhakhout op het landgoed Duinvliet (resp. § 5.2 en § 5.3). Laatstgenoemde locatie vertoont zeer veel overeenkomsten met de situatie in het naburige Haarlemmerhout waarin plaatselijk ook lindenlanen zijn aangelegd door een bos van voornamelijk eik en beuk op diep ontkalkte strandwalgronden. Ook hier zien we een zeer duidelijke relatie tussen lindeaanplant en het voorkomen van 'rijke' soorten in de ondergroei (waaronder ook hier enkele stinzensoorten zoals Holwortel). Van een verrijkend stinzenbeheer lijkt echter in dit oude productiebos dat vooral in de achttiende en negentiende eeuw geleidelijk werd omgevormd tot stadspark niet of nauwelijks sprake te zijn geweest (Brink, 1984).

De onderzochte referentieplekken bij Doorwerth stemmen zeer optimistisch met betrekking tot de mogelijkheden bodemdegradatie geheel of gedeeltelijk te herstellen door een alternatieve boomsoortkeuze. Het *point of no return* voor wat betreft verarming en verzuring van bosbodems is echter nog niet scherp in beeld.

Boomsoorten

Het veldonderzoek concentreerde zich op het verschil tussen inlandse eik als producent van 'arm' strooisel, en linde, esdoorn, es, populier en hazelaar als producenten van 'rijk' strooisel. Alle genoemde 'boomsoorten' (incl. de struik Hazelaar) voldoen aan de vanuit de literatuur geformuleerde verwachting en kunnen een verschil tussen 'arm' en 'rijk' bos veroorzaken, maar verschillende literatuurbronnen, geciteerd in § 2.3, geven aan dat met name de linde in staat moet worden geacht de basenhuishouding van de bovengrond op peil te houden dan wel te herstellen. Goede referentiesituaties van lindenbossen op verzuringsgevoelige bodem zijn in ons land echter niet voorhanden en in de ons omringende landen uiterst zeldzaam.

In dit onderzoek werd geen aandacht besteed aan berk en iep, eveneens twee soorten die als rijk strooiselproducent te boek staan. Incidentele waarnemingen lijken het beeld van rijk strooiselproducent echter wel te bevestigen. Zo draagt in het eikenbos de bijmenging van berk op de 'arme' referentieplek bij Geulhem (§ 5.6) wellicht bij aan de relatief rijke humusvorm die de aanwezigheid van verschillende 'rijke' soorten in een 'arm' bostype mogelijk maakt. Voor wat betreft de iep is het, vanwege de iepenziekte, erg moeilijk goede referentiesituaties te vinden, maar in Duinvliet (§ 5.1), waar de macro-patronen in de vegetatie duidelijk samenhangen met de ontkalkingsdiepte (Hommel & de Waal, 2002), komt plaatselijk echter een zeer fraaie begroeiing van Wilde hyacinth (*Scilla non-scripta*) voor in recent gekapt iepenbos op zeer diep ontkalkte bodem (bodemkundig vergelijkbaar met de 'arme' referentieplek in het eikenspaartelgenbos). Deze kapvlakte vegetatie kan gerekend worden tot het *Violo odoratae-Ulmetum scilletosum*, dwz hetzelfde bostype als op de 'rijke' referentieplek langs de lindenlaan werd beschreven.

Beukenopstanden werden in dit onderzoek niet als referentieplek gebruikt in verband met het nagenoeg ontbreken van ondergroei in beukenbossen op verzuringsgevoelige standplaatsen. De resultaten zoals beschreven voor eik kunnen echter als richting gevend worden beschouwd voor beuk. Op vergelijkbare groeiplaats verschillen eiken- en beukenopstanden niet zozeer in soortensamenstelling als wel in bedekking en ontwikkeling van de ondergroei: onder beuk vinden wij als het ware een slap aftreksel van de ondergroei van het eikenbos op dezelfde groeiplaats. In het recente overzicht in de Vegetatie van Nederland worden beide bostypen weliswaar, in navolging van Jahn (1979) op associatie-niveau onderscheiden (Hommel *et al.*, 1999), maar beide associaties behoren tot de 'arme' bossen (verbond *Quercion roboris*). Op grond van verschillende literatuurbronnen, geciteerd in § 2.3, mogen wij er vanuit gaan dat het verzurend vermogen van de beuk iets groter is dan van de eik. Van de in ons land voorkomende boomsoorten levert alleen de Tamme kastanje nog 'slechter' strooisel zoals op beperkte schaal zichtbaar is in het Limbrichterbos (§ 5.5) en op zeer grote schaal in bosgebieden in Duitsland, zoals het Pfälzer Wald (zie foto's op de voorzijde van het rapport).

