

Rijke bossen op arme bodems

Alternatieve boomsoortenkeuze verhoogt soortenrijkdom ondergroei op verzuringgevoelige gronden

Bossen worden steeds meer beschouwd als multi-functionele systemen waarin naast de houtteelt ook ecologische en recreatieve belangen volwaardig meetellen. Deze ontwikkeling vraagt om nieuwe beheersvormen. Aanplant van gemengde opstanden, hoogdunning, creëren van open plekken, bosbegrazing, 'niets-doen' en dood hout laten liggen: het zijn allemaal maatregelen die de variatie in bosstructuur verhogen en daarmee bijdragen aan een gevarieerder boscysteem. In dit artikel wordt aangegeven dat een alternatieve boomsoortensamenstelling hier nog een extra dimensie aan kan toevoegen.

Een belangrijk deel van het Nederlands bosareaal bestaat uit loofbossen op minerale gronden. Vegetatiekundig worden deze bossen in twee hoofdgroepen verdeeld: de klasse van bossen op voedselarme gronden (*Quercetea robori-petraeae*) en de klasse van bossen op voedselrijke gronden (*Querceto-Fagetetea*) (Stortelder et al., 1999). Deze indeling berust op een groot aantal soorten die een voorkeur voor één van beide klassen hebben. In het algemeen geldt dat de *Querceto-Fagetetea* bossen worden gekenmerkt door het optreden van een uitbundig en zeer bloemrijk voorjaarsaspect en een hoge soortdiversiteit. Kenmerkende soorten zijn onder andere: Bosanemoon, Speenkruid en Slanke sleutelbloem. De *Quercetea robori-petraeae* missen het bloemrijke voorjaarsaspect en zijn gemiddeld beduidend soortenarmer. Voorbeelden van soorten die wij in de *Quercetea robori-petraeae* kunnen aantreffen zijn: Bochtige smele, Blauwe bosbes en Adelaarsvaren. Het overgrote deel van de loofbossen in Nederland behoort tot de *Quercetea robori-petraeae*.

Beide bosklassen zijn niet alleen gebonden aan voedselrijk dan wel voedselarm moedermateriaal. Hun ontwikkeling berust ook op twee fundamenteel verschillende processen in de bosbodem (Westhoff et al., 1973; Ellenberg, 1996). Verschillen in 'humusvorm' spelen hierbij een doorslaggevende rol (De Waal, 1996). In termen van Jenny (1961) zijn dus zowel onafhankelijke (primaire) als af-

hankelijke (secundaire) groeiplaatsfactoren in het geding.

In het overgangsgedrag van een voedselarm naar een voedselrijk milieu is het op voorhand onzeker of het bos zich zal ontwikkelen in de richting van de *Querceto-Fagetetea*, dan wel van de *Quercetea robori-petraeae*. In een eerdere publicatie (Hommel et al., 2001) hebben wij de hypothese gepresenteerd dat juist op dergelijke matig voedselrijke groeiplaatsen de boomsoort de doorslag kan geven. Boomsoorten met een snel afbreekbaar, relatief basenrijk strooisel zouden hier de ontwikkeling sturen in de richting van een *Querceto-Fagetetea*-bos. Boomsoorten met slecht afbreekbaar, zuur strooisel zouden op vergelijkbaar moedermateriaal een ontwikkeling naar de *Quercetea robori-petraeae* op gang brengen.

Inmiddels is deze hypothese door vergelijkend veldonderzoek verder aannemelijk gemaakt (Hommel et al., 2002). In dit artikel willen wij op grond van de onderzoeksresultaten aangeven dat de relatie tussen boomsoort en ondergroei van grote betekenis kan zijn voor de praktijk van het natuurgericht bosbeheer. Op een breed scala aan bosgroeiplaatsen blijkt de beheerder middels een alternatieve boomsoortkeuze het bos soorten- en bloemrijker te kunnen maken en de vestigingskansen voor 'oud-bossoorten' te kunnen vergroten.

PATRICK HOMMEL &
REIN DE WAAL

Dr. P.W.F.M. Hommel en drs.
R.W. de Waal. Alterra, Postbus
47, 7600 AA Wageningen,
patrick.hommel@wur.nl.

Foto: Saxifraga, Piet
Zomerdijk



Humus als sturende factor

In een voedsel- en basenrijk milieu vindt een snelle strooivertering plaats. Door het rijke bodemleven ontstaat een intensieve menging van humus en minerale bodemdeeltjes. Verzuring treedt nauwelijks op, voedingsstoffen en basen blijven voor de kruidlaag beschikbaar. Er ontstaat een luchtige, 'milde' inwendige strooisellaag (mull). In een voedsel- en basenarm milieu berust de afbraak van het strooisel daarentegen vooral op de aanwezigheid van langzaam werkende schimmels, terwijl de invloed van de bodemfauna gering is. Doormenging van humus speelt nauwelijks een rol en op het minerale bodemprofiel ontstaat een uitwendige strooisellaag (*mor*; *moder*). Het belangrijkste bodemvormende proces in de minerale ondergrond is uitspoeling van humus, basen, ijzer en aluminium waarbij een (micro)podzol ontstaat. Deze ontwikkeling gaat gepaard met een gestage verzuring en verarming (Hartmann, 1951; Scheffer *et al.*, 1982; Rehfüss, 1990).

Met name in voedselarme situaties is sprake van een zelfversterkend 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 (Scheffer *et al.*, 1982; Stevenson, 1982; Kuiters, 1987).

