VB MA 6

526D08

EEN VERGELIJKEND ECOLOGISCH ONDERZOEK IN OPSTANDEN VAN *QUERCUS BOREALIS* MICHX *F.* EN *QUERCUS ROBUR* L.

A COMPARATIVE ECOLOGICAL STUDY IN STANDS OF *QUERCUS BOREALIS* MICHX *F.* AND *QUERCUS ROBUR* L.

PROEFSCHRIFT

TER VERKRIJGING VAN DE GRAAD
VAN DOCTOR IN DE LANDBOUWKUNDE
OP GEZAG VAN DE RECTOR MAGNIFICUS IR. W. DE JONG,
HOOGLERAAR IN DE VEETEELTWETENSCHAP,
TE VERDEDIGEN TEGEN DE BEDENKINGEN
VAN EEN COMMISSIE UIT DE SENAAT
DER LANDBOUWHOGESCHOOL TE WAGENINGEN
OP VRIJDAG 28 JUNI 1957 TE 16 UUR

DOOR

J. G. P. M. SMEETS

STAATSDRUKKERIJ EN UITGEVERIJBEDRIJF
1957

1m = 104577

EEN VERGELIJKEND ECOLOGISCH ONDERZOEK IN OPSTANDEN VAN *QUERCUS BOREALIS* MICHX *F.* EN *QUERCUS ROBUR* L.

A COMPARATIVE ECOLOGICAL STUDY IN STANDS OF *QUERCUS BOREALIS* MICHX *F.* AND *QUERCUS ROBUR* L.

Dit proefschrift met stellingen van

JAN GIJSBERTUS PETER MARIA SMEETS,
landbouwkundig ingenieur,

geboren te Schijndel, 21 augustus 1924,
is, gezien het oordeel van wijlen
PROF. DR. G. HOUTZAGERS,
onder wiens leiding het bewerkt is,
goedgekeurd door de promotor,
DR. J. H. BECKING,
hoogleraar in de houtmeetkunde, de bosbedrijfseconomie, de bosbedrijfsregeling en de houtteelt en bosbescherming in de tropen.

De Rector Magnificus
der Landbouwhogeschool,

W. DE JONG

Wageningen, 27 mei 1957.

EEN VERGELIJKEND ECOLOGISCH ONDERZOEK IN OPSTANDEN VAN *QUERCUS BOREALIS* MICHX *F.* EN *QUERCUS ROBUR* L.

A COMPARATIVE ECOLOGICAL STUDY IN STANDS OF *QUERCUS BOREALIS* MICHX *F.* AND *QUERCUS ROBUR* L.

PROEFSCHRIFT

TER VERKRIJGING VAN DE GRAAD
VAN DOCTOR IN DE LANDBOUWKUNDE
OP GEZAG VAN DE RECTOR MAGNIFICUS IR. W. DE JONG,
HOOGLERAAR IN DE VEETEELTWETENSCHAP,
TE VERDEDIGEN TEGEN DE BEDENKINGEN
VAN EEN COMMISSIE UIT DE SENAAT
DER LANDBOUWHOGESCHOOL TE WAGENINGEN
OP VRIJDAG 28 JUNI 1957 TE 16 UUR

DOOR

J. G. P. M. SMEETS

STAATSDRUKKERIJ UITGEVERIJBEDRIJF
1957

INHOUD

Blz.

WOORD VOORAF

I. INLEIDING 1

II. QUERCUS BOREALIS MICHX F. 6
1. Algemeen 6
2. Het voorkomen van *Quercus borealis* in de U.S.A. 10
3. Ervaringen met *Quercus borealis* buiten zijn natuurlijk verspreidingsgebied 12

III. INLEIDEND ONDERZOEK EN TOEGEPASTE METHODIEK 15
1. Inleidend onderzoek 15
2. Beschrijving der proefperken 21
3. Methodiek van het onderzoek 26

IV. BIOTISCHE GROEIPLAATSFACTOREN 29
1. De wortelontwikkeling 29
2. Het blad en het strooisel 48
3. De bodemfauna 61
4. De flora 72
5. De biologische bodemactiviteit 87

V. EDAFISCHE GROEIPLAATSFACTOREN 92
1. De constante edafische groeiplaatsfactoren 92
2. De variabele edafische groeiplaatsfactoren 94
a. De structuur 94
b. De aëratie 101
c. De vochthuishouding 104
d. De chemische grond- en strooiselanalyses 114

VI. KLIMATOLOGISCHE GROEIPLAATSFACTOREN 122
1. Vergelijking van het klimaat in het natuurlijke verspreidingsgebied van *Quercus borealis* en in Nederland 122
2. Het licht in de opstanden 132

VII. DE ECONOMISCHE BETEKENIS VAN QUERCUS BOREALIS MICHX F. 136

VIII. SAMENVATTING EN CONCLUSIES 145

SUMMARY 150

LITERATUUR 156

Dit proefschrift verschijnt tevens als No. 63.6 in de reeks Verslagen van Landbouwkundige Onderzoekingen.

Aan mijn ouders
Voor mijn vrouw en onze kinderen

WOORD VOORAF

Bij het verschijnen van dit proefschrift benut ik gaarne de gelegenheid allen te danken, die mij bij de samenstelling van deze dissertatie terzijde gestaan hebben.

In het bijzonder gaat mijn dank uit naar wijlen de Hooggeleerde HOUTZAGERS, bij wie dit proefschrift tot stand is gekomen. Het was hem evenwel niet meer gegeven als promotor te fungeren. Zijn belangstelling was voor mij van grote betekenis; gedurende mijn studie heb ik in vele opzichten van zijn gewaardeerde raadgevingen en kritische opmerkingen mogen profiteren. Zijn praktisch inzicht en ervaring vulden mijn tekort in deze aan. Het proefschrift zal voor mij een blijvende herinnering aan hem zijn.

Hooggeleerde PROMOTOR, U dank ik voor de welwillendheid, waarmee U deze taak hebt overgenomen en voor het feit, dat U zich in zo een korte tijd in de onderhavige materie hebt willen inwerken.

Hooggeleerde SCHUFFELEN, voor Uw waardevolle adviezen en medewerking door ook Uw laboratorium voor enige onderzoekingen beschikbaar te stellen ben ik U zeer erkentelijk.

U, zeergeleerde VAN VLOTEN, wil ik gaarne danken voor de verleende gastvrijheid op het Bosbouwproefstation "De Dorschkamp", alwaar ik vele onderzoekingen heb mogen verrichten.

Ir. H. A. J. VERHEY, U was mij zeer ter wille; door Uw tussenkomst gaf de A.B.T.B. mij de gelegenheid dit proefschrift samen te stellen. Hiervoor ben ik U veel dank verschuldigd.

Ir. C. P. VAN GOOR, jou dank ik voor je moeite en de bereidwilligheid, waarmee jij en je medewerkers ter beschikking stonden. CON, aan ons samenwerken zal ik een zeer prettige herinnering behouden.

Dr. J. VAN DER DRIFT, ook jouw medewerking bij het fauna-onderzoek heb ik zeer gewaardeerd.

Zeker niet in de laatste plaats gaat mijn dank uit naar mijn vrouw, die voor mij een bijzonder grote steun was, en mijn ouders.

Ook past mij een woord van dank aan de eigenaars en de beheerders van de verschillende objecten, waar de onderzoekingen werden verricht.

Daar het mij niet mogelijk is al degenen te noemen, die op enigerlei wijze bij dit proefschrift waren betrokken, wil ik tenslotte volstaan met allen te danken voor de mij geboden hulp, in welke vorm dan ook.

I. INLEIDING

Het type bos, dat van nature op een gegeven groeiplaats voorkomt, wordt bepaald door klimaat en bodem. Onder natuurlijke omstandigheden zal zich hier — mits geen buitengewone factoren zoals b.v. branden, natuurrampen, veeweiden en menselijk ingrijpen de natuurlijke ontwikkeling verstoren — op de duur een bostype ontwikkelen, dat de klimatologische en bodemkundige eindfase of climaxassociatie is van de groeiplaats in kwestie.

Bij het huidige klimaatstype ligt Nederland van nature in het gebied van het winterkale loofhoutbos. Binnen dit klimatologische gegeven vormden zich verschillende associaties, afhankelijk van de gegeven kwaliteit en vochttoestand van de bodem, maar alle binnen het raam van het winterkale loofhoutbos.

Tot in het midden der 18e eeuw bestond nagenoeg het gehele Nederlandse bosareaal uit loofhout. Op het einde der 18e en in het begin der 19e eeuw werd dit algemene karaktertype in sterke mate aangetast. Uit economische overwegingen werd veel woeste grond met naaldhout bebost en werden vele min of meer verwaarloosde loofhoutbossen in naaldhoutopstanden omgezet. Door overmatige kap waren bovendien reeds vele loofhoutbossen verdwenen en voor cultuurland bestemd. Mede onder invloed van de HARTIG'se leer werden ook in ons land op grote schaal éénsoortige en gelijkjarige opstanden met groveden aangelegd. Naar men meende, konden met deze houtsoort de beste financiële resultaten worden behaald. Hierbij kwam, dat door de lage eisen, die de groveden aan de bodem stelt, deze zeer geschikt leek voor bebossing van de woeste gronden. Deze gronden behoorden voor een zeer groot percentage tot de zg. absolute bosgronden d.w.z. tot die gronden, die in die tijd door hun kwaliteit of door hun ligging minder geschikt waren voor de landbouw. De groveden werd zelfs verschillende generaties achtereen op dezelfde groeiplaats in cultuur gebracht. Hierbij gold in de eerste plaats de economische overweging om op goedkope en doeltreffende wijze hout te produceren. De vraag, in hoeverre de cultuur van deze van nature in Nederland niet-inheemse houtsoort op de duur mogelijk en economisch verantwoord zou zijn, achtte men toentertijd van ondergeschikte betekenis.

In de boreale periode was de groveden in Nederland een inheemse houtsoort. In het Atlanticum evenwel werd hij door het toen maritiem wordende klimaatstype verdrongen naar het oosten, naar meer continentale gebieden. Els en hazelaar, later eik, iep, linde en es, kwamen in zijn plaats. Bij het huidige, eveneens maritieme klimaatstype is de groveden in Nederland dus niet inheems. Zijn natuurlijk verspreidingsgebied omvat nu het grootste gedeelte van Noord- en Oost-Europa en Noord-Azië.

De ontwikkeling van de Nederlandse houtopstanden heeft de laatste 175 jaar voornamelijk plaatsgevonden in de richting van naaldhoutopstanden.

Terwijl in 1833 het Nederlandse bos voor 19% uit naaldhout bestond, blijkt volgens de bosstatistiek van 1939/1942 het naaldhoutareaal tot 69,3% te zijn uitgebreid. Groveden neemt ongeveer 55% van het totale bosareaal in. Douglas, lariks, fijnspar, zilverden en zeeden blijven sterk op de achtergrond.

Van het totale Nederlandse bosareaal is 64,6% particuliere eigendom. Vooral voor deze groep bosbezitters zal de opbrengst en dus de rentabiliteit van het door hen geïnvesteerde kapitaal een factor van grote betekenis zijn. Bij de keuze van houtsoorten voor de aanleg van opstanden zal dus het te verwachten rendement een factor zijn, die zich bij deze keuze ongetwijfeld sterk zal laten gelden. In feite geldt dit dus voor een groot gedeelte van het Nederlandse bosareaal.

Waar de jaarlijkse houtbehoefte in Nederland momenteel ongeveer 5½ miljoen m^3 bedraagt en de eigen produktie slechts circa 12% hiervan beloopt, is bovendien ook vanuit het oogpunt van een grotere zelfvoorziening iedere opvoering van de eigen houtproduktie zeer belangrijk. Dit kan bereikt worden door de aanleg van cultures met snel groeiende houtsoorten, die dus een betrekkelijk korte economische omlooptijd hebben, maar die bovendien ook met betrekking tot de kwaliteit en de aard van het hout zoveel mogelijk beantwoorden aan de behoefte.

Het is dus niet te verwonderen, dat op de absolute bosgronden met hun geringe produktiecapaciteit — die in Nederland een groot percentage van het bosareaal uitmaken — de groveden op grotere schaal in cultuur werd gebracht. Deze houtsoort immers geeft naast zijn betrekkelijk korte omlooptijd, zijn betrekkelijk geringe eisen aan de bodem en zijn eenvoudige exploitatie bovendien nog redelijke rendementen. Bovendien was vanwege de grote en permanente vraag door de mijnen naar juist deze houtsoort de teelt van groveden ook bedrijfszeker. Het resultaat is evenwel, dat een naaldhoutsoort, die van nature in ons maritiem klimaat niet inheems is, als opstandsvorm overheerst, terwijl de natuurlijke climaxontwikkeling van Nederland het winterkale loofhoutbos als karaktertype kent. Dit natuurlijke Nederlandse loofhoutbos met als kenmerkende soorten eik, haagbeuk, berk e.a. kon noch kwalitatief noch kwantitatief aan de binnenlandse vraag naar hout beantwoorden en evenmin in rendement met de groveden wedijveren.

Als reactie op de bedrijfseconomische richting van HARTIG c.s., die, zoals uit eerdergenoemde cijfers blijkt, ook in Nederland sterk opgang heeft gemaakt, kwam tegen het einde van de vorige eeuw in de bosbouw de biologische richting naar voren, die in Nederland in VAN SCHERMBEEK een krachtige voorvechter vond.

Als gevolg van de cultures met grote, gelijkjarige en éénsoortige opstanden met de van nature niet-inheemse groveden — in vele gevallen verschillende generaties achtereen — meende men nl. een achteruitgang van de produktiviteit van de grond en van de boniteit van de opstand te con-

stateren. VAN SCHERMBEEK wees o.a. op het gevaar van degeneratie van de grond. Door toevoeging van loofhout in naaldhoutopstanden, hetzij in gelijktijdige menging, hetzij later door onderzaaiing of onderplanting, meende men de gevaren, verbonden aan de cultures van zuivere naaldhoutopstanden, te kunnen ontgaan of te kunnen verminderen. Bovendien kon men op deze wijze het risico verminderen, dat bepaalde beschadigingen of aantastingen in die grote, éénsoortige opstanden een catastrofaal karakter zouden kunnen aannemen. De naaldhoutopstanden en in dit geval de grovedenopstanden dienden zelfs op de armste gronden te worden gemengd met loofhoutsoorten. Vervanging van naaldhout door bepaalde loofhoutsoorten, welke zelfs ook op deze gronden nog tot een zekere rentabiliteit zouden kunnen komen, was een verdergaande gedachte.

Als uitvloeisel van deze biologische ontwikkeling in de bosbouw onder leiding van VAN SCHERMBEEK, ERDMANN e.a., en uit de overweging, dat men met niet-inheemse houtsoorten mogelijk de rentabiliteit van het bosbedrijf zou kunnen opvoeren, zocht men naar andere loofhoutsoorten, die

1. geringe eisen aan de groeiplaats stelden, zoveel mogelijk overeenkomend met de eisen van de groveden,
2. zich in het natuurlijke loofhoutbos hier te lande zouden kunnen aanpassen,
3. een snelle groei hadden,
4. een goede kwaliteit hout produceerden,
5. in vergelijking met de inlandse houtsoorten een hoger rendement hadden.

Als een van de houtsoorten, die aan voornoemde eisen zou kunnen voldoen, is o.a. belangstelling ontstaan voor *Quercus borealis* MICHX *f.* Deze houtsoort leek ook geschikt om als menghoutsoort in grovedenopstanden de bodemtoestand te verbeteren. Bovendien, zo meende men, zou door aanleg van nieuwe cultures met deze houtsoort het risico vermeden kunnen worden, dat door jarenlange cultures met groveden het produktievermogen van de groeiplaats werd gereduceerd. Immers in een produktief en duurzaam bosbedrijf mogen de veranderlijke produktiefactoren, waartoe o.a. de fysische en chemische bodemfactoren behoren, onder invloed van het produktieproces noch kwalitatief noch kwantitatief enige achteruitgang vertonen ten opzichte van de uitgangstoestand. Het rendement van een bepaalde cultuur op een gegeven groeiplaats zal eerst dan ook een reëel rendement zijn.

Een belangrijke factor voor de instandhouding van het produktievermogen van de bodem is o.a. een goede humificering en mineralisatie van het strooisel. Hierdoor zal gedurende het gehele produktieproces de circulatie van de in

FIG. 1.

Opstand van *Quercus robur* te Delden

FIG. 1.

Quercus robur stand at Delden

omloop zijnde voedingsstoffen zo snel mogelijk kunnen geschieden. Het beschikbare voedingsstoffenkapitaal zal dientengevolge zo min mogelijk afnemen en de elementen zullen weer spoedig voor opname ter beschikking komen, terwijl tevens een verhoging van het adsorptiecomplex van de grond onder invloed van infiltratie van echte humusstoffen kan plaatsvinden. Van groot belang is het daarom, dat de biologische bodemactiviteit in een gunstige toestand verkeert en blijft verkeren, verantwoordelijk als deze factor mede is voor de strooiselafbraak.

Het doel van het onderhavige onderzoek is te analyseren de aard en de grootte van de invloed zowel van de opstanden bestaande uit *Quercus borealis* op de bodem als omgekeerd ook van de bodem op deze houtsoort. Het onderzoek geschiedde vergelijkend. Van de twee houtsoorten *Quercus borealis* en *Quercus robur* werd de wisselwerking tussen groeiplaats en respectieve houtsoorten onderzocht. *Quercus robur* werd als vergelijkingsobject gekozen, omdat deze houtsoort tot hetzelfde geslacht behoort als *Quercus borealis*, in Nederland inheems is en tevens talrijker verspreid in opstandsvorm voorkomt dan *Quercus petraea*.

Vanzelfsprekend kwam daarbij ook de vraag naar voren of *Quercus borealis* wel een geschikte houtsoort is voor onze absolute bosgronden, die in vele gevallen een betrekkelijk arme waterhuishouding en een relatief geringe chemische rijkdom hebben.

Aan de andere kant is het de vraag of *Quercus borealis* de duurzaamheid van het produktievermogen van de groeiplaats in stand houdt, en, indien dit niet het geval is, in welke richting zich de bodem (met andere woorden: de fysische, chemische en biotische groeiplaatsfactoren) onder invloed van deze houtsoort ontwikkelt. Beïnvloedt hij de groeiplaats gunstig of ongunstig? Resumerend is dus het probleem: Is in verband met de bosbouwkundige verhoudingen hier te lande *Quercus borealis* een houtsoort, die aanbeveling of voorkeur verdient zowel vanwege zijn eisen aan en zijn invloed op de groeiplaats als vanwege zijn houtproduktie en houtkwaliteit?

PROMOTIE IN DE SENAATSKAMER, HERENSTRAAT 18

RECEPTIE NA AFLOOP VAN DE PROMOTIE

IN HET AULAGEBOUW, GENERAAL FOULKESWEG 1a

II. QUERCUS BOREALIS MICHX F.

1. Algemeen

Zowel in Europa als in de Verenigde Staten van Noord-Amerika is het genus "*Quercus*" het belangrijkste geslacht van loofhoutsoorten. Over de gehele wereld omvat het meer dan 200 soorten, waarvan er behalve de talrijke variëteiten en tussenvormen in de Verenigde Staten reeds meer dan 60 voorkomen.

Het geslacht *Quercus* van de orde *Fagales* en familie *Fagaceae* of *Cupuliferae* wordt op botanische kenmerken meestal gesplitst in drie subgenera, nl. *Cyclobalanopsis*, *Erythrobalanus* en *Lepidobalanus*. De twee laatstgenoemde subgenera worden verder ieder onderverdeeld in verschillende secties.

Quercus borealis behoort tot de sectie *Rubrae* ("red oaks") van het subgenus *Erythrobalanus*. De Europese eiken *Quercus robur* L. en *Quercus petraea* Liebl. worden botanisch ingedeeld bij de sectie *Robur* van het subgenus *Lepidobalanus*.

Tot het subgenus *Lepidobalanus* behoren bovendien in de sectie *Prinus* de zogenaamde "true white oaks" met o.a. *Quercus alba* L.

Als botanisch onderscheid tussen deze beide subgenera kan men opmerken, dat de bladeren van het subgenus *Erythrobalanus*, indien zij niet gaafrandig zijn, gepunte lobben hebben, dat de binnenwand van de vrucht viltig behaard is en de vrucht steeds 2-jarig is. In tegenstelling hiermede hebben de bladeren van het subgenus *Lepidobalanus*, indien zij niet gaafrandig zijn, afgeronde lobben; de binnenwand van de vrucht is onbehaard. Bij de sectie *Robur* zijn de eikels 1-jarig.

De "red oaks" van de sectie *Rubrae*, waarvan de voornaamste soorten zijn *Quercus borealis* Michx *f.* ("Amerikaanse eik"), *Quercus palustris* Muenchh. (moeraseik), *Quercus coccinea* Muenchh. (scharlaken eik) en *Quercus falcata* Michx ("southern red oak"), vertonen in de herfst gewoonlijk een rode of oranje verkleuring van het blad. Dit typische kenmerk van b.v. *Quercus borealis* Michx *f.* komt in tegenstelling met de Nederlandse benaming voor deze houtsoort i.c. "Amerikaanse eik" meer tot uiting o.a. in de Engelse, Franse en Duitse benaming, die respectievelijk "red oak" of "northern red oak", "chêne rouge de l'Amérique" en "Roteiche" luidt.

De voornaamste botanische kenmerken van deze vier houtsoorten zijn de volgende (Houtzagers 1954, Göhre—Wagenknecht):

De bladeren van *Quercus borealis* Michx *f.* zijn groot en langwerpig, 9—26 cm lang, 5—19 cm breed, omgekeerd eivormig, onregelmatig gelobd tot ongeveer halfweg de hoofdnerf; de lobben zijn toegespitst en min of meer driehoekig. De bovenzijde van het blad is kaal en donkergroen, de onderzijde is in de nerfoksels enigszins bruinachtig behaard. De bladvoet is afgeplat en enigszins wigvormig. De bladsteel is 2—5 cm lang.
De knoppen zijn eivormig, 3—6 mm lang, toegespitst, donkerrood, de knopschubben gewimperd.

De twijgen zijn kaal, donkerrood met gele lenticellen.
De bloemen verschijnen in mei; de mannelijke katjes zijn 4—10 cm lang, de vrouwelijke bloempjes groen en kortgesteeld in de oksels der bladeren.
De vrucht is in het 2e jaar rijp en zeer kort gesteeld, 2—2,5 cm lang, met platte basis en ronde kop, verder niet ei- maar cylindervormig.
De binnenwand van de vrucht is viltig behaard, de cupula zeer plat; zij omsluit de eikel voor ongeveer 1/3—1/4 gedeelte met een 6—10 mm hoge rand, die bovenaan naar binnen is gebogen. De bovenste rand van de cupula is enigszins behaard. De schubben van de cupula zijn zeer aaneengesloten.
De schors van de stam is glad en grijs.

De bladeren van *Quercus palustris* MUENCHH. zijn kleiner (7—15 cm lang) dan van *Quercus borealis*, aan de voet smal wigvormig uitlopend; de lobben zijn dieper ingesneden bijna tot op de hoofdnerf; de onderzijde is in de nerfoksels en soms langs de nerven donkerbruinachtig behaard. De eikels zijn zeer klein, ongeveer 1 cm lang, hoogstens aan de basis soms tot op 1/3 door de cupula omvat als bij *Quercus borealis*. Bladsteel 2,5 cm lang. De knoppen zijn kastanjebruin, glad en spitser, minder eivormig dan die van *Quercus borealis*, kleiner dan 4 mm.
De schors is grijsbruin, gladder dan van *Quercus borealis*.

Quercus coccinea MUENCHH. lijkt veel op *Quercus palustris*. De bladlobben zijn meer cirkelvormig ingesneden, de lobben zijn smaller dan de insnijdingen, die tot 3/4 van de nerflengte kunnen zijn. Aan de onderzijde der bladeren (7,5—15 cm lang) in de nerfoksels vindt men een enigszins grijze beharing. De bladvoet is meer afgeplat dan bij *Quercus palustris*, soms enigszins wigvormig uitlopend. Bladsteel 3—6 cm, gewoonlijk iets langer dan bij *Quercus palustris*. Eikels 1—2,5 cm lang, zittend, ongeveer tot de helft door de cupula omvat. De knoppen zijn meer afgerond en donkerbruinrood, 3—6 mm lang.

Quercus falcata MICHX heeft bladeren (8—20 cm lang), die of alleen aan de top of geheel en zeer diep zijn gelobd. Lobben lang, smal, enigszins sikkelvormig en gepunt, insnijdingen tot 4/5 van het blad. De onderzijde der bladeren is grijs of geelachtig behaard. De bladvoet is wigvormig, vaak op het uiteinde enigszins afgerond. Bladsteel 2,5—4,5 cm.De eikel, ongeveer 1 cm lang, is zittend en klein (als bij *Quercus palustris*). De vorm van de cupula en eikel is dezelfde als bij *Quercus borealis*. De knoppen zijn meer eivormig, kastanjebruin, 3 mm lang.

Doordat enkele Amerikaanse eikesoorten, met name *Quercus borealis*, waarvan door verschillende auteurs ook nog de variëteit *maxima* wordt genoemd, en *Quercus falcata* zeer veel botanische overeenkomst vertonen, en de specifieke verschillen tussen deze houtsoorten aanvankelijk door de ontdekkers en eerste auteurs minder nauwkeurig zijn beschreven, is er naderhand een verwarring in de nomenclatuur van deze soorten ontstaan. De betrekkelijk onvolledige beschrijvingen konden niet nauwkeurig meer voor de betreffende houtsoort worden geïnterpreteerd vanwege die grote onderlinge botanische overeenkomst.

De "Amerikaanse eik", in Nederland momenteel algemeen bekend onder de naam *Quercus borealis*, werd voorheen aangeduid met de naam *Quercus rubra* LINNAEUS. In zijn "Species Plantarum" (1753, pag. 996) geeft LINNAEUS een beschrijving van de door hem bedoelde soort, die evenwel zeer onvolledig en vaag is:
"*Quercus* (*rubra*) foliis obtuse sinuatis setaceo-mucronatis" (bladeren gelobd of gegolfd en met naaldvormige punten).

Zeer waarschijnlijk is deze beschrijving niet geschied aan de hand van origineel materiaal, maar met behulp van afbeeldingen door CATESBY en PLUKENET verstrekt.

Du Roi beschrijft in "die Harbkesche wilde Baumzucht" (1772, deel II, pag. 265): "*Quercus* (*rubra*) foliis ovato-oblongis obtuse sinuatis: angulis setaceo-mucronatis".

Deze beschrijving is praktisch niet veel beter dan die van Linnaeus. De afbeeldingen in zijn publikatie gelijken evenwel zeer veel op de bekende "Amerikaanse eik" in tegenstelling met de afbeeldingen van het aan Linnaeus bekende bladtype. Men neemt dan ook in het algemeen aan, dat de beschrijving van du Roi is geschied aan de hand van origineel materiaal.

Rehder noemt de in West-Europa als *Quercus rubra* L. bekend staande soort in 1927 *Quercus borealis* Michx *f.* De door Linnaeus beschreven soort is evenwel volgens Rehder, Sargent (1922) en Valckenier Suringar niet de in West-Europa bekende "Amerikaanse eik".

De in West-Europa bekende soort — door du Roi dus reeds als "*rubra*" beschreven — is door F. A. Michaux *filius* in 1819 beschreven als *Quercus borealis*. Michaux beschreef *Quercus ambigua* in 1812; in het algemeen wordt aangenomen, dat dit een synoniem voor *Quercus borealis* is. Vanwege het feit evenwel, dat er reeds een eikensoort met de naam *Quercus ambigua* H.B.K. bestond, is deze oudere soortnaam voor de later *Quercus borealis* genoemde houtsoort komen te vervallen.

Rehder (1947) geeft de volgende benamingen voor de respectieve houtsoorten, die bij deze naamsverwarring zijn betrokken:

1. *Quercus borealis* Michx *f.* = *Quercus ambigua* Michx *f.*, niet H.B.K. = *Quercus rubra var. ambigua* Fern.
   In cultuur gebracht: 1800. In Ver. Staten genoemd "northern red oak".

2. *Quercus borealis maxima* (Marsh.) Ashe = *Quercus rubra* du Roi, niet L. = *Quercus maxima* Ashe.
   In cultuur gebracht: 1724. In Ver. Staten genoemd "eastern red oak".

3. *Quercus falcata* Michx = *Quercus rubra* L., niet du Roi = *Quercus digitata* Sudw. = *Quercus triloba* Michx = *Quercus cuneata* Rehder, niet Wangh.
   In cultuur gebracht: vóór 1763. In Ver. Saten genoemd "southern red oak", "spanish oak".

In het algemeen neemt men dus aan, dat de door Linnaeus beschreven "Amerikaanse eik" niet de in West-Europa bekende soort is, maar dat de beschrijving van Linnaeus van *Quercus rubra* L. eerder betrekking heeft op *Quercus falcata* Michx. Valckenier Suringar toonde dit ook aan in een uitvoerige beschrijving van deze nomenclatuurverwarring der verschillende soorten en synoniemen. Hij noemt *Quercus borealis* als synoniem voor *Quercus rubra* Dur.

Quercus falcata wordt in West-Europa vrijwel niet aangetroffen, doordat o.a. het klimaat voor deze houtsoort niet geschikt is.

Op het ogenblik is er weer een stroming om *Quercus borealis* opnieuw volgens zijn oude soortnaam *rubra* te noemen. Alhoewel de soortnaam "*rubra*" is vrijgekomen, omdat *Quercus rubra* L. momenteel algemeen wordt aangeduid met de naam *Quercus falcata* MICHX, is deze nieuwe gedachte niet in overeenstemming met de algemene regels voor nomenclatuur. Immers "*rubra*" is, naar algemeen wordt aangenomen, de oudste soortnaam voor *Quercus falcata* en hiermede dient dus eventueel deze houtsoort te worden aangeduid.

Volgens REHDER heeft DU ROI een variëteit van de in West-Europa bekende soort beschreven, nl. *Quercus borealis* var. *maxima*.

Als botanisch onderscheid tussen *Quercus borealis* MICHX *f.* en *Quercus borealis* var. *maxima* (Marsh.) ASHE wordt wel opgegeven, dat de eerstgenoemde soort in vergelijking met zijn variëteit kortere en minder dikke eikels heeft, dat de eikels van *Quercus borealis* meer in de cupula zijn ingesloten — tot ongeveer 1/3 — terwijl de variëteit een plattere cupula heeft en de bladeren dieper zijn ingesneden. Toch wordt tegenwoordig betwijfeld of dit inderdaad als een variëteitskenmerk kan gelden.

NIELSEN vond in de V.S. nooit *Quercus-borealis*-opstanden die in dit opzicht volkomen zuiver waren. Wanneer bovendien beide typen (de soort en zijn zg. variëteit) aanwezig waren, vond hij steeds talrijke overgangsvormen. PALMER gelooft niet in dit verschil, zolang het bewijs nog niet is geleverd, dat beide vormen erfelijk zijn. In het jaarboek van het U.S. Department of Agriculture 1949 "Trees" wordt de variëteit maxima ("eastern red oak") als synoniem voor *Quercus borealis* ("northern red oak") genoemd. In het rapport van de C.O.P.-Studiegroep voor de Bosbouw en door HOUTZAGERS (1954) wordt eveneens het bestaan van een wezenlijk verschil betwijfeld.

SARGENT (1895) neemt aan, dat de "Amerikaanse eik" aan het einde der 17e eeuw in Europa is geïmporteerd. HOUTZAGERS (1954) noemt 1740 als datum van invoer in Europa. De geïmporteerde vorm zou volgens hem het type *Quercus borealis* var. *maxima* zijn geweest. In het reeds eerder genoemde rapport van de C.O.P. Studiegroep Bosbouw en door HOUTZAGERS (1954) en DE LA COURT wordt 1825 als jaartal van invoer in Nederland genoemd.

Het is niet bekend, uit welk gedeelte van zijn natuurlijke verspreidingsgebied in de U.S.A. men *Quercus borealis* — waarmede zowel de "eastern" als de "northern red oak" wordt bedoeld — aanvankelijk in Nederland heeft geïmporteerd. Indien men het verschil tussen de species en zijn variëteit als zodanig erkent, dan kan men in ieder geval met behulp van de beschrijvingen der typen vaststellen, dat de in Europa en Nederland gecultiveerde soort *Quercus borealis* var. *maxima* ("eastern red oak") is, die in het oostelijke gedeelte van het natuurlijke verspreidingsgebied der eiken in de U.S.A. van nature voorkomt.

2. Het voorkomen van Quercus borealis in de U.S.A.

Het Amerikaanse eikenbos is vrijwel uitsluitend gemengd bos, Volgens Luther Schnur wordt de oppervlakte "virgin forest" van deze houtsoort op 0,3% geschat, dit is ongeveer 350 000 acres. De totale oppervlakte van het eikengebied, waarin *Quercus borealis* een belangrijke menghoutsoort is, beslaat volgens zijn gegevens ongeveer 1/5 gedeelte van al het "commercial forest" van de U.S.A. d.w.z. respectievelijk 100 000 000 en 461 000 000 acres.

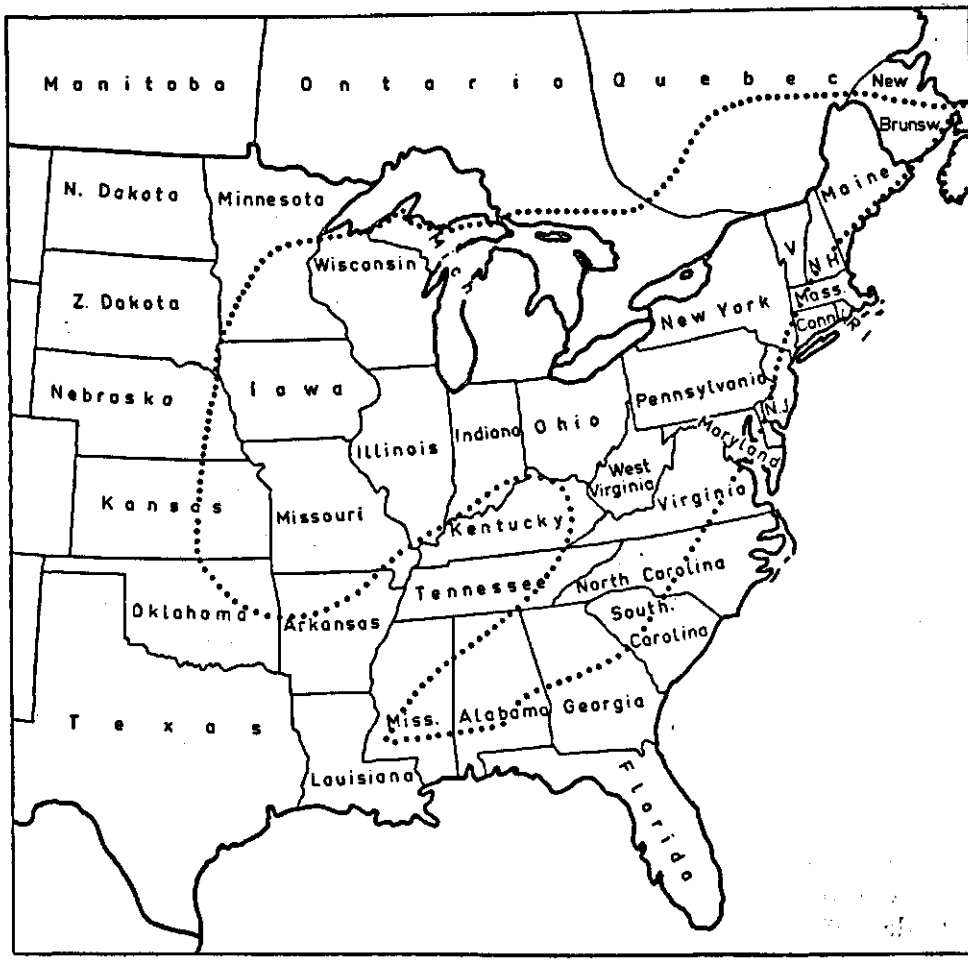
Het Amerikaanse eikenbos is over het algemeen soortenrijk. In zijn natuurlijk verspreidingsgebied is *Quercus borealis* ontegenzeggelijk een zeer belangrijke houtsoort. Hij is de typische vertegenwoordiger van het "Oak-Hickory forest type" ("mixed-oak"-combinatie), waarin deze houtsoort een zeer belangrijke plaats inneemt. Zelden wordt hij in éénsoortige opstanden aangetroffen, maar nagenoeg altijd in menging met een groot aantal andere loofhoutsoorten zoals *Carya* spp. (*C. ovata, tomentosa* en *cordiformis*), esdoorn (*A. saccharum* en *rubrum*), linde (*T. americana*), iep (*U. americana* en *fulva*), es (*Fr. americana* en *pennsylvanica*), noot (*J. nigra* en *cinerea*), andere eikesoorten (*Q. alba, velutina* en *palustris*), beuk (*F. grandifolia*), tulpenboom (*L. tulipifera*) en andere houtsoorten.

Quercus borealis is inheems in het oostelijke gedeelte van de Verenigde Staten van Noord-Amerika en in het zuidoostelijke gedeelte van Canada. Het natuurlijke verspreidingsgebied strekt zich uit van de kust van de Atlantische Oceaan tot de vlakten van Minnesota, South Dakota, Kansas en Oklahoma; van het merengebied zuidwaarts tot het zuidelijke gedeelte van het Appalachiëngebergte tot noordelijk Louisiana, Mississippi, Alabama, Georgia, North Carolina en South Carolina. Het natuurlijke verspreidingsgebied van deze houtsoort ligt in het centrale loofhoutgebied en in een zeer groot gedeelte van het noordelijke en zuidelijke bosgebied van het natuurlijke bosareaal in het oostelijke gedeelte van de U.S.A. Het is gelegen tussen de 32e en 48e breedtegraad en de 62e en 97e lengtegraad. Vanzelfsprekend lopen zowel de temperatuur- als de neerslagcijfers in zulk een uitgestrekt gebied zeer uiteen (zie Hoofdstuk VI.1).

De optimale ontwikkeling van *Quercus borealis* ligt in het stroomgebied van de rivier de Ohio (U.S.A. Forest Service).

In West Virginia, Kentucky, Tennessee en North Carolina — het zuidelijke gedeelte van het Appalachiëngebergte — komen exemplaren voor van 50 meter hoogte en 2 meter diameter. In het noordelijke gedeelte van zijn verspreidingsgebied in het Lake District daarentegen bereikt *Quercus borealis* zelden een hoogte van 35 meter en een diameter van 60 cm, zelfs niet op gronden van de beste boniteit (Gevorkiantz en Scholz, 1948). In verticale richting komt deze houtsoort voor tot op 1400 meter boven zeeniveau met een hoogte van slechts 6 meter en 30 cm diameter (Schenck).

Uit de grootte en de ligging van het natuurlijke verspreidingsgebied van



..... *Quercus borealis* (volgens PRESTON)

FIG. 2. Het natuurlijke verspreidingsgebied van *Quercus borealis*
Habitat of Quercus borealis

deze houtsoort blijkt wel, dat hij zich onder zeer uiteenlopende klimatologische omstandigheden kan handhaven. Ook de verschillende grondsoorten en bodemtypen zullen in een dergelijk uitgestrekt gebied zeer sterk wisselen.

Volgens mededeling van het Lake States Forest Experiment Station van de U.S.A. FOREST SERVICE heeft *Quercus borealis* in het algemeen zijn grootste groeiprestaties op die gronden, die geen last hebben van stagnerend water, op leemgronden, leemhoudende zandgronden of zavelgronden.

"However, on sites having a favorable moisture regime (north exposures of hills, river terraces,

relatively level terrain having a high water table, etc.) excellent trees are often found on soils having a silt- plus claycontent as low as 17 tot 20 percent of the inorganic solids".

AREND bespreekt de produktie van de gemengde eikenopstandstypen, waarin o.a. ook *Quercus borealis* kan voorkomen, in Arkansas Ozarks. Hij concludeert met betrekking tot de goede eikengronden:

"Within this general site category, on areas where the soil is very deep and rocky such as talus slopes or in narrow ravines, there are frequent restricted areas where the available moisture is very high. On such restricted sites northern red oak (*Quercus borealis*) seeks the dominant position in the stand. Upper and middle slopes, especially on north and east exposures, also commonly support the oak types having commercial value".

3. ERVARINGEN MET QUERCUS BOREALIS BUITEN ZIJN NATUURLIJK VERSPREIDINGSGEBIED

Hoewel *Quercus borealis* reeds vroegtijdig in Europa en Nederland is geïmporteerd, heeft het toch lang geduurd, voordat deze houtsoort in boscultures werd gebruikt. Niet alleen in Nederland, maar in geheel West-Europa begint dit op grotere schaal pas omstreeks 1890.

Volgens opgave van BAUER (1953) waren er in 1949 in 6 Westduitse staten slechts 35 opstanden van *Quercus borealis* ouder dan 60 jaar en met een minimale grootte van 0,25 ha bij een totaal van 330 opstanden ouder dan 20 jaar. In Nederland werd slechts 1 opstand aangetroffen ouder dan 60 jaar en geschikt voor groeimetingen voor de samenstelling van productietabellen. In de staat Baden vond hij 11 opstanden in de leeftijdsklasse van 81—100 jaar respectievelijk met een minimum grootte van 0,25 ha. Als opstanden zijn dit wel de oudste, die bekend zijn.

Ook het aantal oudere opstanden door WAGENKNECHT in Oost-Duitsland gebruikt voor zijn opstandsmetingen was zeer beperkt en bedroeg slechts 3 voor de leeftijdsklasse 80—90 jaar van in totaal 112 gemeten opstanden.

In de jaren 1890—1900 werden in Nederland verschillende van deze eikencultures aangelegd, vooral onder invloed van de Nederlandse Heidemaatschappij. De aanleg geschiedde zowel in mono-opstanden van *Quercus borealis* als in gemengdeopstanden en gewoonlijk, zo niet steeds, als heestercultuur, veelal met als taak een grondverbeterende functie.

In Nederland werd deze houtsoort ook na 1900 op grotere schaal in cultuur gebracht, evenals in Duitsland en België, zowel in eensoortige als gemengde opstanden. In Duitsland bovendien nog in het bijzonder gedurende de laatste 10 jaar.

Ook als singelbeplanting in bossen en als laanbeplanting werd *Quercus borealis* gebruikt in Duitsland en Nederland.

Voor meer uitvoerige gegevens betreffende de verspreiding van deze houtsoort in Europa kan verwezen worden naar BAUER en GÖHRE—WAGENKNECHT.

Aanvankelijk had men grote moeilijkheden met betrekking tot de kennis van de eisen, die *Quercus borealis* in feite aan de bodem stelt, de wijze waarop de aanleg van de opstanden dient te geschieden, door zaaien of planten, in wijd of in eng verband, als heester of als eenjarige zaailing, in eensoortige opstanden of in gemengde opstanden. In alle mogelijke cultuurvormen werd deze houtsoort geprobeerd en toegepast. Door zijn grote bladproduktie leek hij zeer geschikt voor verbetering van de bodemtoestand in het eensoortige grovedennenbos. Hij werd derhalve gebruikt voor het inleiden van een goede humificering in deze en in andere naaldhoutopstanden naast grijze en zwarte els, lijsterbes, vuilboom, vlier, Amerikaanse vogelkers, inlandse eik en berk. Met de twee laatstgenoemde houtsoorten had hij het voordeel tevens een zekere hoeveelheid hout te produceren. Deze verschillende cultuurvormen gaven, zoals ook te verwachten was, zeer uiteenlopende resultaten.

Er werd over het algemeen te weinig studie gemaakt van zijn wijze van voorkomen in het natuurlijke verspreidingsgebied. De reacties bleven dan ook niet uit, waarbij vaak een grote controverse ontstond betreffende de bruikbaarheid en de meest juiste toepassing van deze exoot.

Terwijl verschillende auteurs menen, dat deze houtsoort geschikt is voor voedselarme tot middelmatige zandgronden (BAUMBACH, HOUBA, KÖSTLER, RUBNER, SIPKES, SCHÖPFFER), stellen andere vast, dat *Quercus borealis* een frisse, diep-open, leemhoudende of een vochtige grond nodig heeft (KLEIN, BODEN, LINCKE). HOUTZAGERS (1938) en SIPKES hebben ook op drogere gronden wel goede resultaten waargenomen. KÖSTLER noteert evenals LINCKE, dat *Quercus borealis* de beste groeiprestaties heeft op leemhoudende zandgrond en op zandige leemgrond. VAN SOEST (1952) heeft goede resultaten waargenomen met cultures van deze houtsoort op vruchtbare verweringsgrond langs de Moezel.

Natte grond is volgens KLEIN en HOLLAND niet geschikt voor *Quercus borealis*. MAYR en SCHEFFER—BOICHORST zien hem het liefst op die gronden, waar *Quercus robur* geen goede opbrengsten meer oplevert. Zeer velen menen, dat *Quercus borealis* minder eisen aan de grond stelt dan *Quercus robur* (BAUMBACH, DENGLER, HOLLAND, KLEIN, SCHÖPFFER, WORMGOOR). BÖHM deelt deze mening gedeeltelijk en merkt op, dat *Quercus borealis* niet altijd genoegen neemt met een mindere bodemkwaliteit dan *Quercus robur*. Hij stelt dan ook vast, evenals DIETERICH en ZIMMERLE (1952), dat eerstgenoemde houtsoort op een betere grond door *Quercus robur* wordt overtroffen in groeiprestatie. PENSCHUCK (1935) weerlegt dit, evenals BAUER. Volgens BAUER groeit *Quercus borealis* het beste op leemhoudende zandgrond tot zandige leemgrond met een goede structuur en waterhuishouding. Zeer leemhoudende gronden zijn meer geschikt voor *Quercus robur*. Volgens GÖHRE—WAGENKNECHT heeft *Quercus borealis* met betrekking tot de bodem een buitengewoon aanpassingsvermogen. Zijn eisen aan de bodem zijn geringer dan die van *Quercus robur*. Gronden, die vanwege verdichte lagen of een hoge grondwaterstand niet

diep-open zijn, en verder arme en droge zandgronden zijn voor deze houtsoort ongeschikt. Leemhoudende gronden zijn zeer geschikt evenals die gronden, die een goed waterhoudend vermogen bezitten.