Hoewel zowel onze onderzoeksresultaten als losse veldwaarnemingen de resultaten van buitenlandse onderzoekers (zie Hoofdstuk 2) lijken te bevestigen, is voor de Nederlandse situatie nog geen exacte rangvolgorde van boomsoorten naar verzurende dan wel 'ontzurende' invloed op de bosbodem te maken. Los daarvan zijn er nog duidelijke vragen m.b.t. tot geschiktheid van bepaalde boomsoorten met rijk strooisel voor wat betreft hun geschiktheid als hoofdboomsoort in een bos met (hoofd)functie natuur. Deze vragen hebben o.a. betrekking op de mogelijke massaliteit van de verjonging (esdoorn) en de dreiging van verruiging ten gevolge van de grote hoeveelheid licht die tot op de bosbodem kan doordringen (berk, es; zie ook hieronder).

Mengingen

Het humificatieproces wordt gecompliceerd door de interacties tussen het strooisel van verschillende boomsoorten in gemengde opstanden. Miles (1985a) stelde bij aanplant van andere boomsoorten in bestaande opstanden vast dat er veranderingen in de vertering optraden. Zo kan een combinatie van Fijnspar en Grove Den, beide soorten

met slecht verterende strooisel, tegen de verwachting in tot een hogere produktie leiden. Fijnspar-aanplant in loofhoutopstanden verslechtert daarentegen de humusvertering (Kuiters, 1990). Uit eigen veldwaarnemingen valt af te leiden dat combinatie van eik en linde op arme groeiplaatsen (een van oorsprong natuurlijke combinatie) een betere strooiselvertering oplevert ten opzichte van de vertering onder alleen eik en een slechtere ten opzichte van linde. Daarbij lijkt de invloed van boomsoorten als eik en beuk dominant over de linde. Een dergelijke situatie is mogelijk aan de orde in de referentieplek voor 'rijk' bos in Hackfort: een klein relict oud linden-hakhout dat onder invloed van het eikenstrooisel afkomstig van de aangrenzende laanbeplanting verder dreigt af te glijden richting mormoder (zie § 5.3).

Een belangrijke conclusie van het veldonderzoek is verder dat het 'scharnierpunt' tussen 'arme' en 'rijke' bossystemen groeiplaats-afhankelijk is: een bepaalde combinatie van strooiselproducenten, bijvoorbeeld een eikenbos met ondergroei van hazelaar, levert op de ene groeiplaats een 'arm' en op de andere groeiplaats een 'rijk' bos op. Voorbeelden zijn respectievelijk de 'arme' referentieplek in het Limbrichterbos (op zandige löss; § 5.5) en de 'rijke' referentieplek in het Heekenbroek (op oude rivierklei; § 5.4).

Licht

Ook aan de invloed van het lichtklimaat op de vegetatieontwikkeling werd in dit onderzoek niet expliciet aandacht besteed. Wel werd duidelijk dat de onderzochte groeiplaatsen zeer gevoelig zijn voor verruiging door Adelaarsvaren, braam en mogelijk ook grassen (vooral Witbol). Een dergelijke verruiging kan de gewenste ontwikkeling richting 'rijk' bos volledig frustreren. In bossen waar in de zomer weinig licht tot de bosbodem doordringt vindt een dergelijke ontwikkeling niet plaats. Bij aanplant (dichtheid) en boomsoortkeuze dient men daarom rekening te houden met het toekomstig lichtklimaat. Soorten die in de zomer 'donkere bossen' vormen (zoals linde, esdoorn en hazelaar) lijken in dit opzicht meer perspectief te bieden dan permanent 'lichte' soorten als es en berk. Hoe het samenspel van strooiselkwaliteit en lichtklimaat bij de ontwikkeling van een 'rijk' boscysteem exact verloopt is echter nog onduidelijk. Wel is zeker dat een mogelijke voorkeur voor 'donkere' soorten niet geldt voor de beuk.

Overige organismen

In deze studie tevens geen aandacht besteed aan de betekenis van de aangeplante boomlaag voor andere groepen organismen dan de terrestrisch voorkomende 'hogere' planten (incl. mossen). Met name voor de avifauna (holenbroeders), mycoflora (paddestoelen) en epifytische mossen is een relatie met de hoofdboomsoort echter zeer aannemelijk. Ons zijn geen gegevens bekend met betrekking tot de eventuele bijzondere waarde die linde- en/of esdoornbossen voor genoemde soortgroepen kunnen hebben. Wel kan in zijn algemeenheid gesteld worden dat soorten die een 'rijk' strooisel leveren veelal ook een neutrale tot basische schors hebben en daarmee een gunstiger substraat voor de epifytische mosflora bieden dan eik, beuk en naaldbomen. Ook de ruwheid van de schors is een voor epifytische mossen een belangrijke factor (van Dort *et al.*, 1998).