Met betrekking tot de verschillen in strooiselkwaliteit van boomsoorten (al dan niet op vergelijkbare groeiplaats) zijn veel gegevens voorhanden (o.a. Heath *et al.*, 1966; Duvigneaud & Denaeyer-De Smet, 1973; Rackham, 1980; Miles, 1985; Nordén, 1994; Sioen *et al.*, 1991; Neiryneck *et al.*, 2000). Het blijkt dat in het algemeen linde, iep, es en esdoorn op vergelijkbare groeiplaats een beter verterend, basenrijker strooisel leveren dan notoire bodemverzuurders als eik, beuk en naalddhoutsoorten.

De mogelijkheden om door middel van de strooiselkwaliteit de bodemvruchtbaarheid te beïnvloeden zijn in de bosbouw reeds lang goed bekend (Diemont, 1937). In feite is dit principe de reden geweest voor de introductie van Amerikaanse vogelkers (Bakker, 1963). Meer recent wijzen diverse auteurs op de mogelijkheid om door opstandswisseling de gevolgen van zure depositie te compenseren (Persson *et al.*, 1987; Muys, 1993; Emmer *et al.*, 1998). Uit verschillende studies valt tenslotte ook af te leiden dat onder invloed van verschillen in strooiselkwaliteit verschillen in de soortensamenstelling van de ondergroei optreden (o.a. Sioen *et al.*, 1991; Kristiaansen & Dalsgaard, 2000). Ons zijn echter geen studies of praktijkproeven in loofbossen bekend die specifiek op deze relatie gericht zijn. Ook Muys (1991) wijst op deze lacune in kennis. Een uitzondering vormt het beheer van landgoedbossen waarin boomsoorten met snel verterend strooisel worden aangeplant ten behoeve van de stinzenflora in de ondergroei (Bakker & Boeve, 1985).

Vergelijkend veldonderzoek

Volgens onze hypothese zou op matig voedselrijke, verzuringsgevoelige groeiplaatsen de boomsoort via de strooiselkwaliteit de vegetatieontwikkeling kunnen sturen in de richting van de *Querceta robori-petraeae* dan wel de *Querceto-Fageteta*. In hoeverre deze hypothese juist is valt niet eenvoudig vast te stellen aangezien op de betreffende bosgroeiplaatsen op dit moment vrijwel alleen soorten met slecht verterend, zuur strooisel (eik, beuk of naalddhout) aanwezig zijn. Toch kunnen in meerdere bosgebieden op detailschaal (veelal zeer kleine) bosfragmenten worden aangewezen waar op één en dezelfde groeiplaats onder verschillende loofhoutsoorten een zeer verschillende ondergroei aanwezig is.

Om onze hypothese te onderbouwen werden zeven van dergelijke fragmenten (in zes gebieden) geselecteerd (tabel 1). In alle gevallen betrof het bosfragmenten met pro-

Kansrijke situaties voor ontwikkeling 'rijke' ondergroei op verzuringsgevoelige, 'arme' bodem

landschap	<ul style="list-style-type: none"> • 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	<ul style="list-style-type: none"> • klei: ontkalkte oude rivierklei ('rivierleem'), keileem, potklei en terrasklei; • lössleem: zandige lössgronden en ongestoorde, sterk uitgeloopte siltige lössgronden (laatstgenoemde type is zeer zeldzaam); • pleistocene zandgronden: 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.
grondwaterstand	<ul style="list-style-type: none"> • Vooral vrij droge standplaatsen (met een grondwatertrap droger dan III). Vochtiger gronden zijn minder geschikt voor esdoorn, maar wel geschikt voor es, hazelaar en gedeeltelijk ook linde.

ducenten van snel afbreekbaar strooisel in boom- of struiklaag en een soortenrijke *Quercus-Fagetea*-ondergroei, grenzend aan eikenbos met een soortenarme *Quercetea roboripetraeae*-ondergroei. Beukenbos werd niet in het onderzoek betrokken aangezien de ondergroei van beukenbos op (matig) voedselarme gronden door lichtgebrek en wortelconcurrentie veelal slecht ontwikkeld is (Jahn, 1979; van der Werf, 1991).

De zes gebieden verschillen onderling sterk in landschappelijke positie en aard van het moedermateriaal. Het betreft echter in alle gevallen matig voedselrijke, verzuringsgevoelige gronden. Ook gaat het steeds om relatief oude boscomplexen.

Onderzocht werd nu of de verschillen in ondergroei tussen de soortenrijke bosfragmenten en hun soortenarme omgeving samenhangen met verschillen in (1) bemes-

tingsgeschiedenis, (2) moedermateriaal of (3) afhankelijke bodemkenmerken die gerelateerd kunnen worden aan de strooiselkwaliteit. Hiertoe werden in elk bosgebied representatieve proefvlakken geselecteerd: één in het soortenrijk bosfragment (in het Heekenbroek twee) en één in het aangrenzend eikenbos. Hierbij werd gestreefd naar:

- zo gering mogelijke afstand tussen de proefvlakken;
- zo volledig mogelijke ontwikkeling van de aanwezige plantengemeenschappen;
- vergelijkbare fysiografische ligging;
- ontbreken van indicaties voor landbouwkundig gebruik in het recente verleden;
- zo gering mogelijk verschil in gelaagdheid van de minerale bodem tussen de proefvlakken;
- zo gering mogelijke variatie in vegetatie en bodemkenmerken binnen de proefvlakken;

Gebied	Groeiplaats	Bodemtype	Belangrijkste strooiselproducenten	
Duinvliet (NH)	strandwal	duinvaaggrond	<i>Quercetea r.p.</i> eik	<i>Fago-Quercetea</i> linde
Doorwerth (Ge)	stuwwal	moderpodzolgrond	eik	linde
Hackfort (Ge)	opgevulde laagte	enkeerdgrond	eik	linde; eik
Heekenbroek (Ge)	oude rivierterras	oude rivierkleigrond	eik	(1) populier; esdoorn (2) eik; hazelaar
Limbrichterbos (L)	zandig lössplateau	kuilbrikgrond	eik; hazelaar	es; populier; hazelaar
Geulhem (L)	plateaurand	bergbrik-/ooivaaggrond	eik	esdoorn

Tabel 1. Overzicht van de onderzochte gebieden. Bodemtype naar De Bakker en Schelling (1986).