BAUER meent, dat *Quercus borealis* in het algemeen geen bijzondere eisen aan het kalkgehalte van de bodem stelt. Op proefvelden met kalkbemesting in Westfalen bleek de kalk geen of een nadelige invloed uit te oefenen op de groei van verjongingsmateriaal van deze houtsoort. Hij merkt verder op met betrekking tot de groei van oudere opstanden:

"Sandige Lehmböden und nicht entkalkte Löszböden sind zweifellos die Standorte, die auf Grund ihres Nährstoffvorrats, ihres guten Wasserhaushaltes und ihrer günstigen physikalischen Struktur der Roteiche am meisten zusagen".

Niet alleen omtrent de invloed van de bodem op deze opstand ontstonden tegengestelde meningen, maar ook werden omgekeerd over de invloed van deze opstand op de bodem zeer uiteenlopende theorieën verkondigd.

Velen zagen in deze houtsoort een bodemverbeteraar, die door een goede humificering van het strooisel geschikt is als verzorgende soort in naaldhoutopstanden (BECK, BORNEBUSCH 1943, BRÜCKNER, DENGLER, KÖSTLER, WORMGOOR, ZIMMERLE 1929). Anderen namen stelling tegen het gebruik van *Quercus borealis* als menghoutsoort (BEVERSLUIS 1953, LONKHUIZEN, SCHREVEL), of benutten hem als zodanig onder een zeker voorbehoud (BAUER, PENSCHUCK 1935). JAGER GERLINGS (1939) noemt de humificering niet altijd even gunstig; ook BRANTSMA is over de toestand van de bovengrond in opstanden van *Quercus borealis* niet altijd tevreden.

Wat betreft de eventuele wijze van menging van *Quercus borealis* met andere houtsoorten in opstanden variëren de adviezen van rij- tot groepsgewijze menging (DENGLER, LINCKE).

Klimatologisch gezien is men er in het algemeen wel van overtuigd, dat *Quercus borealis* in Duitsland en Nederland op zijn plaats is (BAUER, DITTMAR, HOUTZAGERS, KÖSTLER).

De meningen betreffende de verschillende aspecten aangaande de cultuur van *Quercus borealis* lopen dus, zoals uit het bovenstaande blijkt, zeer uiteen. Ongetwijfeld behoeft het een het ander niet uit te sluiten en kunnen plaatselijke omstandigheden, zoals eventueel verschil in grondbewerking, bij de aanleg van opstanden op een sterk geaccidenteerd terrein de richting van de berghelling, de klimatologische neerslag-verdampingsverhouding en andere factoren deze verschillen veroorzaken. Ook de wijze van aanleg (zaaien of planten) en opstandsverzorging (dunning) spelen hierbij stellig een grote rol. De genoemde conclusies hebben dus in zoverre waarde, dat zij voor incidentele gevallen praktische betekenis kunnen hebben, maar zij zijn zeker niet algemeen geldig.

III. INLEIDEND ONDERZOEK EN TOEGEPASTE METHODIEK

1. Inleidend onderzoek

Een groeiplaats is een natuurlijk produktiemilieu. Het klimaat, de orologie, de fysische en chemische bodemgesteldheid met inbegrip van de waterhuishouding, de micro- en macrobodemfauna en -flora zijn de voornaamste factoren, die de kwaliteit van dit produktiemilieu bepalen.

De boniteit van een opstand beantwoordt niet altijd aan de potentiële produktiecapaciteit van het produktiemilieu; afwijking hiervan kan o.a. worden veroorzaakt door een voor de groeiplaats verkeerde houtsoortkeuze.

De mate van ontwikkeling van een groeiplaats onder invloed van een houtsoort en omgekeerd ook de kwaliteit van een opstand op een gegeven groeiplaats kan een aanwijzing geven met betrekking tot de grootte en de aard van de wederzijdse invloedssfeer.

Uitgaande van de feiten, dat deze wederzijdse invloed vaststaat en dat het onmogelijk is vanwege de relatief lange omloopperiode van opstanden in het algemeen de gehele ontwikkelingsgang van deze permanente, wederzijdse invloeden te volgen, is men genoodzaakt door middel van steekproeven zich een kwalitatief en kwantitatief beeld te vormen van het ontwikkelingsstadium van opstand en groeiplaats.

Verschillende algemene eisen werden gesteld met betrekking tot de keuze van de proefperken voor dit onderzoek. Het onderzoek geschiedde vergelijkend d.w.z. de ontwikkeling van eenzelfde groeiplaats onder invloed van twee verschillende houtsoorten, nl. *Quercus borealis* en *Quercus robur*, en omgekeerd de invloed van eenzelfde groeiplaats op deze twee verschillende houtsoorten werd geanalyseerd. Daartoe was het in de eerste plaats noodzakelijk, dat de omstandigheden, waaronder deze twee houtsoorten worden gecultiveerd, zowel klimatologisch als bodemkundig zoveel mogelijk gelijk zijn. Hierbij dienden niet alleen de bodembewerking, die voorafgaand of tijdens de cultuur had plaats gevonden, en de bemestingstoestand te worden inbegrepen, maar bovendien ook het feit, dat de verschillende invloeden gedurende een gelijke periode werkzaam konden zijn geweest; met andere woorden, het was noodzakelijk, dat beide te vergelijken opstanden telkens een gelijke ouderdom hadden. Bovendien werden voorzover mogelijk twee aan twee opstanden van verschillende leeftijden in het onderzoek betrokken.

Eveneens werd er naar gestreefd om de proefperken zo te kiezen, dat deze zich ook twee aan twee op uiteenlopende grondsoorten bevonden; dit teneinde beider wederzijdse invloedssfeer onder verschillende omstandigheden vergelijkend te kunnen toetsen.

Vanzelfsprekend dienden beide opstanden voldoende groot te zijn, zodat er per object zoveel mogelijk van een eigen invloedssfeer sprake was.

Tabel 1. Beschrijving van enige ecologische gegevens bij 11 *Quercus-borealis*-opstanden

Ligging	Groeiplaats	Opp. (ha)	Leeftijd (1950)	Geologische formatie	Bodemtype	Bodemvariëteit	Natuurlijke vegetatie	Actuele vegetatie	Aanleg [1])	Hoogte N.A.P. in m	Diepte wortels in cm [2]) hoofd-	Diepte wortels in cm [2]) neven-
1 Renkum	Buunderkamp	0,200	70	fluvio-glaciaal	hoog heidepodsol met bouwlanddek	middel- tot grofkorrelige zandgrond; zeer doorlatend; bruin humeus	*Querceto rob.-Betuletum typ.*	*Leucobryum glaucum*	P 3m	30	85	85
2 Soeren—noord	20 L 1	0,125	34	gestuwd preglaciaal	secundair gepodsol. bruine bosgr.	middel- tot grofk. zandgrond met een weinig leem	*Querceto rob.-Betuletum typ.*	AE-stronkuitlopers en -zaailingen *Deschampsia flexuosa* *Luzula campestris* *Vaccinium myrtillus* *Leucobryum glaucum* *Polytrichum commune*	Z	90	60	70
3 Het Loo	36 c	0,180	59	gestuwd preglaciaal	lemige bruine bosgr.	middelk. tot grindhoudende zandgrond	*Querceto rob.-Betuletum typ.*	*Vaccinium myrtillus* *Leucobryum glaucum*	Z	88	30	40
4 Het Loo	28 i	0,150	59	gestuwd preglaciaal	zwak lemige bruine bosgr.	middelk. tot grindhoudende zandgrond	*Querceto rob.-Betuletum typ.*	*Leucobryum glaucum*	Z	40	30	80
5 Nunspeet	Willemsbos	0,220	52	fluvio-glaciaal	hoog heidepodsol	grofk. tot grindrijke zandgrond; veel gesteente	*Querceto rob.-Betuletum typ.*	AE-stronkuitlopers en -zaailingen *Leucobryum glaucum*	P 4m	16	75	75
6 Groesbeek	Nebo	0,160	28	gestuwd preglaciaal	zwak lemige bruine bosgr.	middelk. tot grindhoudende zandgrond; weinig humeus	*Querceto rob.-Betuletum typ.*	AE- en ZE-stronkuitlopers en-zaailingen *Deschampsia flexuosa* *Vaccinium myrtillus*	P 2m	48	70	70
7 Nijmegen	Driehuizen	0,200	57	gestuwd preglaciaal	lemige bruin « bosgr.	middelk. tot grindhoudende zandgrond; humeus	*Querceto rob.-Betuletum typ.*	AE-stronkuitlopers en -zaailingen *Deschampsia flexuosa* *Poa nemoralis*	P 4m	28	70	70
8 Arnhem	Warnsborn	0,200	56	gestuwd preglaciaal	lemige bruine bosgr.	grofk. leem- en grindhoudende zandgrond	*Querceto rob.-Betuletum typ.*	*Melampyrum pratense* *Deschampsia flexuosa* *Dactylis glomerata* *Holcus mollis* *Hieracium* spec. *Plantago* spec. *Ranunculus* spec.	P 3m	55	50	60
9 Rijsbergen	Pannenhoef	0,124	57	middenterras der Maas	oude bouwlandgrond	fijn- tot middelk. zandgrond; humeus	*Querceto rob.-Betuletum mol.*	AE-stronkuitlopers en -zaailingen *Ilex aquifolium* *Prunus* spec. *Rhododendron hirsutum*	Z	10	40	40
10 Bakel	de Rips	0,240	50	middenterras der Maas	laag tot middelhoog heidepodsol	grof- tot middelk. zandgrond; humeus	*Querceto rob.-Betuletum mol.*	AE-stronkuitlopers en -zaailingen *Poa nemoralis* *Sorbus aucuparia* *Prunus serotina* *Castanea sativa* *Carex silvatica* *Rubus idaeus*	P	25	45	45
11 Winterswijk	Buskersbos	0,212	50	beekbezinking	zwak ontwikk. bruine bosgr. met grondwatergley	fijnzandige tot lemige grond; humeus	*Querceto-Carp. stachyetosum*	AE-stronkuitlopers en -zaailingen *Fagus silvatica* *Prunus serotina* *Acer* spec. *Sorbus aucuparia* *Frangula alnus*	P	47	40	60
Location	*Site*	*Area (ha)*	*Age (1950)*	*Geological provenance*	*Soil type*	*Soil variety*	*Natural vegetation*	*Actual vegetation*	*Laying-out*	*Altitude above N.A.P. in m*	*Rooting depth in cm: main roots*	*Rooting depth in cm: other roots*

[1]) P = geplant
Z = gezaaid

[2]) Gemeten aan profiel onder de kroonrand

Table 1. *Description of some ecological data at 11 Quercus borealis stands in the Netherlands*

TABEL 1 (vervolg)

Ligging	Groeiplaats	Grondbewerking in cm	Openheid van de grond	Vochttoestand	Strooiseltoestand [3])	Vorige generatie
1 Renkum	Buunderkamp	90	zeer diep	matig vochtig	F_1 + H	kwekerij
2 Soeren—noord	20 L 1	—	diep	matig vochtig	F_1 + H	groveden
3 Het Loo	36 c	—	diep	droog	F_1 + H	groveden
4 Het Loo	28 i	—	diep	droog	F_1 + F_2 + H	heide
5 Nunspeet	Willemsbos	75	diep	droog	F_1 + F_2 + H	heide en vliegdennen
6 Groesbeek	Nebo	60	zeer diep	matig vochtig tot droog	F_1 + F_2 + H	hakhout
7 Nijmegen	Driehuizen	—	zeer diep	vochtig	F_1	bouwland?
8 Arnhem	Warnsborn	—	zeer diep	matig vochtig	F_1 + F_2	
9 Rijsbergen	Pannenhoef	40	tamelijk diep	matig vochtig	F_1	
10 Bakel	de Rips	45	tamelijk diep	matig vochtig	F_1 + F_2 + H	heide en vliegdennen
11 Winterswijk	Buskersbos	60	zeer diep	vochtig tot zeer vochtig	F_1	bouwland
Location	*Site*	*Tillage in cm*	*Looseness of profiles*	*Moisture situation*	*Litter situation*	*Previous cultivation*

) Zie pag. 50

TABLE 1 *(continued)*

De proefperken werden ook zodanig geselecteerd, dat de twee te vergelijken opstanden aan elkaar grensden, teneinde hiermede te bereiken, dat de groeiplaatsen van de twee opstanden per proefperk zo min mogelijk van elkander verschilden.

Voordat tot het vergelijkende onderzoek werd overgegaan, waren in 1950 een aantal *Quercus-borealis*- en *Quercus-robur*-opstanden onderzocht op hun houtproduktie en algemene ecologische gesteldheid. De resultaten van dit onderzoek in 11 opstanden zijn voornamelijk in tabel 1 en Hoofdstuk VII verwerkt.

In figuur 3 is de ligging van de proefperken in Nederland getekend. De in tabel 1 genoemde objecten zijn genummerd, de overige zijn de vergelijkingsobjecten, waarbij dus steeds behalve een *Quercus-borealis*-opstand ook een *Quercus-robur*-opstand aangrenzend aanwezig was. Voor een verklaring der gebruikte afkortingen moge worden verwezen naar tabel 2.

In de nabijheid van de *Quercus-borealis*-opstanden, genoemd in tabel 1, bevonden zich geen voor dit onderzoek geschikte vergelijkingsobjecten met *Quercus robur;* voor het vergelijkingsonderzoek waren deze dus niet bruikbaar. Tijdens het vergelijkingsonderzoek evenwel was het mogelijk en praktisch deze objecten en de definitieve proefperken met *Quercus borealis* te vergelijken.

Het merendeel van deze in tabel 1 beschreven *Quercus-borealis*-opstanden bevindt zich op middel- tot grofkorrelige zandgronden d.w.z. op gronden met een zeer klein anorganisch adsorptiecomplex. Het adsorptiecomplex is hier dus voorzover aanwezig uit humuscolloïden opgebouwd. Tevens is de chemische rijkdom van deze gronden uitermate klein door hun relatief hoog kwartsgehalte.

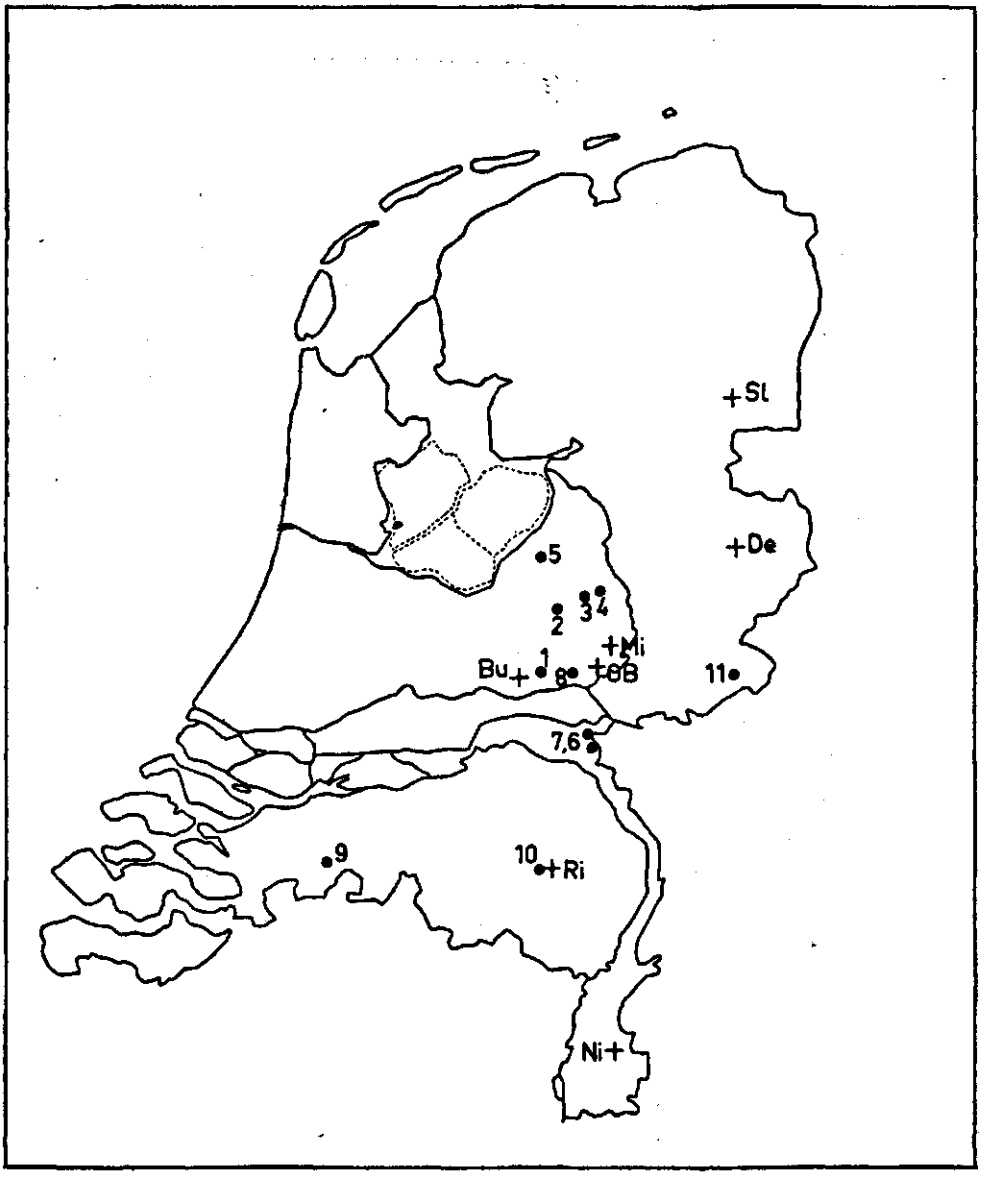
Het natuurlijke vegetatietype van deze gronden varieert van het *Querceto-Carpinetum stachyetosum* in slechts één geval voor een betrekkelijk vochtige en voedselrijke grond bij Buskersbos tot het *Querceto roboris-Betuletum typicum* op droge, voedselarme grond in de meeste andere gevallen.

Dit laatstgenoemde vegetatietype is ook het dominerende type bij de kwalificatie van de groeiplaatsen van de Nederlandse bossen.

De actuele vegetatie is over het algemeen soortenarm en indiceert, dat het milieu in vele gevallen geen optimale flora-ontwikkeling mogelijk maakt.

De afbraak van het strooisel, d.w.z. de vorming van humusstoffen en het weer vrijkomen van de mineralen, vertoont over het algemeen niet de neiging zeer snel te geschieden, zodat in de meeste opstanden strooisel van een voorgaande periode van bladval nog na 8 à 9 maanden werd teruggevonden, meer of minder afgebroken. Meestal is het strooisel van oudere datum niet geheel meer aan zijn aard van herkomst herkenbaar, zij het, dat in enkele gevallen het strooisel van twee jaargangen is te onderscheiden.

De vochtigheid van deze gronden is over het algemeen van nature niet groot, zoals ook reeds uit de klassificatie van het natuurlijke vegetatietype van de groeiplaatsen bleek. Slechts in een enkel geval, nl. bij Buskerbos



+ proefperken
● andere objecten

+ *comparison stands*
● *other stands*

Fig. 3. Ligging van de proefperken (tabel 2) en de objecten genoemd in tabel 1
Location of the sample plots as described in table 2 and the stands of table 1

te Winterswijk, is er een hoge grondwaterstand, die binnen het bereik der boomwortels komt. De andere opstanden zijn aangewezen op het hangwater afkomstig van de neerslag. Het gehalte aan humus- en kleicolloïden bepaalt derhalve grotendeels de vochttoestand van deze gronden; deze varieert voor het merendeel tussen droog en matig vochtig.

De aanleg van deze opstanden is meestal geschied door planten.

Teneinde bij het verdere ecologische onderzoek een zo exact mogelijke vergelijking te hebben, werd vanwege de voorkomende verschillen in wijze van aanleg eveneens als voorwaarde bij de selectie der proefperken gesteld, dat alle te onderzoeken opstanden door bezaaiing zouden zijn aangelegd. Het toch reeds zo ingewikkelde complex van mogelijk veranderlijke factoren zou, indien hierbij opstanden werden betrokken, die niet alle op gelijke wijze zijn aangelegd, nog gecompliceerder kunnen worden voor een onderzoek als het onderhavige. Opstanden ontstaan uit heesterbeplanting werden dus bij het definitieve onderzoek zoveel mogelijk afgewezen.

Gemengde opstanden werden bij het onderzoek geheel buiten beschouwing gelaten teneinde de feiten en conclusies met betrekking tot de bedoelde houtsoorten zuiver te kunnen stellen. De ervaringen, opgedaan in de eensoortige eikenbossen, kunnen eventueel worden benut als aanwijzing voor de mogelijke invloeden, die deze houtsoorten in gemengde opstanden zouden kunnen uitoefenen.

2. Beschrijving der proefperken

Na de inleidende onderzoekingen in voornoemde *Quercus-borealis*-opstanden werden opstanden uitgezocht, die als proefperken konden dienen bij het vergelijkende ecologische onderzoek. Aanvankelijk kwamen hiervoor driemaal twee opstanden in aanmerking, gelegen op de groeiplaatsen Buunderkamp, Delden en Middachten.

Gedurende twee jaren werden op voornoemde drie objecten onderzoekingen verricht. Hierna werden meer proefperken bij het onderzoek betrokken met name opstanden te Nieuwenhagen, de Onzalige Bossen, de Rips en Sleen.

Ook elders werden nog vergelijkende waarnemingen verricht o.a. op objecten te Velen en Treis (beide in Duitsland gelegen respectievelijk in Westfalen en Rheinland-Pfalz), een tweede object te Middachten, objecten op de Bijvank (gem. 's-Heerenberg) en de Dorschkamp (Wageningen).

Het eerstgenoemde object te Middachten kwam bij het verdere onderzoek te vervallen, omdat bij nader inzien bleek, dat het verschil in leeftijd, aanleg en voorgeschiedenis van beide soorten opstanden geen volkomen betrouwbare en goede vergelijking mogelijk maakte. Voor een aantal onderdelen van het gehele onderzoek en de resultaten dienaangaande was dit verschil minder storend. Deze zullen ter plaatse ook worden besproken.

FIG. 4. Profielbeschrijving der vergelijkingsobjecten

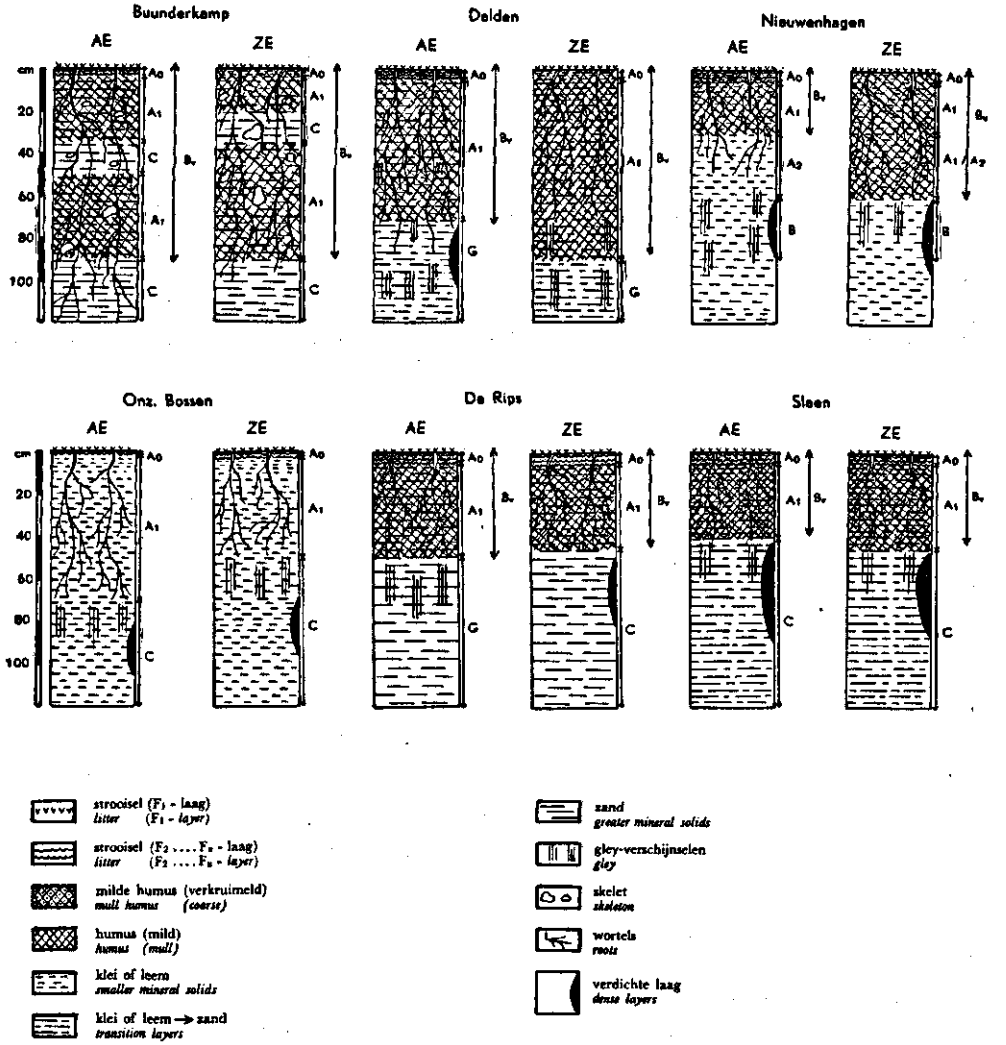


FIG. 4. *Outline of the soil profiles*

In verband met de intensiteit van het onderzoek en het veelvuldige bezoek aan de verschillende objecten was het evenwel noodzakelijk het aantal proefperken voor het gehele onderzoek met alle proeven te beperken. Het feit bovendien, dat het niet mogelijk was een groot aantal opstanden te vinden, dat aan de gestelde eisen tegemoetkwam, vormde eveneens een beperkende factor.

Onderstaand volgt een korte beschrijving van de voornaamste proefperken, die bij het ecologische vergelijkingsonderzoek betrokken werden (zie ook tabel 20).

1. *Proefperkcomplex Buunderkamp* (Bu)

Algemene ligging: Provincie Gelderland, Gemeente Renkum. Hoogte N.A.P. 30 m.
Vorige cultuur: Kwekerij.
Geologische formatie: Fluvioglaciaal.
Natuurlijke vegetatie: *Querceto roboris-Betuletum typicum.*
Actuele vegetatie: zie hoofdstuk IV.4.
Grondbewerking: ± 85 cm.

Beschrijving der bodemprofielen (fig. 4):

AE-opstand: Bovengrond vast. De bewerkte laag bestaat voor 35 cm uit een bruine, humeuze A_1-laag, gedeeltelijk afkomstig van vroegere boekweitcultuur, kwekerij en huidige vegetatie; hieronder volgt 15 cm humusloos, geel zand, overgaande in de vroegere maar thans naar beneden gewerkte en donkergekleurde bovengrond.
Doorworteling vrij intensief door het gehele profiel. Het is een grofkorrelige, grindhoudende zandgrond.

ZE-opstand: Bovengrond rul en kruimelig. De bovenste A_1-laag is 15 cm dik, gevolgd door 15 cm humusloos, geel zand. Het profiel in de ZE-opstand is overigens nagenoeg gelijk aan het profiel in de AE-opstand.

2. *Proefperkcomplex Delden* (De)

Algemene ligging: Provincie Overijsel, Gemeente Delden. Hoogte N.A.P. 20 m.
Vorige cultuur: Landbouw.
Geologische formatie: Beekbezinking.
Natuurlijke vegetatie: *Querceto roboris-Betuletum typicum.*
Actuele vegetatie: zie hoofdstuk IV.4.
Grondbewerking: ± 70 cm in AE-opstand en ± 90 cm in ZE-opstand.

Beschrijving der bodemprofielen (fig. 4):

AE-opstand: Minerale bovengrond gemengd met coprogeen verteerde humus. De bewerkte laag is zwart humeus en intensief doorworteld. Gley-verschijnselen vanaf 40 cm. Op 70 cm een verdichte G-laag, met bruine humusvlekken van geïnfiltreerd organisch materiaal, overigens wit zand met grondwatergley. Het is een zeer fijne, leemhoudende zandgrond.

ZE-opstand: Minerale bovengrond gemengd met coprogeen verteerde humus, zeer kruimelig. Menging van eikenstrooisel met strooisel afkomstig van andere loofhoutsoorten, die aanwezig zijn in de struiketage. Gley-verschijnselen op 70 cm. De bewerkte laag is zwart humeus en intensief doorworteld. Het is een zeer fijne, leemhoudende zandgrond.

3. *Proefperkcomplex Middachten* (Mi)

Algemene ligging: Provincie Gelderland, Gemeente Rheden. Hoogte N.A.P.: AE-opstand 70 m, ZE-opstand 45 m.
Vorige cultuur: AE-opstand: kwekerij; ZE-opstand: onbekend.
Geologische formatie: Löss.
Natuurlijke vegetatie: *Querceto roboris-Betuletum typicum.*
Actuele vegetatie: zie hoofdstuk IV.4.
Grondbewerking: ± 40 cm in AE-opstand en ± 80 cm in ZE-opstand.

Beschrijving der bodemprofielen:

AE-opstand: De bewerkte laag is tot 40 cm donker gekleurd door organisch materiaal afkomstig van vroegere kwekerij en eikenhakhoutcultures. Op 50 cm gley-verschijnselen; minder intensief doorworteld dan de bouwvoor. Op 60 cm verdichting door ingespoelde kleidelen; niet meer doorworteld. Het is een fijnkorrelige lössgrond.

ZE-opstand: Neiging tot vorming van ruwe humus; deze ruwe humus is sterk doorworteld door *Vaccinium-myrtillus*-vegetatie. Profiel tot 80 cm intensief doorworteld. Op 80 cm een verdichting van de ondergrond; hier bevinden zich ook gley-verschijnselen. Evenals in de AE-opstand is het een fijnkorrelige lössgrond.

4. *Proefperkcomplex Nieuwenhagen* (Ni)

Algemene ligging: Provincie Limburg, Gemeente Nieuwenhagen. Hoogte N.A.P. 144 m.
Vorige cultuur: Landbouw.
Geologische formatie: Löss op hoogterras van de Maas.
Natuurlijke vegetatie: *Querceto sessiliflorae-Betuletum typicum.*
Actuele vegetatie: zie hoofdstuk IV.4.
Grondbewerking: ± 40 cm in AE-opstand en ± 60 cm in ZE-opstand.

Beschrijving der bodemprofielen (fig. 4):

AE-opstand: De bewerkte laag is door humus bruin gekleurd. Op 60 cm een sterk verdichte laag door inspoeling van kleidelen. Op deze diepte gley-verschijnselen en geen doorworteling meer. Dieper meer egaal zandkleurig. Bovengrond intensief doorworteld. Het is een fijnkorrelige lössgrond, die door solifluctie met stenen is gemengd.

ZE-opstand: Tot 60 cm is het profiel door humus donkerbruin gekleurd. Overigens is het profieltype gelijk aan het profiel in de AE-opstand.

5. *Proefperkcomplex de Onzalige Bossen* (OB)

Algemene ligging: Provincie Gelderland, Gemeente Rheden. Hoogte N.A.P. 70 m.
Vorige cultuur: Onbekend.
Geologische formatie: Löss.
Natuurlijke vegetatie: *Querceto roboris-Betuletum typicum.*
Actuele vegetatie: zie hoofdstuk IV.4.
Grondbewerking: onbekend, hoogstwaarschijnlijk niet geschied!

Beschrijving der bodemprofielen (fig. 4):

AE-opstand: Profiel egaal zandkleurig. Gley-verschijnselen op 70 cm. Beworteling tot 70 cm. Op 80 cm verdichte laag door inspoeling van kleidelen.. Door wilde zwijnen is de bovengrond herhaaldelijk omgewerkt. Het is een fijnkorrelige lössgrond.

ZE-opstand: Op 50 cm gley-verschijnselen, op 70 cm verdichte laag ontstaan door inspoeling van kleidelen. Door wilde zwijnen is bovengrond herhaaldelijk omgewerkt. Het is een fijnkorrelige lössgrond.

6. *Proefperkcomplex de Rips* (Ri)

Algemene ligging: Provincie Noord-Brabant, Gemeente Bakel. Hoogte N.A.P. 25 m.
Vorige cultuur: Heide.
Geologische formatie: Middenterras van de Maas.
Natuurlijke vegetatie: *Querceto roboris-Betuletum molinietosum.*
Actuele vegetatie: zie hoofdstuk IV.4.
Grondbewerking: ± 50 cm.

TABEL 2. Leeftijd van de opstanden, stamtal per ha, oppervlakte en wijze van aanleg der vergelijkingsobjecten

Proefperk	Houtsoort	Leeftijd (1951)	Stamtal		Opp. in ha v. d. objecten, zoals voor dit onderzoek gebruikt	Aanleg*)
			per ha	in het jaar		
Buunderkamp (Bu)	AE	36	700	(1951)	0,0450	z
	ZE	36	955	„	0,0450	p [1])
Delden (De)	AE	53	507	„	0,1500	z
	ZE	53	620	„	0,1500	z
Middachten (Mi)	AE	39	507	(1951)	0,1500	p [2])
	ZE	78	462	(1953)	1,0300	p [2])
Nieuwenhagen (Ni)	AE	46	389	„	0,0900	z
	ZE	46	511	„	0,1800	z
Onz. Bossen (OB)	AE	46	288	„	0,1700	o
	ZE	46	660	„	0,0900	o
De Rips (Ri)	AE	27	5100	(1955)	0,1280	z
	ZE	27	13800	„	0,2888	z
Sleen (Sl)	AE	28	1912	(1953)	0,1496	z
	ZE	28	4500	„	0,4500	z
Sample area	*Tree species*	*Age (1951)*	*Number of trees*		*Acreage sample plots (ha)*	*Laying-out*

*) z = gezaaid. o = onbekend. p[1]) geplant als 1-jarige zaailing. p[2]) geplant als heester.

TABLE 2. *Some data of the sample plots*

Beschrijving der bodemprofielen (fig. 4).:

AE-opstand: De bovenste 5 cm is een compacte laag organisch materiaal met overgang van strooisel naar milde humus. Vooral deze laag zeer sterk doorworteld. Overigens tot 50 cm intensief doorworteld. Profiel sterk humeus. Door grondbewerking oude heideplaggen ondergebracht en plaatselijk nog als veen- of turfachtig materiaal tussen 30 en 50 cm aanwezig. Beneden 50 cm geel, grofkorrelig zand met gley-verschijnselen, gevormd onder invloed van het grondwater. Het is een middel- tot grofkorrelige zandgrond.

ZE-opstand: Onder de bewerkte laag is een verdichte laag, die niet meer doorworteld is. Beneden 45 cm geel tot roodachtig gekleurd rivierzand. Geen venig materiaal in de ondergrond. Het is een middel- tot grofkorrelige zandgrond.

7. *Proefperkcomplex Sleen* (Sl)

Algemene ligging: Provincie Drente, Gemeente Sleen. Hoogte N.A.P. 18 m.

Vorige cultuur: Heide.
Geologische formatie: Dekzand op grondmorene.
Natuurlijke vegetatie: *Querceto (sessiliflorae?)-Betuletum typicum.*
Actuele vegetatie: zie hoofdstuk IV.4.
Grondbewerking: ± 40 cm.

Beschrijving der bodemprofielen (fig. 4):

AE-opstand: Oorspronkelijk vochtig heideprofiel. Sterk humeus tot 40 cm. Gley-verschijnselen op 40 cm. Hoofdbeworteling tot 40 cm. Op 50 cm verdichting van de ondergrond, die roodbruinachtig is gekleurd. De bovengrond bestaat uit fijnkorrelig dekzand, terwijl de ondergrond uit middel-korrelige keileem bestaat.

ZE-opstand: Als in de AE-opstand.

De gegevens uit tabel 2 van de proefperken Buunderkamp, Delden, Middachten (AE), Nieuwenhagen werden tijdens het onderzoek verzameld; de andere gegevens werden door de respectieve beheerders verstrekt.

Te Buunderkamp bevinden zich in de AE-opstand nog 8 berken, in de ZE-opstand nog 22 "Amerikaanse eiken" per hectare.

Te Delden bevindt zich in de ZE-opstand een enkele *Quercus borealis*, terwijl in de struiketage behalve stronkuitlopers van *Quercus borealis* zich ook *Sorbus aucuparia*, *Rhamnus frangula* en *Prunus padus* hebben ontwikkeld (zie tabel 16).

Te de Rips bevinden zich in de AE- en ZE-opstanden respectievelijk 409 en 521 stuks lariks per hectare, die als tweejarig materiaal werden geplant gelijktijdig met het zaaien der eikels.

3. Methodiek van het onderzoek

Een ecologisch onderzoek omvat een analyse van een zeer uitgebreid complex factoren, die deels vaststaande grootheden zijn, zoals de klimatologische omstandigheden en het bodemsubstraat, en deels samenhangen met andere factoren zoals o.a. de biologische bodemactiviteit, die b.v. wordt beïnvloed door de aard van het aanwezige voedingsmateriaal, vochttoestand, luchthuishouding en andere factoren. De snelheid en wijze van afbraak van het strooisel is o.a. weer afhankelijk van de houtsoort, de biologische bodemactiviteit en het klimaat. De vochttoestand van de bodem wordt o.a. bepaald door het klimaat, door het vochtgebruik van de biotische elementen op en in de bodem, door de grondwaterstand, door de aanwezigheid van meer of minder colloïdaal materiaal in de bodem en door de verdamping.

De ontwikkeling van opstand en bodemflora is weer afhankelijk van de fysische en chemische toestand en van de openheid van de bodem, van de luchthuishouding, maar ook van de snelheid en de wijze, waarop de mineralen uit de bodemreserve ter beschikking komen voor deze vegetatie en de

snelheid, waarmee de voedingsstoffen uit het strooisel weer in circulatie worden gebracht.

De wortelontwikkeling van de opstand wordt beïnvloed door de openheid, de waterhuishouding en de minerale rijkdom van de grond, maar wordt ook bepaald door de soort vegetatie. Op hun beurt helpen de wortels weer de bodem ontsluiten, waardoor chemische voedingsbestanddelen uit de bodemreserve ter beschikking kunnen komen, daarentegen — vooral bij een sterke doorworteling van de bovenlaag — de fauna- en floraontwikkeling kunnen tegenwerken door een eventuele invloed op het vochtgehalte van deze laag en door mogelijke andere oorzaken, zoals in het verdere verloop van het onderzoek zal blijken. Een sterke doorwortelde bovenlaag maakt het daarentegen mogelijk, dat de voedingsstoffen, die met het strooisel weer ter beschikking komen, snel kunnen worden opgenomen.

Hoewel dus al deze factoren onderling zeer afhankelijk zijn en elkaar sterk beïnvloeden, waardoor het onmogelijk is hun individuele invloed nauwkeurig vast te stellen, kan toch een onderscheid worden gemaakt naar de aard van hun activiteit.

Een indeling kan gemaakt worden naar de volgende rubrieken:

1. *De biotische groeiplaatsfactoren.*

Hieronder wordt verstaan de invloed van de levende omgeving, dierlijke of plantaardige, op de groeiplaats en als zodanig op de ontwikkeling van het bos.

In dit verband kunnen worden genoemd:

a) de wortelontwikkeling,
b) het blad en het strooisel,
c) de bodemfauna,
d) de flora,
e) de biologische bodemactiviteit.

2. *De edafische groeiplaatsfactoren.*

Hierbij kan een onderscheid worden gemaakt tussen

a) de fysische factoren zoals de textuur, de structuur, het humusgehalte, de aëratie, de vochthuishouding; in het kort de grond-, water- en luchtverhouding;
b) de chemische rijkdom van de grond.

3. *De klimatologische groeiplaatsfactoren.*

Deze omvatten o.a. de invloed van neerslag, temperatuur en licht.

4. *De orologische groeiplaatsfactoren.*

In verband met de betrekkelijk geringe geaccidenteerdheid van het terrein in Nederland en in het bijzonder in de onderhavige objecten kunnen deze factoren hier buiten beschouwing blijven.

De moeilijkheden van een ecologisch onderzoek in de bosbouw zijn groot en van zeer uiteenlopende aard, omdat men praktisch wordt gedwongen met steekproeven te werken en men derhalve op deze wijze een ingewikkeld complex van factoren, die onderling zeer afhankelijk zijn, uit elkaar moet trachten te rafelen.

Naar aanleiding van het nemen van steekproeven zegt ROMELL (1922): "Ökologische Hemmungsfaktoren wie z.B. Frost, extreme Trockenheit, wirken vornehmlich durch ihre Maximalintensitäten, durch ihre Intensitäten während gewisser empfindlicher und kritischer Perioden oder durch ihre relativen Maximalintensitäten in Verbindung mit einem Zeitfaktor".

Men loopt dus het risico bij de onderzoekingen en monsternemingen juist die belangrijke extreemperioden te missen. Eerst waarnemingen gedurende vele jaren zouden een meer volledig beeld van het zeer ingewikkelde complex kunnen vormen, maar ook dan nog zou dit beeld gebrekkig zijn. Het is evenwel alleen mogelijk met steekproeven of periodieke waarnemingen soortgelijke onderzoekingen te verrichten, zodat deze bezwaren niet zijn te voorkomen, zoals ook ROMELL opmerkt.

IV. BIOTISCHE GROEIPLAATSFACTOREN

De toestand, waarin een groeiplaats zich op een gegeven ogenblik bevindt, is de resultante van alle activiteiten en onderlinge invloeden van flora en fauna, die daarop inwerken in samenwerking met de edafische en klimatologische groeiplaatsfactoren.

Evenals bij het onderzoek met betrekking tot enige edafische groeiplaatsfactoren dient men er zich van bewust te zijn, dat bij monstername in de opstanden voor de onderzoekingen naar de invloed en toestand van biotische factoren — zowel kwalitatief als kwantitatief — slechts een fragment uit de totale ontwikkelingsgang wordt bepaald. Deze ontwikkelingsgang kan gunstig zijn, maar kan ook een aanwijzing inhouden voor een biologische degeneratie. Het laatste geval kan zich o.a. demonstreren door de vorming van ruwe humus in de opstanden.

Voor een juiste kwalificatie van de bereikte ontwikkelingsfase van de groeiplaats is een vergelijking van de uit de onderzoekingen verkregen resultaten met de toestand in de climaxassociatie noodzakelijk. De mate van overeenkomst van de actuele toestand met die van de potentiële climaxassociatie geeft een aanwijzing betreffende het milieu, dat de hoofdopstand nu creëert.

Ten aanzien van de fauna is in het algemeen nog te weinig bekend omtrent hetgeen men onder climaxassociaties voor gegeven omstandigheden dient te verstaan. Hierbij kan alleen vergelijking met andere opstanden enigszins oriënterend zijn inzake de verschillende mogelijkheden van ontwikkeling. In het algemeen kan men zeggen, dat er een evenwicht moet zijn tussen de opstand als strooiselproducent en de fauna als strooiselconsument (KÜHNELT).

1. De wortelontwikkeling

VON KRÜDENER noemt de beworteling van de bosgrond "de ondergrondse opstand". GROSZKOPF interpreteert deze zegswijze en sluit zich bij deze vergelijking aan, ". . . . . um damit zum Ausdruck zu bringen, dasz im natürlichen Walde eine nahezu symmetrische Harmonie zwischen der Kronenausbildung im Erdboden besteht". Een evident verschil is evenwel, dat de morfologie van de bovengrondse opstand zich duidelijk manifesteert, terwijl de ondergrondse opstand onder minerale grond en organisch materiaal verborgen ligt, zodat deze eventuele harmonie slechts door uitgraven van de bomen waarneembaar kan zijn.

Van nature heeft iedere houtsoort, uitgaande van een optimale ontwikkelingsmogelijkheid, een karakteristieke opbouw van het wortelstelsel. *Quercus robur* ontwikkelt in het algemeen een penwortel, een bewortelingssysteem, waarbij een diep in de grond dringende hoofdwortel wordt

gevormd. In het eerste jaar kan deze reeds een lengte van 50 cm bereiken, terwijl na het 30e jaar een sterkere zijdelingse uitbreiding van het wortelstelsel plaats vindt.

Hoewel dus iedere houtsoort een specifieke wortelontwikkeling kent, bezitten vele houtsoorten een zeker aanpassingsvermogen aan het bewortelingsmilieu. De profielbouw kan de wortelgroei dusdanig beïnvloeden, dat de erfelijke aanleg op het tweede plan komt. Van de groveden bijvoorbeeld is bekend, dat, hoewel deze houtsoort van nature een diepwortelaar is, deze zich kan aanpassen aan de omstandigheden door een vlakwortelstelsel op te bouwen, wanneer door de toestand van de bodem een diepe beworteling onmogelijk wordt gemaakt.

Andere houtsoorten zijn minder soepel in hun aanpassingsvermogen zoals b.v. *Quercus robur*, getuige zijn wortelontwikkeling respectievelijk slechtere groei op groeiplaatsen met een betrekkelijk ondiepe openheid van de bodem.

De natuurlijke ontwikkeling en de fysiologische activiteit van de wortels zijn in grote mate bepalend voor de houtsoortenkeuze op de diverse groeiplaatsen. Indien een houtsoort zich kan aanpassen aan de verschillende omstandigheden van de diverse bewortelingsmilieus, kan men ook eerder overgaan tot de keuze van een dergelijke houtsoort bij aanleg van cultures dan wanneer een houtsoort bindende eisen stelt en minder aanpassingsvermogen bezit. Tevens vormt de specifieke beworteling een van de criteria bij de keuze van een houtsoort om als menghoutsoort te worden gebruikt in gemengde opstanden, een en ander i.v.m. eventuele wortelconcurrentie.

Naar hun bouw en activiteit kan men wortels in het algemeen onderscheiden in:

a. De groeiwortels: dit zijn die wortels, die tot taak hebben het wortelstelsel uit te breiden, het opgenomen voedsel te verzamelen en te transporteren. Hiertoe behoren zowel de hoofdwortels (dit zijn de wortels van de eerste orde) als de zijwortels en haar- of strekwortels, het jongste stadium van de groeiwortels. De haarwortels worden aldus genoemd vanwege hun betrekkelijk geringe secundaire diktegroei.
b. De wortelharen en zuigwortels: dit zijn de zeer fijne zijworteltjes, die zich bevinden op het jongste stadium van de groeiwortels, dus aan de haarwortels. Deze hebben een zeer beperkte lengtegroei. Hun functie is de opname van voedingsstoffen en water uit de bodem. Gewoonlijk sterven zij na een kortere of langere tijd weer af. Zij zijn zeer klein en aan een bodemprofiel niet te onderscheiden.

In verband met de aard van de onderzoekingen en de te volgen methodiek komt het als verantwoord voor, de beter herkenbare haarwortels kwantitatief representatief te stellen voor de voedsel- en vochtopnemende wortelharen en zuigwortels.