Referentiebeelden

Voor het opvullen van bovengenoemde hiaten in kennis en meer concreet voor een optimaal gebruik van rijk strooisel-producenten in het Nederlandse bos, bijvoorbeeld bij de aanleg van 'voorbeeldbossen' is een nadere studie van referentiesituaties noodzakelijk. Het betreft hier zowel geografische referenties in de ons omringende landen (met name de oude lindenbossen op keileemgronden in Jutland; zie bijvoorbeeld Kristiaansen & Dalsgaard, 2000), als historische referenties. Dat palaeoecologische en palynologische literatuur interessante informatie kan opleveren die ook van praktisch belang is bij de aanleg van nieuwe opstanden en bossen blijkt wel uit de resultaten van het onderzoek bij Flögeln naar vegetatiepatronen van het Atlantische en Subboreale eiken-lindenbos (Behre & Kucan, 1994; zie § 4.3).

Literatuur

Aaby, B., 1983. *Forest development, soil genesis and human activity illustrated by pollen and hypha analysis of two neighbouring podzols in Draved Forest, Denmark*. Geological Survey of Denmark, II. Series, No 114. Copenhagen.

Aaby, B., 1986. *Trees as anthropogenic indicators in regional pollen diagrams from eastern Denmark*. In: Behre, K.-E. (ed.) *Anthropogenic Indicators in Pollen Diagrams*. A.A. Balkema, Rotterdam/Boston. p. 73-93.

Andersen, S. Th., 1970. *The relative pollen productivity and pollen representation of North-European trees, and correction factors for tree pollen spectra. Determined by surface pollen analyses from forests*. Geological Survey of Denmark, II. Series, No. 96. Copenhagen.

Andersen, S. Th., 1984. *Forests at Løvenholm, Djursland, Denmark, at present and in the past*. Kongel. Danske Vidensk. Selskab, Biol. Skrifter 24, 1. 208 pp. Copenhagen.

Austad, I., 1983. *Kulturpåvirket og kulturbetinget vegetation. Kulturlandskab i Sogn og Fjorddane Distrikts høgskule*, pp. 1-54. Sogndal.

Baaijens, G.J., z.j. *Notitie betreffende Prunus serotina*. Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Leersum.

Bakels, C.C., 1978. *Four Linearbandkeramik settlements and their environment: a palaeoecological study of Sittard, Stein, Elsloo and Hienheim*. Dissertatie Rijks Universiteit Leiden.

Bakels, C.C., 1992. *Research on land clearance during the Early Neolithic in the loess regions of the Netherlands, Belgium and Northern France*. In: Frenzel, B. (ed.) *Evaluation of land surfaces cleared from forests by prehistoric man in Early Neolithic times and the time of migrating Germanic tribes*. Special issue ESF Project European Palaeoclimate and Man 3. Gustav Fischer Verlag. Jena/New York. p. 47-56.

Bakker, H. de & J. Schelling, 1986. *Systeem van bodemclassificatie voor Nederland. De hogere niveaus*. Pudoc, Wageningen. 217 pp.; 2 bijlagen..

Bakker, J., 1963. *De ontwikkelingsgeschiedenis van Prunus serotina (Amerikaanse vogelkers) en Amelanchier laevis (Drents krentenboompje) in Nederland*. Wageningen/Zeist.

Bakker, J.A., 1982. *TRB settlement patterns on the Dutch sandy soils*. *Analecta Praehistorica Leidensia XV*: 87-124. Leiden.

Bakker, J.A. & W. Groenman-Van Waateringe, 1988. *Megaliths, soils and vegetation on the Drenthe plateau*. In: W. Groenman-Van Waateringe & M. Robinson (ed.) *Man-made*

soils. Symposia of the Association for Environmental Archaeology No. 6. BAR International Series 410. pp. 143-181.

Bakker, J.A., W. Groenman-Van Waateringe & M.D. van der Kamp, 1999. *Palynological and archaeological investigation of a small bog with TRB-pottery in the Eexterveld, province of Drenthe, The Netherlands*. In: *Probleme der Küstenforschung im südlichen Nordseegebiet*, Band 26: 77-96. Oldenburg.

Bakker, P. & P. Boeve, 1985. *Stinzenplanten*. Vereniging tot Behoud van Natuurmonumenten in Nederland, 's Graveland / Terra, Zutphen; 168 pp.

Bannink, J.F., H.N. Leys & I.S. Zonneveld, 1973. *Vegetatie, groeiplaats en boniteit in Nederlandse naaldhoutbossen*. Bodemkundige Studies 9. Stichting voor Bodemkartering, Wageningen. 183 pp.

Behre, K.-E., 1986. *Die Reflektion archäologisch bekannter Siedlungen in Pollendiagrammen verschiedener Entfernung – Beispiele aus der Siedlungskammer Flögel, Nordwestdeutschland*. In: Behre, K.-E. (ed.) *Anthropogenic Indicators in Pollen Diagrams*. A.A. Balkema, Rotterdam/Boston. pp. 95-114.