Table 1. List of research areas. Soil type according to De Bakker and Schelling (1986).



Foto 1: Soortenrijke ondergroei met Bosanemoon en Witte klaverzuring in een vijftig jaar oude lindeopstand op een zwak lemige stuwwalbodem. In de omringende eikenbossen wordt de ondergroei gedomineerd door Adelaarsvaren. Foto: Patrick Hommel

Picture 1: Species-rich undergrowth with Wood Anemone and Wood Sorrel in a fifty years old lime stand on a slightly loamy part of an ice-pushed ridge. The surrounding oak forests are dominated by Bracken. Picture: Patrick Hommel

Binnen elk proefvlak werd een vegetatieopname gemaakt en op drie willekeurig gekozen punten het bodem- en humusprofiel beschreven tot een diepte van respectievelijk 240 en 40 cm. Per boring werden op drie vaste diepten mengmonsters genomen (0-5, 5-25 en 80-100 cm). Hierbij werd de bovenzijde van het humusprofiel als maai-veldhoogte beschouwd. Deze benadering maakt een vergelijking mogelijk van de wortelzone van de kruidlaag in beide proefvlakken en van de humusvormen die in en op de minerale bodem zijn ontstaan.

Resultaten

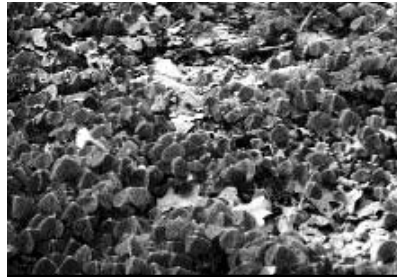
De resultaten van het onderzoek worden samengevat in tabel 2. Voor alle onderzochte factoren werden de (gemiddelde) waarden per opstand gepaard getoetst, waarbij gelijkheid van de waarden als nul-hypothese werd gehanteerd. Wij beperken ons hier tot een bespreking van de abiotische factoren. De verschillen in strooiselkwaliteit en soortendiversiteit zijn weliswaar significant maar dit is a priori de opzet van het veldwerk geweest. Indirect geldt dit ook voor het aandeel van 'oud-bossoorten', als Bosanemoon, Witte klaverzuring en Gewone salomonszegel (indeling naar Honnay et al., 1999). De *Querceto-Fagetea* zijn namelijk veel rijker aan oud-bossoorten dan de *Quercetea robori-petraeae* (Stortelder et al., 1999). Voor een nadere bespreking van de relatie tussen standplaatsfactoren, bostypen en afzonderlijke plantensoorten kan worden verwezen naar Hommel et al. (2002) en Hommel & De Waal (2003).

De onderzochte onafhankelijke factoren hebben betrekking op de textuur van de bodem op verschillende dieptes en op de voedingstoestand van de ondergrond. Hoewel op detailschaal de bodemprofielen binnen elk gebied nooit volledig identiek zijn, noch in profielopbouw, noch in bodemchemische kenmerken, blijken de onderzochte profielen nagenoeg gelijk. Voor geen enkele factor kon een

Tabel 2. Gemiddelde waarden voor standplaatsfactoren, strooiselkwaliteit en soortenaantallen. Bij een P-waarde van < 0,05 wordt het verschil tussen de gevonden waarden voor *Quercetea robori-petraeae* en *Quercu-Fagetea* als significant beschouwd (Wilcoxon signed rank toets). Significant hogere waarden zijn donker gearceerd.

Table 2. Average values of site factors, litter quality and species numbers. Given an P-value of < 0.05 the difference between *Quercetea robori-petraeae* and *Quercu-Fagetea* is considered to be significant (Wilcoxon signed rank test). Significantly higher values are dark shaded.

	<i>Quercetea robori-petraeae</i>						<i>Quercu-Fagetea</i>						1-/2-zijdig	P-waarde	
	Duinvlief	Doorwerth	Hackfort	Heekenbroek	Limbricht	Geulhem	Duinvlief	Doorwerth	Hackfort	Heekenbroek 1	Heekenbroek 2	Limbricht			Geulhem
Onafhankelijke abiotische factoren															
Leem% (0-5 cm)	3	15	15	68	50	68	3	15	15	77	65	53	70	2	0,36
Leem% (15-20 cm)	3	16	15	68	50	70	3	17	16	77	65	53	70	2	0,28
Leem% (45-50 cm)	3	17	13	68	50	70	3	17	15	68	67	53	70	2	0,29
Leem% (70-75 cm)	3	11	13	68	60	70	3	13	12	68	67	58	70	2	0,58
Leem% (95-100 cm)	3	11	13	75	60	70	3	13	12	67	70	58	70	2	0,18
Kalkdiepte (cm)	181	250	233	190	250	250	158	250	235	198	207	250	250	2	0,72
P-tot (80-100 cm)	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	2	0,87
Strooiselkwaliteit															
Rijk strooisel (%)	0	2	0	0	42	8	91	100	55	92	39	99	98	1	0,01
Arm strooisel (%)	73	87	87	98	48	76	0	0	39	0	55	1	2	1	0,01
Afhankelijke abiotische factoren															
Dikte ectorg. (cm)	5,2	5,7	3,7	2,5	6,8	1,8	0,8	1,8	2,5	0,0	1,7	0,0	0,0	1	0,01
Dikte 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	1	0,01
Dikte 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	0,01
Dikte 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	1	0,23
Dikte 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	1	0,02
Dikte endorg. (cm)	48,7	3	40,4	5,8	7	7,5	72,5	13,5	42,3	19	5,8	9,6	8	1	0,01
Org.stof % (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	0,01
Org.stof % (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	1	0,12
pH-KCl (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	1	0,01
pH-KCl (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	1	0,04
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	1	0,06
H/Ca (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	1	0,02
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	1	0,02
Ca-bezetting (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	1	0,01
P-tot (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	1	0,16
P-tot (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	1	0,06
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	1	0,01
C/P (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	1	0,02
Vegetatie															
Soortenaantal	23	13	15	11	17	27	28	22	19	14	31	25	38	1	0,01
Aantal oud-bossoorten	1	1	2	1	3	10	4	7	9	6	9	9	12	1	0,01