Verschillende methodieken om kwantitatieve wortelonderzoekingen te verrichten werden op hun bruikbaarheid en praktische waarde getest.

De mogelijkheid bestond om enkele bomen van beide houtsoorten uit te graven. Dit bracht evenwel zoveel bezwaren met zich mede, dat hiertoe slechts in een zeer enkel geval is overgegaan. Als voornaamste bezwaar kan worden genoemd de hoge kosten voor benodigd personeel om één volwassen exemplaar uit te graven, terwijl bovendien één boom per opstand onvoldoende representatief is. De opstanden zouden bovendien dermate worden beschadigd door het uitgraven en ontwarren van de verschillende wortels, ieder behorend bij hun eigen boom, dat dit vrijwel onuitvoerbaar is. Zonder voldoende water is het ook nagenoeg onmogelijk een indruk te verkrijgen van het haarwortelsysteem, omdat deze zeer fijne wortels door graafwerkzaamheden gemakkelijk en in grote mate verloren kunnen gaan.

De zogenaamde naaldenplankmethode (GOEDEWAAGEN, 1942, 1949) was minder bruikbaar in verband met het voor deze methodiek omslachtige maar noodzakelijke transport.

Als derde methode werd gedacht aan de door GROSZKOPF gevolgde methodiek om blokken grond van 400 cm^2 oppervlakte per profielhorizont uit te graven en op het laboratorium uit te zoeken. Hij verkreeg deze blokken door het graven van een kleine loopgraaf rondom een te bemonsteren blok; vervolgens werden hier de monsters afgestoken. Deze methode heeft als voordeel, dat zij minder bewerkelijk is en dat het mogelijk is meer monsters per opstand te nemen en dus meer waarnemingen te verrichten. Hierdoor kan een juister beeld van de wortelontwikkeling per opstand worden verkregen.

Een vierde methode, zeer goed bruikbaar voor wortelonderzoek, is de „wortelkartering", zoals deze door SCHUURMAN wordt toegepast bij het wortelonderzoek bij vruchtbomen aan het Landbouwproefstation te Groningen. Deze methodiek was zeer bruikbaar en praktisch en werd daarom voor dit onderzoek gebruikt in combinatie met een enigszins gewijzigde methodiek van GROSZKOPF.

De wortelkartering hier toegepast geschiedde als volgt. Op een gegeven afstand van een boom, per opstand te bepalen in verband met een voor verschillende opstanden variërend stamtal per hectare, wordt een profielkuil gegraven ter breedte van ongeveer 75 cm loodrecht op de normaal te verwachten wortelrichting van de boom. De diepte van de te karteren profielwand is afhankelijk van de beworteling ter plaatse, maar werd in verband met de praktische betekenis en de worteldichtheid gewoonlijk niet dieper genomen dan 70 cm. Het oriënterend vooronderzoek (tabel 1) had reeds uitgewezen, dat 70 cm voldoende was, de gegeven afstand tot de boom erbij in aanmerking nemende; de hoofdbeworteling centraal onder de stam zal normaliter een grotere diepte bereiken.

Bij de *Quercus-borealis-* en *Quercus-robur*-opstand te Sleen bleek de ondergrond reeds op 45 cm sterk te zijn verdicht en — zij het in mindere mate — ook de ondergrond van de *Quercus-robur*-opstand te de Rips. Bij het proefperk in de Onzalige Bossen heeft zich op 70 cm een dichtere laag gevormd. In deze verdichte lagen ontbreken over het algemeen de wortels of zijn belangrijk minder talrijk.

In deze profielkuil werd een raam opgehangen, verdeeld in vakken van 10 × 10 cm met een totale breedte van 50 cm. Ieder vak van het zg. profielraam correspondeerde voor een bepaalde diepte en een bepaalde breedte met een op kaart gebracht vakwerk (afb. 5). Vervolgens werden de worteluiteinden, die in de verschillende vakken van het profielraam zichtbaar waren, met symbolen voor desbetreffende diameterklassen van de wortels op de kaart ingetekend. Op deze manier kan na telling de worteldichtheid per wortelsoort in de verschillende profiellagen worden bepaald. De wortels van de andere opstandsexemplaren werken ongetwijfeld storend, indien men met deze methodiek gegevens omtrent de beworteling per boom wil verkrijgen. Wel kon aldus een zeer goed beeld worden verkregen van de gemiddelde beworteling van de opstand per groeiplaats en per houtsoort.

Fig. 5.
Raam voor wortelkartering

Fig. 5.
Frame for root mapping

De verschillende wortels werden geclassificeerd naar diameter:

< 1 mm
1—5 mm
> 5 mm

Een indeling in deze diameterklassen werd gebruikt, omdat het onmogelijk was alle absorptief werkzame wortels als zodanig te herkennen en met name vooral de aantallen wortels van de kleinste diameterklasse voor dit onderzoek interessant waren.

Bij een morfologisch laboratoriumonderzoek zou het onderscheid tussen haarwortels en wortelharen beter mogelijk zijn geweest; bij veldwerk evenwel is dit uitgesloten. Door de wortelgroep met een diameter < 1 mm te tellen benadert men de hoeveelheid absorptief werkzame wortels het best. De groeiwortels werden verder geclassificeerd in de groepen van 1—5 mm en > 5 mm. Bij de bespreking van de verkregen resultaten zullen evenwel in het algemeen alleen de klassen besproken worden kleiner en groter dan 1 mm diameter (uitgezonderd in tabel 5), omdat uiteindelijk het onderscheid tussen wortels met een diameter van 1—5 mm en > 5 mm niet een direct bijzondere betekenis heeft.

Ook was het bij deze onderzoekingen niet altijd mogelijk dode en levende wortels van elkaar te onderscheiden, zodat ook bij de tellingen hiertussen niet altijd onderscheid kon worden gemaakt.

In de *Quercus-robur*-opstand te Delden was een struiketage aanwezig; dit was het enige object, waar het wortelonderzoek aan het profiel op grotere diepte werd bemoeilijkt door wortels van andere soorten vegetatie. Bij de verkurkte wortels was het nog enigszins mogelijk een onderscheid te maken tussen de wortels naar de soort door een min of meer specifiek kleur- en/of morfologisch verschil; bij de haarwortels was dit nagenoeg uitgesloten.

Vanwege de meer of minder dicht voorkomende kruidenvegetatie in de opstanden en dientengevolge vanwege haar wortelontwikkeling in de bovengrond in het bijzonder werd voor de bovenste 5 cm van het profiel niet de karteringsmethodiek gevolgd. Hier werden de onderzoekingen verricht met behulp van analyses van grondblokken. Deze methodiek werd zelfs toegepast tot een diepte van 30 cm. De vegetatie met de bijbehorende wortels kon bij deze werkwijze in vele gevallen als pol worden verwijderd. Hierdoor kon ook een exacter beeld van de worteldichtheid per volume-eenheid grond en van de haarwortelontwikkeling worden verkregen op de verschillende groeiplaatsen en per houtsoort. De monsters met deze grondblokken verkregen werden ter plaatse onderzocht op de totaal voorkomende wortellengte per volume-eenheid. Deze monsters — met een oppervlakte van 20 × 20 cm en een hoogte van 15 cm — werden genomen op een diepte van 0—15 cm en van 15—30 cm. Het aantal grondblokken bedroeg evenals het aantal wortelkarteringen 5 stuks per horizont en per opstand.

FIG. 6. Wortelaantallen en -lengten van wortels > 1 mm diameter

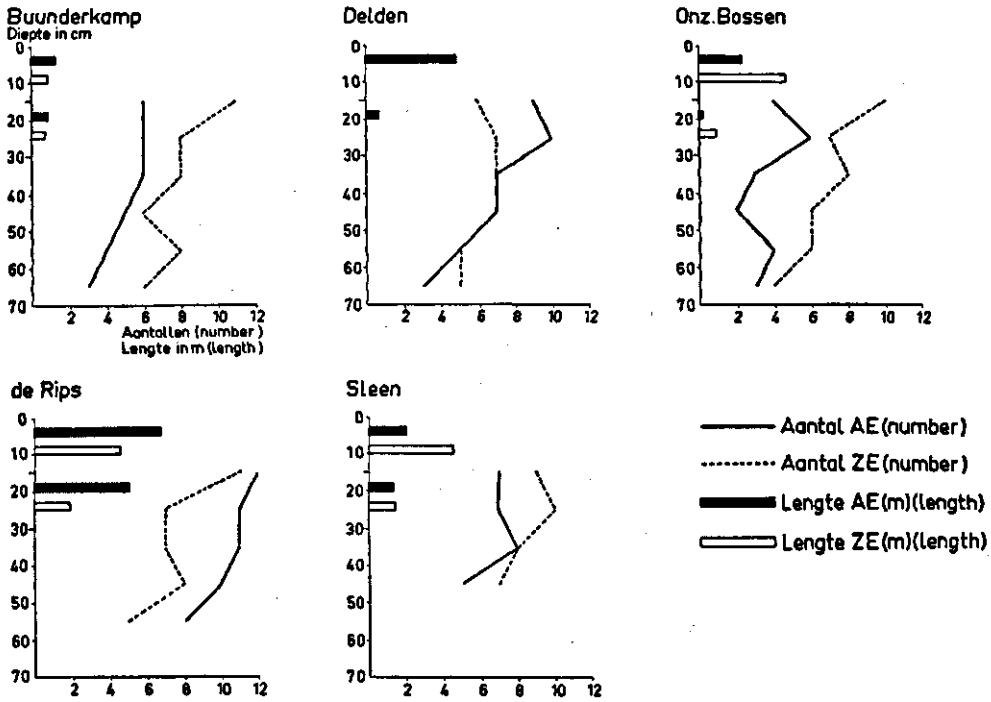


FIG. 6. *Number of roots > 1 mm diameter in the soil profiles on the sample plots at 10—70 cm depth. Total root lenght >1 mm diameter at 0—15 and 15—30 cm depth (surface of average sample 20×20 cm).*

KRAUSS en GROSZKOPF hebben door talrijke onderzoekingen aangetoond, dat deze relatief kleine monsters geen risico inhouden voor plaatselijke toevallige doorworteling, aangezien de grond in het algemeen homogener doorworteld is dan men voor mogelijk zou houden. In navolging van GROSZKOPF werden ze evenals bij de karteringsmethodiek zoveel mogelijk onder de buitenste helft van de kroon genomen om zo weinig mogelijk hinder van de dikkere wortels te ondervinden.

Met behulp van deze twee methoden was het mogelijk zeer goede gegevens te verkrijgen betreffende de doorworteling van de gronden per houtsoort en per groeiplaats van de wortels, die een belangrijke rol spelen bij de vocht- en voedselopname. Vanzelfsprekend speelt het stamtal per hectare en per opstand een grote rol met betrekking tot de worteldichtheid per object, waardoor de waarnemingen dan ook beperkt vergelijkbaar zijn.

In de figuren 6 en 7 zijn de gegevens verwerkt van de wortelonderzoekingen op 5 proefperken van *Quercus borealis* en *Quercus robur:*

FIG. 7. Als fig. 6, voor wortels < 1 mm diameter

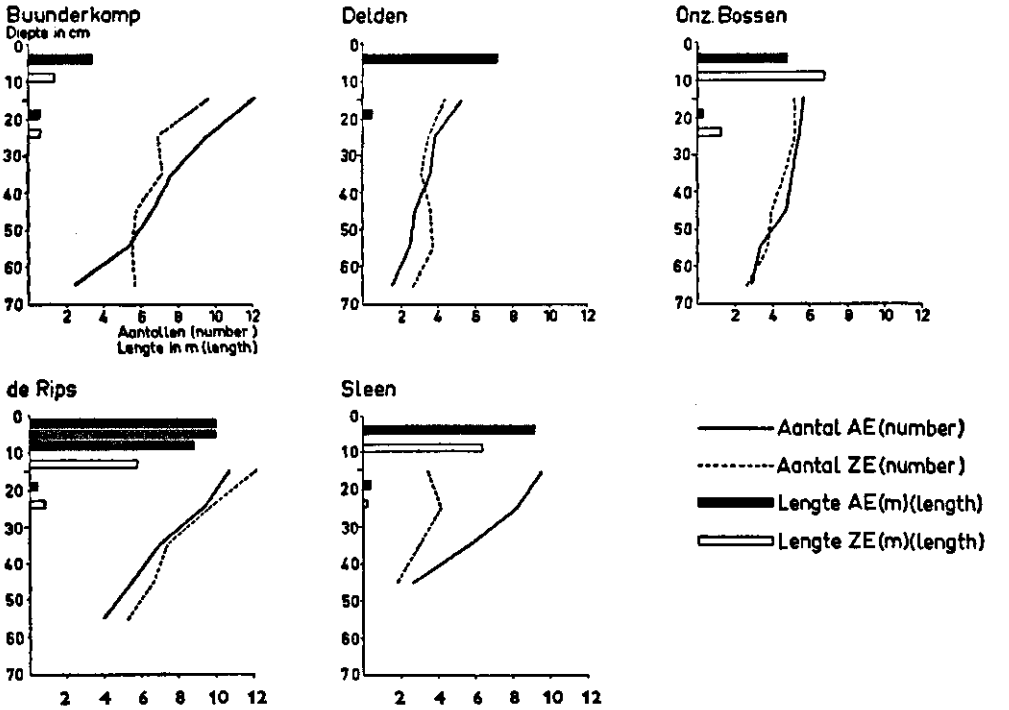


FIG. 7. *As fig. 6; roots < 1 mm diameter*

a. in blokdiagram de wortellengten in meters per profiel voor de diepten 0—15 cm en 15—30 cm (analyse grondblokken);
b. in lijndiagram de wortelaantallen in eenheden per profiel vanaf 10—20 cm tot een diepte van 60—70 cm (wortelkartering).

De schaalverdeling van de abscis geeft voor de blokdiagrammen aan de op de respectieve diepten voorkomende wortellengten en voor de lijndiagrammen de aantallen wortels. In figuur 6 betreft het de wortels > 1 mm diameter; in figuur 7 de wortels < 1 mm diameter.

In tabel 3 zijn de gegevens verzameld van de wortellengten verkregen uit de onderzoekingen op alle proefperken. De analyses voor de ZE-opstanden te Delden en Middachten ontbreken, omdat in eerstgenoemde opstand de struiketage, en te Middachten de *Vaccinium-myrtillus*-vegetatie er de oorzaak van was, dat de gegevens met betrekking tot de betreffende houtsoorten volkomen onbetrouwbaar waren.

TABEL 3. Wortellengten in meters bij bemonstering van 0—15 cm en 15—30 cm diepte per 400 cm² oppervlakte

Proefperk	Diepte in cm	Wortellengten in m			
		< 1 mm Ø		> 1 mm Ø	
		AE	ZE	AE	ZE
Buunderkamp	0 — 15	33	14	1,3	0,9
	15 — 30	6	6	0,9	0,7
Delden	0 — 15	73	—	4,9	—
	15 — 30	5	—	0,7	—
Middachten	0 — 15	37	—	2,1	—
	15 — 30	11	—	2,0	—
Nieuwenhagen	0 — 15	44	17	2,4	2,3
	15 — 30	2	2	2,1	2,0
Onzalige Bossen	0 — 15	44	67	2,4	4,7
	15 — 30	2	13	0,2	0,9
De Rips	0 — 15	289	78	6,7	4,6
	15 — 30	5	9	5,1	1,9
Sleen	0 — 15	91	63	2,0	4,6
	15 — 30	5	3	1,3	1,4
Sample area	*Depth in cm*	*Root length in m*			

TABLE 3. *Total root length (metres) at sampling at 0—15 cm and 15—30 cm depth (surface 20 × 20 cm)*

De conclusies, die aan de hand van de gegevens uit fig. 6 en 7 en tabel 3 kunnen worden getrokken, zijn de volgende:

De blokdiagrammen (de wortellengten) wijzen er in de eerste plaats op, dat er een belangrijk verschil in wortelontwikkeling is in de bovenste 15 cm van het profiel en de volgende 15 cm. Dit geldt speciaal voor wortels < 1 mm diameter, hoewel dit verschijnsel evenzeer bij de diameterklasse van de wortels > 1 mm diameter naar voren komt. In het laatste geval geldt dit in het bijzonder voor de wortels met relatief de kleinste diameter uit deze klasse, zoals tijdens de onderzoekingen bleek.

Dit verschil in ontwikkeling wordt vooral veroorzaakt door de bovenste horizont, in het algemeen ongeveer de bovenste 5 cm. Deze laag is het rijkst aan organisch materiaal en bevat een relatief hoog percentage voedingsstoffen. FUNKE refereert NIKLEWSKI, die bij zijn onderzoekingen constateerde, dat zowel organische als anorganische colloïden stimulerend werken op de ontwikkeling van de wortels. De structuur van het protoplasma in de cellen schijnt te worden veranderd, waardoor de permeabiliteit wordt verhoogd. Hiermede gaat een sterkere groei van de wortelcellen gepaard.

Op de Rips, waar in de *Quercus-borealis*-opstand de A_0-laag in verhouding vrij dik is, hebben de wortels zich ook het sterkst ontwikkeld zowel in de A_0-laag als in het bovenste gedeelte van de A_1-laag. Hier is de bovenste 5 cm zozeer doorworteld, dat bij nader onderzoek deze laag nagenoeg één wortelmassa bleek te zijn; ze vormde na verwijdering van de niet-worteldelen als het ware een pruik.

De doorworteling van de bovengrond schijnt in het algemeen ook een relatieve maatstaf te zijn voor de hoeveelheid organisch materiaal, die op de bovengrond of gemengd met de bovenste minerale laag aanwezig is. Wanneer er meer organische stoffen aanwezig zijn, wordt de doorworteling van de bovenlaag sterker. Dit blijkt onder andere ook in de opstanden in de Onzalige Bossen, waar de strooisellaag in de AE-opstand kwantitatief sterker is gereduceerd dan de strooisellaag in de ZE-opstand; de wortelontwikkeling in laatstgenoemde opstand is in de bovenste laag belangrijk groter dan in de AE-opstand. Ook in de tweede laag is de wortelontwikkeling in deze ZE-opstand groter.

Overigens stemmen de totale wortellengten van de AE-opstanden op de drie nagenoeg gelijksoortige gronden te Middachten, Nieuwenhagen en de Onzalige Bossen, waar de proefperken op lössgronden zijn gelegen, in ordegrootte zeer goed overeen.

Wanneer men de wortellengten i.c. de blokdiagrammen van de wortels > 1 mm diameter vergelijkt, blijkt men geen positieve conclusie te kunnen trekken met betrekking tot een absoluut en definitief verschil in wortelontwikkeling tussen beide houtsoorten voor de bovenste horizonten en voor deze diameterklasse. Terwijl in de Onzalige Bossen en te Sleen deze wortels zich in de ZE-opstand meer hebben ontwikkeld dan in de AE-opstand, is het omgekeerde het geval te Buunderkamp en de Rips. In laatstgenoemde opstand is dit onderlinge verschil in beide lagen bovendien nog aanmerkelijk groter dan te Buunderkamp. Ook het verschil tussen deze beide proefperken is groot.

Een vergelijking van de wortelaantallen (de lijndiagrammen) van de wortels > 1 mm diameter wijst op het feit, dat *Quercus robur* in de ondergrond meer wortels > 1 mm diameter ontwikkelt dan *Quercus borealis* in 3 van de 5 proefperken (Buunderkamp, de Onzalige Bossen en Sleen), terwijl te de Rips

de AE-opstand kwantitatief domineert. Te Delden is vrijwel geen verschil geconstateerd.

Opmerkelijk is te de Rips de verhouding van wortels in de AE- en ZE-opstand in de bovenste 15 cm (wortellengten) en het gehele profiel (wortelaantallen). Terwijl de totale wortellengte bij de wortels < 1 mm diameter in de bovenste 15 cm in de AE-opstand groter is dan in de ZE-opstand (zie blokdiagrammen), zijn de wortelaantallen (zie lijndiagrammen) op grotere diepte bij de AE-opstand minder. Bij de wortels > 1 mm diameter bestaat deze reciprociteit niet.

Opmerkelijk is eveneens hetgeen men kan waarnemen bij een vergelijking van fig. 6 en 7 van de wortelaantallen (lijndiagrammen). In het algemeen blijken de wortelaantallen van beide diameterklassen omgekeerd evenredig te zijn. Indien er per proefperk en per profiel meer wortels < 1 mm diameter voor de AE-opstand werden opgemerkt, blijkt op hetzelfde proefperk de ZE-opstand meer wortels > 1 mm diameter te ontwikkelen (Buunderkamp, de Onzalige Bossen en Sleen); dit geldt ook voor het omgekeerde (de Rips en min of meer te Delden).

Een zeer belangrijke factor voor de doorwortelingsmogelijkheid van de grond per boom is het stamtal per hectare (tabel 2). Aangezien over het algemeen het stamtal per oppervlakte-eenheid in de AE-opstanden minder is dan in de ZE-opstanden, heeft in eerstgenoemde opstand de individuele

FIG. 8.
Wortelonderzoekingen te Middachten

FIG. 8.
Root studies at Middachten

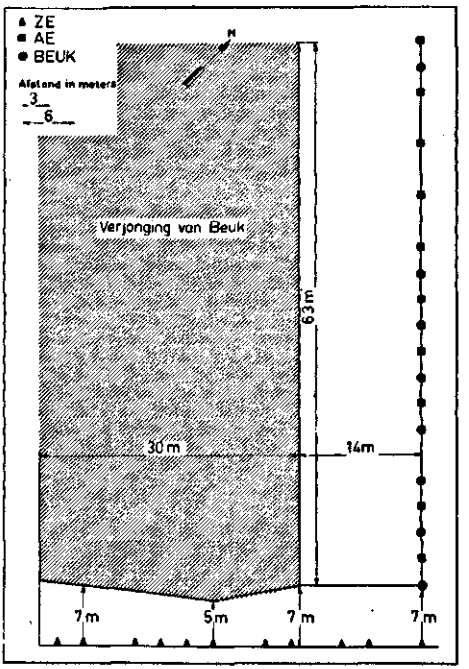


FIG. 9a.
Situatieschets te Middachten

FIG. 9a.
Sketch of situation at Middachten

boom een groter bewortelingsmilieu en kan derhalve een grotere doorworteling van de bodem ontwikkelen. Dit kan en zal ongetwijfeld een relatief betere groei bevorderen.

Als algemene conclusie kan bovendien nog worden geconstateerd, dat de bemonstering tot de onderzochte diepte ook voor verdere onderzoekingen voldoende is, zoals blijkt uit de afname van de worteldichtheid op grotere diepten.

In de nabijheid van de *Quercus-robur*-opstand te Middachten — het object, dat aanvankelijk ook bij de definitieve proefperken opgenomen was — werd het volgende verschijnsel waargenomen.

Westelijk van een AE-opstand gemengd met beuk bevindt zich een onbegroeide strook van 14 meter breedte. Aan de andere zijde van deze strook ontwikkelen zich beukenzaailingen, een natuurlijke verjonging. Aan de zuidzijde van deze opstand onder een hoek van ongeveer 90 graden hierop bevindt zich langs een wegrand een singel bestaande uit *Quercus robur*. Reeds op 5—7 meter van deze singel ontwikkelt zich dezelfde beukenverjonging (fig. 9a, 9b en 9c).

Langs de ZE-singel wordt de bodem voor 90% bedekt door *Vaccinium myrtillus*, *Potentilla erecta*, *Poa nemoralis*, *Deschampsia flexuosa*, *Juncus* spec., *Mnium hornum*, *Hypnum cupressiforme*, beuken, ZE- en AE-zaailingen.

Langs de opstand van *Quercus borealis* en beuk, die elkaar in de rand af-

FIG. 9b. Onbegroeide zone langs *Quercus-robur*-opstand
Ungrown zone along Quercus robur stand

wisselen, is deze bodembedekking van kruiden, grassen en mossen binnen 4 meter afstand van de rand nagenoeg nul procent, terwijl tussen de 4 en de 14 meter deze begroeiïng hoogstens 30% van het grondoppervlak bedraagt. Onder deze vegetatie vindt men *Luzula campestris*, *Deschampsia flexuosa*, *Poa nemoralis*, *Calluna vulgaris*, *Vaccinium myrtillus* en beukenzaailingen.

Het verschijnsel, dat de flora en opslag van houtige gewassen langs een opstand of een singel van *Quercus borealis* zich minder ontwikkelt dan b.v. langs een *Quercus-robur*-singel, was reeds eerder elders geconstateerd, zij het dan, dat nooit beide gevallen tegelijkertijd op eenzelfde groeiplaats d.w.z. in elkanders nabijheid werden aangetroffen. Hoewel in het onderhavige geval een vergelijkend onderzoek naar de oorzaak van dit verschijnsel niet onder voldoend vergelijkbare omstandigheden kan geschieden,

1°. omdat zich aan de ene zijde van de beukenverjonging een gehele opstand bevindt en aan de andere kant een singel,

2°. omdat de opstand aan de rand uit "Amerikaanse eiken" bestaat afwisselend met een in dit opzicht ongunstige houtsoort nl. de beuk, terwijl de singel alleen uit zomereik bestaat en dus niet gemengd is,

werd het toch wenselijk geoordeeld, hier een nader onderzoek in te stellen vanwege het feit, dat het hier één groeiplaats betreft en beide, dus singel en opstand, aan elkander grenzen.

FIG. 9c. Onbegroeide zone langs AE- en beukenopstand
Ungrown zone along mixed red oak and beech stand

De wortelonderzoekingen werden zo verricht, dat de bodemprofielen voor de bemonstering tegenover de AE-exemplaren gegraven werden om de beukenwortels bij de telling theoretisch zoveel mogelijk uit te schakelen. Dit sluit evenwel niet uit, dat er ongetwijfeld ook beukenwortels werden genoteerd.

De plantafstand van de stammen onderling, zowel in singel als opstandsrand, bedraagt op de onderzochte plaatsen ongeveer 3 m, op andere plaatsen soms 6 m. In de rand bevinden zich in totaal 18 bomen, waarvan 10 *Quercus borealis* en 8 beuken. De opstand bestaat voor ongeveer eenderde gedeelte uit *Quercus borealis*.

Het wortelonderzoek geschiedde zowel met de karteringsmethodiek als door bepaling van de wortellengten en de wortelgewichten. De kartering werd verricht tot 50 cm diepte, daar dit de hoofdwortelzone vormde en op grotere diepte vanwege een min of meer verdichte ondergrond plaatselijk minder wortels voorkwamen. De wortels werden gekarteerd op resp. 2-4-6-8-10-12 meter afstand van de AE-singel (fig. 8), bij de ZE-singel op 3-5-7 meter. De bepaling van de wortellengten en het wortelgewicht (veldgewicht) geschiedde resp. op 2-6-10 meter en op 2-6 meter op diepten van 0—15 cm en 15—30 cm, en met een oppervlakte van monsters van 20 × 20 cm.

TABEL 4. Wortellengten en wortelgewichten naar gegevens van twee series per houtsoort

Serie en houtsoort	Afstand	Wortels > 1 mm diam. Lengte in m		Wortels <en> 1 mm diam. Tot. gew. in grammen	
		Diepte *(depth)* 0 — 15 cm	Diepte *(depth)* 15 — 30 cm	Diepte *(depth)* 0 — 15 cm	Diepte *(depth)* 15 — 30 cm
AE A	2 m	1,9	2,1	16,2	8,5
	6 m	2,1	3,4	10,5	17,2
	10 m	1,1	2,4	4,0	30,1
AE B	2 m	3,6	0,9	6,0	23,8
	6 m	0,9	0,8	7,9	9,9
	10 m	0,9	0,9	7,3	9,5
ZE C	2 m	0,8	0,7	5,5	9,1
	6 m	0,4	0,6	1,9	5,0
ZE D	2 m	0,4	0,4	2,9	4,2
	6 m	0,2	0,8	1,8	6,0
Series and tree species	*Distance*	*Roots > 1 mm diam. Length in m.*		*Roots < and > 1 mm diam. Total weight in gr.*	

TABLE 4. *Root lengths and root weights after data of two series for each three species*

Uit de gegevens van tabel 4 blijkt, dat het totale gewicht van de wortels langs de gemengde "Amerikaanse-eiken-" en beukenopstand in het bodemprofiel van de onbegroeide strook belangrijk groter is dan langs de singel bestaande uit zomereik. Terwijl in de A- en D-serie de gewichtsmassa op resp. 2-6-10 meter afneemt in de 0—15 cm monsterlaag, neemt ze in dezelfde serie op 15—30 cm toe. Dit zou er op kunnen wijzen, dat op grotere afstand van de stam de wortelontwikkeling per boom minder in de bovengrond en meer in de ondergrond geschiedt. De B- en C-series kunnen dit evenwel in zijn algemeenheid niet bevestigen. Ook bij de wortelkartering bij dit onderzoek bleek dit verschijnsel, zoals in de A- en D-series genoteerd, niet algemeen te zijn.

Het grote totaalgewicht aan wortels en de relatief kleine wortellengte van wortels > 1 mm diameter in de A-serie op 2 en 6 m stamafstand, bemonstering 0—15 cm (zie tabel 4), wordt veroorzaakt door een in verhouding zeer groot percentage haarwortels.

TABEL 5. Aantallen wortels aan een profielwand van 50 cm te Middachten

Wortel-diam.	< 1 mm					1 — 5 mm					> 5 mm					*Root diam.*
cm diepte	0-10	10-20	20-30	30-40	40-50	0-10	10-20	20-30	30-40	40-50	0-10	10-20	20-30	30-40	40-50	*Depth in cm*
Houtsoort en afstand																*Tree species and distance*
AE 2 m	21	25	32	15	39	9	7	13	11	14		2				*Q.b. 2 m*
4 m	32	23	26	38	31	6	15	14	9	9		3	5	1	2	*4 m*
6 m	64	58	25	35	22	2	2	1	10	4			1	1	2	*6 m*
8 m	61	33	28	16	26	6	2	2	5	11				3	6	*8 m*
10 m	18	44	28	37	31	4	2	7	7	5		1	1		3	*10 m*
12 m	64	31	18	38	18	9	3	1	4	7					2	*12 m*
ZE 3 m	55	58	15	8	10	5	4	4	4							*Q.r. 3 m*
5 m	13	42	21	22	10		1	2	3	2						*5 m*
7 m	45	32	21	14	8	1	1	2	3			2		1		*7 m*

TABLE 5. *Number of roots at the profiles (breadth 50 cm) at Middachten*

In tabel 5 zijn de aantallen wortels vermeld, zoals deze aan een profielwand van 50 cm breedte goed opgemerkt en derhalve gekarteerd konden worden, op de respectieve afstanden van de gemengde AE-opstand en de ZE-singel en op de aangegeven profieldiepten.

In het bijzonder de zeer fijne haarwortels waren zeer moeilijk of in het geheel niet aan de profielwand te onderscheiden; ook hier gelden dus de gegevens vrijwel alleen voor de duidelijk herkenbare haarwortels.

Opmerkelijk is het geringe aantal wortels < 1 mm diameter langs de ZE-singel op grotere diepte dan 20 cm. Het aantal wortels > 1 mm diameter is over de gehele linie langs de ZE-singel aanzienlijk minder dan langs de opstand.

In hoeverre het verschil in wortelmassa de oorzaak is voor het verschil in ontwikkeling van de natuurlijke beukenverjonging, is moeilijk te beoordelen. Bij de eerder genoemde onderzoekingen bleek reeds het verschil in wortelontwikkeling van beide houtsoorten.

Om evenwel de oorzaak van het verschil floraontwikkeling waargenomen in beide soorten opstanden te kennen, werden verdere onderzoekingen verricht, die o.a. in Hoofdstuk IV.4 ter sprake komen. Deze oorzaak kan in het onderhavige verband niet zijn gelegen in een absoluut lichtgebrek langs de opstand. De ZE-singel loopt oostnoordoost—westzuidwest, de opstandsrand noordwest—zuidoost. De aanvankelijk geheel onbegroeide strook ontving hierdoor overal een gelijke hoeveelheid licht. Het hoogteverschil tussen beide soorten bomen (hoogte AE $\pm$ 21 m en ZE $\pm$ 18 m) was niet van dien aard, dat hierdoor aan deze randen een belangrijk verschil in lichtsterkte kon ontstaan. Ook onder invloed van drupwerking van de kroon der randbomen kan dit verschijnsel over deze breedte (14 m) niet worden veroorzaakt. Wel blijft hier het grote bezwaar gelden, dat de menging met de beuken een onzekere factor is omtrent de meer of minder overwegende invloed van laatstgenoemde houtsoort. Welke deze invloed hier eventueel zou kunnen zijn, kon niet worden vastgesteld.

In de kwekerij van het Bosbouwproefstation T.N.O., „De Dorschkamp", werd van beide houtsoorten een 6-jarig exemplaar door uitgraven op zijn wortelsysteem onderzocht. Bij dit uitgraven werd meer aandacht besteed aan de groeiwortels van grotere diameter dan aan de haarwortels, omdat de ontwikkeling van de haarwortels in het algemeen reeds voldoende was bestudeerd.

De lengte van het AE-exemplaar bedroeg 273 cm en van de zomereik 218 cm; de respectieve stamdiameters bedroegen 43,9 mm en 28,6 mm.

Hier bleek een groot verschil te bestaan in ontwikkeling van groeiwortels bij beide houtsoorten. Terwijl de langste wortel bij de zomereik 87 cm was met een diameter aan de wortelhals van 6,7 mm, bleek de langste

wortel bij de "Amerikaanse eik" 180 cm te zijn met een diameter van 36,4 mm. In het laatstgenoemde geval was dit een volkomen vlak strijkende, horizontale wortel; bij *Quercus robur* was deze langste wortel schuin naar beneden gericht. Niet alleen deze wortels verschilden aanmerkelijk zowel in lengte als in diameter, maar over de gehele linie bleek de wortelontwikkeling bij *Quercus borealis* groter te zijn, getuige het feit, dat de gemiddelde worteldiameter van de groeiwortels — de wortels dus > 1 mm diameter — gemeten bij de wortelhals bij *Quercus borealis* 270% bedraagt van de gemiddelde worteldiameter van *Quercus robur*. De juiste ligging van de wortels van *Quercus borealis*, die over het algemeen betrekkelijk vlak strijkend waren, kon bezwaarlijk worden nagegaan, omdat, hoewel de plantafstand bij deze houtsoort en bij de zomereik in de rij 60 cm bedroeg en de rijafstand 1 m, de wortels grillig onder het andere plantmateriaal doorliepen op verschillende afstanden. Dit was niet het geval bij de wortels van *Quercus robur*, die ter plaatse als het ware een kluit vormden met een half of geheel verticaal gericht hartwortelstelsel bestaande uit overwegend fijnere wortels. Bij deze houtsoort reikten drie dunne wortels tot 80 cm diepte, terwijl de fijnere wortels zich voornamelijk in de bovenste laag (30 cm) bevonden.

In dit geval en reeds op deze leeftijd overheerste de "Amerikaanse eik" de zomereik zowel in stamontwikkeling als in doorwortelingscapaciteit. Deze grotere doorworteling zal dus ook een betere groei van de stam tot gevolg kunnen hebben.

Beide uitgegraven exemplaren op „de Dorschkamp" waren volkomen willekeurig gekozen uit twee perken plantmateriaal. De bodem ter plaatse is geologisch geformeerd als gestuwd preglaciaal; de bovenste 30 cm is een donkere, humusrijke teeltlaag met daaronder een scherpe overgang naar een middel- tot grofkorrelige zandgrond, die over het algemeen nagenoeg niet doorworteld was. Ook hier zijn dus weer als vanzelfsprekend de lagen, relatief het rijkst aan organisch materiaal en dus ook aan voedingstoffen, het sterkst doorworteld.

Een mycorrhiza-symbiose bij de respectieve houtsoorten werd waargenomen bij *Quercus borealis* op de proefperken in de Onzalige Bossen en te Middachten, in die opstanden dus op de gronden met relatief het hoogste gehalte aan fijnzandig materiaal; bij *Quercus robur* werd deze symbiose nagenoeg op alle proefperken aangetroffen. Ook bij andere onderzoekingen (zie Hoofdstuk VI.1) bleek de mycorrhiza-symbiose bij *Quercus borealis* slechts weinig voor te komen, in tegenstelling met *Quercus robur*. Hierbij zij aangetekend, dat zich in de AE-opstand in de Onzalige Bossen slechts een dunne A_0- en A_1-laag in het bodemprofiel bevindt, terwijl deze laag bij de AE-opstand te Middachten aanmerkelijk dikker was.

In de laag, waar de sterkste mycorrhiza-ontwikkeling was, bleek de haarwortelontwikkeling in beide AE-opstanden niet belangrijk uiteen te lopen. Op de Buunderkamp, waar in de AE-opstand geen mycorrhiza-

ontwikkeling werd waargenomen, was de haarwortellengte in de bovenste profiellaag het kleinst.

De rizomorfen van *Armillaria mellea*, lange. zwarte, wortelachtige lichamen vrijwel zonder vertakking, werden herhaaldelijk in de *Quercus-robur*-opstanden aangetroffen, terwijl zij in de *Quercus-borealis*-opstanden in het algemeen ontbraken. Vooral in de ZE-opstand te Buunderkamp werd *Armillaria mellea* zeer veel en op verschillende profieldiepten aangetroffen. Te Delden werden zij in beide soorten opstanden op 20 cm diepte waargenomen; in de Onzalige Bossen op 70 cm en te Nieuwenhagen op 30 cm diepte in de ZE-opstand.

De algemene conclusies van voornoemde wortelonderzoekingen zijn de volgende: in de bovenste 10 cm van het bodemprofiel is de wortelontwikkeling van de "Amerikaanse eik" in het algemeen groter dan die van de zomereik. Op grotere diepten is het verschil in ontwikkeling van haarwortels niet zeer groot; figuur 7 wijst op een neiging van de "Amerikaanse eik" om op grotere diepte of een gelijke hoeveelheid of minder wortels < 1 mm diameter te ontwikkelen dan de zomereik.

Figuur 6 wijst op een gelijke of sterkere ontwikkeling van de wortels > 1 mm diameter bij de zomereik in 4 van de 5 proefperken.

In hoeverre evenwel sprake kan zijn van een verschil in wortelconcurrentie, zal eventueel blijken bij de bespreking van de onderzoekingen betreffende de opname van vocht en voedingsstoffen door beide houtsoorten in Hoofdstuk V.

Terwijl *Quercus robur* in het algemeen minder haarwortels in de bovenlaag ontwikkelt, werd de mycorrhiza-symbiose in dit soort opstanden in bijna alle gevallen aangetroffen.

Een zeker verband tussen de hoeveelheid organisch materiaal in de bovengrond van het profiel en de haarwortelontwikkeling ter plaatse treedt ongetwijfeld sterk naar voren. Dit verschijnsel is evenwel niet alleen voor deze houtsoorten typerend.

Het wezenlijke en structurele verschil in wortelopbouw tussen deze twee houtsoorten waargenomen op deze gronden is, dat *Quercus robur* een verticaal gericht hoofdwortelsysteem heeft, terwijl *Quercus borealis* een meer horizontaal gericht zijwortelstelsel opbouwt met vlakstrijkende zijwortels. Dit hebben ook andere onderzoekers geconstateerd (KRAHL—URBAN). *Quercus borealis* past zich met zijn wortelsysteem beter aan het milieu aan dan *Quercus robur*.

Toch merkt BAUER op: "Besonders auf gleiartigen Böden hat sich die Roteichenwurzel empfindlicher erwiesen als man vielfach annehmen zu können glaubte". Hetgeen o.a. door LINCKE en BEVERSLUIS (1936) als typisch kenmerk voor het wortelstelsel van *Quercus borealis* wordt genoemd, nl. de bouw en ontwikkeling van een penwortel, kan in zijn algemeenheid stellig niet worden bevestigd; ook BAUER wijst dit af.

ZIMMERLE (1929) vond bij zijn onderzoekingen bij volwassen exemplaren van *Quercus borealis* gedeeltelijk 5 m lange, vlakstrijkende zijwortels, terwijl

het hartwortelstelsel betrekkelijk gering was ontwikkeld tot 1 m diepte.

Uit de wortelonderzoekingen van WAGENKNECHT blijkt, dat deze houtsoort in het algemeen in zijn jeugd een penwortelsysteem opbouwt. Ook dit was door ons bij 2- tot 4-jarig materiaal geconstateerd. Op latere leeftijd ontwikkelen zich evenwel overeenkomstig de groeiplaats bij in de opstand heersende stammen verschillend gevormde hartwortelsystemen met diagonale wortels, bij beheerste stammen een vlak-hartwortelsysteem tot een meer uitgesproken vlakke beworteling. WAGENKNECHT wijst op een bijzonder duidelijke samenhang tussen kroongrootte en wortelontwikkeling bij *Quercus borealis* en op de grote wortelenergie van deze houtsoort vooral in verband met zijn sterke ontwikkeling van haarwortels en wortelharen in de humuslaag. Met betrekking tot zijn wortelontwikkeling is deze houtsoort volgens WAGENKNECHT bijzonder geschikt voor zandgronden, gelaagde gronden (zand op leem) en gronden met een gley-horizont in de wortelzone.

Bij de samenvatting van de conclusies van dit wortelonderzoek dient er evenwel nogmaals de aandacht op te worden gevestigd, dat de waarnemingen van deze onderzoekingen betrekking hebben op vergelijkingsobjecten met een ongelijk stamtal per oppervlakte-eenheid. Dit verschil in stamtal en het verschil in doorworteling van wortels < 1 mm diameter in de laag van 0—30 cm bedraagt voor de ZE-opstanden in verhouding met en ten opzichte van de AE-opstanden ten tijde van de wortelonderzoekingen respectievelijk voor Buunderkamp 136% en 51%, Delden 122% en "niet vergelijkbaar" (zie tabel 3), Nieuwenhagen 131% en 41%, de Onzalige Bossen 224% en 174%, de Rips 270% en 30% en Sleen 235% en 69%.

Hieruit volgt, dat de wortelontwikkeling per stam van wortels met een "werkzame oppervlakte" bij *Quercus borealis* in het algemeen dus belangrijk groter is dan bij *Quercus robur* bij stammen van gelijke leeftijd.

Bij de bespreking van de economische betekenis van *Quercus borealis* (Hoofdstuk VII) blijkt het verschil in houtproduktie per stam ten gunste van de AE in vergelijking met ZE. Voorzover dit produktieverschil bepaald kan worden door een verschil in wortelontwikkeling, is het blijkens onderhavige wortelonderzoekingen min of meer verklaarbaar. Ook de onderzoekingen betreffende de grootte van het bladoppervlak per houtsoort (tabel 10) wijzen op een verschil in potentieel werkzaam assimilatie-oppervlak eveneens in het voordeel van de "Amerikaanse eik".

Blijkens onderzoekingen van ROGERS bij fruitbomen is er voor iedere soort een constante verhouding voor stamgewicht/wortelgewicht op dezelfde gronden; deze verhouding varieert voor verschillende gronden en voor verschillende soorten vruchtbomen. Het zou alleen mogelijk geweest zijn om voor *Quercus borealis* en *Quercus robur* deze verhouding te berekenen door talrijke stammen per opstand en per groeiplaats uit te graven. De bezwaren hieraan verbonden werden reeds eerder genoemd. Het ware echter gewenst, dat door latere onderzoekingen omtrent dit punt meer inzicht werd verkregen.

2. Het blad en het strooisel

Onder „strooisel" verstaat men in de bosbouw al het plantaardige en dierlijke afval op de bosgrond zoals afgevallen takken, twijgen, bloesems, zaden, wortels, wortelstronken, afgestorven kruiden en gestorven dieren, de uitwerpselen van dieren etc.

De vegetatie is de voornaamste leverancier van dit strooisel. Dit organische plantenmateriaal is opgebouwd uit elementen afkomstig uit bodem en lucht, die tot meer gecompliceerde verbindingen zijn verwerkt en bij afbraak van het strooisel geheel of gedeeltelijk weer aan de bodem ten goede komen of in gasvorm in de lucht worden opgenomen.

Bij dit afbraakproces kan men onderscheiden:

1. *De humificering:* de vorming van organische verbindingen, min of meer resistent voor verdere aantasting door biologische of andere invloeden. Een van de onderdelen, die daarbij worden gevormd, zijn de echte humusstoffen of stabiele humus.
2. *De mineralisatie,* waarbij de opgenomen plantenvoedingsstoffen, nl. mineralen, water, koolzuur, fosfaten en stikstof, weer gedeeltelijk vrijkomen.

Het is hier niet terzake uitvoerig op het proces der humificering en mineralisatie in te gaan. Die aspecten, die voor dit onderzoek interessant zijn, zullen ter plaatse worden besproken. Het doel van dit onderzoek was de snelheid, waarmede het strooisel van beide houtsoorten wordt afgebroken, te bepalen en te vergelijken.

In het algemeen is de afbraaksnelheid afhankelijk van verschillende factoren zoals de herkomst van het strooisel, de plaatselijke klimatologische omstandigheden met name de humiditeit en de hoeveelheid en mate van zonneschijn, de sluitingsgraad van de opstand en niet het minst ook van de toestand van het bodemsubstraat en van de biologische bodemactiviteit. Wanneer er een remming optreedt bij het afbraakproces d.w.z., dat het jaarlijks geproduceerde strooiselmateriaal niet in gelijk tempo wordt gehumificeerd en gemineraliseerd, moet een van de voorgaande factoren hiervoor verantwoordelijk worden gesteld.

Wat het klimatologisch aspect betreft, is bekend, dat Nederland een humied klimaat heeft met relatief weinig zonneschijn. Indien dit klimaat minder humied was met relatief meer zonneschijn, zou ongetwijfeld ook het strooisel, afkomstig van verschillende houtsoorten, relatief sneller worden afgebroken dan momenteel onder de huidige omstandigheden het geval is. Onder de gegeven, betrekkelijk homogene klimatologische omstandigheden in Nederland zijn er evenwel voor de diverse strooiselsoorten toch zeer grote verschillen in snelheid en wijze van afbraak te constateren. De oorzaken hiervan moeten dus bij de andere genoemde rubrieken zijn gelegen.

Het is in het algemeen voldoende bekend, dat de herkomst van het strooisel in deze een zeer belangrijke rol speelt. Het is bovendien gebleken dat eenzelfde houtsoort op verschillende grondsoorten een ongelijk beeld

kan bieden betreffende de kwalitatieve en kwantitatieve afbraak van zijn strooisel.