Behre, K.-E. & D. Kucan, 1994. *Die Geschichte der Kulturlandschaft und des Ackerbaus in der Siedlungskammer Flögel, Niedersachsen, seit der Jungsteinzeit*. In: *Probleme der Küstenforschung im südlichen Nordseegebiet*, Band 21. Oldenburg.

Berkel, G. van & K. Samplonius, 1989. *Het plaatsnamenboek. De herkomst en betekenis van Nederlandse plaatsnamen*. Van Holkema & Warendorf, Amsterdam.

Bijlsma, R.J., H. van Blitterswijk, A.P.P.M. Clercx, J.J. de Jong, M.N. van Wijk & L.J. van Os, 2001. *Bospaden voor bosplanten. Bospaden en –wegen als transportroute, vestigingsmilieu, refugium en uitvalsbasis voor bosplanten*. Rapport 193. Alterra, Wageningen. 99 pp.

Böckmann, Th., 1990. *Wachstum und Ertrag der Winterlinde (Tilia cordata Mill.) in Niedersachsen und Nordhessen*. Diss. Georg-August-Universität, Göttingen. 143 pp.; 4 bijlagen.

Bohncke, S.J.P., 1991. *Palaeohydrological changes in the Netherlands during the last 13,000 years*. Dissertatie Vrije Universiteit, Amsterdam.

Braak, C.J.F. ter, 1996. *Unimodal models to relate species to environment*. DLO-Agricultural Mathematics Group, Wageningen. 266 pp.

Brockmann-Jerosch, H., 1918. *Das Lauben und sein Einfluss auf die Vegetation der Schweiz*. *Mitteilungen der Geographisch-Ethnographischen Gesellschaft Zürich*, Band XVIII: 131-148.

Brockmann-Jerosch, H., 1936. *Futterlaubebäume und Speiselaubebäume*. *Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft*, Band 46: 594-613.

Buis, J. J.P. Verkaik & F. Dijs, 1999. *Staatsbosbeheer; 100 jaar werken aan groen Nederland*. Matrijs, Utrecht 287 pp.

Burg, J. van den, 1996. *De betekenis van bodem en klimaat voor het Nederlandse bos*. IBN Scientific Contributions 4. IBN-DLO, Wageningen; 276 pp.

Casparie, W.A., 1972. *Bog development in Southeastern Drenthe (The Netherlands)*. Dissertatie Rijks Universiteit Groningen. Vegetatio 25, issue 1-4. Dr. W. Junk N.V. Publishers. The Hague.

Casparie, W.A. & W. Groenman-Van Waateringe, 1980. *Palynological analysis of Dutch barrows*. Palaeohistoria 22: 7-65.

Cleveringa, P. & W. de Gans, 1978. Stuifmeelonderzoek van enkele dobben op het Drents Plateau. K.N.A.G. Geografisch Tijdschrift XII, 1: 2-10.

Delft, S.P.J. van, C.M.A. Hendriks, E.E.J.M. Leeters, P. Mekking en H. Kleijer, 1988. *De bodemgeschiedenis voor bosbouw van de boswachterij Oostereng-Doorwerth*. Een bodemgeografisch en vegetatiekundig onderzoek naar de invloed van de bodemgesteldheid en bodemvruchtbaarheid op de groeiverwachting voor 14 boomsoorten. Rapport 1941. Stichting voor Bodemkartering, Wageningen; 204 pp., 6 bijlagen.

Diemont, W.H., 1937. *De betekenis van plantensociologie voor den Boschbouw, speciaal met het oog op exotische houtsoorten*. NBT 3: 89-105.

Dijkstra, F.A., 2001. *Effects of tree species on soil properties in a forest of the northeastern United States*. Proefschrift, LU Wageningen; 120 pp.

Dimbleby, G.W., 1957. *Pollen analysis of terrestrial soils*. New Phytologist 56: 12-28.

Dimbleby, G.W., 1985. *The palynology of archaeological sites*. Academic Press. London.

Dörfler, W., 1989. *Pollenanalytische Untersuchungen zur Vegetations- und Siedlungsgeschichte im süden des Landkreises Cuxhaven, Niedersachsen*. Probleme der Küstenforschung im südlichen Nordseegebiet 17: 1-75.

Dort, K. van, C. Buter & P. van Wielink, 1998. *Veldgids mossen*. Veldgids nr. 10. KNNV, Utrecht; 272 pp.

Dupont, L.M., 1985. *Temperature and rainfall variation in a raised bog ecosystem. A palaeoecological and isotope-geological study*. Dissertatie Universiteit van Amsterdam. Amsterdam.