significant verschil in gemiddelde waarde tussen *Quercetetea robori-petraeae* en *Quercu-Fagetetea* worden aangetoond.

Voor wat betreft de afhankelijke factoren beperken wij ons hier tot gemiddelde waarden voor de bovengrond. De invloed van de strooiselkwaliteit op de bodemchemie en het organische stofgehalte is hier het grootst. Bovendien is dit de wortelzone van de meeste soorten in de kruidlaag. Factoren als dikte van de humuslagen, dikte van de endorganische lagen en organisch stofgehalte zijn sterk gecorreleerd. Hetzelfde geldt voor de belangrijkste indicatoren voor de calcium- en zuurhuishouding. De verschillende factoren zijn merendeels toch in de tabel opgenomen om een volledig beeld te geven en te illustreren dat in de hier besproken milieus de ene factor duidelijker differentiateert dan de andere.

Het organisch stof-gehalte in de bovengrond en de dikte van de humushorizonten geven een eerste indicatie van de verschillen tussen plekken met een snelle dan wel langzame humusomzetting. Het organisch stof-gehalte in de bovengrond is significant hoger in opstanden met slecht afbreekbaar strooisel. Dit hangt samen met de aanwezigheid van een uitwendige strooisellaag. Zowel deze ectorganische laag in zijn geheel, als de F- en de H-horizonten afzonderlijk zijn in de eikenopstanden significant dikker. De hypothese dat in profielen met snelle strooiselafbraak meer doormenging van organische stof met de minerale bovengrond plaatsvindt wordt bevestigd door de grotere dikte van de endorganische humuslaag en de AC-horizont.

De pH, de H/Ca verhouding, de Ca-bezetting en het Ca-gehalte zijn goede indicatoren voor de zuur- en base-huishouding (buffering). De verschillende factoren zijn sterk gecorreleerd maar zijn beslist niet identiek. De pH(KCl) is niet altijd differentiërend in het traject 4,0 tot 5,5; de H/Ca verhouding is hier een betere indicator voor verzuring. Van de beide calcium-parameters is de bezetting betrouwbaarder omdat zij minder gevoelig is voor verschil-

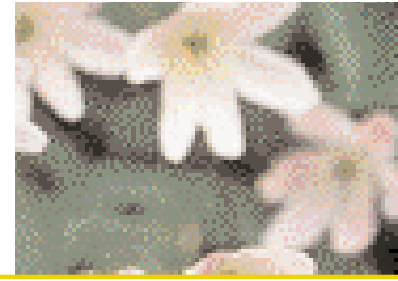
len in de hoeveelheid organische stof (Kemmers & de Waal, 1999). Tabel 2 geeft daarom alleen de Ca-bezetting. De *Quercetetea robori-petraeae*- en *Quercu-Fagetetea*-opstanden verschillen sterk in zuurgraad van de bovengrond, waarbij in eerst genoemde opstanden de laagste pH-waarden worden gevonden. Ook de verschillen in de H/Ca-verhouding (hoger in de *Quercetetea robori-petraeae*) en de hoeveelheid uitwisselbaar calcium (hoger in de *Quercu-Fagetetea*) zijn conform de verwachting. De Ca-bezetting, tenslotte, vertoont de hoogste waarden in de opstanden met snel afbreekbaar strooisel (*Quercetetea robori-petraeae*).

Het gehalte P-totaal is in de bovengrond van de *Quercu-Fagetetea* hoger dan in de *Quercetetea robori-petraeae* hetgeen duidt op een iets betere kwaliteit van de organische stof. Het P-totaal-gehalte wordt echter ook sterk bepaald door de aanwezige hoeveelheid organische stof. De C/P-ratio is dan ook een betere maat voor de beschikbaarheid van fosfor in de organische stof (Kemmers, 1990). In de *Quercu-Fagetetea*-opstanden is deze ratio lager en daarmee de beschikbaarheid hoger. De C/N-ratio is minder betrouwbaar en niet weergegeven in tabel 2.

Conclusies

Het is niet aannemelijk dat de waargenomen verschillen in ondergroei verklaard kunnen worden door verschillen in moedermateriaal: profielopbouw, textuur en kalkdiepte vertonen geen significante verschillen. Ook invloed van eventuele bemesting is niet aannemelijk gezien de overeenkomstige profielopbouw (o.a. geen cultuurdekken), de overeenkomstige P-totaal-waarden in de ondergrond en de geringe waarden voor P-totaal in de bovengrond. Verschillen in ouderdom van de bosbodem lijken eveneens geen rol te spelen: het betreft in alle gevallen oude bosbodems, gelegen op zeer korte afstand van elkaar (gemiddeld circa 30 meter).