Terwijl een houtsoort op de ene groeiplaats milde humus vormt — het organische materiaal is dan rijk aan basische ionen, heeft een rulle kruimelachtige structuur en is bovendien meestal met aarde vermengd — ziet men elders van dezelfde strooiselsoort een overgang van milde naar ruwe humus, waarbij niet alleen blad- of naaldresten van het laatste jaar maar ook van voorgaande jaargangen aanwezig zijn. In andere opstanden constateert men zelfs ruwe-humusvorming, waarbij een grotere hoeveelheid van verschillende jaargangen afkomstig blad- of naaldmateriaal in min of meer onverteerde lagen de bovengrond bedekt, terwijl deze organische stoffen een zuur karakter hebben.

Enkele aspecten met betrekking tot het humificatie- en mineralisatieproces van het strooisel in opstanden van *Quercus borealis* werden reeds genoemd bij de beschrijving van de proefvelden van het oriënterende vooronderzoek. Daar werden strooiseltoestanden geconstateerd variërend van F_1- tot $F_1 + F_2 + H$-lagen (tabel 1).

Verschillende auteurs oordelen niet altijd even gunstig over de vertering van het strooisel van *Quercus borealis*. Deze critiek is reeds genoemd in het literatuuroverzicht (Hoofdstuk II.3). Het is evenwel niet juist ook in deze te generaliseren, omdat, zoals hierboven reeds werd opgemerkt, een grote verscheidenheid van factoren — naast de soort van afval zelve —, hetzij voor een minder gunstige, hetzij voor een snelle vertering verantwoordelijk kan zijn.

BAUER (1953) maakte naar aanleiding van zijn onderzoekingen op 114 proefperken voor het produktie-onderzoek de volgende opmerkingen.

De humificering is in de AE-opstanden in het algemeen niet zo goed als in de ZE-opstanden, maar absoluut beter dan die van het beukenstrooisel. Bij zijn proefperken vond hij onder de F_1-laag soms ook strooisel van oudere jaargangen. Van de 114 proefperken bezaten er 80 een milde-humustoestand, terwijl 23 de overgangsvorm van milde naar ruwe humus en 11 de ruwe-humusvorm bezaten, in een laag van hoogstens 5 cm dikte. De laatstgenoemde opstanden waren gelegen op de ouddiluviale zandgronden van Noordwest-Duitsland en Nederland, die arm aan basen zijn en in enkele gevallen ook stagnerend grondwater hadden. Hij merkte bovendien op, dat deze humustoestand zeer nauw samenhangt met de boniteit van de opstand. In opstanden van de eerste boniteit vormde zich volgens hem ook milde humus, terwijl de proefperken met ruwe humus tot de tweede of derde boniteit behoorden.

WAGENKNECHT deelt mede, dat bij zijn onderzoekingen op de meest verschillende groeiplaatsen de invloed van *Quercus borealis* op de bodem gunstig bleek. "Es wurde kein Roteichenbestand gefunden, unter dem Rohhumusbilding festzustellen war und wo Rohhumus gefunden wurde, da stammte er noch aus den Vorbestand". Hij merkt bovendien op: "Die Bodenoberfläche macht zwar mitunter infolge der fehlenden Vegetation

einen etwas toten, verhagerten Eindruck, der Bodenzustand ist aber trotzdem durchaus gut." LINCKE meent, dat *Quercus borealis* een van de beste houtsoorten is voor het gezond maken "trockentorferkrankter Böden".

Alhoewel volgens mededeling van U.S.A. FOREST SERVICE (Lake States Forest Experiment Station) de vertering van het strooisel van *Quercus borealis* over het algemeen wat langzamer is dan dat van de meeste andere loofhoutsoorten, vooral op koude en vochtige groeiplaatsen, komt in zijn natuurlijk verspreidingsgebied praktisch toch nooit ruwe-humusvorming voor.

TABEL 6. Strooiseltoestand [1]) op de vergelijkingsobjecten tijdens opname in juni 1952

Proefperk *Sample area*	Houtsoort *Tree species*	
	AE	ZE
Buunderkamp	$F_1 + F_2$ [2])	F_1 [2])
Delden	$F_1 + F_2$	F_1 [2])
Middachten	F_1 [2]) [3])	$F_1 + F_2 + H$
Nieuwenhagen	$F_1 + F_2$	F_1
Onzalige Bossen	F_1 [2])	$F_1 + F_2$
De Rips	$F_1 + F_2 + H$	$F_1 + F_2$
Sleen	$F_1 + F_2 + H$	$F_1 + F_2 + H$

[1]) F-laag: alle afval, dat zijn structuur nog min of meer heeft behouden en waarvan de herkomst is te herkennen (F_1 is afval van het laatste jaar, F_2 is strooisel van de daaraan voorafgaande bladafval).

H-laag: het afval, dat zijn structuur heeft verloren en niet meer naar herkomst is te onderscheiden. Het is evenwel nog niet in het bodemprofiel opgenomen.

[2]) Plaatselijk ook F_2.
[3]) Plaatselijk ook H.

TABLE 6. *Situation of litter on sample areas at sampling in June 1952*

De snelheid en wijze van afbraak van het afval was bij de vergelijkingsobjecten van dit onderzoek betrekkelijk verschillend.

In tabel 6 is de strooiseltoestand opgegeven, zoals dit overwegend per object werd waargenomen tijdens de opname in juni 1952. Deze kan plaatselijk per opstand verschillen door b.v. een plaatselijke ophoping ten-

gevolge van samenwaaien van het blad, waardoor daar de vertering minder snel geschiedt dan elders in de opstand.

Wanneer de waarnemingen van deze vergelijkingsobjecten en de waarnemingen van de proefperken van het inleidende onderzoek (tabel 1) gezamenlijk worden vergeleken, komen deze in het algemeen zeer goed overeen met de in het voorgaande genoemde ervaringen van BAUER en WAGENKNECHT.

In de eerste plaats bezaten de AE-opstanden op die groeiplaatsen, waar ook de gunstigste humustoestanden werden aangetroffen, relatief de beste kwaliteit: Middachten, de Onzalige Bossen, Rijsbergen en Winterswijk. Ongetwijfeld is bij vergelijking tussen de respectieve kwaliteiten onderling van de opstanden en van bodem en humus in het algemeen ook sprake van een wisselwerking. Een goede humustoestand zal mede een betere boniteit van de opstand bewerken, terwijl het strooisel van een houtsoort op een betere groeiplaats ook beter zal humificeren.

Op de proefperken te Middachten en de Onzalige Bossen is de strooiseltoestand bij *Quercus borealis* iets gunstiger dan bij *Quercus robur*. Op de andere vergelijkingsobjecten blijkt verder de humustoestand kwalitatief in beide soorten opstanden niet veel uiteen te lopen, alhoewel kwantitatief de diverse lagen over het algemeen dikker en compacter kunnen zijn in de AE-opstanden.

Bij een vergelijking van de strooiseltoestand in de AE-opstanden onderling te Middachten, Nieuwenhagen en in de Onzalige Bossen werd ook een verschil van gehalte aan humusstoffen van de bovenste profiellagen geconstateerd. Te Middachten is de met organische colloïden gemengde bovenlaag bij vergelijking van deze drie AE-opstanden het dikst (fig. 4).

In het algemeen kan bovendien worden vastgesteld, dat door een sterke concentratie van de haarwortelmassa in de bovenste profiellaag van de AE-opstanden het strooisel meer wordt vastgehouden met het gevolg, dat een meer samenhangende laag wordt gevormd en het organische materiaal in mindere mate met de minerale ondergrond is gemengd. In bepaalde gevallen wordt daardoor de indruk gewekt, dat *Quercus borealis* ruwe humus vormt, terwijl in werkelijkheid een en ander door gecombineerde invloeden van voedselrijk organisch materiaal en haarwortelconcentratie wordt veroorzaakt. Deze grote wortelconcentratie en de grote wortelenergie in deze bovenste laag maakt het voor *Quercus borealis* mogelijk direct voedsel aan deze laag te onttrekken. Deze wortels voelen zich blijkbaar in dit milieu zeer goed thuis.

Door WITTICH (1943, 1944) zijn talrijke onderzoekingen betreffende de humificering en mineralisatie van strooisel verricht. Volgens hem wordt de betrekkelijk langzame humificering van het *Quercus-borealis*-strooisel mede veroorzaakt door een betrekkelijk hoog C/N-cijfer. Enkele door hem onder-

zochte koolstof-stikstofverhoudingen worden ter vergelijking onderstaand vermeld:

	C/N		C/N
robinia	14	beuk	51
zwarte els	15	esdoorn	52
wintereik	47	Amerikaanse eik	53
zomereik	47	pijnboom	66
berk	50	douglas	77
		lariks	113

WITTICH constateerde bij proeven, dat het blad van *Quercus borealis* na acht maanden slechts in geringe mate was aangetast, evenals het blad van berk, gewone eik en beuk. Na 1 jaar was het AE-blad sterk geskeletteerd en bleek de verteringssnelheid duidelijk te verschillen met die van het beukeblad. Eerst in het tweede voorjaar trad er bij beide houtsoorten een snelle vertering in.

De ongunstigste humustoestanden vindt men in het algemeen onder naaldhoutopstanden. Het strooisel van deze houtsoorten heeft een C/N-cijfer, dat evenals de zuurgraad aanmerkelijk hoger is dan die van het strooisel van loofhout. Gepaard aan het zuurdere milieu gaat een afname van de biologische bodemactiviteit respectievelijk een remming van de afbraak van het organische materiaal. Naaldhout en loofhout hebben een groot verschil in kalkgehalte. Volgens WITTICH (1948, 1952) is het kalkarmste loofhoutstrooisel evenwel altijd nog rijker aan kalk dan het kalkrijkste strooisel van naaldhoutsoorten. Een hoger N-gehalte gaat in het algemeen samen met een hoger basengehalte. Beiden beïnvloeden de biologische bodemactiviteit en dientengevolge ook de omzetting van het strooisel.

Bij de reeds genoemde oorzaken voor een grotere verteringssnelheid van het loofhoutstrooisel in vergelijking met het naaldhoutstrooisel komt ook nog, dat het strooisel van de naaldhoutbomen harsrijker is, terwijl bovendien het specifieke bladoppervlak een zeer belangrijke rol speelt. In de strooisellaag afkomstig van loofhoutsoorten kan en zal door de luchtigere ligging van het afval over het algemeen een betere aëratie plaatsvinden dan in de strooisellaag afkomstig van naaldhoutsoorten. Dientengevolge kan er in eerstgenoemd geval een snellere oxydatie van organische stoffen optreden. Deze oxydatie dient evenwel niet overmatig te zijn, maar min of meer geremd, zodat niet al de vrijkomende ammoniakstikstof tot nitraatstikstof wordt geoxydeerd. Nitraatstikstof is voedingsstikstof en onwerkzaam als stabilisator van humus (VAN GOOR, 1952). Een grotere zuurstoftoevoer zal een verhoogde mineralisatie in de hand werken, waardoor de mineralen en andere voedingsstoffen worden gemobiliseerd.

Het eiwitrijke strooisel van *Prunus serotina* L. oefent in vele naaldhoutopstanden een gunstige bodemverbeterende werking uit. Als houtproducent evenwel is deze houtsoort waardeloos. *Quercus borealis* werd een meer geschikte menghoutsoort geacht; deze soort kon ook gelijktijdig als houtproducent worden ingeschakeld. Door zijn groot soortelijk bladoppervlak

stimuleerde hij — in menging gebracht met naaldhoutsoorten — de aëratie van de strooisellaag, verhoogde de pH van het biologische bodemmilieu, activeerde hierdoor de ontwikkeling van de aërobe bacteriën en stimuleerde dientengevolge de strooiselafbraak. In hoeverre deze houtsoort hiernaast als menghoutsoort ook geen bezwaren kan opleveren, zal nog nader dienen te worden vastgesteld.

Onderzoekingen betreffende de bodemverbeterende werking in gemengde houtopstanden van loof- en naaldhout in het Dilserbos in de Belgische Kempen (DELEVOY), waar opstanden van *Pinus nigra* var. *corsicana* waren gemengd met verschillende loofhoutsoorten zoals *Quercus borealis*, *Prunus* spec., *Acer* spec., bewezen, dat in de onactieve strooisellaag onder invloed van de loofhoutsoorten een duidelijk merkbare verbetering optrad. De dikte van de laag strooisel werd in belangrijke mate gereduceerd; een meer volledige en snellere ontbinding trad op dan bij de naaldhoutsoorten alleen. Bovendien kwam er een verandering in reactie van de zuurgraad in basische richting en een verkleining van het gehalte aan zuur bufferend materiaal.

Omdat een bodemverbeterende werking een zeer belangrijke activiteit van een loofhoutsoort zowel in gemengde als in eensoortige opstanden kan zijn voor eventuele regeneratie van gedegenereerde gronden, paste het in het kader van het onderhavige onderzoek de humificering en mineralisatie van beide strooiselsoorten te vergelijken. Als voorwaarde hiervoor gold, dat het te vergelijken strooisel van gelijke groeiplaatsen afkomstig was. Deze voorwaarde werd noodzakelijk geacht, omdat de samenstelling van het strooisel van eenzelfde houtsoort op verschillende groeiplaatsen uiteen kan lopen. WITTICH (1939) constateerde evenwel, dat kalkrijker en kalkarmer strooisel van dezelfde houtsoort op een gelijke bodem met een gunstige biologische bodemactiviteit geen verschil in activiteit en verteringssnelheid vertoont, alhoewel het kalkrijker strooisel zelve op de duur ook een gunstige invloed zal hebben op de biologische toestand van het substraat.

Voor dit onderzoek werd "vers" strooisel verzameld op de proefperken Buunderkamp en Delden zowel van *Quercus borealis* als van *Quercus robur* onmiddellijk na de bladval, dus in het najaar. Van elk van deze vier strooiselsoorten werd 100 gram luchtdroog genomen in vier- of vijfvoud, afhankelijk van de proef. Dit strooisel werd uitgelegd in een raam met bodemloze vakken van 50 × 50 cm per vak en 7 cm hoog volgens de "latin square" methode.

Dit raam werd voor de eerste proef (1952) op een kwekerijgrond van het Bosbouwproefstation T.N.O. gelegd in direct contact met de minerale grond. Om wegwaaien van het strooisel te voorkomen werd het raam met gaas bedekt. Deze verteringsproef liep gedurende 213 dagen, in de periode van 1 februari tot 2 september. Aan het einde van deze periode werd het luchtdroge gewicht van de restanten vastgesteld. Het verschil in aanvangs- en eindgewicht wordt het gewichtsverlies genoemd.

TABEL 7A. Gewichtsverliespercentage van het strooisel per dag (=V)

TABEL 7B. Totaal gewichtsverliespercentage in procenten van het oorspronkelijke gewicht

Proefperk *(sample area)*	Buunderkamp		Delden		Buunderkamp				Delden			
Houtsoort *(Tree species)*	AE	ZE	AE	ZE	AE		ZE		AE		ZE	
					x	$\overline{x}$	x	$\overline{x}$	x	$\overline{x}$	x	$\overline{x}$
I *) (1952)	0,10	0,35	0,14	0,27	27,3		80,9		37,2		78,3	
					31,0		73,8		18,2		52,5	
					19,1	22,1	67,2	74,1	44,5	29,0	62,3	57,7
					19,8		69,4		15,9		47,3	
					13,2		79,0		29,0		48,0	
II (1953)	0,16	0,22	0,15	0,21	80,1		65,3		71,4		70,2	
					74,3	22,7	64,5	32,4	82,6	21,5	62,8	29,5
					76,6		73,2		85,5		73,4	
					78,2		70,2		74,5		75,6	

TABLE 7A. *Lost weight of the litter in per cents a day (= V)*

TABLE 7B. *Total percentage of lost weight*

*) Bij tabel 7B I zijn de gemiddelden ($\overline{x}$) berekend uit 5 waarnemingen. Bij deze proef, ingedeeld volgens de "latin square" methode, was een 5e bladsoort betrokken, waarvan de resultaten niet voor deze vergelijking waren bestemd en ook niet als zodanig kunnen worden gebruikt.

In 1953 werd een soortgelijke proef genomen met strooisel van dezelfde houtsoorten en groeiplaatsen, nu echter in een gemengde loofhoutopstand. Hier verkeerde de bodem in een gunstige conditie door een goede humificering van het organische materiaal afkomstig van de oorspronkelijke opstand. Deze gemengde opstand bestaat uit beuk, "Amerikaanse eik", esdoorn en berk. Volgens overigens hetzelfde principe als de proef van het voorgaande jaar was de duur van deze verteringsproef 141 dagen, nl. van 6 mei tot 24 september.

Aan het einde van beide perioden werd het gewichtsverlies van het strooisel uitgedrukt in een percentage van het oorspronkelijke gewicht zowel over de gehele periode als in het berekende gemiddelde per dag (= V):

$$V = \frac{\frac{G_1 - G_2}{G_1} \times 100}{n}$$

G_1 is strooiselgewicht bij het begin der proef
G_2 is strooiselgewicht bij het einde der proef
n is het aantal dagen der proef.

In het eerste geval (1952) zullen de uitwendige klimatologische invloeden, nl. regen en zonneschijn, op de vertering relatief groter zijn dan in het tweede geval.

In het algemeen kan men uit deze proeven concluderen (hetgeen tevens de visuele waarnemingen in natuurlijke omstandigheden nl. in de opstanden bevestigt), dat het strooisel van *Quercus borealis* moeilijker verteerbaar is dan het strooisel van *Quercus robur* zowel in minder natuurlijke omstandigheden (zoals op het terrein van de kwekerij) als in het meer natuurlijke milieu van de opstand. In verhouding valt er betreffende de afbraaksnelheid bij het AE-strooisel in het tweede geval een lichte verbetering waar te nemen in vergelijking met het eerstgenoemde onderzoek. Het is opvallend, dat het ZE-strooisel afkomstig zowel van de Buunderkamp als van Delden in de gesloten opstand minder snel wordt afgebroken dan op de kwekerijgrond. Toch blijft ook in de gesloten opstand — alhoewel hier aanzienlijk minder — de verteringssnelheid van het AE-strooisel ten achter bij het ZE-strooisel.

Visuele waarnemingen op 24 maart bij de eerste proef wezen reeds uit, dat het ZE-strooisel van de Buunderkamp een aanmerkelijk snellere vertering onderging dan de andere strooiselsoort. Bij een hernieuwde controle in april werd dit nogmaals bevestigd.

Vóór de eerste verteringsproef werden de stikstofgehalten en C/N-cijfers van beide strooiselsoorten onderzocht (tabel 8).

Uit deze waarnemingen, vergeleken met de onderzoekingen van WITTICH (pag. 52) en met de analyses van strooisel, dat een volgend jaar voor uit-

TABEL 8. C/N-cijfer en N-gehalte van beide strooiselsoorten te Buunderkamp en Delden vóór verteringsproef

	Buunderkamp		Delden	
	AE	ZE	AE	ZE
N-gehalte (*N-content*)	0,91	1,32	0,97	1,35
C/N	61	41	55	39

TABLE 8. *C/N-ratio and N-content before decomposition experiment*

gebreide chemische onderzoekingen werd verzameld (Hoofdstuk V.2.d), kunnen de volgende conclusies worden getrokken.

In de eerste plaats blijkt, dat de N-gehalten voor eenzelfde strooiselsoort van verschillende groeiplaatsen en zelfs voor eenzelfde groeiplaats, doch genomen in verschillende jaren, niet altijd gelijk zijn, maar een zekere spreiding kunnen vertonen. Dit houdt dus eveneens in, dat de C/N-cijfers voor eenzelfde strooiselsoort per groeiplaats van jaar tot jaar en eveneens van groeiplaats tot groeiplaats kunnen verschillen (zie ook tabel 28).

Verder bleek, dat het iets stikstofrijkere ZE-strooisel van Delden minder snel werd afgebroken dan het minder stikstofrijke ZE-strooisel van de Buunderkamp.

Opmerkelijk was, zoals reeds eerder werd geconstateerd, dat het ZE-strooisel op de open kwekerijgrond in verhouding sneller werd afgebroken dan in de opstand (gewichtsverliespercentage voor Buunderkamp respectievelijk 0,35 en 0,22 en voor Delden 0,27 en 0,21). Dit in tegenstelling met het AE-strooisel, waarvan bij een vergelijking van beide jaren (1952 en 1953) de omzetting onder een loofhoutopstand het gunstigst was.

Een mogelijke verklaring voor dit verschijnsel kan hierin worden gezocht, dat de meer wasachtige cuticula van het AE-strooisel resistenter is voor klimatologische invloeden dan de cuticula van het ZE-strooisel. De minder dikke waslaag op de cuticula van het ZE-strooisel maakt dit directer toegankelijk voor klimatologische invloeden zoals regen en directe zonnestraling. In een gesloten opstand kan deze invloed zich in verhouding in belangrijk mindere mate laten gelden. De verteringsproef in de opstand komt het meest met de natuurlijke gang van zaken overeen. De resultaten van de onderzoekingen buiten de opstand op de open kwekerijgrond geven zeer waarschijnlijk gewichtsverliespercentages aan, die voor *Quercus borealis* aan de lage en voor *Quercus robur* aan de hoge kant zijn in vergelijking met de natuurlijke afbraaksnelheden in opstanden.

Omdat het stikstofgehalte van het afval een factor van belang kan worden genoemd in verband met de omzetting van het strooisel, zijn onderzoekingen verricht naar de invloed van verschillende stikstofgehalten op de omzettingssnelheid van het strooisel van *Quercus borealis*. De proeven geschiedden dusdanig, dat met behulp van stikstofbemestingen de C/N-cijfers theoretisch zo werden gevarieerd, dat de respectieve waarden van C/N 1, 20, 40 en 60 werden.

Hierbij werd uitgegaan van AE-strooisel van het proefperk Buunderkamp, met een oorspronkelijke C/N-verhouding van 60 (N-gehalte = 0,91). Met behulp van de stikstofmeststof ammonsalpeter met een N-gehalte van 33%, werd een zodanige hoeveelheid stikstof toegevoegd, dat voornoemde C/N-waarden werden bereikt. De proef werd begonnen met 100 gram luchtdroog blad per serie, terwijl de verteringsperiode liep van 30 juni—25 september i.e. 88 dagen. Het blad werd uitgelegd op een tuingrond. Ook hier werd na afloop het gewichtsverliespercentage per dag bepaald (= V).

TABEL 9. Invloed van C/N-cijfer op afbraaksnelheid van AE-strooisel

C/N	V	N-gehalte na proef (*N-content after experiment*)
1	0,61	1,292
20	0,55	1,258
40	0,44	1,169
60	0,34	1,110

TABLE 9. *Influence of C/N-ratio on decomposition of Q.b.-litter*

Hoewel de meststof zeer fijn was verdeeld en zo goed mogelijk met het strooisel werd gemengd, kan dit kunstmatige N-gehalte in feite niet worden vergeleken met een bepaald natuurlijk N-gehalte van het organische materiaal. Het effect is derhalve ook niet absoluut vergelijkbaar met een volkomen natuurlijke afbraak. Het AE-strooisel (tabel 9) met C/N = 60 heeft een gewichtsverliespercentage, dat ver uitsteekt boven de waarnemingen uit tabel 7a. Het is dus niet onwaarschijnlijk, dat de gewichtsverliespercentages voor de respectieve C/N-verhoudingen in vergelijking met de gegevens uit tabel 7 ook relatief hoog zijn. De oorzaak hiervan kan gelegen zijn in het feit, dat de looptijd van deze proef in de warmste periode van het jaar viel en een belangrijk kortere termijn bedroeg dan die van de eerder genoemde

proeven. Het gewichtsverliespercentage gemiddeld per dag zal dientengevolge over de gehele linie hoger zijn.

Uit de resultaten blijkt evenwel, dat een hoger stikstofgehalte de afbraaksnelheid van het *Quercus-borealis*-strooisel vergroot.

BOUDRU constateerde bij onderzoekingen, dat ZE-strooisel 1 jaar nodig heeft om tot vertering te komen. Bij zijn bladverteringsproeven vond hij een gelijke verteringssnelheid van het strooisel van de zomereik en dat afkomstig van trilpopulier en beuk. Het strooisel van grauwe els en bergiep daarentegen was reeds in acht maanden volledig verteerd. Deze onderzoekingen werden op een en dezelfde groeiplaats verricht.

Hoezeer het milieu een rol speelt met betrekking tot de verteringssnelheid, blijkt onder meer uit de onderzoekingen van BORNEBUSCH (1943), die de omzettingssnelheid van bladeren en naalden bestudeerde, afkomstig van 19 houtsoorten. Bij zijn onderzoekingen legde hij het strooisel op een humusbed van *Mercurialis perennis*, een uiteraard zeer gunstig milieu, op 17 december. Op 21 april d.o.v. bleek het strooisel van beide ook bij dit onderzoek betrokken eikensoorten reeds volledig ontbonden te zijn!

OELKERS vond bij het ZE-blad een hars- en wasgehalte van 14—14,5 %, terwijl deze gehalten bij het AE-blad 20—24% bedragen. Het ruwvezelpercentage bedraagt respectievelijk 22,5 — 32% en 25 — 37,5%.

Het is niet onwaarschijnlijk, dat de relatief grotere resistentie van het AE-blad mede wordt veroorzaakt door een grotere soortelijke dikte en door een meer leerachtige structuur van het blad dan de bladeren van vele andere loofhoutsoorten hebben.

Teneinde de gedachten te bepalen met betrekking tot de hoeveelheden strooisel, die door beide houtsoorten worden geproduceerd, werden dienaangaande onderzoekingen verricht in de opstanden te Buunderkamp en Delden.

Ook werden op de proefperken te Buunderkamp en te Delden metingen verricht betreffende het totaal geproduceerde bladoppervlak per hectare en per boom voor beide houtsoorten. Hiertoe werden de AE-bladeren bij monstername in 9 en de ZE-bladeren in 7 verschillende grootte-klassen ingedeeld. Gebleken was, dat de grootte van de AE-bladeren sterker varieerde dan de grootte der ZE-bladeren. Vervolgens werden van iedere houtsoort tweehonderd bladeren onmiddellijk na bladval in de opstanden verzameld en bij een van de klassen van eigen grootte en houtsoort ingedeeld. Op deze wijze kon een procentuele indeling van de bladeren per opstand naar grootte worden verkregen. De oppervlakte van het bladtype per grootte-klasse werd bepaald door oppervlaktemeting met een poolplanimeter van één stereotypisch blad. Door berekening van het totale aantal bladeren per ha kon het totale bladoppervlak per opstand en per boom worden bepaald.

Het aantal bladeren per oppervlakte-eenheid werd berekend door het

TABEL 10. Jaarlijkse bladproduktie

	Buunderkamp		Delden		
	AE	ZE	AE	ZE	
Jaarlijkse bladproduktie in kg per ha (luchtdroog)	3100	1700	3800	3700	*Annual leaf production, expressed in kg per ha, dry weight*
Gewicht 100 blad. in grammen (luchtdroog)	36,7	16,8	42,1	14,2	*Dry weight of 100 leaves, expressed in grams*
Tot. bladopp. in m² per ha	48600	36800	74600	65700	*per ha* } *Total surface of leaves expr. in sq.m.*
Tot. bladopp. in m² per boom	69	39	147	106	*per tree* } *Total surface of leaves expr. in sq.m.*

TABLE 10. *Annual leaf production*

verzamelen en tellen van het aantal bladeren in een vijftal kwadranten van een meter per object onmiddellijk na bladval.

Uit de gegevens van tabel 10 blijkt, dat de jaarlijkse bladproduktie in de AE-opstand zowel in gewicht als in oppervlakte groter is dan in de ZE-opstand. Te Buunderkamp is dit verschil zeer groot, mede door de aanmerkelijk grotere ontwikkeling van de "Amerikaanse eik" als zodanig. Te Delden is dit onderlinge verschil minder groot; er is ook minder verschil in stamtal per oppervlakte-eenheid (tabel 2); *Quercus robur* blijkt hier meer soortelijk zeer kleine bladeren te hebben geproduceerd (fig. 10). Het bladoppervlak per hectare van *Quercus borealis* is in vergelijking met *Quercus robur* te Buunderkamp en Delden 132% respectievelijk 114%.

De grootte van het totale bladoppervlak bepaalt theoretisch, afgezien van een verschil in koolzuurassimilatie ten tijde, dat het blad fysiologisch nog actief is, ook het aantal lagen, waarin de bladeren na bladval de bodem zullen bedekken. Te Buunderkamp ligt het *Quercus-borealis*-strooisel theoretisch in ongeveer 5 verschillende lagen op elkaar, terwijl de zomereik ruim 3½ laag vormt; te Delden zijn de verhoudingen 7½ tegen 6½.

Behalve dit verschil in a a n t a l bodembedekkende lagen komt hierbij met betrekking tot de mogelijkheid van humificering en mineralisatie ook het m o r f o l o g i s c h verschil tussen beide bladsoorten.

Het blad van *Quercus robur* is meer gegolfd. Hierdoor zal de totale structuur van het strooisel luchtiger worden dan de structuur van deze bodembedekkende laag in de *Quercus-borealis*-opstanden. Vooral in vochtige perioden hebben de bladeren in laatstgenoemde opstand een veel sterkere onderlinge cohesie,

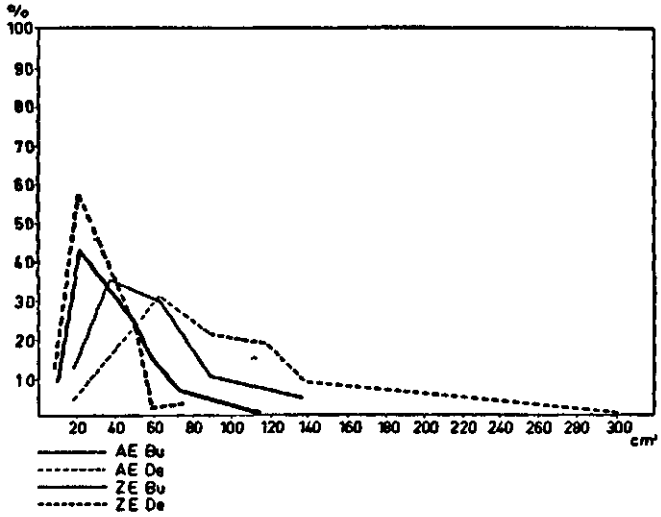


FIG. 10.

Verdeling van de bladgrootten in procenten

FIG. 10.

Distribution of leaf sizes in per cents

waardoor zowel de aëratie als de verdamping van het vocht in de bladmassa wordt geremd.

Bij het chemisch onderzoek (tabel 28) bleek, dat de zuurgraad van het blad van *Quercus borealis* gemiddeld 0,3 pH-eenheid zuurder is, waardoor in vergelijking met de zomereik ook het klimaat voor de biologische bodemactiviteit minder gunstig is.

Uit voornoemde proeven en waarnemingen kunnen de volgende conclusies worden getrokken met betrekking tot de afbraak van het AE- en ZE-strooisel: het AE-strooisel wordt langzamer afgebroken dan het ZE-strooisel; in een gesloten opstand wordt het AE-strooisel sneller afgebroken dan op een open terrein, terwijl bij het ZE-strooisel het omgekeerde werd waargenomen.

Geconstateerd werd, dat een stikstofbemesting de afbraak van het AE-strooisel stimuleert. In verhouding verteert het AE-strooisel het snelst in de opstanden te Nieuwenhagen en de Onzalige Bossen.

Als algemeen aanwijsbare oorzaken voor het verschil in afbraaksnelheid van beide bladeren kunnen worden genoemd het verschil in N-gehalte, in hars- en wasgehalte en waarschijnlijk ook in bouw van cuticula.

Quercus borealis produceert per opstand zowel in gewicht als in oppervlakte meer blad dan *Quercus robur*. Als morfologisch verschil tussen beide bladsoorten kan het verschil in vlakheid worden genoemd. Ook het verschil in bladproduktie en -morfologie zullen van invloed zijn op het tempo van het afbraakproces van beide strooiselsoorten.

3. De bodemfauna

Het bos vormt een levensgemeenschap, samengesteld uit plantaardige en dierlijke organismen. De samenstelling van de vegetatie zowel van de opstand als van de struik-, kruiden- en moslaag ontwikkelt zich, zoals ook in de inleiding reeds werd opgemerkt, in een natuurlijk milieu in onderlinge concurrentie overeenkomstig de klimatologische en bodemkundige mogelijkheden.

De vegetatie is veruit de voornaamste leverancier van de voedingsstoffen voor alle bodemorganismen.

In de vorige paragraaf is er reeds de aandacht op gevestigd, dat de jaarlijkse strooiselproduktie zoveel mogelijk in een equivalente periode van opbouw afgebroken dient te worden. De rol, die de bodemorganismen bij dit afbraakproces spelen naast andere factoren, is onweerlegbaar groot. De functie van humus — speciaal op colloïdarme gronden — is dermate groot, dat een optimale humificering zeer belangrijk is. De humusstoffen worden o.a. onder invloed van de biologische bodemactiviteit van micro- en macroflora en -fauna gevormd. Volgens Kubiëna is de humus ook "mit dem übrigen Bodenkörper funktionell untrennbar verbunden und nimmt auf dessen Entwicklung weitgehender Einflusz". Het grootste gedeelte van de bodemorganismen kan actief deelnemen aan het afbreken van plantaardige en dierlijke restanten.

Kühnelt maakt behalve tussen strooiselproducenten en -consumenten nog onderscheid tussen consumenten en reducenten. De consumenten verwerken de organische stoffen fysisch en chemisch; uiteindelijk worden de resten toch weer als organische stof afgescheiden. De reducenten veranderen de organische stoffen in anorganische. Deze nemen met andere woorden de taak van de mineralisatie op zich, hetgeen o.a. geschiedt door de bacteriën. Voor de plantengroei is het mineralisatieproces van direct belang, omdat de opgenomen en vastgelegde voedingsbestanddelen van minerale herkomst hierdoor weer ter beschikking komen.

In een grond met een sterk ontwikkeld en actief dierenleven passeren vele organische stoffen de darmen van talrijke dieren; dit materiaal is derhalve aan een voortdurende verandering onderhevig, voordat het eindstadium is bereikt.

Talrijke soorten van dieren, behorende tot de bodemfauna, kunnen onder uiteenlopende omstandigheden in de bosgrond leven, zoals o.a. wormen, slakken, pissebedden, duizendpoten, miljoenpoten, spinnen, springstaarten, mijten, verschillende keversoorten en larven. Door hun invloed kunnen de door andere factoren nog weinig of niet aangetaste organische stoffen voor een verdere afbraak worden ingeleid, doordat zij het organische materiaal afbreken en voedingsstoffen voor eigen gebruik onttrekken, zoals suikers, zetmeel, vetten, eiwitten e.a. Deze stoffen worden in min of meer veranderde toestand uiteindelijk weer aan de bodem teruggegeven.

Menging van het organische materiaal met de minerale bodem stimuleert de aantasting door micro-organismen, omdat het hierdoor minder direct aan uitdroging is blootgesteld. Door verschillende invloeden wordt het gemakkelijker toegankelijk gemaakt voor bacteriën, actinomyceten, schimmels en enige algensoorten. Op hun beurt maken deze plantaardige micro-organismen het weer toegankelijk voor andere diersoorten (KÜHNELT).

De waarde en derhalve de primaire taak van de bodemfauna en microflora in opstanden is dus hun aandeel bij de afbraak van het organische materiaal tot humusstoffen en de oorspronkelijke mineralen. Bepaalde soorten en vooral de grotere diersoorten dragen tevens zorg voor de verkleining en vermenging van de organische stoffen met de minerale ondergrond. De weinig verteerde bladeren en naalden worden verkleind in de grond getrokken en eventueel met slijm bedekt, waardoor onder meer de microbiologische omzetting wordt bevorderd. Vooral van wormen is deze activiteit bekend.

BORNEBUSCH (1932) meent, dat een goede bosgrond weinig maar grote dieren bevat, terwijl een slechte bosgrond door een rijke fauna van kleine soorten wordt bewoond.

De activiteit van de wormen worden door vele auteurs hoogst belangrijk genoemd. FRANSEN deelt mede, dat WHITE in 1770 reeds van de waarde van deze bodembewoners was doordrongen. MÜLLER wees ook op het grote belang van de wormen en op de bemestende waarde van hun excrementen; hij vond slechts een gering aantal wormen bij zijn onderzoekingen in verschillende eikenbossen, terwijl ook het aantal andere kleine dieren vrij beperkt was.

Teneinde het vraagstuk van de strooiselafbraak zoals behandeld in de vorige paragraaf nader te bezien, werden kwalitatieve en kwantitatieve analyses verricht van voornamelijk de macro-bodemfauna. Dit onderzoek geschiedde eveneens op de bekende vergelijkingsobjecten teneinde de ontwikkeling van deze bodemfauna in de AE- en ZE-opstanden te vergelijken.

Omdat het een analyse betreft speciaal van de strooiselfauna, werd de oppervlaktelaag van het bodemprofiel onderzocht, nl. de A_0- en de A_1-laag. De maximaal geanalyseerde diepte is 7,5 cm vanwege het feit, dat enkele insecten dieper dan de strooisel- en humuslaag hun normale verblijf houden. HESSELMAN wees er op, dat het grootste gedeelte van de bodemfauna in de opstanden zich in de bovenste 10 cm van het profiel bevindt.

De bemonstering geschiedde éénmalig met monsters in drievoud; ieder monster had een oppervlakte van 50 × 50 cm. Met behulp van een Tullgrenzeef met een maaswijdte van 0,5 cm werden de organismen verzameld. Het is niet bekend, welk percentage van de bodemorganismen op deze manier wordt gevangen; het varieert voor de verschillende organismen sterk. *Nematoda, Tardigrada, Rotatoria* en *Protozoa* blijven in het strooisel achter (NOORDAM); zeer waarschijnlijk ook de kleine *Enchytraeidae*. Om dezelfde reden is de

kwantitatieve bepaling van de *Collembola* niet geheel exact, daar alleen de grotere soorten van de familie *Entomobryidae* en *Tomoceridae* gevonden worden. Het onderzoek is dan ook voornamelijk beperkt tot de grotere bodemfauna.

Bij de monstername werden zoveel mogelijk de respectieve lagen bemonsterd. Vanwege de overzichtelijkheid en de vergelijkbaarheid werden evenwel bij de samenstelling van tabel 11 de volgende twee lagen onderscheiden:

a) de bovenlaag, alleen bestaande uit organisch materiaal, i.e. de F- en H-laag, die tezamen de A_0-laag vormen (genoteerd als F-2 of -3 cm laag);

b) de humushoudende minerale ondergrond beneden 2 of 3 cm tot een maximale diepte van 7,5 cm (2, 3-5, 6 of 7,5 cm).

Reeds bij de eerste onderzoekingen bleek de in het algemeen zeer sterke kwalitatieve en kwantitatieve afname van de fauna in de bovenlaag en op enkele centimeters diepte. In de meeste gevallen was daarom ook een bemonstering dieper dan 6 cm voor dit onderzoek niet noodzakelijk.

Ook te Middachten werden in de AE- en ZE-opstanden analyses verricht. Vanwege de niet volledige vergelijkbaarheid van beide opstanden onderling werden deze objecten in tabel 11 niet bij de sommatie betrokken. Om praktische redenen van andere aard konden te Delden geen analyses worden verricht op de diepte 3—6 cm in de *Quercus-borealis*-opstand.

In tabel 11a zijn de aantallen insekten der belangrijkste groepen van de grotere soorten bodemfauna samengevat en omgerekend per m^2; in tabel 11b zijn deze gegevens geresumeerd voor de fauna van primair belang voor de strooiselvertering. De fauna uit eerstgenoemde tabel geeft dus een totaalbeeld van de bodemfauna onder voornoemd voorbehoud.

Het voorkomen van de verschillende soorten loopt zeer uiteen. Het aantal *Lumbricidae* is in de *Quercus-borealis*-objecten over het algemeen minder dan in de *Quercus-robur*-objecten. Echter waren de aantallen aardwormen te Nieuwenhagen en in de Onzalige Bossen in eerstgenoemde opstand aanzienlijk groter dan in de vergelijkingsobjecten, evenals te Middachten. In de voorgaande paragraaf is reeds geconstateerd, dat de strooiseltoestand van *Quercus borealis* in deze proefobjecten relatief het gunstigste was in vergelijking met alle objecten van deze houtsoort. Het milieu als zodanig is blijkbaar op deze grondsoort in de AE-opstand meer geëigend voor deze fauna-familie dan elders.

De gronden, waarin deze wormen zich in het algemeen in grotere getale bevinden, vertonen een goede humustoestand en een goede kruimelstructuur. Dit verschil tussen beide soorten opstanden is goed waarneembaar te Buunderkamp en Delden ten gunste van de ZE-objecten. BORNEBUSCH constateerde, dat in een goede kruimelige grond de *Lumbricidae* 80% van het totale gewicht van de geobionten uitmaken.

Tabel 11a. Kwalitatieve en kwantitatieve analyse der macro-bodemfauna per m²
(Qualitative and quantitative analysis of macro-soil fauna per square m.)

Phylum / Klasse / Orde / Familie	Proefperk (*sample area*)	Buunderkamp				Delden			Nieuwenhagen				de Rips				Sleen				Onzalige Bossen			
	Datum (*date*)	april 1952				mei 1952			september 1952				september 1952				september 1952				september 1952			
	Opstand (*stand*)	AE		ZE		AE	ZE		AE		ZE		AE		ZE		AE		ZE		AE		ZE	
	Diepte in cm (*depth in cm*)	F-3	3-7,5	F-3	3-7,5	F-3	F-3	3-6	F-3	3-6	F-3	3-6	F-3	3-6	F-3	3-6	F-3	3-6	F-3	3-6	F-2	2-5	F-2	2-5
Annelida (ringwormen)																								
	Lumbricidae (regenwormen)	9		48	8	10	30		36	8	4	4			16	4			4		20			20
	Enchytraeidae (potwormen)	112	19	52	16	4	38		4		68	8											524	36
Mollusca (weekdieren)																								
	Pulmonata (slakken)	1		3		2	6		20		20										8	4	28	4
Arthropoda (geleedpotigen)																								
Crustacea (kreeftachtigen)																								
	Isopoda (pissebedden)	60	12	52	1	8	14		8		4								4		4			
Arachnoidea (spinachtigen)																								
	Araneida (spinnen)	28	1	3		10	4						8										12	
	Chernetes (bastaardschorpioenen)	7		8																				
Myriapoda																								
	Diplopoda (miljoenpoten)	1	3	20	4	10	52	152	4			4												
	Chilopoda (duizendpoten)																							
	Geophilidae en *Schendylidae*	45	48	56	36	424	480	320	12	24	4	4			136	116	112	48	4	4			20	20
	Lithobiidae	5	1	1		32	92	4	4		4		8		8		4				4		4	
Insecta																								
	Collembola (springstaarten) [1]	32	1	65		54	198		8		8		28		12		80	12	20	20	800	150	3200	400
	Lepidoptera div. larv. (vlinders) [2]	1		8		8	4							8										
	Incurvariidae larv. (zakrupsjes)	1		16					4		4												12	4
	Diptera div. larv. (vliegen) [2]	36	45	112	120	162	232	440	188	192	600	400	4	24	8	8	12	52	120	80	68	108	100	52
	Tipulidae larv. (emelten)	13	1	12	1	22	22						4	8	12	4	12	8	24	12				4
	Coleoptera larv. en im. (kevers) [2]	16	1	16	9	12	6		20	8		8							8		48		8	4
	Staphylinidae larv. en im. (kortschildkevers)	21	12	32	8	20	16	8	16	24	4		40	12			4		20	24		12	4	28
	Elateridae larv. (ritnaalden)	24	33	12	32	70	30	24				8	16	4	8		12		40	24	40	8	24	8
	Cantharidae larv. (weekschildkevers)	3																						
	Formicidae (mieren)					4										4							4	

[1]) Alleen grotere soorten
[2]) Exclusief de eronder apart genoemde familie(s)

Tabel 11b. Fauna van primair belang voor strooiselafbraak
(Fauna of primary importance for decomposition of litter)

Lumbricidae	9		48		10	30		36		4				16				4		20			
Enchytraeidae	112		52		4	38		4		68												524	
Isopoda	60		52		8	14		8		4								4					
Diplopoda	1		20		10	52		4															
Collembola	32		65		54	198		8		8		28		12		80		20		800		3200	
Elateridae	24		12		70	30						16		8		12		40		20		24	
Incurvariidae	1		16					4		4		4		8								12	
Tipulidae	13		12		22	22						4		12		12		24				55	

TABEL 11A. Kwalitatieve en kwantitatieve analyse der macro-bodemfauna per m² (vervolg)
(Qualitative and quantitative analysis of macro-soil fauna per square m.) (continued)

Phyllum / Klasse / Orde / Familie	Proefperk *(sample area)*	Sommatie (Uitgezonderd Delden op 3-6 cm)				Middachten april 1952			
	Datum *(date)*								
	Opstand *(stand)*	AE	ZE	AE	ZE	AE		ZE	
	Diepte in cm *(depth in cm)*	F-2/3		2/3-5/6/7,5		F-3	3-6	F-3	3-6
Annelida (ringwormen)									
Lumbricidae (regenwormen)		75	102	8	36	64			
Enchytraeidae (potwormen)		120	682	19	60	152	64	196	
Mollusca (weekdieren)									
Pulmonata (slakken)		31	57	4	4	40			
Arthropoda (geleedpotigen)									
Crustacea (kreeftachtigen)									
Isopoda (pissebedden)		80	74	12	1	17			
Arachnoidea (spinachtigen)									
Araneida (spinnen)		46	19	1		9		24	
Chernetes (bastaardschorpioenen)		7	8			1		5	
Myriapoda									
Diplopoda (miljoenpoten)		15	72	3	8	1	1	1	
Chilopoda (duizendpoten)									
Geophilidae en *Schendylidae*		595	700	120	180	3		192	20
Lithobiidae		57	109	1		27		3	
Insecta									
Collembola (springstaarten) [1]		1012	3523	163	420	500	40	270	8
Lepidoptera div. larv. (vlinders) [2]		9	12	8		1		111	
Incurvariidae larv. (zakrupsjes)		5	32		4			4	
Diptera div. larv. (vliegen) [2]		428	1162	421	660	90	20	84	32
Tipulidae larv. (emelten)		51	48	17	21	4		3	
Coleoptera larv. en im. (kevers) [2]		96	38	9	21	9		5	
Staphylinidae larv. en im. (kortschildkevers)		101	76	60	60	32	4	21	16
Elateridae larv. (ritnaalden)		142	104	45	72	36		80	8
Cantharidae larv. (weekschildkevers)		3							
Formicidae (mieren)		4	4		4			147	

[1]) Alleen grotere soorten
[2]) Exclusief de er onder apart genoemde familie(s)

TABEL 11B. Fauna van primair belang voor strooiselafbraak (vervolg)
(Fauna of primary importance for decomposition of litter) (continued)

Lumbricidae	75	102			64			
Enchytraeidae	120	682			152		196	
Isopoda	80	74			17			
Diplopoda	15	72			1		1	
Collembola	1012	3523			500		270	
Elateridae	96	38			36		80	
Incurvariidae	5	32					4	
Tipulidae	51	48			4		3	

Van deze familie der wormen bleek bij nadere determinatie *Dendrobaena octaëdra* de meest voorkomende soort te zijn, sterk overheersend in vergelijking met andere soorten. Te Buunderkamp bevonden zich in de monsters van de *Quercus-robur*-opstand enkele exemplaren *Lumbricus rubellus* en *Dendrobaena rubida*, terwijl op het vergelijkingsobject (*Quercus-borealis*-opstand) geen enkele *Lumbricus rubellus* werd waargenomen en maar 1 exemplaar *Dendrobaena rubida*. Te Delden waren alle exemplaren *Dendrobaena octaëdra*. Te Nieuwenhagen werden in beide opstanden behalve exemplaren *Dendrobaena octaëdra* ook enkele exemplaren *Lumbricus rubellus* en *Dendrobaena rubida* waargenomen. Te de Rips en Sleen waren alle exemplaren *Dendrobaena octaëdra*. In de Onzalige Bossen waren behalve *Dendrobaena octaëdra* in beide opstanden exemplaren *Lumbricus rubellus*. In de *Quercus-robur*-opstand te Middachten werden enkele exemplaren *Lumbricus rubellus* waargenomen; in de *Quercus-borealis*-opstand van laatstgenoemd proefperk bleken alle exemplaren *Dendrobaena octaëdra* te zijn.