Duvigneaud & Denaeyer-De Smet, 1973. *Biological Cycling of Minerals in Temperate Deciduous Forests*. In: D.E. Reichle (red.). Analysis of Temperate Forests Ecosystems.

Geel, B. van, 1978. *A palaeoecological study of Holocene bog sections in Germany and the Netherlands, based on the analysis of pollen, spores and macro- and microscopic remains of fungi, algae, cormophytes and animals*. Review of Palaeobotany and Palynology 25: 1-120.

Geel, B. van; S.J.P. Bohncke & H. Dee, 1981. *A palaeoecological study of an upper Late Glacial and Holocene sequence from "The Borchert", The Netherlands*. Review of Palaeobotany and Palynology 31: 367-448.

Gerboth, G., 1998. *Änderungen von Humusformen im nördlichen Oberschwaben*. Schriftenreihe Freiburger Forstliche Forschung. Band 3. Forstliche Versuchs- und Forschungsanstalt Baden-Württemberg, Afd. Botanik und Standortkunde. 163 pp.

Godwin, H., 1956. *History of the British Flora*. First edition. Cambridge University Press.

Greig, J., 1982. *Past and present of lime woods of Europe*. In: Bell, M. & S. Limbrey (eds) Archaeological aspects of woodland ecology. BAR International Series 146: 23-55. Oxford.

Groenman-van Waateringe, W., 1983. *The early agricultural utilization of the Irish landscape: the last word on the elm decline?* British Archaeological Reports (BAR), British Series 116: 217-232.

Havinga, A.J., 1962. *Een palynologisch onderzoek van in dekzand ontwikkelde bodemprofielen*. Dissertatie Landbouw Hogeschool. Wageningen.

Havinga, A.J., 1985. *A 20-year experimental investigation into the differential corrosion susceptibility of pollen and spores in various soil types*. Pollen et Spores 26: 541-558.

Heath, G.W., M.K. Arnold & C.A. Edward, 1966. *Studies in leaf litter breakdown. I. Breakdown rates of leaves of different species*. Pedobiologica, Bd. 6: 1-12.

Hegi, G., 1925. *Illustrierte Flora von Mitteleuropa*. Band V; 1. Teil. Hanser, München. 678 pp. (ongewijzigde herdruk 1965).

Hermij, M., 1985. *Ecologie en fytosociologie van oude en jonge bossen in Binnen-Vlaanderen*. Dissertatie Rijksuniversiteit Gent, 755 pp.

Hommel, P.W.F.M., K.W. van Dort & J.H.J. Schaminée, 1999. *Quercetea robori-petraeae (Klasse der eiken- en beukenbossen op voedselarme grond)*. In: Stortelder, A.H.F., J.H.J. Schaminée & P.W.F.M. Hommel. De vegetatie van Nederland. Deel 5. Plantengemeenschappen van ruigten, struwelen en bossen. Opulus Press; Uppsala / Leiden; p. 255-285.

Hommel, P.W.F.M., J.A. Inberg & R.W. de Waal, 1999. *Vegetatiekartering stinzenplanten en bosontwikkeling in het landgoed Elswout in 1998*. Buro Bakker, Assen / Staring Centrum, Wageningen; 49 pp.; 6 bijlagen.

- Hommel, P.W.F.M., P.C. de Hullu, J. den Ouden, Th. Spek & R.W. de Waal, 2001. *Terug naar het lindenwoud? Alternatieve boomsoortkeuze verhoogt ecologische en recreatieve waarde van bossen op verzuringsgevoelige bodem*. NBT 73(6): 12-23..
- Hommel, P.W.F.M. & R.W. de Waal, 2002. *Elsnout en Duinvliet*. In: P.W.F.M. Hommel & M.A.P. Horsthuis (red.). *Excursieverslagen 1999*. Plantensociologische Kring Nederland, Wageningen; p.3-6.
- Honnay, O., M. Hermy & P. Coppin, 1999. *Effects of area, age and diversity of forest patches in Belgium on plant species richness, and implications for conservation and reforestation*. *Biological conservation* 87: 73-84.
- Hruska, J. & P. Kram, 2000. *Role of Norway spruce monocultures in soil and water acidification*. In: H. Hagenauer (ed.). *Forest Ecosystems Restoration*. Proceedings of the International Conference held in Vienna, Austria.
- Iversen, J., 1941. *Landnam i Danmarks Stenalder*. Danmarks Geologiske Undersøgelse, Række 2, Vol. 66: 1-68.
- Iversen, J., 1964. *Retrogressive vegetational succession in the Post-Glacial*. *Journal of Ecology* 52, Supplement: 59-70. Oxford.
- Iversen, J., 1969. *Retrogressive development of a forest ecosystem demonstrated by pollen diagrams from fossil mor*. *Oikos*, suppl. 12: 35-49.
- Iversen, J., 1973. *The development of Denmark's nature since the last Glacial*. *Geology of Denmark III*. 126 pp. Copenhagen.
- Jacquemyn, H., J. Butaye & M. Hermy, 2000. *Kolonisatie van jonge bosfragmenten. De rol van ruimtelijke isolatie en implicaties voor bosuitbreiding*. *Landschap* 17/3-4: 165-176.
- Jahn, G., 1979. *Zur Frage der Buche im nordwestdeutschen Flachland*. *Forstarchiv* 50(5); p. 85-95.
- Jans, L. (red.), R. van Eck, C.M. Goossen, P.W.F.M. Hommel, J. Kalkhoven, S.A.M. van Rooij & M. Soesbergen, 2001. *Bos in water, water in bos. Een verkenning van de kansen voor een ruimtelijke integratie van water en bos*. Werkdocument 2001.191X. RIZA; 58 pp.
- Janssen, C.R., 1960. *On the Lateglacial and Postglacial vegetation of South Limburg (Netherlands)*. *Wentia* 4: 1-112.
- Janssen, C.R. & H.A. ten Hove, 1971. *Some Late-Holocene pollen diagrams from the Peel raised bogs (Southern Netherlands)*. *Review of Palaeobotany and Palynology* 11: 7-53.
- Jansen, P.C., R.H. Kemmers & P. Mekink, 1994. *Ecohydrologische systeembeschrijving van het landgoed 'De Wildenborch'*. Rapport 304. SC-DLO, Wageningen.