De verschillen in ondergroei zijn echter wel sterk gecorre-



leerd met verschillen in afhankelijke groeiplaatskenmerken. De gevonden relaties bevestigen de uit de literatuur bekende trends (o.a. Ellenberg, 1996). Ook strooiselkwaliteit en afhankelijke groeiplaatskenmerken zijn duidelijk gecorreleerd en ook hier is de gevonden trend conform de literatuur (zie boven). Wij mogen dan ook concluderen dat de waargenomen verschillen in ondergroei via de strooiselkwaliteit samenhangen met de boomsoortsaamenstelling. Invloed van de boomsoort op de ondergroei via verschillen in lichtintensiteit lijkt hierbij geen belangrijke rol te spelen: de eikenopstanden zijn voor wat betreft hun lichtklimaat intermediair tussen es enerzijds (licht) en esdoorn of linde anderzijds (donker).

Voor geen van de onderzochte afhankelijke factoren kan één drempelwaarde worden aangegeven die in alle gevallen bepalend is voor het verschil tussen *Quercetea robori-petraeae* en *Querceto-Fagetea*. Steeds is er sprake van een zekere, zij het vaak minimale overlap. Kennelijk wordt het verschil in bostype bepaald door een combinatie van factoren en is het omslagpunt per factor afhankelijk van het type groeiplaats. Hetzelfde geldt voor de verhouding tussen producenten van snel en slecht afbreekbaar strooisel; ook hier is de grenswaarde groeiplaats-afhankelijk. In een eikenbos met een door hazelaar gedomineerde struiklaag vinden wij bijvoorbeeld op zandige löss (Limbrichterbos) een soortenarme *Quercetea robori-petraeae*-begroeiing, en op rivierleem (Heekenbroek) een soortenrijke vegetatie behorend tot de *Querceto-Fagetea*.

De referentieplek met linde bij Doorwerth heeft betrekking op een circa 50 jaar oude proefopstand in een voormalig Wintereiken-Beukenbos (foto 1). De verandering van de bovengrond onder invloed van opstandswisseling blijkt dus betrekkelijk snel te kunnen verlopen, hetgeen elders ook door Gerboth (1998) en Hruska & Kram (2000) werd geconstateerd. Het voorbeeld van Doorwerth geeft ook aan dat het mogelijk is door een alternatieve boom-

soortkeuze bodemdegradatie op zijn minst gedeeltelijk te herstellen, zoals eerder door Persson *et al.* (1987) en Emmer *et al.*, (1998) werd aangetoond. Het *point of no return* voor wat betreft verarming en verzuring van bosbodems is echter zeker nog niet scherp in beeld.

Kansrijke groeiplaatsen

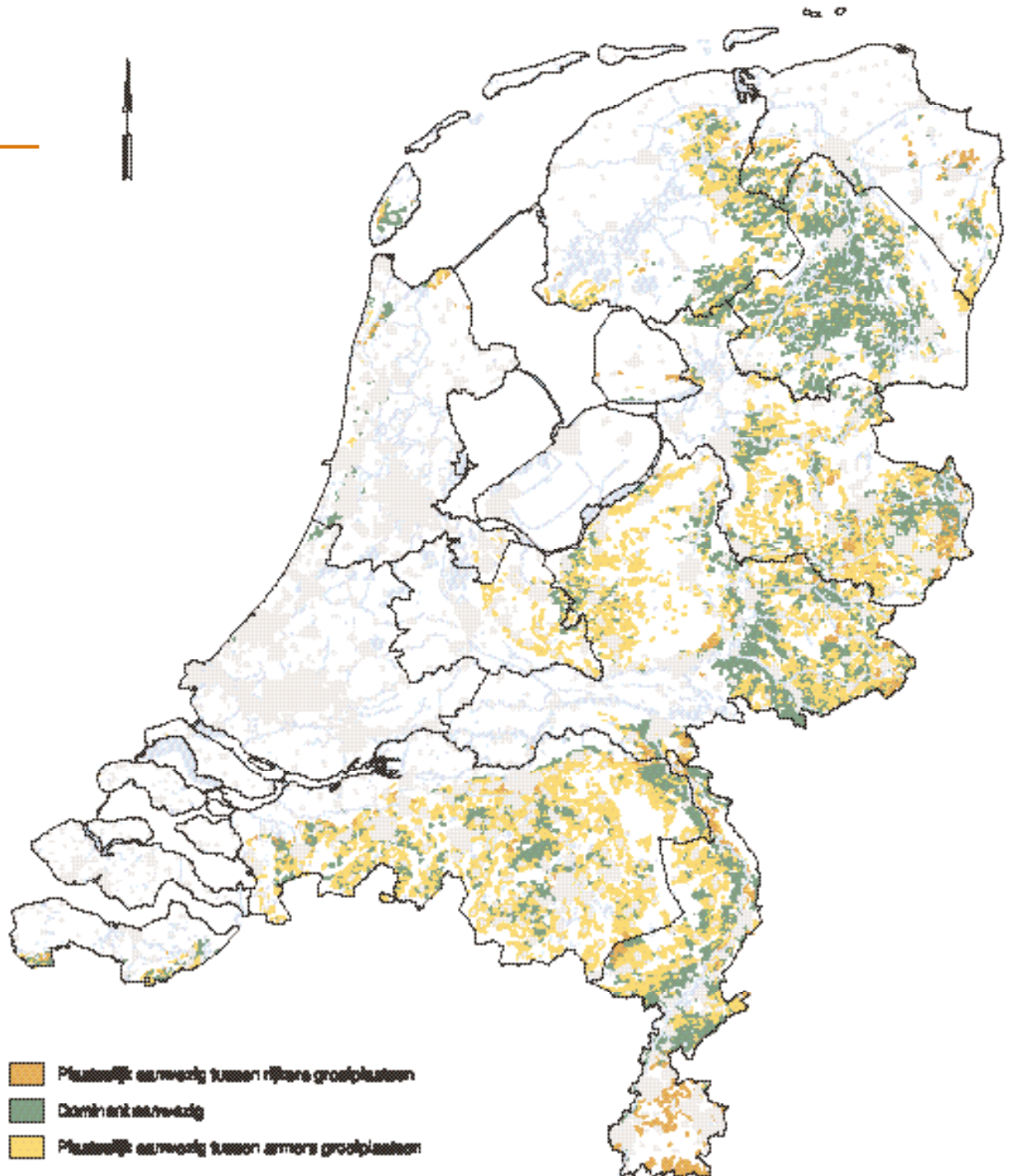
De resultaten van het onderzoek maken duidelijk dat zich in loofbossen op matig voedselrijke, verzuringsgevoelige groeiplaatsen onder boomsoorten met snel afbreekbaar strooisel een ondergroei kan ontwikkelen die *soortenrijker, bloemrijker en rijker aan 'oud- bossoorten'* is dan in een opstand met slecht afbreekbaar strooisel op dezelfde groeiplaats het geval is. Maar over welke groeiplaatsen in Nederland hebben wij het dan en waar komen zij voor?