Inzake activiteit en voorkomen der verschillende soorten wormen is men momenteel nog niet voldoende geïnformeerd. Wel citeert GAST JOHNSTON, die mededeelt, dat de bladeren van de esdoorn en *Quercus borealis* door *Lumbricus terrestris* niet worden geconsumeerd. Op onze proefperken werd deze soort niet aangetroffen, wel in een ZE-opstand op de Bijvank, maar niet in de aangrenzende AE-opstand. Het is mogelijk, dat dit verschil hier ter plaatse wordt veroorzaakt door een relatief groot verschil in bodemvochtigheid van beide profielen tengevolge van een ongelijke hoogteligging ten opzichte van het plaatselijk betrekkelijk hoge grondwater. De AE-opstand is in verhouding het hoogst gelegen.

In hoeverre het voorkomen van deze soorten o.a. samenhangt met het vochtgehalte en het vochthoudend vermogen van de grond, zal blijken bij de bespreking van de vochthuishouding van de gronden in beide soorten opstanden en op de verschillende groeiplaatsen (Hoofdstuk V.2.c).

De *Enchytraeidae* —1-2 cm lange witachtige wormen, verwant aan de regenwormen — komen over het algemeen meer in de ZE-opstand voor dan in de AE-opstand. Slechts te Buunderkamp is dit niet het geval. Indien zij talrijk aanwezig zijn, kunnen zij de bovenlaag sterk bewerken, zoals het mogelijk is in de Onzalige Bossen. Naar functie ingedeeld behoren zij tot de humivore bodemfauna evenals de *Gastropoda*, *Isopoda*, *Diplopoda*, *Acari*, *Collembola*, *Diptera*, *Elateridae* etc. Deze verteren het organische materiaal zonder dit met de minerale bestanddelen van de ondergrond te mengen. Zij vermijden sterk uitgedroogde grond, terwijl zij in een vochthoudende, vegetatierijke bosgrond rijkelijk kunnen voorkomen (KÜHNELT).

De *Pulmonata* (slakken) hebben een betrekkelijk geringe betekenis voor de bodemvorming en komen in wisselende hoeveelheden voor. De *Isopoda* (pissebedden) zijn van belang voor de strooiselafbraak. Zij komen in het algemeen in wisselende hoeveelheden meer of minder talrijk voor in beide soorten

opstanden. In totaal zijn zij talrijker in de AE-opstanden. De *Chilopoda*, waartoe de *Geophilidae* (duizendpoten) behoren, zijn rovers. Zij hebben een regulerende invloed op de bodemfauna. De *Diplopoda* (miljoenpoten) komen in de ZE-opstanden over het algemeen meer voor dan in de AE-opstanden. Zij hebben een belangrijk aandeel in de afbraak van het afval. De *Chernetes* (bastaardschorpioenen) met o.a. *Obisium muscorum* en de *Araneida* (spinnen) oefenen geen directe invloed op de strooiselvertering uit en zijn ook rovers.

De *Collembola* (springstaarten) vinden het milieu in het bijzonder in de Onzalige Bossen in de ZE-opstand meer voor hun levenscondities geschikt dan dat in de AE-opstand. Overigens is het beeld zeer wisselend. Zij hebben een werkzaam aandeel in de strooiselvertering, mits zij in groten getale aanwezig zijn. RAMANN (1911) noemt ze de bewoners van de arme, humeuze zandgrond. Met de waarnemingen bij het onderhavige onderzoek is deze mededeling niet geheel in overeenstemming, indien tenminste de aantallen van deze soort op de relatief zwaardere gronden te Middachten, de Onzalige Bossen en op de relatief rijkere grond te Delden (*Quercus-robur*-opstand) vergeleken worden met de waarnemingen elders. Zij voeden zich volgens voornoemde auteur met schimmeldraden en misschien ook met humeuze stoffen. Volgens FRANSEN verteren zij het organische materiaal en zetten dit om.

De *Coleoptera* zijn afvaleters, terwijl enkele soorten ook als rovers optreden. Zij hebben een zeer uiteenlopende voedingswijze. Deze orde is over het algemeen in de AE-opstanden rijkelijk vertegenwoordigd.

De larven der *Elateridae* (ritnaalden) leven voornamelijk in de onderste compacte humuslagen. Volgens FRANSEN komen zij in ongewenste bosturf voor en helpen deze verteren. Zij werden talrijker in de AE-opstanden aangetroffen.

De familie der *Staphylinidae* (kortschildkevers) bestaat uit kleine rovers en schimmeleters en leeft ook in bosturf. Hoewel er in deze AE-opstanden geen sprake van verturving is, komen er blijkens de onderzoekingen van deze soort meer in die opstanden voor dan in de ZE-opstanden. Hetzelfde aspect dus als bij de *Elateridae*.

De orde der *Lepidoptera* en hun larven hebben weinig invloed op de strooiselvertering. Een uitzondering zijn de *Incurvariidae* (zakrupsjes), die echter in geringe mate voorkomen.

Van de orde der *Diptera* komen ook slechts de larven voor; deze leven voor een gedeelte van roof. Een groot deel evenwel is afvaleters; ook zij overheersen kwantitatief in belangrijke mate in de ZE-opstanden in vergelijking met de AE-opstanden. Dit in tegenstelling met de *Tipulidae* (emelten), die afwisselend meer of minder talrijk in beide soorten opstanden voorkomen.

De *Formicidae* slaat RAMANN als grondwerkers hoog aan, maar zij hebben als humivoren slechts een geringe invloed op de strooisellaag.

Samenvattend kan men concluderen, dat de aantallen individuen van de grotere bodemfauna in de AE-opstand in sommige gevallen kleiner zijn dan in de ZE-opstand. De fauna van primair belang voor de strooiselafbraak is ook kwantitatief in eerstgenoemde opstanden vaak niet zo ontwikkeld als in de ZE-opstand. Er zijn evenwel ook belangrijke uitzonderingsgevallen, zoals de presentie van aardwormen te Middachten, Nieuwenhagen en in de Onzalige Bossen. De fauna, waarvan verschillende auteurs (BORNEBUSCH, FRANSEN, RAMANN en KÜHNELT) vermelden, dat zij tot een optimale ontwikkeling komt in "bosturf", blijkt daarentegen in de AE-opstanden in het algemeen talrijker voor te komen dan in de ZE-opstanden.

In het voorgaande is reeds verschillende malen gewezen op het belang van wormen in bosgrond. Met betrekking tot de consumptie van het strooisel afkomstig van de bij deze studie betrokken houtsoorten is evenwel in het algemeen weinig systematisch onderzoek bekend. In het voorgaande is gebleken, dat de *Lumbricidae* als familie geen absolute en specifieke afkeer hebben van een van beide strooiselsoorten, maar dat er andere factoren mede werkzaam zijn, die het voorkomen van deze wormen in de bij dit onderzoek betrokken objecten bepalen. Hierbij wordt bijvoorbeeld gedacht aan het verschil in vochtigheid, bodemtemperatuur, wortelinvloed e.d.

Teneinde de vitaliteit van deze wormen in strooisel afkomstig van beide houtsoorten en de aantasting hiervan door deze wormen te toetsen, werden proeven verricht met *Lumbricus rubellus* en met strooisel, dat onmiddellijk na bladval was verzameld. Het strooisel was afkomstig van het proefperk te Buunderkamp, waar onder normale omstandigheden de familie der *Lumbricidae* in de AE-opstand kwantitatief in de minderheid was.

Onderstaande en als eerst beschreven proef werd in de zomer verricht, in de periode dus dat *Lumbricus rubellus* maximaal actief is met betrekking tot de aantasting van organisch materiaal. Als soort werd *Lumbricus rubellus* gekozen, omdat deze volgens KÜHNELT de karaktervorm van de fauna van loofhoutstrooisel is. Praktisch bood deze soort ook de beste mogelijkheden bij het verzamelen der exemplaren, die in een betrekkelijk grote hoeveelheid in de ZE-opstand te de Bijvank aanwezig waren.

De vitaliteitsproef werd verricht met beide strooiselsoorten afzonderlijk in potten, die voor 1/3 met humusarm zand en voor 2/3 met strooisel afkomstig van de respectieve houtsoorten werden gevuld. De proef geschiedde in tweevoud per strooiselsoort met in iedere pot zeven volwassen exemplaren, als zodanig herkenbaar aan het clitellum gelegen tussen het 27e en 32e segment. De duur van de proef bedroeg drie maanden met een veertiendaagse controle op het aantal afgezette cocons, die bij iedere controle werden verwijderd. De coconproduktie vormt dus een vergelijkende maatstaf voor de vitaliteit van de wormen in beide strooiselsoorten. In totaal geschiedde de controle zesmaal. GRAFF deelt mede, dat *Lumbricus rubellus* 94 cocons per jaar en per dier produceert.

TABEL 12. Aantallen wormen en cocons bij gegeven data

Serie	AE-1		AE-2		ZE-1		ZE-2	
Datum (*date*)	wormen	cocons	wormen	cocons	wormen	cocons	wormen	cocons
6—6	7	—	7	—	7	—	7	—
20—6	7	0	6	0	7	0	7	0
3—7	4	6	5	3"	7	21	7	2"
17—7	5	34	5	2	5	13	7	3-
31—7	5	43	5	30	0	11	7	32
14—8	8	54	8	30	0	0	8	28
3—9	8	62"	8	38	0	0	8	45

TABLE 12. *Number of worms and cocoons*

Over het algemeen was de vochttoestand in de potten vrij hoog. In enkele gevallen deden zich extremen voor, in tabel 12 genoteerd met:

" = zeer vochtig;
- = zeer droog.

Een probleem bij dit onderzoek vormde de vereiste vochtigheid van het milieu in verband met de optimale levenscondities van deze worm. Hieromtrent is nog te weinig bekend dan dat hiervoor de meest gewenste, geconditioneerde toestand vaststaat. Daarom werden de potten zodanig afzonderlijk in bakjes met een betrekkelijk geringe hoeveelheid water geplaatst, dat dit vocht in elke pot in gelijke mate kon intrekken.

Op 3 juli werd aan AE-1 1 worm toegevoegd en op 31 juli werden alle potten (ook ZE-1) aangevuld tot een totaal van 8 wormen per pot. Door sterfte en mogelijk door ontvluchten — hoewel de potten met glasplaten waren afgesloten — was het aantal aan wisselingen onderhevig, waardoor ZE-1 voor vergelijking vrijwel geheel uitvalt. Eveneens speelde de vochtigheid, die zeer moeilijk constant was te houden en dientengevolge ook wisselde, een grote rol!

Positief vergelijkbaar zijn de coconprodukties van 31 juli, 14 augustus en 3 september van AE-1, AE-2 en ZE-2. Uit de gegevens blijkt, dat de verschillen niet significant zijn. De gegevens van de overige controles wijzen op een voorkeur van *Lumbricus rubellus* voor het *Quercus-borealis*-strooisel.

In het algemeen werden beide soorten strooisel volkomen tot op de nerf afgevreten. De bladresten werden door de wormen in de grond getrokken. Het uiteindelijk resultaat was dan ook, dat de aanvankelijk humusarme, lichtgekleurde, minerale ondergrond een humeuze, donkergekleurde grond was geworden. Het strooisel-voedsel diende bij verschillende controles te worden aangevuld in verband met een volledige consumptie gedurende de afgelopen periode.

Betreffende de plaats van afzetting van de cocons in de potten werd opgemerkt, dat de wormen hiervoor blijkbaar geen specifieke voorkeur hadden. Noch in de bovenste strooisellaag, noch in de minerale ondergrond bevond zich een in verhouding grotere hoeveelheid cocons; deze waren willekeurig door de gehele pot verspreid.

De conclusie van deze proef is derhalve, dat bij afzonderlijke voedering van *Lumbricus rubellus* met respectievelijk AE- en ZE-bladeren geen verschil in voortplanting van deze soort werd gevonden.

Behalve deze proef met *Lumbricus rubellus*, waarbij de vitaliteit als norm gold voor de bepaling van de geschiktheid van de respectieve strooiselsoorten als voedsel voor deze wormsoort, werd met een zogenaamde consumptieproef als controle nagegaan, in hoeverre deze wormsoort facultatief gebruik wilde maken van een van beide bladsoorten als voedsel, indien beide bladsoorten in gelijke mate en gemengd voorkwamen.

TABEL 13. Restanten der bladeren

Restant (*rest*)	Aantasting in % (*affection*)	AE (aantal blad.) (*number of Q.b.-leaves*)		ZE (aantal blad.) (*number of Q.r.-leaves*)	
		21 okt.	19 nov.	21 okt.	19 nov.
8/8	0	21	5	24	8
7/8	0—25	10	6	11	6
5/8	25—50	21	5	17	12
3/8	50—75	21	17	15	10
1/8	75—100	27	67	33	64
Over: (*remainder*)		54%	28%	54%	32,5%

TABLE 13. *Rests of leaves*

Hiertoe werden 100 bladeren van *Quercus borealis* gemengd met 100 bladeren van *Quercus robur* in een bak; beide soorten bladeren waren bij de aanvang van de proef nog volkomen gaaf. De bodem van de bak werd met 10 cm humusarme, minerale grond bedekt. Het strooisel was wederom afkomstig van de Buunderkamp. Het aantal uitgezette wormen bedroeg 20.

De duur van de proef bedroeg twee maanden, ingaande 15 september en eindigende 19 november met een tussentijdse controle op 21 oktober. Hoewel deze proef betrekkelijk laat in het jaar werd opgezet, was het toch mogelijk in verband met het beoogde doel betrouwbare waarnemingen te verrichten. FRANZ en LEITENBERGER delen mede omtrent de activiteit van *Lumbricus rubellus:* "Sie verzehren im Herbst noch unzersetzte vom gleichen Jahr stammende Falllaub und humifizieren es".

De vergelijking bij deze proef geschiedde zo, dat de restanten van de bladeren corresponderend met een zekere graad van aantasting bepalend zijn voor de klasse-indeling van de verschillende, aangevreten bladeren. Tevens wordt in procenten het totaal-restant uitgedrukt.

Aangetast werd in de periode van 15 september tot 21 oktober in totaal 46% van het AE-strooisel en 46% van het ZE-strooisel. In de periode van 21 oktober tot 19 november respectievelijk 26% en 21,5%.

De conclusie is in de eerste plaats, dat gedurende de eerste maand een gelijke hoeveelheid van beide bladsoorten werd aangetast. De wormen hadden blijkbaar geen voorkeur. In de tweede maand is er een klein verschil ten gunste van de consumptie van AE-blad. In het algemeen kan wel worden geconstateerd, dat in de tweede periode minder werd geconsumeerd dan in de eerste periode als gevolg van de afname der fysiologische activiteit der wormen in dit seizoen.

Beide proeven demonstreren derhalve, dat *Lumbricus rubellus* — een karaktersoort voor loofhoutstrooisel — geen voorkeur vertoont voor een van beide bladsoorten. Hierbij worden de kleine verschillen, die een voorkeur voor het *Quercus-borealis*-strooisel inhouden, buiten beschouwing gelaten. De oorzaak van de kwantitatief ongelijke ontwikkeling van de wormen in de verschillende opstanden is dus, zoals reeds eerder werd opgemerkt, niet primair in de bladsoort gelegen.

4. DE FLORA

De natuurlijke plantenassociatie is een belangrijke indicator voor het bepalen van het karakter respectievelijk de boniteit van een groeiplaats. Tegennatuurlijk ingrijpen in natuurlijke opstanden o.a. door bepaalde cultuurmaatregelen — zoals houtsoortenkeuze, bodembewerking, dunningen en andere oorzaken — heeft onder meer tot gevolg, dat de natuurlijke climaxassociatie meer of mindere wordt aangetast.

Evenals de opstand is ook de kruidenvegetatie in een bos een component in het trio: bodem — klimaat — vegetatie; echter een component, die bovendien in zeer sterke mate afhankelijk is van de opstand. Hierbij kan onder meer worden gedacht aan het microklimaat, dat zich onder een opstand ontwikkelt. Het verschil tussen het klimaat en dit microklimaat wordt immers grotendeels bepaald door de hoofdbegroeiing. De lichtkwaliteit en -kwantiteit, de hoeveelheid neerslag, die het kronendak passeert, en de bodemtemperatuur kunnen onder invloed van de boometage belangrijke veranderingen ondergaan. Er kan b.v. lichtgebrek ontstaan, waardoor het milieu zelfs voor schaduwverdragende kruiden niet geschikt is. Onder invloed van deze verschillende omstandigheden kunnen de kruidensoorten wisselen of zelfs in het geheel achterwege blijven. Ook de hoeveelheid en aard van het door de opstand geleverde strooisel en de toestand, waarin dit zich bevindt, is een factor van invloed op het voorkomen van bepaalde kruidensoorten.

Een andere invloedsfactor is de doorworteling van de hoofdopstand in de bovenste laag van het bodemprofiel, het bewortelingsmilieu immers van de kruiden. Deze zullen met hun betrekkelijk beperkt bewortelingsmilieu eventueel eerder nadelige gevolgen ondervinden vanwege b.v. extreme droogte van speciaal de bovenlaag dan bomen met hun extensievere doorworteling en hun groter doorwortelingsmilieu.

Wanneer wordt uitgegaan van twee soorten opstanden, opgegroeid op een volkomen gelijk bodemtype onder klimatologisch volkomen gelijke omstandigheden, zelfs voorkomend op naast elkaar gelegen groeiplaatsen, maar waaronder zich een ongelijke kruidenvegetatie heeft ontwikkeld, dan ligt het voor de hand om aan te nemen, dat de oorzaak van dit verschil in flora-ontwikkeling dient te worden gezocht in de invloedssfeer van de hoofdopstand. Welke die invloed is, kan moeilijk worden vastgesteld zonder nadere bestudering, omdat het vegetatie-aspect de resultante is van een groot aantal uiteenlopende werkingsfactoren.

De ontwikkeling van de kruidenvegetatie is weer van betekenis voor de biologische bodemactiviteit van de bodemflora en de bodemfauna. Immers, evenals de hoofdopstand is ook de kruidenvegetatie leverancier van organisch materiaal afkomstig van wortelresten en bovengrondse plantendelen. Een gevarieerde vegetatie voorkomt, dat het voedsel voor de bodem-organismen te eenzijdig is. Hierdoor zullen de verschillende soorten geobionten een meer geschikt levensmilieu aantreffen.

De kruidenvegetatie heeft zeker niet altijd een gunstige invloed op de bodemtoestand en opstandsgroei. Een sterke ontwikkeling van grassen b.v. kan zowel de vochthuishouding van de bovenlaag als die van de diepere profiellagen dermate beïnvloeden (doordat het doorzakken van neerslag min of meer wordt verhinderd), dat zowel ten opzichte van de hoofdopstand als van de andere biogene bodemelementen kan worden gesproken van vochtconcurrentie. Evenals grassen kunnen ook heide en bosbessen en andere

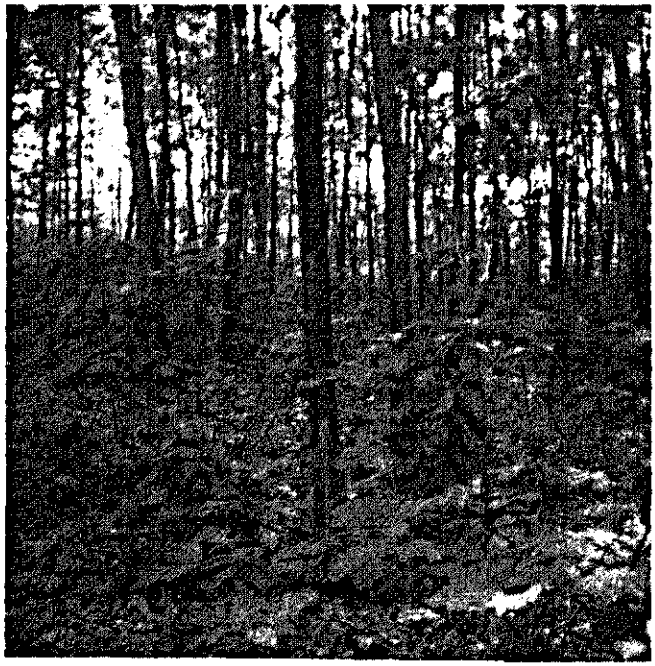


FIG. 11.
Quercus-borealis-opstand te Sleen

FIG. 11.
Quercus borealis stand at Sleen

acidifiele soorten een verzurende en afsluitende invloed op de bodem uitoefenen, terwijl hierdoor ook de natuurlijke en kunstmatige verjonging van de opstand kan worden bemoeilijkt. Bovendien kan een dergelijke bodemvegetatie wortelconcurrerend werken in de bovenlaag ten opzichte van de hoofdopstand door de onttrekking van voedingsstoffen, die in de zg. kleine voedselkringloop worden gebracht.

Over het algemeen kan men door ingrijpen in de opstand (dunning) de factor licht regelen. Lichtstelling van opstanden heeft gewoonlijk een relatief sterkere ontwikkeling van de kruidenvegetatie ten gevolge, mits dit althans ook door de wortelactiviteit en andere invloeden van de hoofdopstand mogelijk wordt gemaakt.

Een van de typische verschillen tussen een *Quercus-borealis-* en een *Quercus-robur*-opstand is ongetwijfeld het verschil in de ontwikkeling van de kruidenvegetatie in beide soorten opstanden onder volkomen gelijke omstandigheden wat betreft bodem en klimaat.

BRANTSMA deelt het een en ander mede betreffende het verschil in bodemtoestand onder de "Amerikaanse eik" in de houtvesterijen van de Kroondomeinen. Van de vier door hem genoemde percelen bezitten er twee een goede kruimelstructuur en juist op deze twee komt volgens hem enige vegetatie voor van braam, wilgenroosje, varens en haarmos.

De vegetatie-ontwikkeling in de *Quercus-borealis*-opstanden in zijn natuurlijk verspreidingsgebied biedt zowel kwalitatief als kwantitatief een ander beeld dan hier te lande. In zijn algemeenheid is dit niets bijzonders, waar in Noord-Amerika immers *Quercus borealis* zijn natuurlijke climaxassociaties vormt. Volgens mededeling van de U.S.A. FOREST SERVICE wordt de toestand van de vegetatie in het merendistrict in de U.S.A., waar de opstanden echter over het algemeen zeer sterk gemengd zijn, gekarakteriseerd door een overmatige groei zowel van kruiden als van struikachtige planten, zelfs in die mate, dat: "In fact, one of the problems in securing natural regeneration is to bring the young oak seedlings through this competing vegetation". Ongetwijfeld zullen verschillende factoren deze ontwikkeling stimuleren, zoals de lichttoestand onder de opstand, de aard van de menging, de chemische rijkdom van de grond en de vochthuishouding. In Arkansas (AREND en JULANDER) is evenwel de bodembedekking van secundaire vegetatie niet meer dan 2,5 tot 3% en bestaat uit kruidachtige planten en struiken. Dat dit percentage in verhouding niet hoog is, vindt zijn oorzaak in een betrekkelijk dichte stand der eiken; deze stand correleert volgens deze opgave in zeer sterke mate met het percentage bodembedekking van de kruiden en heesters. Interessant is een vergelijking van de verschillende eikenopstanden in dit gebied en de voorkomende kruiden-, grassen- en struikassociaties, die onderstaand worden samengevat volgens opgave van AREND en JULANDER.

TABEL 14. Bodembedekking door kruidachtige planten, grassen en struiken in Arkansas Ozarks

Eiken-opstandstype	Totale bodem-bedekking	Gespecificeerd			
		Grassen	Kruiden	Struiken	Totaal
"White oak"	2,50	7	60	33	100
"White-black-red oak"	2,81	1	58	41	100
"Black oak-hickory"	3,10	8	43	49	100
"Post oak-blackjack oak"	3,13	34	39	27	100
Oak types	*Total forest floor cover*	*Grasses*	*Forbs*	*Shrubs and vines*	*Total*

TABLE 14. *Composition of ground cover plants and percentage of forest floor cover by oaktypes in Arkansas Ozarks*

Eiken-opstandstype: met dominante respectievelijk andere species

"White oak": *Q. alba, Q. borealis, Q. velutina, Liquidambar styraciflua, Juglans nigra, Carya* spp., *Acer saccharum,*

"White-black-red oak": *Q. alba, Q. velutina, Q. borealis, Q. shumardi, Carya* spp., *Liquidambar styraciflua, Acer saccharum, Cornus florida.*

"Black oak-hickory": *Q. falcata, Pinus echinata, Q. marilandica, Q. stellata, Q. alba.*

"Post oak - blackjack oak": *Q. stellata, Q. marilandica, Carya* spp., *Q. velutina, Q. falcata, Pinus echinata, Juniperus virginiana.*

In de *Quercus-borealis*-opstanden, die voornamelijk behoren tot het eiken-opstandstype "White-black-red oak", waarin geen van de eikensoorten in de kroon speciaal dominant is en dat als opstandstype over een uitgestrekt gebied voorkomt, is in vergelijking met de andere opstandstypen in dit gebied het percentage bodembedekking door de secundaire vegetatie niet het geringst (2,81% tegenover "white oak" 2,50%).

De meest voorkomende planten zijn *Carex* spp., *Lespedeza* spp., *Desmodium* spp., *Monarda* spp., *Aster* spp., *Solidago* spp., *Impatiens* spp., *Geum* spp., *Partenocissus quinquefolia, Vitis* spp., *Smilax* spp., *Symphoricarpus orbiculatus, Rhus aromatica, Vaccinium* spp., *Toxicodendron radicans.*

Dit opstandstype wordt voornamelijk op diepe en vochtige gronden gevonden. Deze opstanden kunnen een geheel ander aspect bieden dan onze bossen, omdat o.a. ook cultuurinvloeden zich in deze opstanden in de U.S.A. in aanmerkelijk mindere mate hebben laten gelden dan in Nederland. De totale kruidenvegetatie in dit gebied is evenwel in vergelijking met andere gebieden uit het natuurlijke verspreidingsgebied van *Quercus borealis* gering (HOUTZAGERS, 1954; U.S.A. FOREST SERVICE).

Bij het inleidende onderzoek (tabel 1) was reeds gebleken, dat de vegetatie-ontwikkeling in de *Quercus-borealis*-opstanden zeer matig was. Alleen op de allerbeste gronden zoals te Winterswijk en Rijsbergen en op enkele gronden van mindere kwaliteit zoals te Arnhem en de Rips is van enige vegetatie-ontwikkeling sprake. Te Warnsborn (Arnhem) heeft de hoofdopstand een betrekkelijk lichte stand. Te Winterswijk is het grondwaterniveau in verhouding ondiep onder de oppervlakte gelegen, waardoor de groeifactor vocht stellig niet in het minimum verkeert. Elders varieerde de vegetatie van eikenstronkuitlopers tot bosbes en witmos.

Bij het onderzoek in de vergelijkingsobjecten bleek de aard van het bodemsubstraat niet altijd die factor te zijn, die een absolute vegetatie-ontwikkeling in een van beide of in beide opstanden onmogelijk maakt.

De proefobjecten te Buunderkamp, plantensociologisch op het type *Querceto roboris—Betuletum typicum* gelegen, tonen dit onder meer aan; wel is deze bodem door vroegere boekweitcultuur en naderhand door haar functie als kwekerij in een gunstiger toestand komen te verkeren dan voorheen. Hier staat evenwel weer tegenover, dat andere opstanden, zoals bijvoorbeeld de objecten in de Onzalige Bossen, vrijwel alleen een secundaire vegetatie dragen van *Pteridium aquilinum*, terwijl deze groeiplaats als climaxassociatie ook de mogelijkheid van een *Querceto roboris — Betuletum typicum* bezit. Dit geldt ook voor de proefperken te Middachten. In feite is hier eenzelfde climaxassociatie mogelijk als in de opstanden in de Onzalige Bossen, maar de AE-opstand bezit in het geheel geen kruidenvegetatie, terwijl in de ZE-opstand zich in zeer sterke mate het minder gunstige *Vaccinium myrtillus* heeft ontwikkeld. Te Sleen heeft zich onder beide opstanden slechts in zeer geringe mate enige vegetatie ontwikkeld, evenals op het proefperk te de Rips. Deze twee laatste proefperken bezitten op alle vier objecten een zeer groot stamtal.

TABEL 15. Bedekkingsgraad van de bodem door de verschillende vegetatie-etages (in procenten geschat)

Proefperk	Boometage		Struiketage		Kruidenlaag		Moslaag	
	AE	ZE	AE	ZE	AE	ZE	AE	ZE
Buunderkamp	95	100	60	10	10	80	10	10
Delden	90	95	65	85	60	95		
Nieuwenhagen	95	95	40	10	60	100	10	10
Sample area	*Trees*		*Shrubs*		*Herbs*		*Mosses*	

TABLE 15. *Composition of forest floor cover, expressed in per cents*

Voor een uitgebreid plantensociologisch onderzoek zijn in eerste instantie alleen de proefperken te Buunderkamp, Delden en Nieuwenhagen interessant.

De struiketage in de AE-opstanden bestaat voor het merendeel uit stronkuitlopers van uitgedunde exemplaren van deze houtsoort zelf. Deze bedekt in vele opstanden een groot gedeelte van de grond. Alleen te Delden heeft de struiketage in de ZE-opstand zich in die mate ontwikkeld, dat zij voor 85% de bodem bedekt.

In de kruidenlaag vindt men in de procentuele graad van bodembedekking het verschil terug, dat men in meer gevallen waarneemt bij vergelijking van de vegetatie-ontwikkeling in de opstanden van deze twee houtsoorten (zie ook tabel 16). De moslaag is in beide soorten opstanden slechts met een gering bedekkingspercentage vertegenwoordigd.

Het verschijnsel van een verschil in ontwikkeling van secundaire vegetatie in beide soorten opstanden is zeer goed waarneembaar te Buunderkamp.

Op deze groeiplaats is aangrenzend aan de ZE-opstand, die bij het vergelijkend onderzoek gebruikt werd, behalve de in het algemeen ter vergelijking gebruikte AE-opstand nog een tweede AE-opstand gelegen. Eerstbedoelde AE-opstand is door een smal voetpad van de ZE-opstand gescheiden. De tweede AE-opstand evenwel grenst direct aan de ZE-opstand. Doordat evenwel het oppervlak van deze opstand belangrijk minder groot was dan het vergelijkingsobject van *Quercus boralis* werd in het algemeen alleen het grotere object voor vergelijkende onderzoekingen gebruikt. Bij de bestudering van het flora-aspect en nog een enkel ander ecologisch onderzoek (Hoofdstuk V.2a) werd evenwel ook dit kleine object ingeschakeld.

TABEL 16. Plantensociologische beschrijving van de proefperken te Buunderkamp, Delden en Nieuwenhagen[1])

BUUNDERKAMP 7 juni 1951

QUERCUS-BOREALIS-OPSTAND		QUERCUS-ROBUR-OPSTAND	
Boometage 95%		**Boometage 100%**	
—		*Quercus robur*	5.1
Quercus borealis	5.1	*Quercus borealis*	+.1
Struiketage 60%		**Struiketage 10%**	
Quercus robur	+.1	*Quercus robur*	+.1
Quercus borealis	3.2	*Quercus borealis*	+.2
—		*Sorbus aucuparia*	+.1
—		*Castanea sativa*	+.1
Kruidenetage 10%		**Kruidenetage 80%**	
—		*Epilobium parviflorum*	2.1
Holcus mollis	1.3	*Holcus mollis*	3.3
Luzula campestris	1.3	*Luzula campestris*	1.3
—		*Veronica chamaedrys*	+.2
Carex pilulifera	1.3	*Carex pilulifera*	+.2
Rubus idaeus	+.1	*Rubus idaeus*	+.2
Quercus borealis	1.1	*Quercus borealis*	1.1
—		*Poa nemoralis*	+.3
—		*Veronica serpyllifolia*	+.1
—		*Epilobium angustifolium*	+.1
Deschampsia flexuosa	+.3	*Deschampsia flexuosa*	+.3
Sorbus aucuparia	+.1	—	
Hieracium umbellatum	+.1	—	
Epipactis helleborine	+.1	—	
Mossenetage 10%		**Mossenetage 10%**	
—		*Mnium hornum*	1.3
Polytrichum commune	+.3	*Polytrichum commune*	1.3

DELDEN 21 juni 1950

QUERCUS-BOREALIS-OPSTAND		QUERCUS-ROBUR-OPSTAND	
Boometage 90%		**Boometage 95%**	
—		*Quercus robur*	5.1
Quercus borealis	5.1	*Quercus borealis*	+.1
Struiketage 65%		**Struiketage 85%**	
Quercus borealis	4.2	*Quercus borealis*	1.2
Frangula alnus	1.1	*Frangula alnus*	1.1
Sorbus aucuparia	1.1	*Sorbus aucuparia*	+.1
—		*Prunus padus*	1.1
Kruidenetage 60%		**Kruidenetage 95%**	
Rubus idaeus	1.1	*Rubus idaeus*	3.2
Lonicera periclymenum	2.2	*Lonicera periclymenum*	2.2
—		*Lysimachia vulgaris*	+.1
—		*Quercus robur*	1.1
Quercus borealis	1.1	*Quercus borealis*	+.1
Dryopteris filix-mas	+.1	*Dryopteris filix-mas*	+.1
—		*Epilobium angustifolium*	+.1
Holcus mollis	3.2	*Holcus mollis*	+.2
—		*Sorbus aucuparia*	+.1
Maianthemum bifolium	+.2	*Maianthemum bifolium*	+.2
Poa trivialis	+.2	—	
Frangula alnus	+.1	—	
Luzula spec.	+.2	—	

NIEUWENHAGEN 22 september 1952

QUERCUS-BOREALIS-OPSTAND		QUERCUS-ROBUR-OPSTAND	
Boometage 95%		**Boometage 95%**	
Quercus borealis	5.1	*Quercus robur*	5.1
Struiketage 40%		**Struiketage 10%**	
Quercus borealis	+.2	*Quercus robur*	+.1
—		*Prunus serotina*	+.1
—		*Carpinus betulus*	+.1
—		*Sorbus aucuparia*	+.1
—		*Robinia pseudacacia*	+.1
—		*Frangula alnus*	+.1
—		*Viburnum opulus*	+.1
Kruidenetage 60%		**Kruidenetage 100%**	
Teucrium scorodonia	3.2	*Teucrium scorodonia*	2.2
Holcus mollis	1.3	*Holcus mollis*	2.2
Rubus idaeus	1.1	*Rubus idaeus*	3.3
Quercus borealis	1.1	—	
Quercus robur	+.1	*Quercus robur*	2.1
Juncus effusus	2.2	*Luzula campestris*	+.2
Juncus spec.	2.2	*Ranunculus* spec.	2.2
Urtica dioica	1.1	*Urtica dioica*	1.1
Moehringia trinervia	+.1	*Moehringia trinervia*	1.1
—		*Carex* spec.	+.2
—		*Scrophularia nodosa*	+.1
Mossenetage 10%		**Mossenetage 10%**	
Mnium hornum	1.3	*Mnium hornum*	1.3
—		*Hylocomium splendens*	1.3

TABLE 16. *Plant sociologal description of the sample plots at Buunderkamp, Delden and Nieuwenhagen (after the method of* BRAUN—BLANQUET)

De overgang van deze twee onmiddellijk aan elkaar grenzende opstanden wordt gekenmerkt door een geleidelijke afname van vegetatie aan de rand in de ZE-opstand tot een volkomen ontbreken hiervan in de AE-opstand.

Om deze overgang te beschrijven werden plantensociologische opnamen verricht in kleine kwadranten. Bij een diepte van acht meter in de ZE-opstand en van zeven meter in de AE-opstand, en met een breedte van 10 meter in beide opstanden, het geheel volkomen aan elkaar sluitend, werd per vierkante meter een kleine opname gemaakt in een vakje ter grootte van 20×20 cm (zie tabel 17). De totale grootte van dit proefvlak bedraagt derhalve 150 m². Het aantal opnamen correspondeert met het aantal vierkante meters van het proefvlak. Van de vegetatie werden alleen de kruiden tot een maximum hoogte van 30 cm en de mossen opgenomen.

De opname-methodiek geschiedde overeenkomstig de normaal gebruikte werkwijze bij het beschrijven van plantenassociaties en was derhalve een

[1]) De exemplaren *Quercus borealis* in de struiketage zijn voornamelijk afkomstig van stronkuitlopers van uitgedunde exemplaren. In de kruidenlaag zijn het 1-jarige zaailingen. Dit laatste geldt ook voor *Quercus robur*.

TABEL 17. Plantensociologische beschrijving bij overgang van *Quercus-robur-* naar *Quercus-borealis*-opstand te Buunderkamp

	Quercus robur								*Quercus borealis*						
	1 m	2 m	3 m	4 m	5 m	6 m	7 m	8 m	9 m	10 m	11 m	12 m	13 m	14 m	15 m
A	HM+.2	HM+.2	HM+.2 LC +.2	HM+.2 LC +.2	HM+.2 LC +.2	HM+.2 LC 3.3 PC 1.2	AE +.1 LC 2.3 PC 2.3	PC 2.3							
B	HM+.2 LC +.2 PC +.1	PC +.2	LC +.2	HM+.2	LC +.1	LC +.1 PC +.1	LC +.2 LC +.2	PC +.2	AE +.1						
C	LC 3.3 PC 5.5	HM+.1 PC +.1	HM+.1	LC +.1 VS +.1	LC 3.3 VS +.1	LC +.2		PC 5.5							
D	PC 3.3	LC 2.2 MH 1.2 PC 1.1	LC 4.5	LC 2.2			ZE +.1				LC 2.2	AE +.1	AE+.1		
E	HM 2.2		HM 1.2	HM+.2	HM+.2 LC +.2 AE +.1		ZE +.1			AE +.1	AE +.1				
F	HM 4.4	HM+.2 LC +.2	HM 2.3	HM+.2	HM+.2	AE +.1		MH 5.5					PC 5.5		
G	HM 3.4	HM 2.3	HM+.2	RI +.1 HM+.2	HM+.2	AE +.1 HM+.2	ZE +.1	AE +.1		AE +.1 HM+.2					
H	DF +.2 HM+.2	HM+.2	RI +.1	AE +.1 HM 2.2	HM 4.3 AE +.1	HM 3.3 AE +.1	AE +.1 HM+.2								
J	HM+.2	SA +.1 HM+.2	HM 2.2	HM 2.2	HM 4.3 PC +.2	HM 2.2		HM+.2	HM+.2	HM+.2		AE +.1			
K			AE +.1 HM 2.2	PC 2.3 HM+.2	HM 4.3 MH 3.4	HM 3.3 PC 2.2			HM 2.2	HM+.2 MH 4.4	HM+.2				
	Quercus robur								*Quercus borealis*						

HM = *Holcus mollis* DF = *Deschampsia flexuosa* ZE = *Quercus robur* RI = *Rubus idaeus* MH = *Mnium hornum*
LC = *Luzula campestris* AE = *Quercus borealis* SA = *Sorbus aucuparia* PC = *Polytrichum commune* VS = *Veronica serpyllifolia*

TABLE 17. *Plant sociological description at the transition of Quercus robur and Quercus borealis stand at Buunderkamp*

bepaling van de bedekkingsgraad en de sociabiliteit. De opname vond plaats op 15 juni 1951 (tabel 17).

Hoewel de flora in de *Quercus-robur*-opstand in deze strook ook niet zo ontwikkeld is als elders in deze opstand — het grootste gedeelte van de vegetatie bestaat hier uit *Gramineae*, enkele *Juncacaeae* en verder een groot percentage mossen, terwijl er maar enkele kruiden en ZE-kiemplanten in voorkomen (vergelijk tabel 16) — biedt toch het geheel een duidelijk beeld van het grote verschil in vegetatie-ontwikkeling in beide opstanden.

De oorzaak van dit verschil in ontwikkeling vormde een vraagstuk. In de eerste plaats werd gedacht aan een verschil in wortelconcurrerende invloed van de respectieve hoofdopstanden. Zoals bij desbetreffende metingen bleek, werd een en ander niet veroorzaakt door een verschil in lichtsterkte onder de respectieve kronendaken (tabel 34).

Om een inzicht te krijgen in hoeverre een wortelconcurrerende invloed zich zowel kwalitatief als kwantitatief op de ontwikkeling van de vegetatie in beide opstanden in het algemeen liet gelden, werd een onderzoek verricht gedurende enkele jaren en wel zodanig, dat deze eventuele invloed van de hoofdopstand op de kruidenvegetatie werd uitgeschakeld. Een en ander geschiedde in navolging van Romell (1938).

Hiertoe werden in vier opstanden, namelijk in de AE- en ZE-opstanden te Buunderkamp en te Delden, eternitplaten in de grond gegraven. De breedte van deze platen is overeenkomstig de diepte, waarmee zij ingegraven werden, nl. 60 cm, terwijl de lengte van een plaat 2,50 m bedraagt. In iedere opstand werden twee kwadranten gevormd, elk 2,50 m lang en 2,50 m breed.

Deze eternitplaten werden geplaatst en konden ook alleen ingegraven worden, nadat alle wortels in de sleuf waren doorgestoken, terwijl de platen op de vier hoekpunten volkomen tegen elkaar aansloten. De wortelactiviteit van de opstand binnen de kwadranten werd op deze manier geheel uitgeschakeld, doordat zich ook binnen deze vakken geen enkele boom bevond.

Deze vakken werden in juni 1951 uitgezet met de bedoeling de kwadranten gedurende enkele jaren met betrekking tot een eventueel typische vegetatieontwikkeling te volgen. Romell paste deze werkwijze toe van juli 1936 tot 1938. Op grond van zijn ervaringen leek een driejarige periode voldoende lang voor dit onderzoek.

Een probleem vormde het vinden van een nauwkeurige methodiek voor plantensociologische opnamen, niet zozeer voor de kruiden en kiemplanten dan wel voor de grassen, grasachtigen en mossen. Uiteindelijk leek de meest gewenste oplossing hiervoor de kruiden evenals de kiemplanten te tellen per plant. Bij de overige vegetatie geschiedde dit al naar de grootte van voorkomen in procenten van het in totaal bedekkende oppervlak binnen het kwadrant — dit was praktisch met name bij de vegetatie, die een relatief groot oppervlak innam — of in aantallen vierkante centimeters.

TABEL 18. Vegetatie-ontwikkeling in de geïsoleerde vakken

	Quercus borealis						*Quercus robur*					
	I			II			I			II		
	1951	1952	1953	1951	1952	1953	1951	1952	1953	1951	1952	1953
BUUNDERKAMP												
Quercus robur								1	11	1	1	3
Quercus borealis	4	8	18	5	8	20	1	2	1	5	5	10
Sorbus aucuparia					2	1			1			
Rubus idaeus	1	1	2					2	2	2	4	3
Prunus serotina						1						
Epilobium parviflorum									1	70	110	115
Epipactis helleborine										1	2	1
Veronica serpyllifolia						1		3				3
Holcus mollis *)		20	20				50%	60%	80%	50%	70%	80%
Luzula spec. *)	30	40	60	130	150	800	50	60	70			
Poa nemoralis *)				60	70		2000	2400	2500			
Deschampsia flexuosa *)							80	100				
Polytrichum commune *)							600	750	1100	60	80	125
Mnium hornum *)	40	40	25	100	400	400						
DELDEN												
Quercus robur						1	1	1	1	3	4	5
Quercus borealis	4	8	15	3	4	8						
Frangula alnus				2	2	1						
Lonicera periclymenum	46	89	86	30	52	65	11	39	54	32	52	88
Rubus idaeus	2	5	4	8	10	22	6	10	40	24	27	44
Prunus padus		1	1								2	1
Corylus avellana											1	1
Juncus spec. *)					16	40						
Holcus mollis				10%	25%	40%						
Luzula spec. *)				400	500	500						
Poa nemoralis *)							1000	1200	1200			
Polytrichum commune *)					40							

*) = oppervlakte in cm^2

TABLE 18. *Vegetation development within the trenches*

In tabel 18 volgt een overzicht van de ontwikkeling van de vegetatie vanaf 1951 tot en met 1953 binnen deze vakken.

De resultaten van dit onderzoek waren treffend. In de eerste plaats viel het op, dat in het voorjaar de vegetatie zich binnen deze vakken sneller ontwikkelde dan er buiten. In de nazomer daarentegen bleek deze vegetatie in beide opstanden nog volkomen groen te zijn, dus nog levend, terwijl elders in de opstand de grassen- en ook de kruidenvegetatie reeds aan het vergelen en afsterven was. De geïsoleerde plekken waren in augustus reeds van een afstand herkenbaar aan deze groene vegetatie, terwijl de flora elders reeds was verdord. Deze verschijnselen wijzen op vochtconcurrentie van de hoofdopstand buiten de kwadranten ten opzichte van de kruidenvegetatie, terwijl dit in de vakken volkomen was uitgesloten.

ROMELL constateerde hetzelfde bij zijn onderzoekingen en meent met andere onderzoekers, dat een betere vochttoestand in de bovengrond onder invloed van het isolement de oorzaak hiervan is.