Jenny, H., 1961. *Derivation of state factor equations of soils and ecosystems*. Proc. Soil Sci. Soc. Am. 25 (5).

Kalis, A.J., 1983. *Die menschliche Beeinflussung der Vegetationsverhältnisse auf der Aldenhover Platte (Rheinland) während der vergangenen 2000 Jahre*. In: Rheinische Ausgrabungen, 24: 331-345. Ausgabe Landschaftsverband Rheinland. Köln / Böhlau.

Kalis, A.J., 1988. *Zur Umwelt der frühneolithischen Menschen: ein Beitrag der Pollenanalyse*. In: H. Köster (ed.) Mensch und seine Umwelt. Festschrift für Udelgard Körber-Grohne zum 65. Geburtstag Forschungen und Berichte zur Vor- und Frühgeschichte in Baden-Württemberg 31: 125-137.

Kalis, A.J. & J. Meurers-Balke, 1998. *Die "Landnam"-Modelle von Iversen und Troels-Smith zur Neolithisierung des westlichen Ostseegebietes – ein Versuch ihrer Aktualisierung*. In: Praehistorische Zeitschrift 73: 1-14.

Kemmers, R.H., R.W. de Waal, S.P.J. van Delft & P. Mekking, in voorbereiding. *Ecologische typering van bodems; actuele informatie over bodemkundige geschiktheid voor natuurontwikkeling*. Te publiceren in: Landschap (2002).

Klinka, K., R.N. Green, R.L. Trowbridge & L.E. Lowe, 1981. *Taxonomic classification of humus forms in ecosystems of British Columbia*. B.C. Min. For. Land Manag. Rep. no. 8. Victoria, British Columbia.

Kluge, F., 1995. *Etymologisches Wörterbuch der deutschen Sprache*. 23. Auflage. Walter de Gruyter, Berlin / New York.

Kramm, E., 1978. *Pollenanalytische Hochmooruntersuchungen zur Floren- und Siedlungsgeschichte zwischen Ems und Hase*. Abhandlungen aus dem Landesmuseum für Naturkunde zu Münster in Westfalen, 40. Jahrgang, Heft 4: 1-49.

Kristiaansen, M. & K. Dalsgaard, 2000. *Soil evolution in the remnants of natural forest vegetation: an example from an old oak-lime coppice wood in Denmark*. Danish Journal of Geography (Geografisk Tidsskrift) 100: 27-36.

Kuhry, P., 1985. *Transgression of a raised bog across a coversand ridge originally covered with an oak-lime forest*. Review of Palaeobotany and Palynology 44: 303-353.

Kuiters, A.T., 1987. *Phenolic acids and plant growth in forest ecosystems*. Proefschrift VU Amsterdam. Free University Press, Amsterdam.

Kuiters, A.T., 1992. *Decompositieprocessen in ongemengde en gemengde bossen*. In: B. van Baren & R. de Goede (red.). Boscossysteem-overleg Nederland; verslag van een themadag op 4 oktober 1990. IKC-NBLF, Ministerie van LNV, Utrecht; p. 21-28.

Künzel, R.E., D.P. Blok & J.M. Verhoeff, 1984. *Lexicon van nederlandse toponiemen tot 1200*. Publikaties van het P.J. Meertensinstituut, deel 8. Amsterdam.