Ons veldwerk had betrekking op zes zeer verschillende groeiplaatsen. Deze hadden echter een aantal kenmerken van bodem en grondwaterregime gemeenschappelijk. Door extrapolatie is getracht een beeld te geven van het totaal aan groeiplaatsen in Nederland waar de strooiselkwaliteit van doorslaggevend belang is voor de ontwikkeling van de ondergroei in bossen. Figuur 1 geeft de verspreiding van deze groeiplaatsen weer.

De kaart is gebaseerd op digitale gegevens van de 1:50 000 Bodemkaart van Nederland (bron: Alterra). Het betreft hier alle matig voedselrijke groeiplaatsen, die wel ontkalkt zijn (d.w.z. geen vrije kalk meer bevatten) maar wel nog over enige buffercapaciteit (voldoende calciumbezetting) beschikken. Een nadere inperking wordt gegeven door het grondwaterregime: (zeer) natte gronden worden, althans voor de meeste boomsoorten, minder kansrijk geacht. Bij de selectie van bodemeenheden is gebruik gemaakt van de beschrijvingen van de verschillende eenheden door Steur & Heijink (1991), de toelichtingen bij diverse kaartbladen van de Bodemkaart van Nederland (schaal 1:50.000; bron: Stiboka) en gegevens in het Bo-

Figuur 1. Groeiplaatsen waar een alternatieve boomsoortenkeuze de soortenrijkdom van de ondergroei bevordert (ontwikkeling van een Quercus-Fagetum-bos).

Figure 1. Sites in which an alternative selection of tree species increases the species diversity of the undergrowth (development of a Quercus-Fagetum forest).





demkundig Informatie Systeem (bron: Alterra). Een nadere uitwerking wordt gegeven in het kader *Kansrijke situaties*. Voor meer details over de relevante bodemkenmerken en drempelwaarden zie Hommel et al. (2002).

Het kaartbeeld is echter niet meer dan indicatief. De exacte drempelwaarden van de relevante bodemkenmerken zijn namelijk niet absoluut, maar groeiplaatsafhankelijk (zie hierboven) en praktijkproeven met een alternatieve boomsoortsamenstelling zullen ongetwijfeld tot aanpassing van onze definitie van kansrijke situaties leiden. Dergelijke proeven ontbreken echter vooralsnog. Duidelijk is wel dat het hier om een substantieel deel van het Nederlandse bosareaal gaat.

Bij de bepaling van kansrijke groeiplaatsen is uitgegaan van strenge drempelwaarden, zowel ten aanzien van zuurgraad en basenhuishouding, als van het grondwaterregime. Ook buiten deze meest kansrijke range van bosgroeiplaatsen kan echter sprake zijn van positief te waarderen 'rijk strooisel-effecten'. Dit geldt zowel op rijkere en natere groeiplaatsen (Feijen & Van Ooijen, 2002; Hommel et al., 2003), als aan de arme kant van het ecologisch spectrum. De ontwikkeling van het lindenbos bij Doorwerth bewijst dat zelfs op relatief zure en voedselarme bodem (zwak lemige stuwwalgrond) de bodemdegradatie geheel of gedeeltelijk is te herstellen.

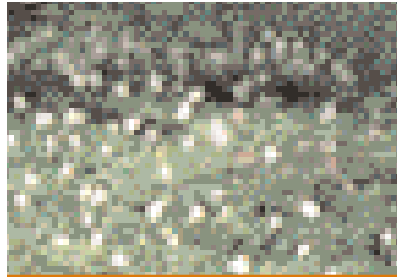
Ingrijpen of niets doen?

Het verband tussen boomsoort en ondergroei is voor de bosbeheerder van belang. Door in te grijpen in de boomsoortsamenstelling kan op een brede range van groeiplaatsen op relatief korte termijn het bos soortenrijker en bloemrijker worden gemaakt. Deze benadering past in het tegenwoordige bosbeleid waarbij grote oppervlakten als houtakker aangelegde bossen een multi-functionele doelstelling hebben gekregen: (LNV, 1993; Al, 1995; Van der Jagt et al., 2000).