Teneinde de bodem binnen deze vakken niet te storen werden hier evenwel geen vochtonderzoekingen gedaan. Een en ander kan in verband hiermede dus niet worden bevestigd.

Andere conclusies met betrekking tot deze proef (tabel 18) zijn:

Proefperk Buunderkamp: Zowel in de AE- als in de ZE-opstand is een sterke procentuele toename van het aantal kiemplanten van de hoofdopstand in deze vakken waar te nemen. Er is in de AE-opstand geen toename van kruiden, wel in de ZE-opstand. Een belangrijke toename van grassen, *Luzula* spp. en mossen is in beide opstanden waar te nemen. Van een eventuele ontwikkeling van nieuwe vegetatie binnen deze vakken — afkomstig van zaden van andere kruiden of grassen niet reeds in het begin van het onderzoek binnen deze geïsoleerde plekken voorkomend maar b.v. wel in de opstanden — is over het algemeen geen sprake.

Proefperk Delden: Bij de kiemplanten afkomstig van de hoofdopstand bestaat dezelfde tendens als te Buunderkamp. Hetgeen bij de kruiden valt waar te nemen — de sterke toename van soorten als *Lonicera periclymenum* en *Rubus idaeus* — betekent waarschijnlijk, dat de bovengrond een hoger vochtgehalte heeft dan voorheen, waardoor de vegetatieve vermeerdering (door afleggen) van deze beide soorten beter mogelijk is. Ook hier hebben zich nagenoeg geen nieuwe soorten ontwikkeld, terwijl elders in de opstand toch ook andere soorten grassen en kruiden in voldoende mate aanwezig waren. In de AE-opstand was vooral in het tweede vak een sterke toename van de grassenvegetatie waarneembaar. De totale bedekking van de grond door de vegetatie bedroeg hier ongeveer 90%, terwijl dit elders in de opstand aanmerkelijk minder is. In de vakken in de ZE-opstand is nagenoeg geen verschil opgetreden betreffende de graad van bodembedekking in vergelijking met de omgeving en ook relatief weinig in vergelijking met de uitgangstoestand.

FIG. 12. Isolatievak in opstand van *Quercus borealis* te Buunderkamp

FIG. 12. *Isolated sample plot in Quercus borealis stand at Buunderkamp*

Als algemeen verschijnsel ziet men een relatief sterkere ontwikkeling van grassen of grasachtigen dan van enig andere soort binnen de vakken. Ook ROMELL heeft dit waargenomen.

Zeer opvallend was het evenwel, dat vooral aan de randen van de vakken, dus op die plaatsen, waar de platen in de grond waren gebracht, zowel aan de binnen- als aan de buitenkant de sterkste ontwikkeling viel waar te nemen vooral van de grassen en *Juncus*soorten. Hieruit kan men concluderen, dat deze vegetatie-ontwikkeling niet alleen het gevolg is van het uitschakelen van eventuele vochtconcurrentie door de hoofdopstand, maar dat ook de activering van de bovenlaag door de graafwerkzaamheden een factor van groot belang is geweest. ROMELL merkt op bij zijn onderzoekingen:

"One clear and very interesting stimulation effect was evident, however, just outside the trenches. In a good many places, fruiting-bodies of fungi had sprung up along the outer side of the trenches, mostly at the very edge of the humus layer, where this had been cut by the spade; but sometimes within one or two feet from the trench where the humus layer may be apparently undisturbed or more or less damaged by scraping."

Dit randeffect vindt dus ook zeer waarschijnlijk zijn oorzaak in een menging van de minerale ondergrond met de organische stoffen van de bovengrond.

De algemene ervaring leert, dat op een humeuze ondergrond een slechtere kieming optreedt dan op een minerale grond (AALTONEN, 1948; VAN GOOR, 1953). Een en ander wordt ook bevestigd in die ZE-opstanden, waar het organische materiaal in mindere mate met de ondergrond is gemengd en de bovengrond minder rul is. Ook hier ontbreekt een belangrijke vegetatie-ontwikkeling. Hierbij kan gedacht worden aan de proefobjecten in de Onzalige Bossen, de Rips en Sleen, terwijl ook elders dit verschijnsel werd waargenomen.

In het algemeen evenwel is in de ZE-opstanden de bovengrond losser dan in de AE-opstanden (Hoofdstuk V.2.a). Het organische materiaal is beter gemengd met de minerale ondergrond, waardoor hier gunstigere kiemings- en ontwikkelingsmogelijkheden voor de vegetatie aanwezig zijn. Op enkele van deze laatstgenoemde drie objecten speelt evenwel ook de lichtconcurrentie onder invloed van de hoofdopstand een niet onbelangrijke rol, tegelijkertijd in de AE- en ZE-opstanden.

Onderzoekingen van BARR tonen aan, dat het water gemakkelijker uit de minerale grond opgenomen wordt dan uit organisch materiaal. Laatstgenoemde stof kan rijkelijker water vasthouden, maar kent daarentegen onder invloed van wisselende temperatuur en neerslag grotere extremen; ze kan ook sterker uitdrogen.

De algemene conclusies, die kunnen worden getrokken aan de hand van de onderzoekingen besproken in deze paragraaf, leren het volgende:

Geconstateerd kan worden, dat de ontwikkeling van de secundaire vegetatie in de AE-opstanden over het algemeen geringer is dan in de ZE-opstanden, die in overigens volkomen gelijke omstandigheden groeien zoals o.a. met betrekking tot de kwaliteit van de groeiplaats.

Bij de „isolatie-proef" bleek, hetgeen in het algemeen te verwachten was, dat in ieder geval de wortels van beide houtsoorten concurreren met wortels van de secundaire vegetatie (vegetatie-aspect in voor- en najaar) ten nadele van laatstgenoemde. Moeilijk kon worden vastgesteld door b.v. een ongelijke uitbreiding van de vegetatie, welke van de twee houtsoorten de sterkste wortelconcurrent is. Bij de bespreking van de onderzoekingen met betrekking tot de vocht- en mineralenopname uit de grond door beide houtsoorten (Hoofdstuk V.2.c en d) zal hierop worden teruggekomen. Wel bleek uit deze proef, dat de belangrijkste toename van vegetatie plaats vond daar, waar de bovengrond werd geactiveerd door graafwerkzaamheden. Uit de praktijk en uit andere studies is bekend, dat zaad beter kiemt in minerale grond dan op een bed van organisch materiaal. De morfologische bodemtoestand van de bovengrond is in de ZE-opstanden over het algemeen bij de hier genoemde objecten zodanig, dat het organische materiaal in deze opstanden beter is gemengd met de minerale ondergrond dan in de AE-

opstanden. Er is daardoor dus ook een relatief beter kiemingsmilieu voor de kruiden, grassen en andere zaden aanwezig. De rijkere vegetatie-ontwikkeling bevestigt dit.

Het verschil in oppervlakte-morfologie van de gronden in beide soorten opstanden wordt, zoals blijkt uit onderzoekingen dienaangaande (Hoofdstuk IV.1 en V.2.a), veroorzaakt door de hoeveelheid wortels in de A_0- en A_1-laag. Deze bovenste profiellagen bestaan in verhouding voor het grootste percentage uit organisch materiaal. In de AE-opstanden worden deze zeer intensief doorworteld, waardoor zij meer samenhangend zijn dan de respectieve A_0- en A_1-lagen in de ZE-opstanden, die minder doorworteld zijn. Het zaad zal in eerstgenoemde opstand dus minder gemakkelijk met de minerale ondergrond in contact kunnen komen dan in ZE-opstanden met een rullere bovengrond.

Behalve dat dus de wortels van de hoofdopstanden concurreren met de kruidenwortels, voorkomen zij speciaal in de AE-opstanden reeds de kieming door het optimale kiemingsbed voor de zaden meer of minder ontoegankelijk te maken.

In Hoofdstuk VI.2 wordt aangetoond, dat dit verschil in vegetatie-ontwikkeling onder beide soorten opstanden geen gevolg is van een verschil in lichtconcurrentie onder de respectieve kronen.

Of men — over het algemeen — het ontbreken van een secundaire vegetatie onder de AE-opstand echter moet zien als een ongunstige invloed van de hoofdopstand, is nog zeer de vraag. Door WAGENKNECHT wordt de geringere ontwikkeling van bodemflora onder de AE-opstand in vergelijking met de opstanden van inlandse eik juist als gunstig gekenmerkt. Hij noemt dit een van de belangrijke voordelen van deze houtsoort. Dit geldt in het bijzonder voor armere gronden, waar zich hierdoor onder *Quercus borealis* minder grassen, bosbessen en dergelijke ontwikkelen. De volledige afsluiting van de bodem en een secundaire kleine voedselkringloop wordt aldus voorkomen. De neerslag wordt niet tegengehouden en er wordt geen extra water verbruikt. AMBERG wijst in dit verband ook op de betekenis van een grotere hoeveelheid bladafval in de AE-opstanden: "...unter dem sich keine Bodenflora, auch nicht das üppigste Seegras halten kan .... Sie ist hierin unseren einheimischen Eichen, unter denen sich bei fehlendem Unterbau meist eine ungünstige Bodenvegetation einstellt, zweifellos überlegen".

Ook ALBERT en PENSCHUCK noemen het een groot voordeel van de *Quercus-borealis*-opstanden, dat zich hierin minder secundaire vegetatie ontwikkelt dan in de *Quercus-robur*-opstanden.

Ongetwijfeld zal deze factor in het bijzonder van betekenis zijn op voedselarme gronden en op gronden met een arme waterhuishouding. Waar in Nederland een groot gedeelte van de opstanden op deze armere gronden voorkomt, moet hier dit ontbreken van vegetatie in dit soort opstanden en op deze gronden dus eerder als een voordeel worden gezien. Hier staat evenwel

tegenover, dat zulks in bepaalde gevallen — in het bijzonder op betere gronden met een van nature gunstige kruidenvegetatie — een negatieve invloed kan hebben op de biologische bodemactiviteit. Immers de micro- en macroflora en -fauna zal in dit geval vaak een minder grote verscheidenheid van waardevol consumptief materiaal vinden en dientengevolge zal de biologische ontwikkeling ook met betrekking tot de soorten minder groot zijn.

5. De biologische bodemactiviteit

Onder biologische bodemactiviteit verstaat men de virulentie van de gezamenlijke bodemprocessen, bepaald door de activiteiten van hogere planten en dieren en van de microflora en -fauna.

Een methodiek, waarmee het mogelijk is de som van al deze activiteiten cijfermatig in één getallengrootheid uit te drukken, is ontworpen door Richard. Hij bepaalt de snelheid van afbraak van cellulose en eiwitten — de bouwstenen van het organische materiaal —met behulp van cellulose- (kunstzijde) en eiwitdraden (natuurzijde) in een ongestoorde grond (zie ook van Goor, 1952).

In 1952 werden in de AE- en ZE-opstanden te Buunderkamp, Delden en Middachten omstreeks juni op een diepte van 1 cm, 5 cm en 20 cm in de bodemprofielen gestandariseerde eiwit- en cellulosedraden geregen. Gedurende ongeveer 6 weken werden deze draden ter plaatse gelaten, waarna zij werden verwijderd. In 1953 werd in dezelfde periode dit onderzoek ook op de andere proefperken verricht nl. te Nieuwenhagen, de Onzalige Bossen, de Rips en Sleen.

Na verwijdering werden de draden in de lucht gedroogd; vervolgens werd opnieuw de treksterkte gemeten. Het verschil tussen de oorspronkelijke treksterkte van de draden en de nieuwe treksterkte na deze zes weken in de grond wordt het treksterkteverlies genoemd.

Met behulp van onderstaande formule wordt het relatieve treksterkteverlies per dag bepaald en uitgedrukt in procenten (= Tv):

$$Tv = \frac{\frac{Ts_1 - Ts_n}{Ts_1} \times 100}{n}$$

Ts_1 = treksterkte vóór de proef
Ts_n = treksterkte na n dagen

Tabel 19 geeft de relatieve treksterkteverliezen per dag, per houtsoort, per diepte en per draadsoort (zie ook figuur 13).

In de derde kolom per proefperk is de t-waarde van Student vermeld, zoals berekend voor de overeenkomstige en de te vergelijken gemiddelden van elk 10 waarnemingen. Bij de bepaling van de betrouwbaarheid van de

TABEL 19. Relatieve treksterkteverliezen per dag in procenten en de betrouwbaarheid van de verschillen (= t)

Diepte in cm (*depth in cm*)	Draad (*thread*)	Buunderkamp			Delden			Middachten			Nieuwenhagen		
		AE	ZE	t	AE	ZE	t	AE	ZE	t	AE	ZE	t
1	cellulose	0,27	0,79	3,30	0,24	1,79	12,86	0,69	1,15	10,56	1,38	0,53	5,74
5	„	0,19	0,25	1,36	0,24	0,75	3,47	0,54	1,75	11,43	0,45	0,46	0,12
20	„	0,13	0,33	2,76	0,44	0,39	0,34	0,28	0,17	4,71	0,54	0,48	0,68
1	eiwit	0,35	0,37	0,24	0,20	0,23	0,51	0,30	0,33	0,45	0,42	0,69	2,03
5	„	0,26	0,14	2,81	0,23	0,17	1,22	0,24	0,13	3,63	0,25	0,19	0,59
20	„	0,12	0,21	2,60	0,22	0,22	0,03	0,17	0,19	0,66	0,13	0,18	1,42

		Onzalige Bossen			de Rips			Sleen			Totaal-gemiddelden (*total averages*)		
		AE	ZE	t	AE	ZE	t	AE	ZE	t	AE	ZE	t
1	cellulose	0,79	0,66	0,85	0,44	0,80	3,34	1,02	1,29	1,16	0,69	1,05	1,50
5	„	0,52	0,50	0,21	0,52	0,38	1,61	0,51	0,52	0,13	0,42	0,67	1,25
20	„	0,59	0,49	1,27	0,38	0,38	0	0,66	0,68	0,12	0,43	0,42	0,11
1	eiwit	0,21	0,37	1,28	0,15	0,40	2,08	0,26	0,19	1,20	0,27	0,37	1,66
5	„	0,39	0,16	2,13	0,02	0,18	1,97	0,14	0,14	0,04	0,22	0,16	1,50
20	„	0,18	0,15	0,59	0,05	0,08	0,80	0,31	0,08	2,79	0,17	0,16	0,25

TABLE 19. *Loss in strength of cellulose and albumen threads in per cents a day and the significance of the differences (after* STUDENT'S *t-test)*

verschillen wordt uitgegaan van 9 vrijheidsgraden d.i. het aantal waarnemingen per gemiddelde minus 1.

Bij een gevonden t-waarde <2,26 is er volgens de t-tabel van FISHER meer dan 5% kans, dat het gevonden verschil toevallig is. Het verschil is niet betrouwbaar.

Bij een t-waarde >2,26 en <3,25 is er minder dan 5% en meer dan 1% kans, dat het gevonden verschil toevallig is. Men spreekt dan over een betrouwbaar verschil.

Bij een t-waarde >3,25 is er minder dan 1% kans, dat het gevonden verschil toevallig is en kan het verschil zeer betrouwbaar worden genoemd.

Een nadere beschouwing van tabel 19 leert het volgende.

Op 1 cm diepte:

Cellulosedraden: Tv op 5 proefperken in de ZE-opstand het grootst; te Nieuwenhagen en in de Onzalige Bossen in de AE-opstand. Het verschil tussen de gemiddelden is betrouwbaar of zeer betrouwbaar te Buunderkamp, Delden, Middachten, Nieuwenhagen en de Rips; elders is er meer dan 5% kans, dat het verschil toevallig is.

Eiwitdraden: Tv op 6 proefperken in de ZE-opstand het grootst; te Sleen in de AE-opstand. Er is evenwel op alle objecten meer dan 5% kans, dat de verschillen toevallig zijn.

Op 5 cm diepte:

Cellulosedraden: Tv op 5 proefperken in de ZE-opstand het grootst; in de Onzalige Bossen en te de Rips in de AE-opstand. Alleen te Delden en Middachten is het verschil zeer betrouwbaar.

Eiwitdraden: Tv op 5 proefperken in de AE-opstand het grootst; te de Rips in de ZE-opstand. Het verschil is te Middachten zeer betrouwbaar; elders is er meer dan 5% kans, dat de verschillen toevallig zijn.

Op 20 cm diepte:

Cellulosedraden: Tv op 4 proefperken in de AE-opstand het grootst; te Buunderkamp en te Sleen in de ZE-opstand. Het verschil is te Middachten zeer betrouwbaar en te Buunderkamp betrouwbaar.

Eiwitdraden: Tv op 4 proefperken in de ZE-opstand het grootst; in de Onzalige Bossen en te Sleen in de AE-opstand. Het verschil is te Buunderkamp en te Sleen betrouwbaar; elders is er meer dan 5% kans, dat de verschillen toevallig zijn.

In figuur 13 is het puntendiagram weergegeven van de relatieve treksterkteverliezen per dag van de cellulosedraden. De totaal-gemiddelden zijn

FIG. 13. Biologische bodemactiviteit. Relatieve treksterkteverliezen der cellulosedraden in procenten per dag

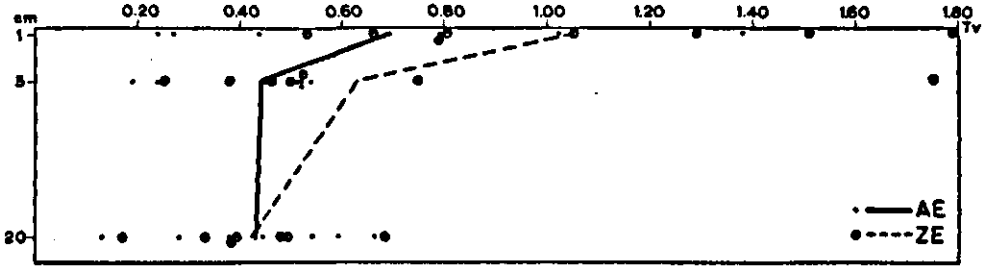


FIG. 13. *Biological soil activity. Loss in strength of cellulose threads in per cents a day*

per profieldiepte en per houtsoort door een gebroken rechte met elkaar verbonden. De betrouwbaarheid van de verschillen van deze gemiddelden zijn in de laatste kolom van tabel 19 vermeld. Bij 6 vrijheidsgraden (7 objecten) heeft geen van deze verschillen een betrouwbaarheid van 95% of meer.

Samenvattend kan worden geconcludeerd, dat op die proefperken, waar het verschil voor de vergelijkingsobjecten i.c. de respectieve draden en lagen betrouwbaar of zeer betrouwbaar is, in de bovenste lagen (1 en 5 cm) de cellulosedraden in de ZE-opstanden het grootste treksterkteverlies hadden, uitgezonderd te Nieuwenhagen op 1 cm diepte.

In de 20 cm-laag daarentegen is op de meeste proefperken in de AE-opstanden het treksterkteverlies van de cellulosedraden het grootst.

Voor de eiwitdraden — waar het verschil slechts op enkele vergelijkingsobjecten betrouwbaar is en dus, voor zover dit verantwoord is, alleen op basis van de gegevens zonder meer wordt geconcludeerd — is voor de 1 en 20 cm-laag het treksterkteverlies op de meeste proefperken in de ZE-opstanden het grootst; in de 5 cm-laag daarentegen in het algemeen in de AE-opstanden.

Wanneer men de proefperken te Middachten, Nieuwenhagen en in de Onzalige Bossen — alle drie gelegen op ongeveer gelijksoortige gronden — vergelijkt met betrekking tot de procentuele treksterkteverliezen per dag van de cellulosedraden in de drie respectieve lagen, blijkt, dat te Nieuwenhagen en in de Onzalige Bossen een verschil meestal ten gunste van de AE-opstand uitvalt, zij het, dat dit verschil niet altijd even betrouwbaar is. De objecten te Middachten sluiten zich hierbij niet aan; de afbraak van de cellulosedraden geschiedt op dit proefperk in de bovengrond in de ZE-opstand sneller dan in de AE-opstand. Dit is in zoverre bevreemdend, omdat dit proefperk op een nagenoeg gelijke grondsoort is gelegen als de twee andere proefperken. Echter de bodemtoestand aan de oppervlakte onder beide houtsoorten is momenteel zeer verschillend. De "rijke" *Vaccinium-myrtillus*-vegetatie in de ZE-opstand heeft een zeer losse A_0-laag ontwikkeld, waardoor er een meer

intensieve oxydatie respectievelijk afbraak van het organische materiaal in de bovenlaag kan plaatsvinden. Dit in tegenstelling met de AE-opstand van dit proefperk, waar de kruidenvegetatie vrijwel ontbreekt en de bovengrond in verhouding meer samenhangend is.

Uit voornoemde waarnemingen kan men concluderen — zij het met een zekere reserve — dat in de AE-opstanden op de gronden met relatief het hoogste gehalte aan fijnzandig materiaal (tabel 20) relatief de gunstigste biologische bodemactiviteit voorkomt, of dat in sommige gevallen deze activiteiten in beide soorten opstanden gelijk zijn. Ook de strooiseltoestand bleek op de groeiplaatsen met het hoogste percentage fijnzandig materiaal in de AE-opstanden het gunstigst te zijn.

Indien men alleen deze gegevens over de totale biologische bodemactiviteit als maatstaf neemt, zou men moeten concluderen, dat aan *Quercus robur* vooral op de lichtere gronden de voorkeur dient te worden gegeven en op de relatief zwaardere gronden aan *Quercus borealis*. *Quercus robur* blijkt nl. op de lichtere gronden een grotere bodemactiviteit te ontwikkelen dan *Quercus borealis*.

Bij deze conclusie worden alle andere factoren, die mede de keuze van een houtsoort voor een gegeven groeiplaats bepalen, buiten beschouwing gelaten.

V. EDAFISCHE GROEIPLAATSFACTOREN

Van nature heeft iedere groeiplaats een bepaalde produktiecapaciteit, afhankelijk van een aantal zeer uiteenlopende factoren zoals de granulaire samenstelling van de grond, de aard en herkomst van het bodemsubstraat, de structuur, de grondwaterstand e.a. Onder invloed van plantengroei en klimaat ontwikkelt zich op een gegeven groeiplaats een bodemtype, dat zich door zijn profielbouw van het type op andere groeiplaatsen onderscheidt.

Terwijl sommige eigenschappen van de bodem min of meer onveranderd blijven en constante edafische groeiplaatsfactoren kunnen genoemd worden (de geologische herkomst van het bodemsubstraat, de korrelgrootte en -samenstelling), zullen andere factoren wijzigingen kunnen ondergaan en als zogenaamde variabele factoren de produktiecapaciteit het actuele karakter geven. Dit geldt met name voor de chemische factoren (de kwaliteit en kwantiteit van de voedingsstoffen) en fysische factoren (de structuur, water- en lucht-huishouding).

In het algemeen dient de houtsoortkeuze bij de aanleg van opstanden te geschieden aan de hand van een gegeven groeiplaatsdiagnose. De juistheid van deze keuze weerspiegelt zich na kortere of langere tijd in de stand van het gewas, maar ook in de toestand van de bodem na een kortere of langere cultuur met dit gewas.

1. De constante edafische groeiplaatsfactoren

Bij de beschrijving van de vergelijkingsobjecten (Hoofdstuk III.2) zijn de constante edafische groeiplaatsfactoren van de proefperken in hun algemeenheid behandeld. Er resten evenwel nog bepaalde factoren, die bij een uitvoerig ecologisch onderzoek zoals het onderhavige nader dienen te worden beschouwd. Dit betreft in de eerste plaats de granulaire samenstelling.

Bij de beschrijving der verschillende geologische formaties van de gronden der gebruikte proefvelden is reeds gebleken, dat de herkomst van de diverse bodemsubstraten verschilt. De herkomst en de wijze van afzetting zijn bepalend voor de aard van het wortelmilieu (zie fig. 4). Terwijl de gronden van enkele objecten zijn opgebouwd òf uit overwegend grofzandig òf uit grof- tot fijnzandig materiaal, blijken de gronden van andere proefperken overwegend fijnzandig te zijn, zoals die te Middachten, Nieuwenhagen en in de Onzalige Bossen. Deze gronden — afgezet als windformaties — bevatten het hoogste percentage fijnzandig materiaal in vergelijking met de andere proefperken.

Het relatief hoge gehalte aan colloïdale en fijnzandige bestanddelen veroorzaakt op deze drie objecten, zoals reeds bij de onderzoekingen van de biotische groeiplaatsfactoren werd geconstateerd, bij vergelijking van beide

soorten opstanden een totaal ander aspect met betrekking tot de grootte van biologische bodemactiviteit dan elders werd waargenomen.

Terwijl op de proefperken te Buunderkamp, Delden, Sleen en gedeeltelijk te de Rips de waterhuishouding overwegend wordt bepaald door de neerslag en het humusgehalte van de grond, is op de andere drie proefperken het relatief hoge gehalte aan anorganisch-colloïdaal en fijnzandig bodemmateriaal van een niet onbelangrijke betekenis voor het waterhoudend vermogen van die gronden. De watervoorziening is in de meeste van deze gevallen alleen aangewezen op het in de wortelzone aanwezige hang- en sejunctiewater.

Dit water is op de meeste proefperken uitermate belangrijk, waar slechts in één geval, namelijk bij de AE-opstand te de Rips, het grondwater een zo hoog niveau heeft, dat bij het begin van de vegetatieperiode en soms ook nog gedurende enkele maanden in deze periode de wortels hiervan kunnen profiteren.

In de *Quercus-borealis*-opstand te Delden zijn grondwatergley-afzettingen op ongeveer 70 cm diepte een aanwijzing voor een grondwaterstand, die òf alleen vroeger òf ook nu nog periodiek een hoger niveau bereikte respectievelijk bereikt dan gedurende de onderzoekingen in feite werd geconstateerd. Op de andere objecten is de invloed van het grondwater nagenoeg uit te sluiten.

Het gehalte aan bodemcolloïden beïnvloedt behalve de veldcapaciteit van de grond ook de grootte van het adsorptiecomplex. Op lichte zandgronden zal humus met het oog op de adsorptiecapaciteit een uitstekende compensatie kunnen vormen voor een tekort aan anorganische bodemcolloïden en tevens kunnen optreden als actieve kationenbuffer.

TABEL 20. Granulaire samenstelling en humusgehalte in gewichtsprocenten

Proefperk (*sample area*)	< 0,016 mm	0,016—0,090 mm	> 0,090 mm	Humus
Buunderkamp	6	11	77	6
Delden	9	23	62	6
Middachten	15	74	6	5
Nieuwenhagen	19	33	39	9
Onzalige Bossen	12	79	6	3
De Rips	4	14	77	5
Sleen	3	21	71	5

TABLE 20. *Mechanical composition and humus content, expressed in percentages of weight*

De monstername voor het onderzoek naar de granulaire samenstelling van deze proefperken geschiedde voor de verschillende profielen op een diepte van 10—30 cm uit dertig gestoken monsters. Deze monsters werden voldoende representatief geacht als maat voor de granulaire samenstelling van het voornaamste deel van de bewortelingsmilieus.

Door de vorming van min of meer verdichte lagen in de ondergrond ten gevolge van inspoeling van bodemcolloïden, en eventueel door grondbewerking, die, zoals te Buunderkamp en Delden, soms tot 70 of 90 cm diepte voor de aanleg van de opstand heeft plaatsgehad, zijn er veranderingen ontstaan in de natuurlijke opbouw van de profielen op verschillende groeiplaatsen. Onder invloed van deze bewerking kan ook het humusgehalte op verschillende diepten in het profiel onregelmatig variëren.

Uit tabel 20 blijkt, dat de proefperken te Middachten, Nieuwenhagen en in de Onzalige Bossen gelegen zijn op relatief de zwaarste gronden van de bij dit vergelijkende onderzoek betrokken proefperken. De andere objecten zijn gelegen op lichte zandgronden.

2. De variabele edafische groeiplaatsfactoren

Het vergelijkend onderzoek van de variabele edafische groeiplaatsfactoren, zoals het in deze paragraaf wordt beschreven, had tot doel na te gaan, welke veranderingen de variabele, fysische en chemische factoren van de bodem onder invloed van *Quercus borealis* en *Quercus robur* hebben ondergaan en in hoeverre deze veranderingen oorzaak zouden kunnen zijn van de verschillen, die werden opgemerkt bij de onderzoekingen van de biotische groeiplaatsfactoren beschreven in het vorige hoofdstuk.

a. De structuur

In het voorgaande werd reeds opgemerkt, dat in het algemeen de bovengrond — de rijk doorwortelde strooisel- en humuslaag — in de AE-opstand de ondergrond in een meer samenhangend verband afdekt dan in de ZE-opstand. Er zijn opstanden, waarbij men, door het bos gaande, in de AE-opstand een minder sterke veerkracht van de grond waarneemt dan in de ZE-opstand. Bij een meer gedetailleerde morfologische beschouwing bleek ook de rulheid van de bovengrond bij enige vergelijkingsobjecten te verschillen.

Met behulp van een bodemsonde werd de indringings- of drukweerstand van de bodem in een aantal opstanden gemeten.

Evenals bij de bepaling van de biologische bodemactiviteit met behulp van kunstzijden en natuurzijden draden, beschreven in Hoofdstuk IV.5, wordt ook bij de onderzoekingen met de sonde een grootheid bepaald, die de resultante is van een complex factoren.

Met de gebruikte sonde kon deze weerstand worden gemeten tot een diepte van 50 cm en met een maximale weerstand van 15 kg. De maximum diameter van de conische sondepunt bedroeg 6 mm. Omdat het onderzoek vergelijkend is en dezelfde sonde op alle proefperken werd gebruikt, beïnvloedt deze diameter-afmeting relatief de eindresultaten niet. Van primair belang zijn niet de absolute resultaten, maar hun onderlinge verhoudingen.

De onderzoekingen beperkten zich voornamelijk tot 5 en 10 cm diepte; op 25 en 50 cm zijn eveneens metingen verricht, maar door plaatselijk dichtere lagen en andere factoren, die als grote foutenbronnen bij sondering naar voren kwamen — zoals dikkere wortels en stenen in de ondergrond — hebben de resultaten van de metingen op grotere diepten minder waarde; de bodemsonde is daarvoor niet het meest geschikte meetapparaat.

In de bovenlagen zijn deze foutenbronnen gemakkelijker te onderscheiden.

Het aantal waarnemingen bedroeg 25 per opstand en diepte. De drukweerstand P wordt in kg uitgedrukt. Met behulp van de berekening van de t-waarde volgens STUDENT werd de betrouwbaarheid van de respectieve verschillen getoetst. Het aantal vrijheidsgraden is 24. De drempelwaarde volgens de t-tabel van FISHER is voor een zeer betrouwbaar verschil (>99%) 2,80; voor een betrouwbaar verschil (95—99%) 2,01. Een t-waarde <2,01 betreft een verschil, dat minder dan 95% betrouwbaar is.

Uit tabel 21 volgt, dat, uitgezonderd bij het proefperk te de Rips, de drukweerstand van de bovenlaag in alle AE-opstanden groter is dan in de respectieve ZE-opstanden.

De 5 cm-laag — de strooisel- en humuslaag is hierin mede berekend —

TABEL 21. Drukweerstand van de grond in kg

Diepte (*depth*)	5 cm			10 cm		
Proefperk (*sample area*)	AE	ZE	t	AE	ZE	t
Buunderkamp	2,6	0,6	10	3,1	1,4	8
Delden	3,3	1,1	11	4,6	2,2	8
Middachten	3,4	2,2	6	3,6	3,9	1,3
Nieuwenhagen	3,5	2,0	8	5,1	4,0	3
Onzalige Bossen	3,4	1,7	9	4,1	2,5	16
De Rips	1,9	2,3	1,8	1,9	3,6	9
Sleen	3,8	1,8	10	5,2	3,8	7

TABLE 21. *Pressure resistance of soil in kilograms*

is op de meeste proefperken zeer rijk aan organisch materiaal. Deze laag, overwegend bestaande uit organisch materiaal, kan in dikte variëren van 2—5 cm. In de AE-opstand te de Rips bestaat de gehele eerste 5 cm uit strooisel en strooiselresten en vormt vrijwel geheel de A_0-laag; ook de A_1-laag is nog zeer humeus. Dit verklaart de bovengenoemde afwijking voor de Rips. In de ZE-opstand van dit proefperk was het gehalte aan organische stoffen in deze 5 cm-laag minder.

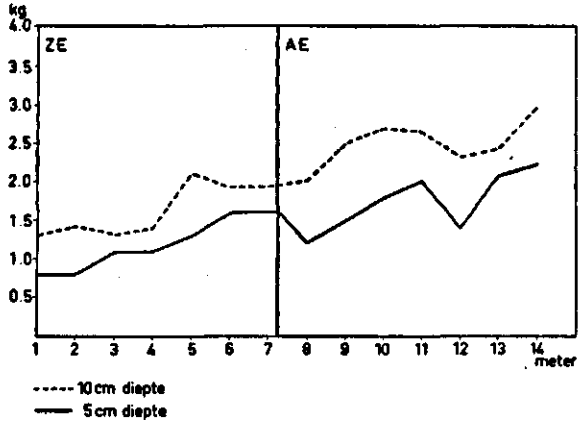


FIG. 14.

Drukweerstand van de bodem op twee aaneengrenzende objecten te Buunderkamp

FIG. 14.

Pressure resistance of the soil on two adjacent stands at Buunderkamp

In fig. 14 zijn de gemiddelde drukweerstanden, gemeten op 5 en 10 cm diepte in de AE- en ZE-opstanden te Buunderkamp, ingetekend en door een gebroken lijn verbonden. Deze twee opstanden zijn, zoals reeds in tabel 17 en op pag. 77 werd beschreven, onmiddellijk aan elkaar grenzend. Men merkt hierbij op een toename van de drukweerstand op de twee gemeten diepten bij overgang van de ZE- naar de AE-opstand.

Verschillende onderzoekers hebben bij hun bosbouwkundige bodemonderzoekingen gebruik gemaakt van de bodemsonde, o.a. ALBERT en PENSCHUCK (1926), en PENSCHUCK (1931).

ALBERT en PENSCHUCK stelden door metingen met de bodemsonde vast, dat *Quercus borealis* een goede invloed heeft op de fysische gesteldheid van de bodem, beter dan de groveden. PENSCHUCK (1931) constateerde, dat de toestand van de bodem in de bovenste lagen in de AE-opstanden gunstiger is dan in de ZE-opstanden. Met betrekking tot laatstgenoemde houtsoort deelt hij mede:" .... bei welcher sich die grössere Lockerheit vorwiegend in den unteren Bodentiefen markiert".

Bij vergelijking van de onderhavige onderzoekingen met die van PENSCHUCK blijkt, dat de conclusies van de waarnemingen van deze onderzoeker niet overeenstemmen met de gegevens uit tabel 21.

Hierbij dient evenwel te worden opgemerkt, dat de wijze van onderzoek verschilt. PENSCHUCK heeft de invloed van verschillende houtsoorten op de

fysische eigenschappen van de bodem vergeleken met die van groveden. De conclusies ter vergelijking van de invloed van de twee eikensoorten op de fysische bodemtoestand zijn afgeleid van respectieve vergelijkingen met groveden. De twee eikenobjecten zijn op de onderzochte groeiplaatsen niet aan elkaar grenzend. Hierdoor kunnen verschillen mogelijk zijn, die niet door de opstanden zijn veroorzaakt, maar reeds in de bodem aanwezig waren. Volgens zijn mededeling gelden de resultaten van zijn onderzoekingen voor "reine Sandböden". PENSCHUCK verwijderde ook alvorens te sonderen de strooisellaag tot op de minerale grond. Bij onze onderzoekingen bleek dit de laag te zijn, die het sterkst is doorworteld. Omdat het doel van dit onderzoek was het verschil in samenhang van de bovengrond na te gaan, werd bij deze studie ook de weerstand van de bovenste laag gemeten. Waar evenwel de strooisellaag nagenoeg in geen enkele object, uitgezonderd te de Rips, 5 cm of meer bedroeg, werden de sonderingen in het algemeen verricht in de humusrijke A_1-laag en op 10 cm diepte, in het algemeen de minerale ondergrond. PENSCHUCK (1931) noemt als oorzaak van het verschil in bodemtoestand in beide opstanden de aanwezigheid van een ongunstige secundaire vegetatie in de ZE-opstand, veroorzaakt door een grotere beschaduwing van de bodem onder deze houtsoort!

Verschillende factoren beïnvloeden de meetresultaten. PENSCHUCK (1931) vond, dat een grotere drukweerstand wordt veroorzaakt door een groter volumegewicht van de grond, geringer vochtgehalte, geringer poriënvolume, stenen en wortels. Volgens zijn mededeling zijn haarwortels moeilijk direct tastbaar, hetgeen werd bevestigd bij het onderhavige onderzoek. Toch beïnvloeden zij wel degelijk de waarnemingen en bepalen zij in belangrijke mate de meetresultaten.

Het volumegewicht van de grond oefent een grote invloed uit op de drukweerstand. Gronden met een soortelijk hoger volumegewicht hebben ook een hogere drukweerstand dan gronden met een soortelijk lager volumegewicht. De worteldichtheid in een bepaalde laag tezamen met het volumegewicht van de grond, waarin dus zowel het absoluut poriënvolume van deze laag tot uitdrukking komt als het gehalte aan organische en anorganische delen, bepalen voornamelijk de weerstand. Stenen ontbraken doorgaans in de gesondeerde lagen. Over het algemeen verschilt zoals waargenomen ook het volumegewicht van de gesondeerde lagen in de twee te vergelijken opstanden vrijwel niet. Alleen te de Rips is dit wel het geval, omdat hier deze lagen in de AE-opstand bijna geheel uit organisch materiaal bestaan met in verhouding zeer weinig anorganische bestanddelen. Het verschil in drukweerstand in de vergelijkingsobjecten wordt dientengevolge voornamelijk bepaald door het verschil in bewortelingsdichtheid van die lagen. Deze bewortelingsdichtheid blijkt in de respectieve vergelijkingsobjecten belangrijk te verschillen (tabel 3).

Ontegenzeggelijk heeft de bodemsonde een praktische betekenis voor het

meten van de algemene fysische toestand van de bodem, mits deze grond niet te veel stenen bevat en de sonde door één en dezelfde persoon wordt gehanteerd bij één onderzoek. Een voordeel van deze meetmethode is, dat men door een groot aantal metingen, verricht op het gehele terrein, sneller een algemeen beeld van de fysische bodemtoestand aan de oppervlakte kan verkrijgen dan met een andere methode!

Tot op grotere diepte (60 cm) werden metingen betreffende de totale poriëncapaciteit verricht volgens de cylindermethode.

Op verschillende diepten werden hiertoe met behulp van cylinders van 100 cc inhoud in ongestoorde grond monsters gestoken in horizontale richting.

Deze werkwijze heeft als bezwaar, dat vanwege de omslachtigheid slechts een beperkt aantal monsters kan worden genomen. Hierbij komt, dat de

TABEL 22. Verhouding tussen grond en poriën in volumeprocenten

Proefperk	Diepte in cm	AE		ZE	
		Grond	Totaal poriënvolume	Grond	Totaal poriënvolume
Buunderkamp	5—20	52	48	43	57
	20—40	53	47	53	47
	40—60	42	58	40	60
Delden	5—20	40	60	40	60
	20—40	46	54	43	57
	40—60	53	47	43	57
Nieuwenhagen	5—20	49	51	49	51
	20—40	49	51	51	49
	40—60	56	44	51	49
Onzalige Bossen	5—20	42	58	39	61
	20—40	38	62	37	63
	40—60	40	60	39	61
De Rips	5—20	40	60	40	60
	20—40	41	59	38	62
	40—60	56	44	51	49
Sleen	5—20	37	63	44	56
	20—40	42	58	47	53
	40—60	54	46	54	46
Sample area	*Depth in cm*	*Solid particles*	*Total pores*	*Solid particles*	*Total pores*

TABLE 22. *Proportion of solid particles and total pore volume*

FIG. 15. Water- en luchtcapaciteit in verband met de profieldiepten

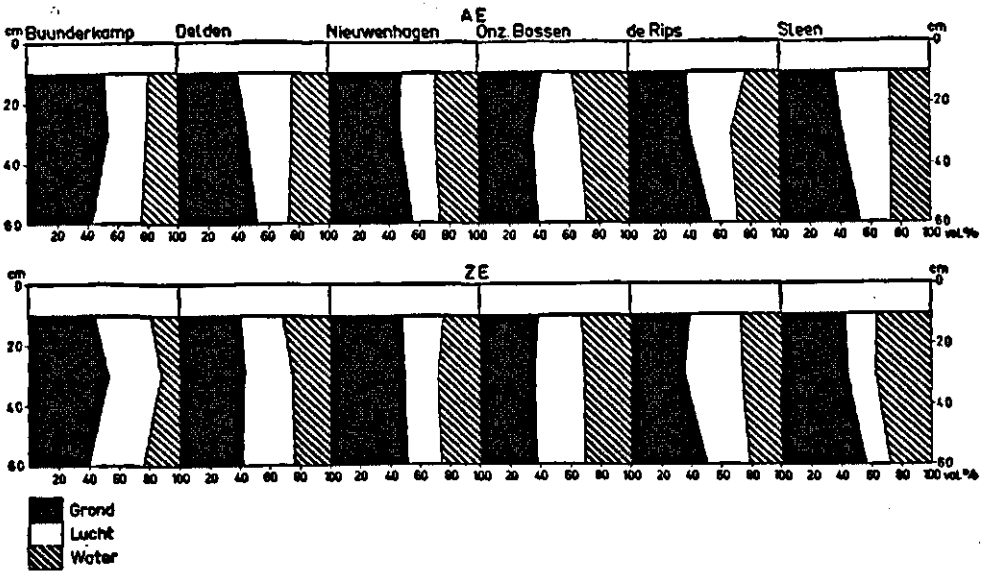


FIG. 15. *Water and air capacity in relation to depth of profiles*

heterogeniteit van de profielen in een en dezelfde opstand betrekkelijk groot kan zijn als gevolg van grondbewerking bij de opstandsaanleg.

Tabel 22 vermeldt het grondvolume en de totaal poriëncapaciteit. In fig. 15 zijn de verhoudingen grond : lucht : water weergegeven bij veldcapaciteit van de grond d.w.z. bij de hoeveelheid water, die de grond in natuurlijke ligging na percolatie nog vasthoudt.

Uit deze gegevens volgt, dat met betrekking tot het poriënvolume over het gehele profiel weinig verschillen kunnen worden geconstateerd bij vergelijking van de twee houtsoorten per proefperk.

Te Buunderkamp werd in de laag van 5—20 cm een groter poriënvolume gemeten in de ZE-opstanden, in de andere profielen was dit cijfer in deze laag bij beide houtsoorten vrijwel hetzelfde. Op de Buunderkamp was ook reeds met de bodemsonde een verschil in samenhang van de bovenlagen in beide opstanden waargenomen.

Bij de proefperken te Buunderkamp en Delden werd de laag van 5—20 cm bemonsterd voor een poriënanalyse naar diameterverdeling van de grond in situ teneinde een mogelijk verschil in verdeling van de poriëngrootten op te sporen. Er bleek hierin evenwel geen verschil te bestaan op deze profieldiepte tussen beide houtsoorten per proefperk.

De conclusies, die uit de in het voorgaande besproken onderzoekingen kunnen worden getrokken, zijn samengevat:

In het algemeen vertoont de bovengrond tot 10 cm diepte in de *Quercus-*

borealis-opstanden een grotere samenhang, een grotere vastheid, dan de bovengrond in het vergelijkingsobject van *Quercus robur*. In het profiel zijn echter geen absolute verschillen aanwijsbaar betreffende het poriënvolume en de verdeling van de grootten der poriën.

De structuur van de grond wordt beheerst door verschillende factoren, die elkaar ook onderling kunnen beïnvloeden. Het is een grootheid, die over het algemeen zeer moeilijk en slechts binnen zekere grenzen nauwkeurig is te meten. Een factor, die onder andere tezamen met het poriënvolume de structuur van de grond bepaalt, is de mate van aggregatie.

In het algemeen wordt een gunstige bodemtoestand gevonden op gronden met een goede kruimelstructuur.

Door de grotere samenhang van de bovengrond in de AE-opstanden leek het, of in deze opstanden de kruimelstructuur minder goed ontwikkeld was dan in de ZE-opstanden. Dit leek onder meer gekenmerkt door een verschil in rulheid.

Een onderzoek geschiedde door een bepaling van het gehalte aan zg. waterstabiele aggregaten volgens een verbeterde methode van de natte aggregaatanalyse van TIULIN—MEYER (PEERLKAMP).

De monstername geschiedde in de A_1-laag; de resultaten zijn een gemiddelde van een twintigtal monsters, verzameld over het gehele object. De bepalingen geschiedden op het laboratorium onder geconditioneerde omstandigheden.

TABEL 23. Gehalte aan waterstabiele aggregaten in gewichtsprocenten

Proefperk (*sample area*)	Waterstabiele aggregaten (*aggregates*)		Vochtgehalte in % van het drooggewicht (*water content of aggregates*)	
	AE	ZE	AE	ZE
Buunderkamp	23,8	17,9	17,5	17,9
Delden	18,0	25,7	19,3	28,7
Middachten	38,4	43,6	34,5	37,0
Nieuwenhagen	25,1	35,0	21,6	33,3
Onzalige Bossen	28,8	21,7	25,0	33,0
De Rips	13,4	14,2	14,6	10,2
Sleen	19,7	17,4	16,9	24,7

TABLE 23. *Analysis of aggregates, expressed in percentages of weight*

De resultaten van een aggregaatanalyse hangen o.a. samen met de bodemtoestand op het tijdstip van monstername. Droogte en vochtigheid kunnen de waarnemingen beïnvloeden o.a. door zwelling of krimping van de bodemcolloïden.

Blijkens dit onderzoek (tabel 23) is er geen aanwijzing, dat een van beide houtsoorten in het algemeen een minder goede invloed op het gehalte aan stabiele aggregaten uitoefent. De gemeten verschillen zijn volkomen willekeurig. Noch onder invloed van *Quercus borealis*, noch onder invloed van *Quercus robur* wordt een minder gunstige structuur in de bovengrond gevormd. De compactheid van de bodem in eerstgenoemde opstand is dus geen gevolg van een meer overheersende korrelstructuur.