- Londo, G. & H.N. Leys, 1979. *Stinseplanten en de Nederlandse flora*. Gorteria 9; p. 247-257.
- Maes, N., 1990. *De lindesoorten van Nederland*. Gorteria 16: 61-81.
- Maes, N. & T. van Vuure, 1989. *De Linde in Nederland. Verspreiding, ecologie en toekomst-mogelijkheden van de lindesoorten in Nederland en aangrenzende gebieden*. Stichting Kritisch Bosbeheer, Utrecht. 166 pp.
- Miles, J., 1985a. *The pedogenic effects of different species and vegetation types and the implications of succession*. J. Soil Science 36: 571-584.
- Miles, J., 1985b. *Soil in the ecosystem*. In: A.H.Fitter, D Atkinson, D.J. Read & M.B. Usher (ed.). Ecological interactions in soil. Special publication number 4 of the British ecological society. Blackwell scientific publications. Oxford.
- Molen, P.C. van der & S.P. Hoekstra, 1988. *A palaeoecological study of a hummock-hollow complex from Engbertsdijkveen in the Netherlands*. Review of Palaeobotany and Palynology 56: 213-274.
- Moore, P.D., 1984. *Hampstead Heath clue to historical decline of elms*. Nature 312: 103.
- Munaut, A.V., 1967. *Recherches paleo-ecologiques en Basse et Moyenne Belgique*. Acta Geographica Lovaniensia 6:1-191. Leuven.
- Muys, B., 1991. *Strooisel en humus: onbekend is onbemind*. Groene band 83-84: 11-35. Gent.
- Odgaard, B.V., 1994. *The Holocene vegetation history of northern West Jutland, Denmark*. Opera Botanica 123. Copenhagen.
- Peglar, S.M. & H.J.B. Birks, 1993. *The mid-Holocene Ulmus fall at Diss Mere, South-East England – disease and human impact?* Vegetation History and Archaeobotany 2: 61-68.
- Pigott, C.D., 1991. *Tilia cordata* Miller. Journal of Ecology 79: 1147-1207.
- Pott, R., 1992. *Entwicklung der Kulturlandschaft Nordwestdeutschlands unter dem Einfluß des Menschen*. In: Zeitschrift der Universität Hannover 19, 1: 3-48. Hannover.
- Rackham, O., 1980. *Ancient Woodland; its history, vegetation and uses in England*. Edward Arnold, London. 402 pp.
- Rackham, O., 1998. *Trees and Woodland in the British Landscape*. Revised edition. Phoenix, London. 234 pp.
- Rasmussen, P., 1989. *Leaf-foddering of livestock in the Neolithic: archaeobotanical evidence from Weier, Switzerland*. Journal of Danish Archaeology 8: 51-71.

Rühl, A, 1968. *Lindenmischwälder im südlichen Nordwestdeutschland*. Allgemeine Forst und Jagdzeitung 139; Heft 4/5: 118-130.

Scheffer, F.P. & H.P. Schachtschabel, 1973. *Lehrbuch der Bodenkunde*. Achtste druk. Enke, Stuttgart; 448 pp.

Schültz, P., 1992. *KNBV-studiereis naar Hongarije*. Nederlands Bosbouw Tijdschrift 1992; p. 237-240.

Sioen, G., J. Neiryck, D. Maddelein & B. Muys, 1991. *Site classification in a mixed hardwood forest (Hallerbos, Belgium) with a homogeneous ground vegetation dominated by Hyacinthoides non-scripta (L) Chouard ex Rothm.* Paper gepresenteerd op IUFRO-congres. Clermond-Ferrand. 11 pp.

Pigott, C.D. (1991) *Tilia cordata* Miller. *Journal of Ecology* 79: 1147-1207.

Spek, Th., 1996. *Die bodenkundliche und landschaftliche Lage von Siedlungen, Äckern und Gräberfeldern in Drenthe (Nördliche Niederlande). Eine Studie der Standortwahl in Vor- und Frühgeschichte (3400 v. Chr. – 1000 n. Chr.)*. Siedlungsforschung 14: 95-197.

Spek, Th., E.B.A. Bisdom & D.G. van Smeerdijk, 1999. *Verdronken dekzandgronden in Zuidelijk Flevoland (archeologische opgraving Hoge Vaart-A27). Een aanvullend bodemkundig en paleoecologisch onderzoek naar de landschapsvormende processen tijdens de laatste fase van de bewoning (Vroeg-Neolithicum)*. Rapport 472.2 DLO-Staring Centrum. Wageningen.

Stockmarr, J., 1975. *Retrogressive forest development, as reflected in a mor pollen diagram from Mantingerbos, Drenthe, The Netherlands*. Palaeohistoria 17: 37-52.