Van belang voor de beheerder is ook dat de vestigingskans van oud-bossoorten blijkt samen te hangen met de door de boomsoort bepaalde strooiselkwaliteit. Daarnaast spelen uiteraard ook andere factoren een rol zoals moeder-materiaal, voormalig grondgebruik en fragmentatie van bosgebieden (Hermy, 1985; Grashof-Bokdam, 1997; Jacquemyn et al., 2000). In het natuurbeleid wordt tegenwoordig vooral op de laatstgenoemde factor zeer sterk de nadruk gelegd. Deze faunistisch geïnspireerde en vooral door modelstudies onderbouwde benadering is voor (oud-)bossoorten te eenzijdig: verbindinszones en 'stapstenen' hebben weinig zin als het vestigingsmilieu ongeschikt is (RIVM, 2000). Gezien de voortschrijdende verzuring en verarming van onze bosbodems is van een beheersstrategie van 'niets doen en wachten op oud-bossoorten' op de meeste plekken dan ook weinig heil te verwachten.

Kortom: ontwikkeling van natuurlijke, complete bosesystemen is naar onze mening niet realistisch indien alleen gekozen wordt voor een beheer van niets-doen of bosbegrazing, eventueel vooraf gegaan door inleidende ingrepen gericht op vergroting van de structuurdiversiteit. Onze bossen zijn daarvoor, botanisch én bodemchemisch te sterk verarmd. Wij willen daarom pleiten voor actief ingrijpen in de (boom)soortsamenstelling waarbij op een breed scala aan matig voedselrijke bosgroeiplaatsen soorten met een snelverterend strooisel bevorderd dan wel aangeplant worden. Het gaat hierbij met name om linde, es, esdoorn, iep en hazelaar.

Uitgaande van de kwaliteit en afbraaksnelheid van het bladstrooisel, lijkt de linde het best in staat de zuurgraad en voedingstoestand in de bovengrond op peil te houden en waar mogelijk te herstellen (o.a. Rackham, 1980; Sioen et al., 1991). Bovendien heeft linde geen neiging tot plaagvorming (zoals esdoorn), kent geen strikte beperkingen met betrekking tot vochtvoorziening (zoals es) en is niet



erg gevoelig voor ziekten (zoals iep). Van de genoemde boomsoorten verdient de linde dus onze bijzondere aandacht. Lindebomen hebben millennia lang het bos in onze streken gedomineerd maar zijn door toedoen van de mens als bosboom nagenoeg verdwenen (o.a. Zagwijn, 1986). Reïntroductie van linde op een breed scala aan groeiplaatsen zal daarom een belangrijke stap zijn in de richting van soortenrijker én natuurlijker ecosystemen. Op matig voedselrijke gronden hebben we het dan over de winterlinde; de mogelijkheden van de veeleisender zomerlinde zijn hier waarschijnlijk beperkt.

Dankwoord

Dit artikel werd geschreven in het kader van het Alterra-project 'Bodemkaart van de toekomst'. Het onderzoek werd verricht in opdracht van Staatsbosbeheer en de onderzoeksprogramma's 381 en 382 (DWK-LNV). Wij danken Jaap de Gruijter en Martin Knotters voor hun hulp bij de statistische bewerkingen en Folkert de Vries voor de vervaardiging van de kaart met kansrijke situaties.

Summary

Rich forests on poor soils? Alternative selection of tree species increases species diversity of the undergrowth in forests on acidification sensitive soils.

Patrick Hommel & Rein de Waal

Forest types, Litter quality, Ancient woodland species, Humus forms, Lime woods
Landschap 20 (2003)

Species diversity in most forests in the Netherlands is low, which is mainly due to young age, forestry practice which used to be directed at timber production only, and unfavourable site characteristics. In this paper it is argued that on a broad range of moderately poor, acidification sensitive types of parent material the choice of tree species is highly decisive for the species composition of the undergrowth.

On such intermediate sites, underneath oak, beech and coniferous trees (the species usually grown by foresters) a species poor herb layer develops. Conversely, lime, ash, elm, maple and hazel further an herb layer which has a significantly higher species diversity. Moreover, these tree species favor the occurrence of ancient woodland species. The key factor is considered to be litter quality, which directly effects the base and nutrients contents of the topsoils, and thus indirectly determines the floristic composition of the undergrowth. From literature data and our own results, it proves that small leaved lime (*Tilia cordata*) is best suited to maintain or restore the buffer capacity of the topsoils in our greatly impoverished forests. Reintroduction of this species, which has become virtually extinct in Dutch forest areas, is strongly recommended.

Literatuur

Al, E.J., 1995. Natuur in bossen (Ecosysteemvisie bos). Rapport nr. 14. IKC Natuurbeheer. Wageningen.

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

Bakker, H. de & J. Schelling, 1986. Systeem van bodemclassificatie voor Nederland. De hogere niveaus. Pudoc. Wageningen.

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

Foto 2: Rijk bloeiende Bosanemoon in oud lindenakhout op een zandige beekafzetting. De vegetatie herbergt veel oud-bossoorten. Het aangrenzend eikenbos is soortenarm en wordt gedomineerd door Adelaarsvaren. Foto: Patrick Hommel

Picture 2: Abundantly flowering Wood Anemone in an old lime coppice on sandy stream valley deposits. The vegetation is rich in ancient woodland species. The adjacent oak stand is poor in species and fully dominated by Bracken. Picture: Patrick Hommel

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

Duvigneaud, P. & S. Denaeyer-De Smet, 1973. Biological Cycling of Minerals in Temperate Deciduous Forests. In: D.E. Reichle (red.), Analysis of Temperate Forests Ecosystems: 199-225.

Ellenberg, H., 1996. Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer, dynamischer und historischer Sicht. 5^{de} druk. Ulmer. Stuttgart.