Het vochtgehalte van de kruimels (tabel 23) blijkt per opstandsoort wel te verschillen. De kruimels van deze vooral in de AE-opstanden sterk doorwortelde laag zijn hier over het algemeen droger dan in de ZE-opstand. In hoeverre dit enige betekenis heeft, zal in Hoofdstuk V.2.c worden bezien.

b. De aëratie

Een andere fysische grootheid, die mede de algemene bodemtoestand in opstanden bepaalt, is de aëratie. De mate van verversing van de bodemlucht — door uitwisseling van atmosferische lucht en bodemlucht — wordt bepaald door de grootte van de porositeit. Hiermede houdt ook weer de biologische bodemactiviteit verband.

Onder invloed van het humificerings- en mineralisatieproces van de strooisellaag door ademhaling van wortels en bodemfauna is het gehalte aan koolzuurgas van de bodemlucht hoger.

De uitwisseling van het koolzuurgas uit de bodem en de zuurstof uit de atmosfeer vindt grotendeels plaats door diffusie (ROMELL, 1922).

ROMELL (1922) vond bij zijn onderzoekingen in een beukenbos met *Vaccinium-myrtillus*-vegetatie op 15—30—60 cm diepte koolzuurgasgehalten van respectievelijk 0,2 — 0,4 — 0,4%. Deze grond bezat volgens hem een goede aëratie. Een koolzuurgasgehalte van enige procenten heeft volgens ROMELL een toxisch effect op vele planten. De hoogste CO_2-waarden, nl. 5—6%, werden door hem gevonden in een vochtig sparrenbos.

ROMELL vond, dat de samenstelling van de bodemlucht in de loop van het jaar sterk wisselt. In het algemeen wordt een minimum aan zuurstof en een maximum aan koolzuurgas gevonden midden in de zomer of in de nazomer. Gedurende de winter werd het omgekeerde waargenomen.

Teneinde een mogelijke verklaring te vinden voor het verschil in biologische bodemactiviteit in beide soorten opstanden werden onderzoekingen verricht inzake het koolzuurgasgehalte van de bodemlucht op de respectieve proefperken. De mogelijkheid was immers niet uitgesloten, dat door een relatief grotere ophoping van koolzuurgas in de profiellaag onmiddellijk onder het

strooisel een geringere ontwikkeling van de bodemfauna in de AE-opstand werd veroorzaakt. Deze veronderstelling was onder meer gebaseerd op het feit, dat deze bovengrond in de onderzochte AE-opstanden een sterkere samenhang vertoonde.

Een geschikte methode om deze metingen op alle proefperken te verrichten was aanvankelijk niet eenvoudig te vinden. Een door SCHUFFELEN e.a. (1954) nieuw ontworpen methodiek, die ten tijde van het onderzoek recent op haar bruikbaarheid was getest, kon evenwel worden toegepast.

Het principe hiervan berust op de ontkleuring van natrium-phenolphtaleïnaat door koolzuurgas. Colorimetrisch wordt het monster onmiddellijk na monstername aan een standaardreeks getoetst. Deze methodiek is volgens de handleiding bruikbaar, indien de bodemlucht een koolzuurgasgehalte heeft groter dan 0,2 volumeprocent. De te bereiken nauwkeurigheid is voldoende groot voor veldwerk.

In vijf opstanden werden in september 1953 CO_2-bepalingen verricht op diepten van 7,5 en 15 cm. Alhoewel de onderzoekingen in het bijzonder de bovenlaag betreffen was het niet gewenst ondieper waarnemingen te verrichten, indien men althans zoveel mogelijk de foutenbron wilde vermijden ontstaan door eventueel bij de bemonstering zijdelings binnenstromende atmosferische lucht. Door isolatie van de te bemonsteren plek werd getracht te voorkomen, dat dit binnenstromen ook op deze diepten zou kunnen plaatsvinden.

FIG. 16.

Opstand van *Quercus borealis* te Nieuwenhagen

FIG. 16.

Quercus borealis stand at Nieuwenhagen

Ook hier werd de betrouwbaarheid van de verschillen getoetst met behulp van de t-waarde. Het aantal bepalingen per object bedroeg 10. Een groter aantal was niet nodig, omdat de spreiding van de waarnemingen onderling relatief gering of nul was. Met betrekking tot de betekenis van de t-waarde bij 10 waarnemingen moge worden verwezen naar pag. 89.

Deze waarnemingen zijn momentopnamen uit het jaarlijkse verloop van de koolzuurgasgehalten van de bodemlucht in deze lagen.

TABEL 24. Koolzuurgasgehalte in volumeprocenten

Proefperk (*sample area*)	Diepte 7,5 cm (*depth 7,5 cm*)			Diepte 15 cm (*depth 15 cm*)		
	AE	ZE	t	AE	ZE	t
Buunderkamp	0,55	0,45	7	0,60	0,45	7
Delden	0,55	0,50	1,3	0,55	0,55	0
Onzalige Bossen	0,45	0,45	0	0,45	0,45	0
De Rips	0,45	0,55	5	0,50	0,60	3,0
Sleen	0,65	0,55	6	0,45	0,65	8

TABLE 24 *Carbondioxide content, expressed in percentages of volume*

De conclusies, die aan de hand van deze gegevens kunnen worden getrokken, duiden er in de eerste plaats op, dat bij geen der onderzochte objecten een zo hoog gehalte aan koolzuurgas is gevonden, dat deze factor, volgens de onderzoekingen van ROMELL, een toxisch effect op de geobionten zal hebben. Of de gemeten hoeveelheden eventueel een remmende invloed op een optimale ontwikkeling kunnen uitoefenen is een andere vraag, die moeilijk is te beantwoorden, omdat met betrekking tot de fysiologie der geobionten in deze de details nog te weinig bekend zijn.

Zoals bij vergelijking van de gegevens uit tabel 22 en figuur 15 met tabel 24 blijkt, maakt het koolzuurgas in het algemeen slechts een zeer gering percentage uit van de totale respectievelijk relatieve poriënvolumina.

Behalve te Buunderkamp en Sleen heeft de ondergrond op 7,5 cm in de AE-opstand nagenoeg geen hoger koolzuurgasgehalte dan die in de ZE-opstand. In de Rips was dit gehalte in de ZE-opstand het hoogst. De lagen op 15 cm diepte te Buunderkamp en te de Rips vertonen hetzelfde aspect als de respectieve bovenlagen, terwijl te Sleen het tegendeel werd waargenomen.

Blijkbaar is de uitwisselingsmogelijkheid — niettegenstaande het verschil in vastheid van de bovenlaag — in het algemeen groot genoeg, zodat een te grote accumulatie van koolzuurgas kan worden voorkomen. Ook ROMELL (1922)

constateerde, dat niettegenstaande een sterke worteademhaling bij een normale bodemtoestand in het algemeen geen belangrijk O_2-deficit respectievelijk accumulatie van CO_2 ontstond.

In het algemeen bleken derhalve de verschillen in koolzuurgasgehalten in deze bovenste profiellagen tijdens de monstername niet van dien aard te zijn, dat deze aanwijzingen geven voor belangrijke verschillen in aëratie in deze lagen en in beide soorten opstanden.

Ten tijde van deze momentopname bood de aëratie in deze lagen dientengevolge ook gelijke ontwikkelingsmogelijkheden aan de bodemorganismen in beide soorten opstanden.

c. De vochthuishouding

Een belangrijke edafische groeiplaatsfactor is het bodemwater. De vochthuishouding in de grond heeft een grote invloed zowel op de vegetatie als op de verschillende fysische, chemische en biologische eigenschappen van de grond.

Het water, dat voor de vegetatie ter beschikking staat, is òf direct afkomstig van de neerslag òf indirect nl. via het grondwater. Indien de grondwaterstand voldoende hoog is, zó, dat minimaal de capillaire zone hiervan binnen de rizosfeer komt, zal de ontwikkeling van de vegetatie — voorzover afhankelijk van de vochthuishouding — door het grondwater mogelijk worden gemaakt. Indien evenwel deze grondwaterstand lager is, zodat het hoogste capillaire water niet binnen wortelbereik komt, zal de ontwikkeling van de vegetatie in dit verband worden bepaald door de hoeveelheid hang- en sejunctiewater afkomstig van neerslag.

De Nederlandse bosgronden hebben over het algemeen geen grondwaterniveau, dat gedurende het gehele vegetatieseizoen binnen het bereik van de wortels is gelegen. Van de 11 objecten *Quercus borealis* (tabel 1), die bij het vooronderzoek waren betrokken, werd alleen op de groeiplaats Buskersbos te Winterswijk dit niveau in de zomer binnen de rizosfeer aangetroffen.

Bij de 7 proefperken, die bij het vergelijkend ecologische onderzoek werden gebruikt, werd slechts op 1 object, nl. in de *Quercus-borealis*-opstand te de Rips, het grondwater op 60—70 cm onder de oppervlakte aangetroffen, zelfs in de maand juni. Alle andere objecten zijn voor de watervoorziening van de vegetatie aangewezen op hangwater, hetgeen zeer waarschijnlijk ook te Delden het geval zal zijn (zie pag. 93).

Uit het voorgaande volgt, dat het van groot belang is, dat het regenwater in de opstanden als hang- en sejunctiewater voor de vegetatie en andere biotische elementen kan worden gereserveerd. De structuur van de grond vormt in verband met zijn gehalte aan humus- en kleicolloïden een criterium voor deze eventuele reservering.

In natuurlijke omstandigheden zal de aard en de samenstelling van de plantenassociatie het algemene karakter van de vochttoestand van die groei-

plaats weerspiegelen, afgezien van de invloeden van andere groeiplaatsfactoren.

Zoals reeds in de inleiding is besproken, is er een periode geweest, dat men *Quercus borealis* wel beschouwde als een geschikte menghoutsoort ter verbetering van de humustoestand in naaldhoutopstanden, in het bijzonder in grovedennenopstanden. Over het algemeen bevinden deze opstanden zich echter op groeiplaatsen met een betrekkelijk arme waterhuishouding. Verschijnselen van verdroging van groveden en lariks in opstanden gemengd met *Quercus borealis* werden waargenomen. Het is dus de vraag, in hoeverre hier de wijziging in de vochtvoorziening niet vaak een remmende factor voor zulk een menging kan zijn, die mogelijk zwaarder weegt dan een gunstige invloed van de menging van blad en naalden.

Uit de eerder beschreven onderzoekingen bleek, dat zich in de AE-opstanden over het algemeen minder secundaire vegetatie had ontwikkeld dan in de ZE-opstanden. Naast andere factoren, die hiervan de oorzaak zouden kunnen zijn, werd ook gedacht aan de sterkere wortelontwikkeling van *Quercus borealis*, waardoor een sterker wortelconcurrerend vermogen van deze houtsoort in vergelijking met *Quercus robur* zou kunnen worden verwacht. Een sterkere uitdroging van de bodem kan hiervan onder meer het gevolg zijn, waardoor het milieu voor de ontwikkeling van andere biotische elementen minder gunstig wordt.

Teneinde ons over dit vraagstuk verder te oriënteren, diende het hieronder beschreven vochtonderzoek.

In de zomer van 1952 werden op verschillende proefperken en op verschillende profieldiepten in beide soorten opstanden eenmalig grondmonsters genomen voor een bepaling van het vochtgehalte. De maximaal bemonsterde diepte bedroeg 80 cm. Over het algemeen waren de resultaten van dit oriënterend vooronderzoek niet zo, dat er definitieve conclusies konden worden getrokken. Wel bleek de bovenste 10 cm van het bodemprofiel in de AE-opstanden in de meeste gevallen minder vochtig te zijn dan in de ZE-opstanden.

Een gefundeerd onderzoek naar het vochtverbruik van opstanden op een groot aantal groeiplaatsen brengt vele moeilijkheden met zich mede.

Een lysimeteronderzoek op al deze objecten is te kostbaar. Bruin merkt bovendien op met betrekking tot lysimeteronderzoek in de bosbouw: "Ik wil niet verzwijgen, dat ik enigermate terugdeins voor die grote bomen, die steeds een grote heterogeniteit met zich meebrengen".

Visser (1954) merkt in het algemeen op: "Het bepalen van het vochtgehalte heeft nog niet tot een voor praktijkgebruik geschikte methode kunnen leiden".

Als methodiek voor een onderzoek naar de vochthuishouding van de gronden onder invloed van beide houtsoorten en dientengevolge naar het vochtverbruik door beide houtsoorten leek het meest bruikbaar en was ook het best uitvoerbaar een regelmatige bepaling van het vochtgehalte van

grondmonsters in de respectieve objecten gedurende één vegetatieperiode.

Bij deze onderzoekingswijze komen evenwel ook verschillende bezwaren naar voren, die de nauwkeurigheid van de waarnemingen kunnen schaden. Als voornaamste bezwaar moet worden genoemd de heterogeniteit van het te onderzoeken terrein op gelijke profieldiepten bij de verschillende bemonsteringen, hetgeen in het bijzonder werd geconstateerd op terreinen, die een grondbewerking hadden ondergaan. De veldcapaciteit van de grond kan daardoor plaatselijk sterk uiteenlopen, o.a. onder invloed van een onregelmatig wisselend humusgehalte van de respectieve lagen. Dit kan ook worden veroorzaakt door een plaatselijke verdichting van de bodemlagen. In nauw verband hiermede staat de bewortelingsdichtheid op de te bemonsteren plaatsen, die door deze oorzaken onregelmatig kan variëren.

Niettegenstaande deze bezwaren werd het onderzoek verricht. Hiertoe werden in 1953 gedurende zes maanden — van april tot en met september — maandelijks vijf proefperken op verschillende diepten bemonsterd. Bij iedere monstername werden monsters in vijfvoud genomen op de respectieve profieldiepten aan een profielwand van 1 meter breedte. De volgende periodieke monstername geschiedde in profielkuilen, waarvan de te bemonsteren profielwand zoveel mogelijk overeenkomst vertoonde met het reeds eerder bemonsterde profiel.

De totale diepte van monstername was de hoofdbewortelingszone. Voor de afzonderlijke opstanden was dit min of meer verschillend, onder meer afhankelijk van de grondbewerking en de dichtheid van de verschillende lagen. Als een uniforme en dus vergelijkbare eenheid werd bij de opstelling van de vochtbalans als maximale diepte 60 cm genomen, alhoewel deze diepte niet voor alle opstanden als de maximaal doorwortelde diepte representatief is. Praktisch evenwel was de hoofdbewortelingszone in alle objecten boven deze diepte gelegen op die plaatsen van het terrein, waar werd bemonsterd.

Het oriënterende vooronderzoek had reeds aangetoond, dat op grotere diepten het vochtgehalte van de grond hier in het algemeen geen noemenswaardige verschillen vertoonde.

Evenals bij het wortelonderzoek werd het profiel telkens zoveel mogelijk op constante afstand van de bomen gekozen in verband met een mogelijk verschil in doorwortelingsdichtheid van de gronden. Deze afstand was weer voor ieder proefperk specifiek in verband met de individuele plantdichtheid per opstand.

Afgezien van de reeds genoemde factoren, die van invloed zijn op de betrouwbaarheid van dit onderzoek, zijn er nog andere, die een nadere beschouwing noodzakelijk maken. Een zeer principiële vraag is namelijk, in hoeverre uit het gemeten vochtgehalte van de grond het vochtverbruik door de gewassen kan worden afgeleid, wanneer de neerslag gegeven is. Er zijn immers nog andere factoren onafhankelijk van de houtsoort, die een belangrijke invloed op het vochtgehalte van de grond kunnen uitoefenen.

Van de totale hoeveelheid neerslag, die op een boscomplex valt, zal nl. een gedeelte

1. de grond niet bereiken, maar in het kronendak worden tegengehouden en reeds van hieruit verdampen.
   Dit kan per houtsoort en per opstand verschillen, hetgeen onder meer afhankelijk is van de dichtheid van het kronendak. In dit verband ware het misschien wenselijk geweest om met behulp van regenmeters de neerslag in de opstand zelf te meten en voor dit onderzoek niet de waarnemingen van elders gelegen weerstations te gebruiken. Aan een goede methodiek voor het meten van de juiste hoeveelheid gevallen neerslag in een opstand zijn eveneens zeer grote moeilijkheden verbonden. Hierbij moge worden gedacht aan het meten van de hoeveelheden langs de stammen afstromend water.
2. de grond wel bereiken, maar òf aan de oppervlakte van de grond verdampen zonder in de ondergrond te kunnen doordringen, òf in de grond verdampen zonder door de wortels te kunnen zijn opgenomen.
3. de grond wel bereiken, maar naar de ondergrond doorzakken zonder te worden opgenomen en ook buiten het bereik van de plantenwortels komen.
4. in de grond binnen de rizosfeer als hang- en sejunctiewater ter beschikking van de vegetatie staan en na kortere of langere tijd geheel of gedeeltelijk worden verbruikt.
   Het restant, dat nog in de grond aanwezig is en niet is verbruikt, wordt in feite gemeten.

De resultaten van het vochtonderzoek werden zo verwerkt, dat per object voor de verschillende profiellagen één waterbalans per opname werd opgesteld. De gemeten hoeveelheid water werd in mm omgerekend. De bemonstering geschiedde aan de lagen 5—20, 20—40 en 40—60 cm. De opnamen geschiedden op het einde van iedere maand.

De verkregen gegevens dienen te worden beschouwd als steekproeven en als betrekkelijk ruwe momentopnamen uit de dynamiek van vochttoevoer en vochtverbruik gedurende de vegetatieperiode.

De neerslaggegevens werden verwerkt van de weerstations te Arnhem (Pompstation), Lochem, Eerbeek, Bakel en Zweelo voor de proefperken respectievelijk te Buunderkamp, Delden, de Onzalige Bossen, de Rips en Sleen.

De waterbalans werd opgesteld aan de hand van de volgende formule:

$$V = N + B_1 - B_2$$

V = verbruikte hoeveelheid water in een bepaalde periode.
N = neerslag gedurende deze periode, volgens de gegevens van de genoemde weerstations.
B_1 = vochtgehalte bij begin van de periode.
B_2 = vochtgehalte bij volgende opname.

TABEL 25. Verbruikte hoeveelheid water in mm

Periode	Buunderkamp						
	N [3] (Arnhem)	AE			ZE		
		B	V	V_{tot} [4]	B	V	V_{tot}
Veldcapaciteit [1]	—	116	—	—	97	—	—
April [2]	83	99	100	100	80	100	100
Mei	41	80	60	160	62	59	159
Juni	85	122	43	203	122	25	184
Juli	91	99	114	317	61	152	336
Augustus	130	103	126	443	115	76	412
September	50	125	28	471	40	125	537
	480						

Periode	Delden						
	N (Lochem)	AE			ZE		
		B	V	V_{tot}	B	V	V_{tot}
Veldcapaciteit	—	138	—	—	135	—	—
April	50	143	45	45	125	60	60
Mei	28	78	93	138	60	93	153
Juni	102	114	66	204	110	52	205
Juli	98	60	152	356	57	151	356
Augustus	92	80	72	428	117	32	388
September	38	48	70	498	85	70	458
	408						

Periode	Onzalige Bossen						
	N (Eerbeek)	AE			ZE		
		B	V	V_{tot}	B	V	V_{tot}
Veldcapaciteit	—	182	—	—	161	—	—
April	61	101	142	142	151	71	71
Mei	27	102	26	168	86	92	163
Juni	76	128	50	218	147	15	178
Juli	82	62	148	366	150	79	257
Augustus	102	74	90	456	111	141	398
September	46	120	0	456	104	53	451
	394						

[1]) Gemiddelde veldcapaciteit voor profiel van 55 cm *(average field capacity)*
[2]) April en andere maanden per ultimo *(April and other months at the end)*
[3]) In mm *(precipitation in mm)*
[4]) Vochtverbruik cumulatief *(water consumption accumulated)*

Periode	De Rips						
	N (Bakel)	AE			ZE		
		B	V	V_{tot}	B	V	V_{tot}
Veldcapaciteit	—	161	—	—	128	—	—
April	49	160	50	50	99	78	78
Mei	24	145	39	89	88	35	113
Juni	110	189	66	155	128	70	183
Juli	70	144	115	270	99	99	283
Augustus	68	83	129	399	56	111	393
September	33	89	27	426	43	46	439
	354						

Periode	Sleen						
	N (Zweelo)	AE			ZE		
		B	V	V_{tot}	B	V	V_{tot}
Veldcapaciteit	—	143	—	—	180	—	—
April	67	109	101	101	128	119	119
Mei	28	129	8	109	118	38	157
Juni	121	126	124	233	183	56	213
Juli	104	85	145	378	150	137	350
Augustus	108	89	104	482	147	111	461
September	55	87	57	539	96	106	567
	483						

TABLE 25. *Water consumption in mm (= V)*

V geeft dus aan het verschil tussen de gevallen neerslag plus de hoeveelheid in de bodem beschikbaar water en de gemeten vochthoeveelheid in de bodem bij de volgende opname. Het verschil omvat dus zowel het vochtverbruik door de vegetatie als de vochthoeveelheid, die is verdampt en gepercoleerd.

In tabel 25 zijn de hoeveelheden water aangegeven die verbruikt zijn per opstand. Deze gegevens zijn, zoals reeds werd medegedeeld, afgeleid uit het gemiddelde van vijf waarnemingen per profiellaag. De middelbare fout van deze gemiddelden varieert van 1 tot 12%.

Bij vergelijking van V_{tot} per proefperk voor de twee soorten opstanden blijkt het verschil tussen de twee objecten te Buunderkamp op het einde der vegetatieperiode (eind september) het grootst te zijn. Dit verschil bedraagt hier 66 mm, maar is binnen de foutengrens gelegen en dus niet betrouwbaar. Ook op de andere objecten werden geen betrouwbare verschillen gevonden,

die eventueel zouden kunnen wijzen op een groter vochtverbruik door een van beide soorten opstanden.

In totaal werd gedurende deze periode verbruikt door de AE-opstanden 2390 mm en door de ZE-opstanden 2452 mm, bij een totale neerslag voor de vijf proefperken van 2119 mm en een totale veldcapaciteit van de respectieve gronden per houtsoort-object van 740 mm en 701 mm.

Het verschil tussen de vochtverbruikcijfers is minimaal en kan dus niet van enige betekenis worden genoemd. Het is evenwel de vraag, of er in werkelijkheid toch een verschil in vochtopname uit de grond door beide houtsoorten bestaat, dat vanwege de gebruikte onderzoekingsmethodiek niet tot uiting komt. Het is nl. mogelijk, dat de invloed van de opname door de vegetatie in verhouding te weinig bepalend is voor de berekende factor V. De afvloeiing naar de ondergrond en de verdamping bovengronds en in het kronendak kunnen — het eerste vooral ook in verband met de overvloedige zomerneerslag in 1953 — zozeer hebben overheerst, dat de einduitkomsten hierdoor overwegend worden bepaald en in belangrijk mindere mate door de onttrekking van het vocht uit de grond door de wortels. De opname door de vegetatie zou dientengevolge een ondergeschikt onderdeel vormen van de gevonden hoeveelheid vochtverbruik.

Volgens THORNTHWAITE is de evapotranspiratie onafhankelijk van de aard van de vegetatie, terwijl volgens de onderzoekingen van PENMAN deze wordt beheerst door de totale stralingsenergie mede in verband met de luchtvochtigheid en de windsnelheid.

In tabel 26 zijn de vochtgehalten van de profiellagen bij pF 2,0 en bij het verwelkingspunt (pF 4,2) genoteerd. Deze grootheden hebben alleen betrekking op de bodem als zodanig en worden niet direct beïnvloed door de opstand.

Uit deze gegevens kan uit het verschil van de vochtgehalten bij pF 4,2 ook een verschil in samenstelling van de respectieve profiellagen worden afgeleid. Gronden met een hoger vochtgehalte bij pF 4,2 bezitten een hoger humus- of kleigehalte dan gronden met een lager vochtgehalte. Dit verschil blijkt zeer sterk bij de profiellagen 40—60 cm te de Rips, waar het hoge gehalte aan organisch materiaal in de AE-opstand een relatief hoog watergehalte bij het verwelkingspunt mogelijk maakt in tegenstelling met deze laag in de ZE-opstand. In de lagen op 20—40 en 40—60 cm diepte in de AE-opstand te Delden is het gehalte aan kleibestanddelen groter dan in de ZE-opstand.

Uit de verschillen in vochtgehalten bij pF 2,0 zijn verschillen in structuur van de gronden af te leiden. Een gunstiger structuur zal een hogere veldcapaciteit van de grond tot gevolg hebben. Gedeeltelijk zal ook het verschil in granulaire samenstelling en humusgehalte dit verschil in veldcapaciteit veroorzaken. Alhoewel in de meeste van de vergelijkbare lagen de structuur in de AE-opstanden een grotere veldcapaciteit tot gevolge heeft, zij het dat deze verschillen niet alle even betrouwbaar zijn, mag hieruit niet worden

geconcludeerd, dat de AE-opstanden een gunstigere structuur van het bodemprofiel bewerkstelligen dan de ZE-opstanden.

Verschillen in samenstelling van bodemdeeltjes, zoals hierboven reeds genoemd, en grondbewerking, die vroeger heeft plaatsgevonden, kunnen mede oorzaak hiervan zijn.

Bij vergelijking van de vochtgehalten van de gronden bij pF 4,2 met de werkelijke en gemeten vochttoestanden bleek, dat zelfs in september de werkelijke vochttoestand het vochtgehalte van de grond bij het verwelkingspunt niet benadert in die mate, dat hierdoor de ontwikkeling van secundaire vegetatie, hetzij in gelijkwaardige menging met de hoofdopstand, hetzij in de struiketage volkomen onmogelijk zou zijn.

Het gehele vochtonderzoek gedurende deze vegetatieperiode in 1953 is, in aanmerking genomen het verschil tussen de werkelijke neerslag in deze periode en de gemiddelde jaarlijkse neerslag, ook weinig gelukkig geweest (fig. 17). Maanden met grote extremen ten opzichte van het gemiddelde verloop kenmerkten de neerslag in 1953; hierdoor week in dat jaar vanzelfsprekend ook het verloop van de vochthuishouding in de grond in belangrijke mate af van het gemiddelde. Dit blijkt ook, indien men de potentiële evapotranspiratie voor de Bilt, berekend volgens THORNTHWAITE, vergelijkt

TABEL 26. Watergehalte van de bodem bij pF 2,0 en pF 4,2 in volumeprocenten

Proefperk (*sample area*)	Diepte in cm (*depth in cm*)	pF 2,0		pF 4,2	
		AE	ZE	AE	ZE
Buunderkamp	5—20	19,5	17,9	1,3	1,0
	20—40	21,5	13,2	1,4	2,1
	40—60	23,1	21,9	2,4	2,0
Delden	5—20	23,8	20,0	3,8	3,8
	20—40	24,7	23,3	5,3	3,2
	40—60	27,1	21,3	6,0	3,0
Onzalige Bossen	5—20	38,2	31,3	4,9	2,9
	20—40	32,2	29,1	3,0	1,7
	40—60	30,0	28,1	2,0	2,2
De Rips	5—20	23,2	25,6	2,9	2,0
	20—40	34,5	25,2	2,7	2,9
	40—60	31,0	19,6	8,3	3,0
Sleen	5—20	27,5	35,7	3,8	7,0
	20—40	25,1	36,8	4,8	7,8
	40—60	25,9	26,6	2,0	3,1

TABLE 26. *Water content at pF 2.0 and pF 4.2, expressed in percentages of volume*

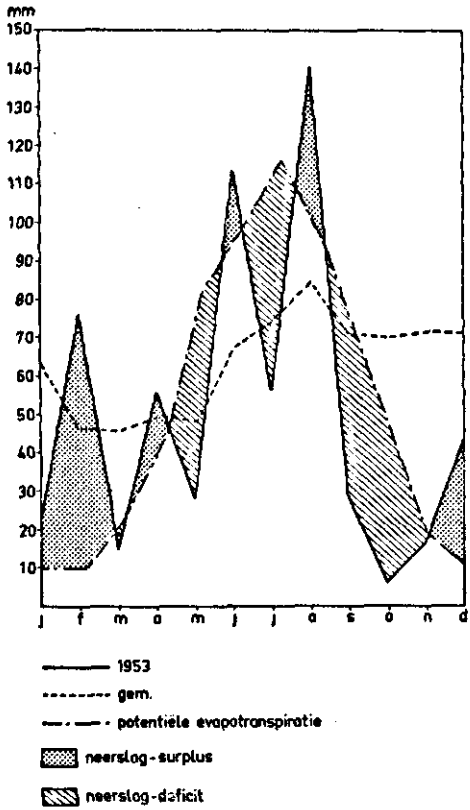


FIG. 17.

Neerslag en potentiële evapotranspiratie per maand te de Bilt

FIG. 17.

Monthly precipitation and potential evapotranspiration at de Bilt

met de neerslag in 1953 en met de gemiddelde neerslag. Terwijl doorgaans de potentiële evapotranspiratie tot april kleiner is dan de neerslag en verder tot september de gemiddelde neerslag overtreft om vervolgens weer geringer te worden, verschilt in 1953 deze verhouding zeer sterk ten opzichte van het gemiddelde. In de ene maand blijkt de potentiële evapotranspiratie in de vegetatieperiode de neerslag belangrijk te overtreffen, zodat dus de vochtreserve in de bodem zal worden aangesproken; in een andere maand is in tegenstelling met het normale verloop de neerslag groter dan de evapotranspiratie.

Van de bovenste profiellagen (F—3 cm en 3—6 cm) — het levensmilieu van de belangrijkste strooiselflora en -fauna — werd eenmalig het vochtgehalte bepaald. In de zomer van 1952 werden tegelijk met het kwalitatieve en kwantitatieve fauna-onderzoek deze lagen in tienvoud bemonsterd met monsters ter grootte van 25 × 25 cm. Deze lagen zijn over het algemeen het intensiefste doorworteld. Het werd dientengevolge niet uitgesloten geacht, dat door een verschil in vochtgehalte ook een kwalitatief en kwantitatief verschil in strooiselfauna in beide soorten opstanden zou optreden. De resultaten van dit onderzoek zijn samengevat in tabel 27. Hiermede kunnen worden vergeleken

TABEL 27. Vochtgehalte in procenten van het drooggewicht

Proefperk (*sample area*)	AE		ZE	
	F — 3 cm	3 — 6 cm	F — 3 cm	3 — 6 cm
Buunderkamp	88,1	27,1	59,0	30,9
Middachten	87,4	47,5	87,5	30,5
Nieuwenhagen	64,0	22,9	68,6	29,6
Onzalige Bossen	66,4	25,4	94,6	48,4
De Rips	46,1	12,5	39,7	9,6
Sleen	58,4	27,3	83,2	30,1

TABLE 27. *Water content, expressed in percentages of dry weight*

de gevonden vochtgehalten van de kruimels der A_1-lagen in beide soorten opstanden (tabel 23).

Het verschil in vochtgehalte in de F—3-cm lagen bij de twee objecten te Buunderkamp wordt zeer waarschijnlijk veroorzaakt door de veel lossere structuur van en het geringere gehalte aan organisch materiaal op de bovengrond in de ZE-opstand. Door de lossere structuur wordt zowel de verdamping van het vocht in de bovengrond als de directe afvoer van het eventuele vocht naar de ondergrond vergemakkelijkt. De oorzaak van dit verschil geldt waarschijnlijk ook voor de profiellagen op 3—6 cm diepte in de opstanden te Middachten. Het relatief hoge vochtgehalte van deze laag in de ZE-opstand in de Onzalige Bossen wordt zeer waarschijnlijk veroorzaakt door een hoger gehalte aan organisch materiaal.

De strooiselrestanten, die in een grotere hoeveelheid in de bovenste profiellaag van de AE-opstanden te Buunderkamp en Middachten en in de ZE-opstand in de Onzalige Bossen voorkomen dan in dezelfde laag in de vergelijkingsobjecten, staan volgens de theorie van BARR (zie ook pag. 85) minder gemakkelijk vocht af voor opname door vegetatie.

Bij de bepaling van het gehalte aan waterstabiele aggregaten (tabel 23) bleek het procentuele verschil in vochtgehalte van de kruimels in de bemonsterde bovenlaag in beide soorten opstanden op de verschillende proefperken groter te zijn. Deze waarnemingen gaven over het algemeen resultaten, die meer tendentieus zijn en meer in overeenstemming waren met de verwachtingen vanwege het verschil in worteldichtheid in deze lagen bij beide houtsoorten.

Deze kruimels zijn in de AE-opstand doorgaans droger dan in de

ZE-opstand. Het is mogelijk, dat hierdoor in laatstgenoemd geval de voorwaarden relatief gunstiger zijn voor een ontwikkeling van de bodemflora en -fauna dan in de opstanden van *Quercus borealis.*

Uit het gehele verloop en de resultaten van dit vochtonderzoek blijkt opnieuw, dat een exact onderzoek inzake de vochthuishouding in opstanden nog steeds zeer moeilijk is. Als voornaamste oorzaak hiervan kan worden genoemd het ontbreken van een juiste methodiek. Voor een vergelijkend vochtonderzoek als het bovenstaande zijn bovendien vele proefperken vereist. Welke moeilijkheden hieraan evenwel voor het onderhavige onderzoek waren verbonden, is reeds in Hoofdstuk III beschreven.

Bovendien loopt men het gevaar (en dit geldt in het bijzonder voor een vochtonderzoek), dat men — werkende met steekproeven — juist de belangrijkste extreem-perioden mist. Deze kunnen het criterium zijn voor de mate en de aard van biologische bodemactiviteit. Hierbij kan worden gedacht aan een zeer droge periode gevolgd door neerslag, terwijl na de regenbui wordt bemonsterd. De bemonstering zal dientengevolge zo frequent mogelijk dienen te geschieden.

Uit een mededeling van de U.S.A. Forest Service blijkt, dat *Quercus borealis* de beste groeiprestaties levert op vochtige gronden, zoals op leem, leemhoudende zandgronden of lichte kleigronden. Op zandgronden in het noordelijke gedeelte van de U.S.A. is de groeiprestatie ook goed vanwege een gunstige neerslag—verdampingsverhouding in dit gebied. Noch uitgesproken droge, noch uitgesproken natte grond wordt door de U.S.A. Forest Service voor *Quercus borealis* geadviseerd.

Van *Quercus robur* is algemeen bekend, dat deze een rijke en vochtige grond als groeiplaats vereist. Hij geeft de voorkeur aan leem- en kleigronden en houdt zeer van grondwater.

In Hoofdstuk VI zal bij de bespreking van de klimatologische groeiplaatsfactoren nog nader worden teruggekomen op de groeifactor vocht in verband met deze twee houtsoorten.

d. De chemische grond- en strooiselanalyses

De actuele produktiecapaciteit van de bodem wordt bepaald door zijn biologische, fysische en chemische toestand. Zoals ook reeds in het voorgaande bleek, worden deze toestanden op hun beurt weer bepaald door vele factoren.

De bodem als produktiemilieu is door de verschillende invloeden, waaraan deze is blootgesteld, zeer dynamisch. Door opname van voedingsstoffen uit de grond door de vegetatie, door afbraak van organisch materiaal afkomstig van de vegetatie — waarbij opgenomen voedingsstoffen opnieuw kunnen vrijkomen —, door transport van voedingsstoffen onder invloed van neerslag en grondwater en door andere activiteiten zowel van biologische als andere aard, is het geheel voortdurend meer of minder aan veranderingen onderhevig.

Evenals bij onderzoekingen, die reeds in het voorgaande zijn besproken, vormt deze dynamiek ook bij het chemische onderzoek een probleem. Door verschillen in fysiologische activiteit van de vegetatie is het gehalte aan voedingsstoffen van de bosgrond in de loop van het jaar aan schommelingen onderhevig. Dit geldt in het bijzonder voor het kali- en stikstofgehalte. Het fosfaatgehalte wisselt het minst. Een verhoogde wortelactiviteit in het voorjaar kan tijdelijk een relatief grotere onttrekking van voedingsstoffen aan de bodem tot gevolg hebben.

Behalve de tijdsfactor vormde bij het chemische — evenals bij het fysische — onderzoek ook de plaats van monstername in het profiel een vraagstuk. Dit geldt speciaal voor die profielen, die door grondbewerking zijn gestoord en een andere dan natuurlijke opbouw hebben verkregen. Hierdoor zijn relatief grotere verschillen in voedingsstoffenrijkdom voor de respectieve profiellagen mogelijk dan natuurlijkerwijs was te verwachten.

Bij de voedselvoorziening van de opstand kunnen bovendien mycorrhiza een bijzondere rol spelen. Met name kan de opnamecapaciteit van stikstof en fosfor hierdoor worden vergroot. Zoals bij de wortelonderzoekingen bleek, werd de mycorrhiza-symbiose vooral bij *Quercus robur* aangetroffen; bij *Quercus borealis* in belangrijk geringere mate.

Door HENRY zijn onderzoekingen verricht betreffende de chemische samenstelling van het asgehalte van de verschillende organen van de boom. Hij constateerde in de eerste plaats een procentuele afname van het asgehalte in de volgorde : bladeren, bast, takken en stamhout. LUTZ—CHANDLER merken op:

"Tree leaves are by far the largest single source of forest soil organic matter, and their annual contribution of mineral elements to the soil greatly exceeds that of all other tree parts combined. For this reason the student of forest soils is particularly concerned with both the amount of leaf litter and its chemical composition".

Uitgaande van deze gegevens scheen het mogelijk om met behulp van een analyse van het asgehalte van bladeren of "vers" strooisel te onderzoeken:

1. de verhoudingen, waarin beide houtsoorten bepaalde mineralen uit de grond opnemen;
2. de reacties van beide houtsoorten op gronden van een verschillende chemische vruchtbaarheid.

Evenals het tijdstip voor het nemen van grondmonsters is ook het tijdstip voor het nemen van blad- of strooiselmonsters van groot belang. ALWAY e.a. vonden bijvoorbeeld, dat de samenstelling van de asgehalten der bladeren verschilt met de leeftijd der bladeren. Terwijl het as- en magnesiumgehalte relatief toeneemt vanaf het begin der vegetatieperiode, blijkt het fosfaat-, kalium- en stikstofgehalte (in procenten van het drooggewicht) in de loop van de vegetatieperiode na een maximum af te nemen. Dit is in het bijzonder het geval in de periode na ongeveer begin september. EBERMAYER (1876) had dit verschijnsel reeds eerder opgemerkt. In absolute eenheden (mg per blad)

evenwel vindt deze afname niet plaats, zoals blijkt uit onderzoekingen van MITCHELL bij loof afkomstig van *Quercus alba*, *Quercus borealis* en *Quercus montana*. Hij constateerde een toename in milligrammen per blad van het stikstof-, fosfaat-, kalium- en calciumgehalte in de loop van de vegetatieperiode. RAMANN (1898) wees er op, dat er een groot verschil bestaat in asgehalten tussen licht- en schaduwbladeren.

Zowel het tijdstip als de plaats van blad- en grondmonstername beïnvloedt dus reeds tot op zekere hoogte de resultaten van dit onderzoek. Teneinde zoveel mogelijk uniforme monsters te verkrijgen, die bovendien in gelijke mate betrouwbare en vergelijkbare gegevens zouden kunnen verstrekken, geschiedde de monstername als volgt. Er werden geen blad- maar strooiselmonsters genomen. Door onmiddellijk na de bladval "vers" strooisel te verzamelen van beide houtsoorten, werd het verschil tussen de asgehalten van licht- en schaduwbladeren zoveel mogelijk uitgeschakeld. Doordat het strooisel nog niet aan het humificerings- en mineralisatieproces toe was, werden aldus vergelijkbare gegevens met betrekking tot de samenstelling van het asgehalte van "vers" strooisel verkregen.

De bemonstering geschiedde in een zeer droge najaarsperiode (1953), zodat het strooisel onder invloed van de neerslag nagenoeg nog niet aan uitspoeling onderhevig is geweest. De mate, waarin het blad aan uitspoeling heeft blootgestaan gedurende de voorafgaande, regenrijke zomer, kon niet worden beoordeeld.

Het profiel werd bemonsterd in de hoofdbewortelingszone, d.w.z. in de laag 5—20 cm, waarin zich, zoals bij het bewortelingsonderzoek bleek, relatief het grootste percentage fysiologisch actieve wortels bevindt. Deze monsters, in totaal $\pm$ 30 per profiel, werden gedurende het gehele vegetatieseizoen verzameld — telkenmale bij de monstername voor het vochtonderzoek — en vervolgens eenmaal chemisch geanalyseerd.

De analyses, behalve de N-bepaling, werden verricht volgens de methode MORGAN—VENEMA. Het totaal N-gehalte werd bepaald volgens de micromethode KJELDAHL—LAURO; het K- en Ca-gehalte vlamfotometrisch.

Chemische strooiselanalyses. Een van de verschillen, die bij dit onderzoek tussen het strooisel van beide houtsoorten werd waargenomen, is, dat in alle gevallen bij het AE-strooisel een lagere pH werd gemeten dan bij het ZE-strooisel. Het strooisel van *Quercus borealis* vormt dientengevolge een enigszins zuurder milieu voor de geobionten.

Het asgehalte (in procenten van het drooggewicht) is in het AE-strooisel in drie gevallen hoger dan in het ZE-strooisel en wel te Nieuwenhagen, in de Onzalige Bossen en te de Rips. Hierbij dient te worden aangetekend, dat het vochthoudend vermogen van de gronden bij pF 2,0 op deze drie proefperken in vergelijking met de andere proefperken het grootst is, zoals dit volgt voor de Onzalige Bossen en de Rips uit tabel 26 en zoals dit ook voor het proefperk te Nieuwenhagen werd gemeten. Dit houdt in, dat *Quercus*

TABEL 28. Grondanalyses [1]) (5 — 20 cm diepte)

Proefperk	Houtsoort	pH-H_2O	pH-KCl	K %	P %	Ca %		
Buunderkamp	AE	4,5	4,1	0,0017	0,0011	0,008		
	ZE	5,2	4,3	0,0010	0,0011	0,014		
Delden	AE	4,4	3,8	0,0015	0,0008	0,005		
	ZE	4,1	3,5	0,0017	0,0012	0,010		
Onzalige Bossen	AE	4,6	4,1	0,0019	0,0008	0,008		
	ZE	4,6	4,1	0,0016	0,0008	0,008		
De Rips	AE	3,8	3,2	0,0023	0,0008	0,013		
	ZE	4,0	3,5	0,0044	0,0008	0,029		
Sleen	AE	4,0	3,5	0,0015	0,0010	0,006		
	ZE	4,0	3,2	0,0026	0,0012	0,011		
Strooiselanalyses [2])	(*Litter analysis* [2]))						N% [3]) [4])	As % [3])
Buunderkamp	AE	4,25	3,48	1,18	0,06	11,2	1,024	3,6
	ZE	4,80	4,11	3,56	1,04	40,0	1,035	5,4
Delden	AE	5,01	4,08	3,48	0,16	26,4	1,690	4,4
	ZE	5,42	4,36	2,16	0,18	42,4	2,195	8,7
Nieuwenhagen	AE	5,07	4,27	1,01	0,02	13,6	1,407	13,5
	ZE	5,25	4,42	2,16	0,10	20,0	1,617	8,4
Onzalige Bossen	AE	4,65	4,18	4,44	1,24	31,2	0,651	4,0
	ZE	4,88	4,38	6,72	0,70	32,8	0,921	3,6
De Rips	AE	5,10	4,26	2,24	0,14	31,2	1,558	6,5
	ZE	5,33	4,52	1,40	0,10	36,8	1,915	5,8
Sleen	AE	4,66	3,86	2,36	0,18	36,8	1,381	6,0
	ZE	5,00	4,07	2,36	0,20	53,0	2,155	4,7

[1]) Gewichtsprocenten t.o.v. grond (*percentage of soil*)
[2]) Procenten t.o.v. asgehalte (*percentage of ash content*)
[3]) Procenten t.o.v. drooggewicht (*percentage of dry weight*)
[4]) N-totaal (*total nitrogen*)

TABLE 28. *Soil analysis* [1]) (*depth 5 — 20 cm*)

borealis op een grond met een groter vochthoudend vermogen, c.q. groter vochtgehalte, meer mineralen opneemt dan *Quercus robur*.

De K- en P-gehalten geven daarentegen noch in deze opstanden noch in de andere objecten enige aanwijzing in een van beide strooiselsoorten te overheersen. Over het algemeen is het P-gehalte van het strooisel laag. Volgens LUTZ—CHANDLER variëren deze gehalten bij bomen gewoonlijk zeer weinig, ook indien zij op verschillende groeiplaatsen voorkomen. Slechts bij de Onzalige Bossen en de Rips is het P-gehalte in het ZE-strooisel geringer in vergelijking met dat van het AE-strooisel.

Het Ca-gehalte blijkt in het AE-strooisel belangrijk lager te zijn dan in het ZE-strooisel, hetgeen dan ook in overeenstemming is met het reeds eerder genoemde verschil in zuurgraad van beide strooiselsoorten.

In aansluiting aan de conclusies, die reeds in Hoofdstuk IV.2 konden worden getrokken, blijkt ook hier het N-gehalte bij het AE-strooisel over de gehele linie geringer te zijn dan bij het ZE-strooisel. Dit verklaart mede, dat het AE-strooisel over het algemeen minder snel verteert dan het ZE-strooisel, afgezien van de invloed van andere factoren, die reeds ter plaatse in de betreffende paragraaf zijn besproken.

Chemische grondanalyses. Van een verzuring van de grond, zoals die onder invloed van het zuurdere AE-strooisel zou kunnen optreden, blijkt evenwel bij de zuurgraad-bepalingen niets. Betreffende enig specifiek en tendentieus verschil in zuurgraad van de 5 — 20 cm profiellaag, die toch betrekkelijk nauw met de strooisellaag in verbinding staat, is geen sprake. Over het algemeen is de zuurgraad wel aan de hoge kant. Dit blijkt des te meer, indien men de zuurgraad van deze gronden vergelijkt met die van de eikengronden in Wisconsin — een gedeelte van het natuurlijke verspreidingsgebied van *Quercus borealis* — waar de armere gronden een pH van ongeveer 5 hebben, terwijl de pH van de eikengronden 5,5 — 6,5 bedraagt (YOUNGBERG and SCHOLZ). Dit is dus over het algemeen aanzienlijk minder zuur dan in Nederland. De strooiselafbraak geschiedt in deze opstanden in de U.S.A. ook betrekkelijk snel (U.S.A. FOREST SERVICE). Bij de onderhavige proefperken treft men een analoog geval aan bij het proefperk in de Onzalige Bossen, waar relatief de gunstigste zuurgraad voorkomt. Hier heeft zich eveneens in verhouding de gunstigste biologische bodemactiviteit ontwikkeld en vindt een betrekkelijk snelle strooiselafbraak plaats.