Stortelder, A.H.F. & P.W.F.M. Hommel (red.), 1990. *De bossen van de Utrechtse Heuvelrug; classificatie van bosecosystemen op basis van groeiplaats, boomsoort en ondergroei*. Rapport 615. De Dorschkamp, Wageningen. 144 pp.

Stortelder, A.H.F., P.W.F.M. Hommel & R.W. de Waal (red.), 1998. *Broekbossen. Boscosecosystemen van Nederland, deel 1*. KNNV, Utrecht; 216 pp.

Stortelder, A.H.F., J.H.J. Schaminée & P.W.F.M. Hommel, 1999. *De vegetatie van Nederland. Deel 5. Plantengemeenschappen van ruigten, struwelen en bossen*. Opulus Press; Uppsala / Leiden. 376 pp.

Sturludottir, S.A. & J. Turner, 1985. *The elm decline at Pawlaw mire: an anthropogenic interpretation*. New Phytologist 99: 323-329.

Trier, J., 1963. *Venus. Etymologien um das Futterlaub*. Münstersche Forschungen 15. Köln/Graz.

Troels-Smith, J., 1954. *Ertebøllekultur –Bondekultur*. Resultater af de sidste 10 års undersøgelser i Aamosen. Åf. nord. Oldkyndighed og Historie 1953. (geciteerd door Aaby, 1983).

- Troels-Smith, J., 1960. *Ivy, mistletoe and elm: fodderplants. A contribution to the interpretation of the pollen zone border VII-VIII.* Danmarks Geologiske Undersøgelse, II. Række, Vol. 4, Nr 4. 32 pp.
- Turner, J., 1962. *The Tilia decline: an anthropogenic interpretation.* New Phytologist 61: 328-341.
- Veen, P.A.F. van der & N. van der Sijs, 1997. *Etymologisch woordenboek. De herkomst van onze woorden.* Van Dale Lexicografie. Utrecht/Antwerpen.
- Verbruggen, C., 1984. *Aspects des compositions et changements caractéristique de l'évolution botanique holocene en Flandre.* Revue de Paléobiologie, Volume Special 1984: 231-234.
- Waal, R.W. de, 1996. *Dynamiek van strooisellagen in boscystemen op de overgang van kalkrijk naar kalkarm.* In: R.H. Kemmers (red.). De dynamiek van strooisellagen. Voordrachten gehouden tijdens een themamiddag op 6 oktober 1995. DLO-Staring Centrum, Wageningen
- Waal, R.W. de & R.H. Kemmers, 2000. *Humus als 'early warning' voor verdroging en verzuring.* Vakblad natuurbeheer. 39(5); p. 78-80.
- Waller, M., 1994. *Paludification and pollen representation: the influence of wetland size on Tilia representation in pollen diagrams.* The Holocene 4, 4: 430-434.
- Watts, W.A., 1961. *Post-Atlantic forests in Ireland.* Proceedings Linnaeus Society London 172, 33, 8.
- Werf, S. van der, 1991. *Bosgemeenschappen.* Natuurbeheer in Nederland. Deel. 5. Pudoc, Wageningen. 375 pp.
- Werf, S. van der, 1996. *De linde in naam en in werkelijkheid. Linden en linden-toponymen in de Achterhoek en omgeving.* In: A.H.F. Stortelder. (red.) *Natuur en Landschap in Achterhoek en Liemers*, Jaarboek 1995/96: 103-115.
- Westhoff, V. & A.J. den Held, 1969. *Plantengemeenschappen in Nederland.* Thieme, Zutphen. 324 pp.
- Westhoff, V. , P.A. Bakker, C.G. van Leeuwen, E.E. van der Voo & I.S. Zonneveld, 1973. *Wilde Planten; flora en vegetatie in onze natuurgebieden. Deel 3: de hogere gronden.* Vereniging tot behoud van natuurmonumenten in Nederland, 's Graveland. 359 pp.
- Zagwijn, W.H., 1986. *Nederland in het Holoceen.* Geologie in Nederland, deel 1. Uitgave Rijks Geologische Dienst. Haarlem.
- Zagwijn, W.H., 1997. *Een landschap in beweging. De duinen van Holland sinds het Neolithicum.* In: Hallewas, D., G.H. Scheepstra & P.J. Woltering (red.) (1996) *Dynamisch landschap. Archeologie en geologie van het Nederlandse kustgebied.*

Bijdragen aan het symposium op 3 november 1995 ter gelegenheid van het afscheid van J.F. van Regteren Altena. Van Gorcum, Assen. pp. 93-129.

Zeist, W. van, 1959a. *Palynologische Untersuchung eines Torfprofils bei Sittard*. *Palaeohistoria* 6/7: 19-24.

Zeist, W. van, 1959b. *Studies on the post-Boreal vegetational history of South-eastern Drenthe (Netherlands)*. *Acta Botanica Neerlandica* 8: 156-185.