Emmer, I.E., J. Fanta, A. Th. Kobus, A. Kooijman & J. Sevink, 1998. Reversing borealization as a means to restore biodiversity in Central-European mountain forests – an example from the Krkonose Mountains, Czech Republic. Biodiversity and Conservation 7: 229-247.

Feijen, J.M. & D.C.C. van Oijen, 2002. The distribution of ancient woodland species in relation to humus characteristics, tree species and light. Thesis 2002-33. Forest Ecology and Forest Management / Nature Conservation and Plant Ecology. Wageningen-UR.

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.

Grashof-Bokdam, C.J., 1997. Colonization of forest plants: the role of fragmentation. IBN-Scientific Contributions. IBN-DLO. Wageningen.

Hartmann, F., 1951. Der Waldboden, Humus, Boden und Wurzeltypen als Standortsanzeiger. Österreichische Produktivitäts-Zentrum. Wien.

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.

Hermly, M., 1985. Ecologie en fytosociologie van oude en jonge bossen in Binnen-Vlaanderen. Dissertatie Rijksuniversiteit Gent.

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., T. Spek & R.W. de Waal, 2002. Boomsoort, strooiselkwaliteit en ondergroei op verzuringsgevoelige bodem; een verkennend literatuur- en veldonderzoek. Rapport 509. Alterra, Research Instituut voor de Groene Ruimte, Wageningen.

Hommel, P.W.F.M., T. Spek & R.W. de Waal, 2003. Oude lindenbossen op Jutland; referentiebeelden voor bosontwikkeling in Nederland? NBT 74(2): 13-21.

Hommel, P.W.F.M. & R.W. de Waal, 2003. Boomsoort bepaalt bostype op verzuringsgevoelige bodem. Stratiotes 23: 3-19.



- 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.*
- 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.
- Jagt, J.L. van der, J.M. Paasman, L.A.S. Klingen, M.R. Houtzagers & C.J.F. Konings, 2000.** Geïntegreerd bosbeheer. Praktijk, voorbeelden en achtergronden. Expertisecentrum LNV, Ministerie van LNV. Wageningen.
- Jahn, G., 1979.** Zur Frage der Buche im nordwestdeutschen Flachland. *Forstarchiv* 50(5): 85-95.
- Jenny, H., 1961.** Derivation of state factor equations of soils and ecosystems. *Proc. Soil Sci. Soc. Am.* 25(5).
- Kemmers, R.H., 1990.** De stikstof- en fosforhuishouding van mesotrofe standplaatsen in relatie tot mogelijkheden van aanvoer van gebiedsvreemd water. *Utrecht plant ecology news report* 10: 7-22.
- Kemmers, R.H. & R.W. de Waal, 1999.** Ecologische typering van bodems. Deel 1: Raamwerk en humusvormtypologie. Rapport 667-1. Staring Centrum. Wageningen.
- 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* 100: 27-36.
- Kuiters, A.T., 1987.** Phenolic acids and plant growth in forest ecosystems. Proefschrift VU. Free University Press. Amsterdam.
- LNV, 1993.** Bosbeleidsplan. Regeringsbeslissing. Ministerie van Landbouw, Natuurbeheer en Visserij, Den Haag.
- Miles, J., 1985.** The pedogenetic effects of different species and vegetation types and the implications of succession. *Journal of Soil Science* 36: 571-584.
- Muys, B., 1991.** Strooisel en humus: onbekend is onbemind. *Groene band* 83-84: 11-35. Gent.
- Muys, B., 1993.** Synecologische evaluatie van regenwormactiviteit en strooiselafbraak in de bossen van het Vlaams gewest als bijdrage tot een duurzaam bosbeheer. Proefschrift Universiteit Gent.
- Neiryck, J. S. Mirtcheva, G. Sioen & N. Lust, 2000.** Impact of *Tilia platyphyllos* Scop., *Fraxinus excelsior* L., *Acer pseudoplatanus* and *Fagus sylvatica* L. on earthworm biomass and physico-chemical properties of a loamy topsoil. *Forest Ecology and Management* 133: 275-286.
- Nordén, U., 1994.** Influence of broad-leaved tree species on pH and organic matter content of Forest Topsoils in Scania, South Sweden. *Scandinavian Journal of Forest Research* 9: 1-8.
- Persson, S., N. Malmer & B. Wallen, 1987.** Leaf litter fall and soil acidity during half a century of secondary succession in a temperate deciduous forest. *Vegetatio* 73: 31-45.
- Rackham, O., 1980.** *Ancient Woodland; its history, vegetation and uses in England.* Edward Arnold. London.
- Rehfüss, K.E., 1990.** *Waldböden; Entwicklung, Eigenschaften und Nutzung.* Parey. Hamburg.
- RIVM, 2000.** *Natuurbalans 2000.* Samson. Alphen aan de Rijn.
- Scheffer, F., P. Schachtschabel, H.P. Blume, K.H. Hatge & U. Schwertmann, 1982.** *Lehrbuch der Bodenkunde.* 11^{de} druk. Enke, Stuttgart.
- 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.
- Steur, G.G.L. & W. Heijink, 1991.** Bodemkaart van Nederland schaal 1:50000. Algemene begrippen en indelingen. 4^{de} uitgave. Staring Centrum. Wageningen.
- Stevenson, F.J., 1982.** *Humus chemistry: genesis, composition, reaction.* Wiley. New York.
- 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.
- 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.
- Werf, S. van der, 1991.** *Bosgemeenschappen. Natuurbeheer in Nederland.* Deel. 5. Pudoc. Wageningen.
- 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.
- Zagwijn, W.H., 1986.** *Nederland in het Holoceen. Geologie in Nederland, deel 1.* Uitgave Rijks Geologische Dienst. Haarlem.