Over het algemeen blijken de gronden niet rijk aan voedingsstoffen te zijn. Kalium en fosfor komen in dermate geringe en wisselende gehalten voor, dat evenals bij de strooiselananlyses geen conclusies kunnen worden getrokken betreffende een eventueel preferente selectie respectievelijk onttrekking door opname van een dezer mineralen onder invloed van een van beide houtsoorten.

Het Ca-gehalte is in de AE-opstanden in deze profiellaag over het algemeen

geringer, hetgeen ongetwijfeld zijn terugslag heeft op het Ca-gehalte van het strooisel.

De invloed, die het mineralisatieproces uitoefent op het asgehalte van het strooisel van beide houtsoorten gedurende een periode van zes maanden (van het najaar tot in het voorjaar), blijkt bij vergelijking van de asgehalten van strooisel, verzameld onmiddellijk na de bladval en strooisel van dezelfde herkomst, verzameld in de maand april van het volgende jaar. Het AE-strooisel te Buunderkamp bevatte in april reeds 18% minder as ten opzichte van het oorspronkelijke asgehalte, terwijl het asgehalte van het ZE-strooisel reeds met 26% was afgenomen. Te Delden bedroeg deze afname gedurende dezelfde periode respectievelijk 16% en 40.

De pH-KCl van het strooisel bleek gedurende deze periode over de gehele linie meer gedaald te zijn dan de pH-H_2O.

LUTZ—CHANDLER vergeleken talrijke gegevens afkomstig van diverse onderzoekers betreffende de chemische samenstelling van verschillende naald- en bladsoorten. Hieronder bevinden zich ook waarnemingen over *Quercus borealis* en *Quercus alba*. Ook zij vonden geen noemenswaardige verschillen in samenstelling van minerale bestanddelen van het strooisel afkomstig van deze houtsoorten; in vergelijking met andere houtsoorten bestond er een absoluut verschil.

Interessant is een vergelijking van gemiddelden door LUTZ—CHANDLER berekend aan de hand van gegevens van verschillende auteurs met de gemiddelden van de waarnemingen van onderhavige onderzoekingen. Hierbij dient in aanmerking te worden genomen, dat hun vergelijking geldt voor *Quercus alba* en *Quercus borealis*. *Quercus alba* is een *Quercus*soort, die evenals *Quercus robur* tot het subgenus *Lepidobalanus* behoort.

Volgens tabel 29 is het asgehalte van beide strooiselsoorten in Nederland

TABEL 29. Vergelijking van gemiddelden van L.C. (LUTZ—CHANDLER) met E.W. (eigen waarnemingen) van de samenstelling van de as in procenten van het drooggewicht (elementen)

	Asgeh.		K		P		Ca		N	
	E.W.	L.C.	E.W.	L.C.	E.W.	L.C.	E.W.	L.C.	E.W.	L.C.
Quercus borealis	6,1	6,8	0,13	0,65	0,03	0,11	1,44	1,38	0,94	0,64
Quercus spp.	6,3	5,7	0,17	0,52	0,03	0,13	1,90	1,36	1,33	0,65

TABLE 29. *Comparison of the ash content and the composition of the ash by data of* LUTZ—CHANDLER (L.C.) *and investigations of this study* (E.W.), *expressed in percentages of dry weight. (Values represent the element, not the oxide.)*

in vergelijking met de waarnemingen van L.—C. van dezelfde ordegrootte; de verhoudingen bij beide houtsoorten zijn daarentegen omgekeerd. Het Ca- en N-gehalte van het materiaal gebruikt bij dit onderzoek, is over het algemeen hoger dan bij L.—C.; het K- en P-gehalte daarentegen belangrijk lager.

Terwijl in Nederland het as-, K- en Ca-gehalte in het bladmateriaal van *Quercus robur* groter is, betreft dit bij deze door L.—C. genoemde gemiddelden *Quercus borealis*.

In hoeverre deze verschillen mede worden veroorzaakt door een verschil in extractiemethodiek bij de bepalingen op het laboratorium, kan niet worden beoordeeld. LUTZ—CHANDLER doen geen opgave van de wijze, waarop de bepalingen werden verricht.

In de vergelijkingsobjecten te Buunderkamp en Delden is het anorganische voedingsstoffenkapitaal, dat in 1953 na opname uit de bodem door de opstand via het strooisel weer de bodem bereikte (in kg per hectare; berekend naar gegevens uit de tabellen 10 en 28):

TABEL 30. Hoeveelheden anorganische stoffen (in kg/ha), die in 1953 via het strooisel opnieuw in circulatie werden gebracht

Proefperk (*sample area*)	AE	ZE
Buunderkamp	112	92
Delden	167	322

TABLE 30. *Amount of nutrients returned to the soil by tree leaves (in kg/ha)*

Hierin bevinden zich alle mineralen en ook kiezel, dat in feite geen directe voedingsstof is.

Een berekening van het aantal kilogrammen K, P, Ca en N, dat per jaar in circulatie is, geeft meer aanwijzingen betreffende de voedingsstoffenopname van de twee houtsoorten. Deze berekeningen zijn uitgevoerd voor de proefperken te Buunderkamp en Delden aan de hand van de gegevens uit de tabellen 10, 28 en 30 (tabel 31).

In vergelijking met soortgelijke onderzoekingen voor loofhoutbossen door andere onderzoekers (LUTZ—CHANDLER) zijn deze hoeveelheden laag tot zeer laag. Alleen de hoeveelheid stikstof in de ZE-opstand te Delden komt ongeveer overeen met het door voornoemde auteurs opgegeven gemiddelde voor loofhoutsoorten.

De conclusies van dit chemische onderzoek zijn de volgende. Het AE-strooisel bleek enigszins zuurder te zijn dan het ZE-strooisel. Alhoewel dit verschil in zuurgraad gemiddeld niet groot is, is het mogelijk, dat het ZE-

TABEL 31. Hoeveelheden K, P, Ca en N (in kg/ha)

Proefperk (*sample area*)	Houtsoort (*tree species*)	K	P	Ca	N
Buunderkamp	AE	1,32	0,07	12,54	31,74
	ZE	3,28	0,96	36,80	17,60
Delden	AE	5,71	0,27	44,09	64,22
	ZE	6,96	0,58	136,53	81,22

TABLE 31. *Amount of nutrient elements returned to the soil by tree leaves (in kg/ha)*

strooisel zich hierdoor toch meer leent voor een gunstigere ontwikkeling van de strooiselfauna. Het is mogelijk, dat hierin dan ook min of meer de verklaring is gelegen voor het verschil in strooiselfauna, zoals dit in Hoofdstuk IV.3 werd geconstateerd, hoewel dit bij desbetreffende proeven voor *Lumbricus rubellus* niet bleek.

Het verschil in zuurgraad van het strooisel blijkt niet van invloed te zijn geweest op de zuurgraad van de ondergrond. Zelfs in de oudere opstanden zoals te Delden en in de Onzalige Bossen is de bovenste profiellaag in verhouding niets meer verzuurd dan in de andere objecten; te Delden is deze laag onder het AE-strooisel zelfs 0,3 pH-eenheid minder zuur dan onder het ZE-strooisel.

Op de gronden met relatief de grootste veldcapaciteit neemt *Quercus borealis* blijkens de strooiselanalyses absoluut meer mineralen (asbestanddelen) uit de grond op dan *Quercus robur*. De gronden, gebruikt bij dit onderzoek, zijn evenwel over de gehele linie voedselarm. Uit de bladanalyses blijkt niet, dat op deze gronden ook de bemestende waarde van het AE-strooisel voor de elementen K, P en Ca groter is, hetgeen mogelijk ware geweest door de genoemde grotere opname van asbestanddelen. Dit is wel het geval voor deze elementen op de proefperken te Buunderkamp en Delden bij het ZE-strooisel.

HESSELMAN wees er op, dat strooisel rijk aan kalk en basische bufferstoffen gemakkelijker wordt afgebroken dan strooisel minder rijk hieraan. De waarnemingen van dit onderzoek sluiten zich hierbij aan.

VI. KLIMATOLOGISCHE GROEIPLAATSFACTOREN

1. Vergelijking van het klimaat in het natuurlijke verspreidingsgebied van Quercus borealis en in Nederland

Quercus borealis is oorspronkelijk uit N.-Amerika in Nederland geïmporteerd. In Hoofdstuk II bleek reeds, dat het natuurlijke verspreidingsgebied van deze houtsoort zeer uitgestrekt is. Dit zeer grote areaal, gedeeltelijk langs de kust lopend, voor het grootste gedeelte evenwel verder het binnenland in, gedeeltelijk in bergland, elders in laagland, kent ook een in verhouding groot verschil in klimaatstypen.

Een bestudering van het klimaatstype, waarin *Quercus borealis* zijn natuurlijk optimum vindt, kan aanwijzingen geven, die van betekenis kunnen zijn met betrekking tot de ecologische kennis van deze houtsoort en van praktische waarde in verband met de aanleg van cultures daarmede.

Een vergelijking van de klimaatstypen in het natuurlijke verspreidingsgebied en in Nederland heeft in zoverre betekenis, dat hieruit conclusies kunnen volgen, die de teelt in Nederland klimatologisch al of niet zouden kunnen rechtvaardigen.

Volgens mededeling van de U.S.A. Forest Service bedraagt in de staat Wisconsin — waar *Quercus borealis* een van de voornaamste houtsoorten is — de totale jaarlijkse neerslag 750 mm; in het stroomgebied van de Ohio-rivier — het gebied, waar *Quercus borealis* in zijn optimum verkeert — worden op sommige plaatsen neerslaghoeveelheden van 1250 mm of meer per jaar geregistreerd.

De gemiddelde jaarlijkse zomertemperatuur (juni t/m augustus) bedraagt in de genoemde gebieden respectievelijk 18—21°C en 21—24°C; de gemiddelde jaarlijkse wintertemperatuur (decemcember t/m februari) respectievelijk —6 tot —10°C en —4 tot —5°C.

De gemiddelde jaarlijkse minimumtemperatuur varieert in Wisconsin van —29 tot —35°C; in het Ohio-gebied van —23°C (in N. Pennsylvania) tot —12°C (in Tennessee).

Deze gegevens karakteriseren reeds enigszins de uiteenlopende klimatologische omstandigheden in het natuurlijke verspreidingsgebied van *Quercus borealis* en het klimatologische aanpassingsvermogen van deze houtsoort (zie ook fig. 18 t/m 21, die alle ontleend zijn aan Climate and Man).

In tabel 32 zijn enkele meteorologische gegevens opgenomen van een achttal weerstations gelegen in het natuurlijke verspreidingsgebied van *Quercus borealis* en ter vergelijking enkele gegevens van een zestal stations in Nederland.

In de laatste kolom van tabel 32 is de regenfactor (Rf) van Oelkers vermeld, zoals berekend voor het gebied van de betreffende weerstations.

TABEL 32. *Enkele meteorologische gegevens van weerstations in het natuurlijke verspreidingsgebied van Quercus borealis en in Nederland* (gemiddelden van waarnemingen gedurende 20 — 30 jaar)

Weerstation	Gem. min. t. *) in jan.	Gem. max. t. in juli	Abs. min. t.	Abs. max. t.	Tot. neersl. in mm mei t/m sept.	Tot. neersl. in mm p. j.	Gem. temp. mei t/m sept.	Aant. nachtvorstvrije dagen mei t/m sept.	Rf
Columbus (Ohio)	— 5,7	29,6	— 29	40	412	927	19,9	153	13,5
Dale Enterprise (North Virginia)	— 6,2	30,3	— 32	40	512	1005	20,6	153	16,3
Callaville (South Virginia)	— 1,7	30,9	— 24	40	562	1057	22,4	153	16,4
Lock Haven (Pennsylvania)	— 7,3	30,6	— 30	41	506	1061	20,1	151	16,4
Shelbyville (Kentucky)	— 4,6	32,1	— 31	42	472	1053	22,4	153	13,8
Eau Claire (Wisconsin)	— 16,2	28,1	— 40	39	508	836	18,3	150	18,1
Jefferson City (Missouri)	— 6,8	32,2	— 32	46	466	911	22,5	153	13,6
Appleton (Niagara County)	— 7,6	27,1	— 25	41	368	797	17,9	148	13,4
Den Helder	0,8	19,4	— 16	34	289	684	14,5	153	12,1
Eelde	— 1,4	21,3	— 18	33	340	743	14,3	151	15,5
De Bilt	— 0,5	22,3	— 21	37	350	735	14,7	152	15,6
Winterswijk	— 0,9	22,5	— 27	38	333	747	14,7	152	14,8
Vlissingen	1,4	20,7	— 16	35	300	699	15,1	153	13,0
Zuid-Limburg	— 0,5	22,6	— 18	37	289	635	15,9	153	11,9
Stations	*Av. min. t. *) in January*	*Av. max. t. in July*	*Abs. minimum t.*	*Abs. maximum t.*	*Total precipitation in mm (May-Oct.)*	*Total annual precipitation in mm*	*Av. t. (May—October)*	*Average number of days free from killing frost*	*Rf (after* OELKERS)

*)t = temperatuur in °Celsius (*degrees Centigrade*)

TABLE 32. *Climatological data of stations in the habitat of Quercus borealis and in the Netherlands*

FIG. 18. De gemiddelde juli-temperatuur (°F) in het natuurlijke verspreidingsgebied van *Quercus borealis* (aangegeven door de stippellijn, volgens PRESTON)

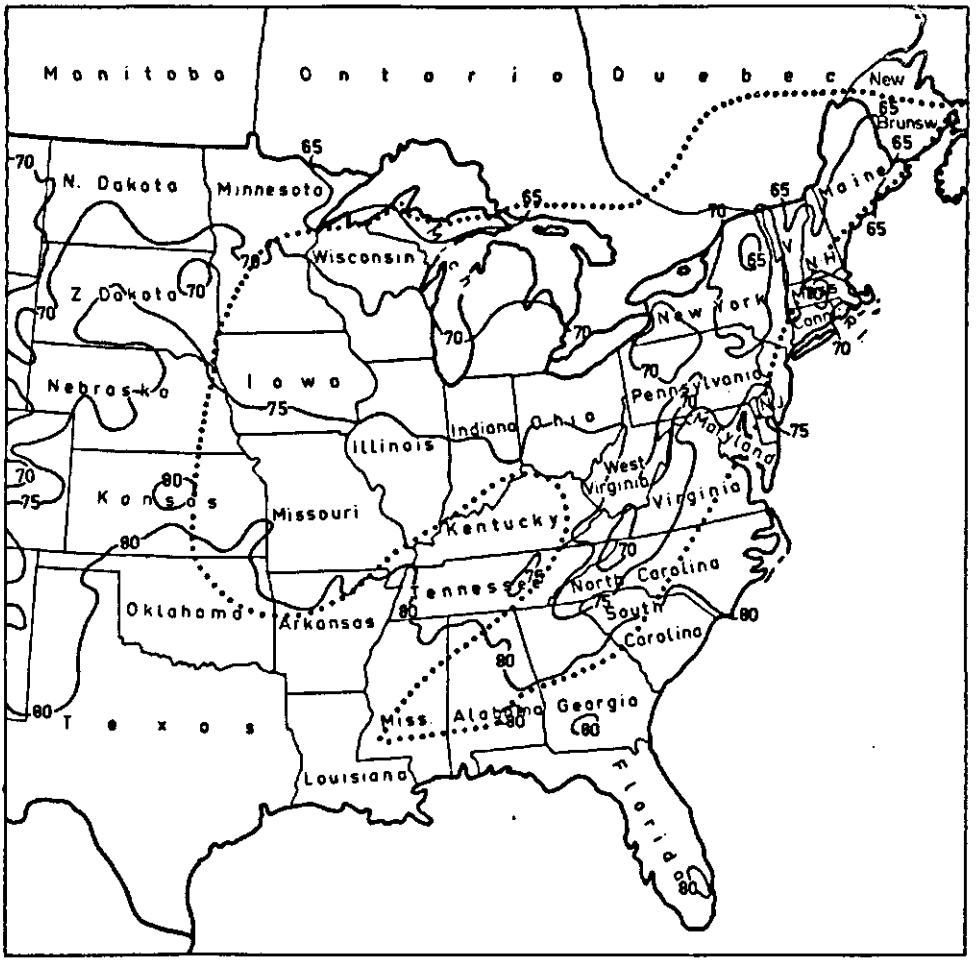


FIG. 18. *Average July temperature (°F) in the habitat of Quercus borealis*

Deze factor geeft weer de verhouding van neerslag en temperatuur gedurende de vegetatieperiode. Als klimatologische resultante is deze verhouding voor de vegetatie zeer belangrijk. Deze regenfactor wordt op een eenvoudige en weinig kunstmatige wijze berekend voor de jaarlijks fysiologisch meest actieve periode van de vegetatie, nl. de vegetatietijd, die OELKERS stelt op 153 dagen en wel van 1 mei tot en met 30 september.

$$Rf = \frac{\text{(gemiddelde neerslag per dag in de periode)} \times 100}{\text{gemiddelde temperatuur in dezelfde periode}}$$

Fig. 19. De gemiddelde temperatuur per jaar (°F)

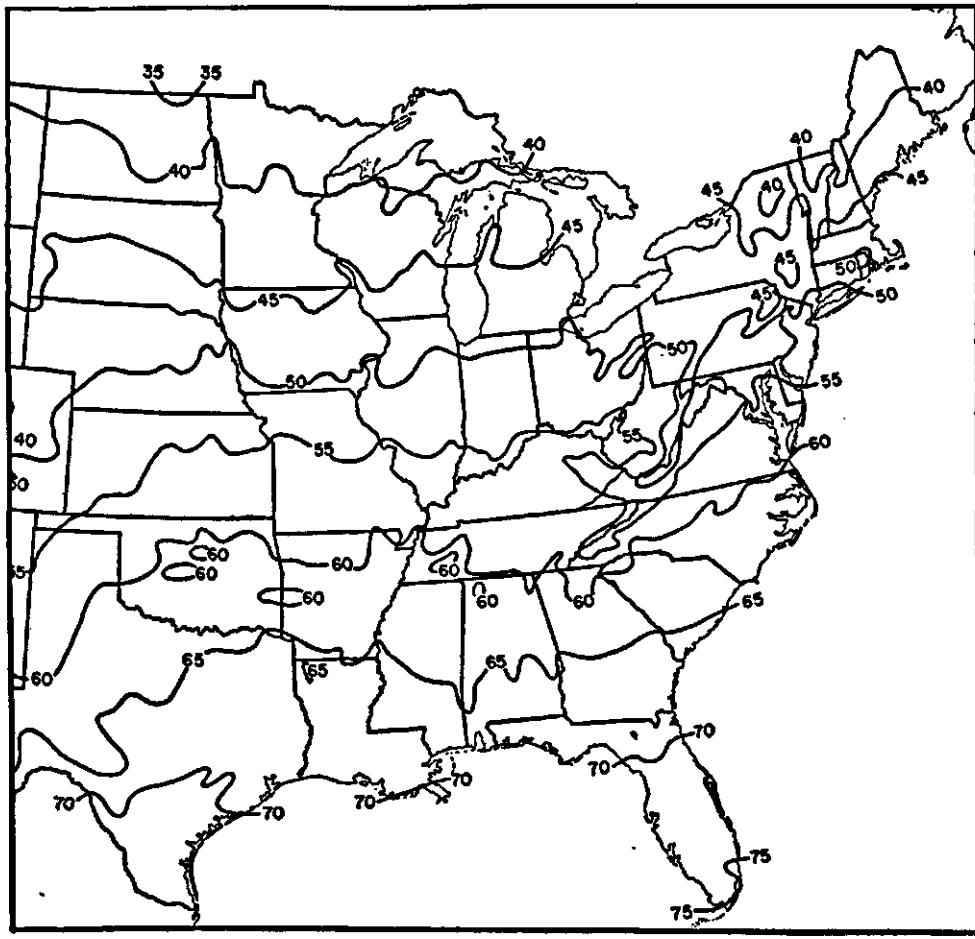


Fig. 19. *Annual average temperature (°F)*

Bij vergelijking van de algemene klimatologische gegevens uit tabel 32 blijkt het meer continentale karakter van het klimaat van dit gebied in N.-Amerika t.o.v. Nederland. De temperatuuruitersten zijn belangrijk groter. De gemiddelde maximumtemperatuur is minstens 4,5°C hoger dan in Nederland. Ook de neerslag is bij al deze weerstations in de U.S.A. groter.

Een klimatologische vergelijking tussen beide gebieden is tot op zekere hoogte mogelijk met behulp van verschillende methoden voor verwerking van klimatologische gegevens en voor klimatologische classificatie.

Fig. 20. De gemiddelde neerslag per jaar (inches)

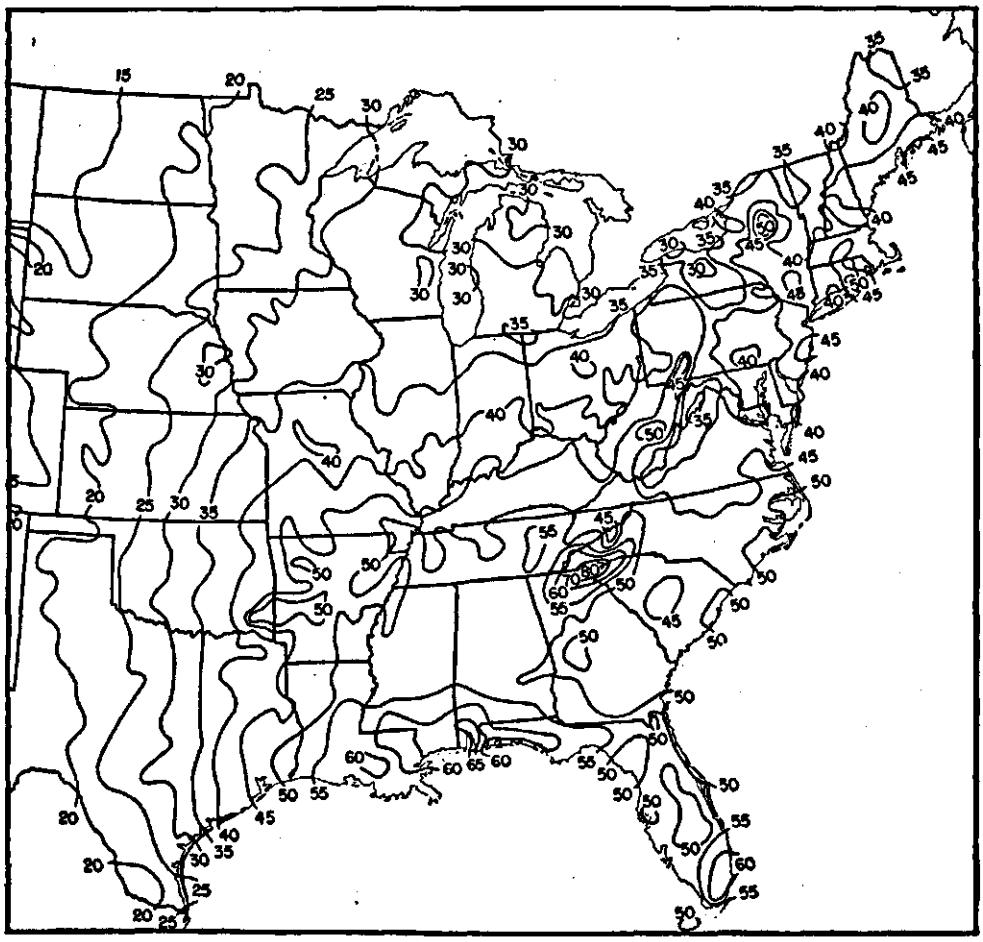
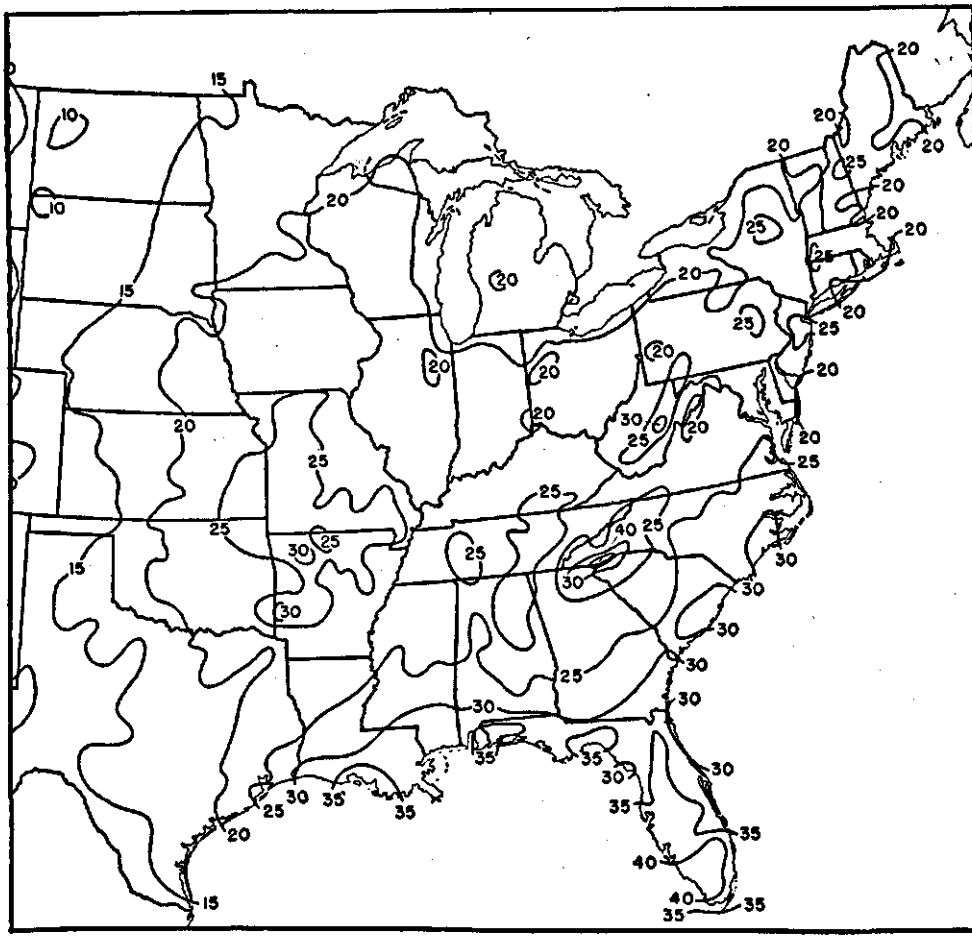


Fig. 20. *Annual average precipitation (inches)*

Blijkens de berekende Rf's volgens Oelkers is deze verhouding voor de genoemde weerstations in de Verenigde Staten gemiddeld groter dan voor die in Nederland. In vergelijking met Nederland overtreft hier de gemiddelde neerslag in sterkere mate de gemiddelde temperatuur gedurende de vegetatieperiode. In verhouding zal de netto-vochttoestand, voor zover deze bepaald wordt door de temperatuur c.q. verdamping, in het betreffende gebied in de Verenigde Staten theoretisch groter zijn dan in Nederland. Volgens Thornthwaite evenwel bedraagt de potentiële evapotranspiratie per jaar voor de noordelijke helft van het natuurlijke verspreidingsgebied 600 — 750 mm en voor Nederland 600 — 650 mm.

De Rf van het gebied, waar *Quercus borealis* in zijn optimum verkeert,

FIG. 21. De gemiddelde neerslag van april t/m september (inches)


15
10
10
15
20
20
20
20
20
20
20
20
20
20
20
20
20
25
25
25
25
25
25
25
25
25
25
25
25
25
25
25
25
30
30
30
30
30
30
30
30
30
30
30
30
30
30
30
30
35
35
35
35
35
35
35
35
35
35
35
40
40
40
15
15
15
20
20
20
20
20
20
20
20
20
20
20
20
20

een klein overgangsgebied ten n.w. van het Appalachiëngebergte, door KÖPPEN geclassificeerd als Cfb — een klimaatstype vrijwel analoog met het Nederlandse klimaatstype — en een groter gebied van het type Dfa — vochtig, winterkoel klimaat met een gemiddelde temperatuur van de warmste maand boven de 22°C —.

Volgens de methode THORNTHWAITE (1948) valt Nederland grotendeels in het klimaatstype $B_1'b_4'C_2r$ — matig vochtig, zeer matig warm, zonder of met slechts een gering waterdeficit gedurende het gehele jaar en een laag tot middelmatig deficit gedurende de zomermaanden —. Het natuurlijke verspreidingsgebied van *Quercus borealis* kent volgens deze formulering verschillende typen. Een van de algemene kenmerken is volgens THORNTHWAITE, dat dit gebied evenals Nederland geen of slechts een gering waterdeficit gedurende het gehele jaar heeft. Het wordt verder als zeer matig warm en vochtig gekarakteriseerd. Volgens de TE-index ("thermal efficiency type") komt evenwel alleen de noordelijke helft met Nederland overeen.

De zomerconcentratie volgens de TE-index is in Nederland minder groot dan in deze noordelijke helft, maar is meer gelijk aan de zomerconcentratie in het zuidelijke gedeelte.

Volgens het Rapport van de Studiegroep voor de Bosbouw (C.O.P.) zijn in vergelijking met Nederland klimatologisch ". . . . de meest conforme gebieden gelegen in Z.O.-Minnesota langs de rivieren de Mississippi en de Minnesota. Verder in Zuid- en West-Wisconsin, vooral in het gebied langs Lake Michigan en Lake Erie. Maar ook hier is geen volledige overeenstemming te vinden, omdat de inslag van het klimaat over het algemeen meer continentaal is met een temperatuur-maximum, dat 6—10°F (3,3—5,5°C) hoger ligt en een minimum van 10—15°F (5,5—8,3°C) lager, een belangrijk kortere vorstperiode en hogere zomer-neerslag".

Een gedetailleerde beschouwing van alle componenten, die tezamen het klimaat van dit uitgestrekte gebied bepalen, heeft weinig zin. Bij een vergelijking van de verschillende factoren blijkt, dat het zeer moeilijk is om in het natuurlijke verspreidingsgebied een gebied aan te treffen, dat klimatologisch volkomen overeenstemt met Nederland.

In de figuren 18 t/m 21 zijn enkele van de meest belangrijke klimatologische gegevens van het natuurlijke verspreidingsgebied van *Quercus borealis* weergegeven.

Zoals reeds op pag. 10 werd opgemerkt, bevindt het natuurlijke verspreidingsgebied van *Quercus borealis* zich op 32° — 48°NB met als optimum het gebied gelegen tussen 35° en 45°NB. Waar Nederland is gelegen op 51° — 54°NB, is er dientengevolge een verschil in daglengte tussen deze twee gebieden. Terwijl in Nederland de langste en de kortste dag gemiddeld respectievelijk ruim 17 en 7½ uur duren, is dit tussen 35° en 45°NB gemiddeld respectievelijk ruim 14½ en 9½ uur, d.w.z. ongeveer een verschil van meer dan 2 uur in positieve zin voor de langste en ongeveer 2 uur in negatieve zin voor de kortste dag.

Omdat in het algemeen gedurende de vegetatieperiode de daglengte in

Nederland langer is dan in dit gebied in de U.S.A., heeft *Quercus borealis*, — die dus in vergelijking met de in Nederland inheemse "langere-dag"-zomereik een "kortere-dag"-soort kan worden genoemd — in Nederland relatief gunstigere omstandigheden voor houtproduktie aangetroffen. In sommige gevallen kan dit ook nadelen meebrengen zoals de mogelijkheid, dat vanwege het langere doorgroeien in het najaar van deze „kortere-dag"-soort de jonge loten, die nog te weinig verhout zijn, kunnen bevriezen. Dit verschijnsel is hier evenwel bij deze houtsoort voor zover bekend, nog niet waargenomen.

Zoals in tabel 32 bleek, is er tussen beide gebieden geen verschil met betrekking tot de lengte van de nachtvorstvrije periode.

Met behulp van een potproef werd een onderzoek ingesteld om de specifieke eisen van *Quercus borealis* en *Quercus robur* met betrekking tot hun vochtbehoeften nader vergelijkend te leren kennen.

Hiertoe werden van elk van beide houtsoorten in duplo 9 series opgesteld. Iedere serie bestaat uit twee potten per houtsoort, elk met 5 kiemplanten. In totaal dus 10 kiemplanten per houtsoort en per serie. De potten werden onder een glazen afdak geplaatst, zodat hier geen natuurlijke neerslag bij kon komen en de wind toch abnormale temperatuurstijging kon voorkomen. De potten waren aan de binnenzijde met natronwaterglas bestreken om zijdelingse verdamping te verhinderen en eng aaneengesloten opgesteld. De bovengrond was met grind afgedekt, waarmede werd getracht onmiddellijke verdamping bij een eventueel tijdelijke stagnatie van het water aan de oppervlakte zoveel mogelijk te voorkomen.

Gedurende de maanden april tot en met september werd wekelijks een bepaalde vochtgift aan de potten toegediend, waarvan de grootte per serie afhankelijk is van een aangenomen verschil ten opzichte van de gemiddelde neerslag in Nederland. De gemiddelde neerslag in Nederland vindt men terug in serie 5 (tabel 33).

Teneinde te vermijden, dat bij grotere vochtgiften een gedeelte van het water onmiddellijk uit de pot zou worden afgevoerd door overschrijding van de veldcapaciteit van de grond per pot, die volgens proefondervindelijke controle 20 mm neerslag in totaal bedroeg, werden bij bepaalde series, nl. 7, 8 en 9, de vochtgiften verspreid over enkele dagen per week gegeven. Dit was alleen de voor grootste vochtgiften wenselijk. In de laatste kolom van tabel 33 is ook per serie de berekende regenfactor Rf van Oelkers vermeld. Aan de vochtgiften als variabele en dientengevolge ook aan de Rf's is een relatief zeer grote spreiding gegeven.

Met behulp van lengtemetingen gedurende de proef op 11 juni en 29 juli en een lengtemeting en gewichtsbepaling der planten op het einde der proef werd de ontwikkeling van beide soorten kiemplanten onder invloed van de uiteenlopende vochtgiften gemeten. In fig. 22 zijn de resultaten van deze lengtemetingen bij de verschillende vochttrappen per houtsoort ingetekend op de drie tijdstippen van opname.

Nagegaan werd of de reactie van lengtegroei en gewichtsaanwas op de verschillende vochtgiften een lineair of een kwadratisch verband inhield, het laatste met het oog op een eventueel optimum. Deze analyse geschiedde afzonderlijk bij alle 8 proeven, nl. per houtsoort bij de 3 lengtemetingen en nog eenmaal voor de gewichtsmeting. In 2 gevallen is er van zulk een verband sprake en wel van een lineair effect bij *Quercus robur* voor de lengtemetingen op 28 juli en 30 september.

Voor de gegevens van deze twee data kan een regressielijn worden getrokken met behulp van de volgende vergelijkingen:

$$28 \text{ juli}: \quad y = 0{,}132\,x + 18{,}028$$
$$15 \text{ sept.}: \quad y = 0{,}119\,x + 20{,}411$$

Hierin is de lengtegroei y de beste schatting bij vochtgift x.

De regressiecoëfficiënten 0,132 en 0,119 zijn bij toetsing niet als verschillend aan te merken; met andere woorden, er kan niet geconcludeerd worden, dat de reacties op de vochtgiften op de betreffende twee tijdstippen qua verloop verschillend zijn.

De andere zes waarnemingen leveren geen tendentieuze reacties van

TABEL 33. Vochttrappen in mm

Serie	Spreiding maandelijkse vochtgiften t.o.v. de gemiddelde neerslag	Totale vochtgift van april t/m september	Rf
1	— 40	125	5,4
2	— 30	185	7,6
3	— 20	245	9,8
4	— 10	305	12,0
5	0	365	14,4
6	+ 10	425	16,4
7	+ 20	485	18,6
8	+ 30	545	20,9
9	+ 40	605	23,1
Series	*Difference of monthly water supply in comparison with normal precipitation*	*Total water supply*	*Rf after* OELKERS

TABLE 33. *Amounts of water in mm*

FIG. 22. Correlatie tussen lengtegroei en vochttrappen

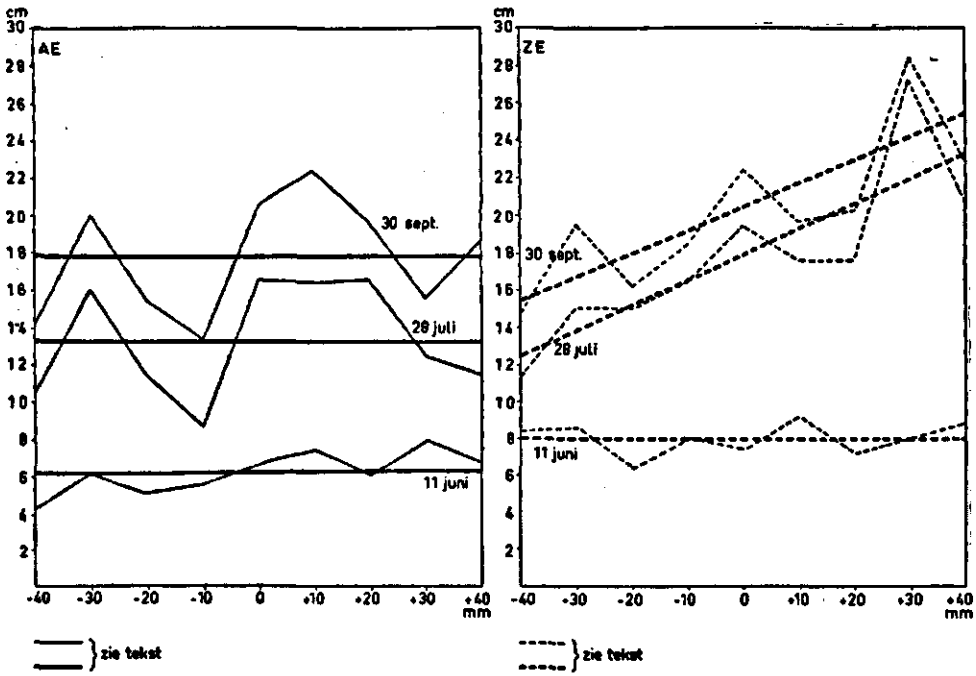


FIG. 22. *Length growth in relation to water supply*

lengtegroei of gewichtsaanwas bij bepaalde vochtgiften op. In geen enkel geval werd een kwadratisch verband van betekenis gevonden.

De ongebroken, horizontale rechten in fig. 22 zijn getrokken door het gemiddelde van alle waarnemingen per lengtemeting op de gegeven datum; hieromheen zwermen zeer onregelmatig alle waarnemingen.

De gemiddelden van de verschillende series zijn door gebroken rechten met elkaar verbonden ook per gegeven datum. Vanwege de overzichtelijkheid is de puntenzwerm gevormd door de individuele waarnemingen weggelaten; deze zou het beeld onoverzichtelijk maken.

Opvallend is in figuur 22 bij *Quercus borealis* de top bij de series 0,+ 10 en + 20 (Rf respectievelijk 14,4 — 16,4 — 18,6).

Hieruit zou men in vergelijking met de andere waarnemingen kunnen afleiden, aansluitend op hetgeen ook reeds eerder in deze publikatie o.a. bij de beschrijving van de verschillende klimaatstypen in zijn natuurlijk verspreidingsgebied en Nederland werd opgemerkt, dat de algemene vochttoestand zoals bepaald door neerslag en verdamping in Nederland op een vochthoudende grond voor deze houtsoort goed is. De Rf's van deze series blijken op hetzelfde niveau te liggen als de Rf's in het natuurlijke verspreidings-

gebied van deze houtsoort. Te veel vocht evenwel schijnt onder deze geconditioneerde omstandigheden remmend te werken op de ontwikkeling van *Quercus borealis*. Stagnerend grondwater heeft ook volgens andere onderzoekers (BAUER) een schadelijke invloed op de ontwikkeling van *Quercus borealis*.

In dit verband zijn ook interessant de onderzoekingen van POLSTER betreffende de transpiratie-fysiologie van *Quercus boralis* en andere houtsoorten. Hij constateerde " . . . . dasz die Roteiche ihre Wasserabgabe um so stärker einschränkt, je trockener sie gehalten wird". Hij concludeert dat *Quercus borealis* deze typische eigenschap bezit in tegenstelling met andere houtsoorten, die bij een afnemend vochtgehalte van de bodem het gevaar lopen snel af te sterven. Dit is voor *Quercus borealis* " . . . . . der physiologische Grund für ihr gegenüber den einheimischen Eichenarten weitaus besseres Gedeihen auf trockenen Standorten".

In aansluiting op de aantekening (pag. 45) betreffende het voorkomen van de mycorrhiza-symbiose bij beide houtsoorten kan worden opgemerkt, dat zich bij *Quercus robur* in de meeste potten deze symbiose had ontwikkeld, terwijl deze bij *Quercus borealis* ontbrak.

Zeer waarschijnlijk is bij de grond in de potten ook grond geweest afkomstig uit een vroegere ZE-opstand, die met mycorrhiza was geïnfecteerd. Definitief kon dit evenwel niet worden vastgesteld.

2. HET LICHT IN DE OPSTANDEN

In Hoofdstuk IV.4 bleek het verschil in kwalitatieve en kwantitatieve ontwikkeling van de secundaire vegetatie in beide soorten opstanden. Naast wortelconcurrentie en andere in het voorgaande reeds besproken oorzaken kan dit verschil een gevolg zijn van een relatief verschil in lichtkwaliteit en/of -kwantiteit onder invloed van de respectieve hoofdopstanden. De samenstelling en de hoeveelheid licht onder een opstand hangt ten nauwste samen met het stamtal per hectare en met het totale bladoppervlak van de hoofdopstand. Het licht onder het kronendak zal bij een volledige sluiting hiervan vrijwel geheel uit diffuus licht bestaan, terwijl bij een onvolledige sluiting behalve het diffuse licht ook het licht direct afkomstig uit de atmosfeer bovendien zonder specifieke kleurschifting op de bodem zijn invloed kan laten gelden.

Niet alleen de secundaire vegetatie van kruiden staat onder invloed van de resterende hoeveelheid licht, maar evenzeer is de ontwikkeling van een in de tweede etage gebrachte menghoutsoort hiervan afhankelijk.

Teneinde de invloed van beide hoofdopstanden als eventuele lichtconcurrenten te kunnen vaststellen werden kwantitatieve lichtmetingen verricht.

Aan dit soort metingen zijn enige moeilijkheden verbonden. Onder invloed van een onregelmatige sluiting van het kronendak is het mogelijk, dat men in eenzelfde opstand nu eens het directe licht meet, dan weer enkele meters verder het aanmerkelijk zwakkere diffuse licht. Indien men deze

metingen verricht bij een gedeeltelijk of onbewolkte hemel, kan de spreiding van de waarnemingen zeer groot zijn. Bij ervaring bleek, dat deze metingen dienden te geschieden bij een geheel bewolkte hemel. Het licht is dan reeds in de atmosfeer min of meer diffuus; er is daarvoor geen direct licht in de opstand. De onderhavige waarnemingen werden daarom verricht bij een bewolking van 8/8. De dikte van het wolkendek bepaalt mede de lichtsterkte, zoals uit tabel 34 blijkt.

Een ander probleem vormde de keuze van de te gebruiken lichtmeter. Voor dit onderzoek kon echter gebruik worden gemaakt van een door WASSINK en VAN DER SCHEER ontworpen sferische stralingsmeter, bestaande uit twee vlakke sperlaag fotocellen, voorzien van ongeveer halfbolvormige opalineglaasjes en twee irisdiafragma's. Met deze meter kan men de instraling van licht in een ruimte meten onafhankelijk van de richting van straling, hetgeen met andere lichtmeters zeer moeilijk of in het geheel niet mogelijk is. Voor waarnemingen in opstanden is dit een absoluut vereiste. Deze lichtmeter bleek voor dit onderzoek zeer geschikt te zijn.

Voor wat betreft de betekenis, die aan onderhavige resultaten moet worden toegekend, dient ook hier te worden opgemerkt, dat deze gegevens dienstig zijn ter vergelijking van twee onmiddellijk naast elkaar gelegen objecten, omdat het tijdstip van meten op deze objecten vrijwel gelijk is. De tijd van meting zowel per dag als per uur is bepalend voor de resultaten. Het meten per opstand kan betrekkelijk snel geschieden. Het aantal waarnemingen

TABEL 34. Lichtsterkte onder het kronendak in beide soorten opstanden

Proefperk	Maand	Tijd	Bewolking	Lichtsterkte in lux			Geabsorbeerd licht in %	
				Open terrein	AE	ZE	AE	ZE
Buunderkamp	maart	15.—	8/8	7300	6400	6300	12	13
Buunderkamp	juni	12.—	8/8	65000	6700	3900	90	94
Delden	juni	15.—	8/8	7300	960	460	87	94
Nieuwenhagen	juni	13.—	8/8	6500	2100	2000	68	69
Onzalige Bossen	juni	10.—	8/8	9000	1100	700	88	92
De Rips	juni	11.—	8/8	23000	4000	4900	83	79
Sleen	juni	10.—	8/8	7300	1300	600	82	92
Sample area	*Month*	*Hour*	*Cloudiness*	*Open field*	*Q.b.*	*Q.r.*	*Q.b.*	*Q.r.*
				Influx of light expressed in lux			*Absorbed amount of light expressed in percentages*	

TABLE 34. *Influx of light into stands, expressed in lux*

FIG. 23. Opstand van *Quercus borealis* te Middachten
Quercus borealis stand at Middachten

varieerde van 10 — 20 metingen per opstand al naar gelang de sluiting van het kronendak en derhalve de spreiding der waarnemingen.

Alle metingen werden verricht in de periode, waarin de bladmassa per opstand aan de bomen maximaal was, nl. in de maand juni. Alleen op het proefperk te Buunderkamp werden bovendien vóór de bladontwikkeling in de maand maart bepalingen verricht teneinde eventuele verschillen in lichtabsorptie alleen onder invloed van de stammen en takken te observeren.

Aan de hand van de gegevens uit tabel 34 kan in de eerste plaats worden geconcludeerd, dat de lichtsterkte in de AE-opstanden in alle gevallen uitgezonderd te de Rips groter is dan in de ZE-opstanden. In een enkel geval kan dit verschil in lichtsterkte zelfs groot worden genoemd. Bij de waarnemingen gedurende de bladloze periode in maart te Buunderkamp werd nagenoeg geen verschil geconstateerd.

De ten opzichte van de andere proefperken relatief grote lichtsterkte in de opstanden te Buunderkamp en de Rips, in juni genoteerd bij bewolking 8/8, vindt zijn oorzaak in het feit, dat het wolkendek niettegenstaande een sluitingsgraad van 100% niet zo dik was als tijdens de waarnemingen op andere dagen elders.

Op alle proefperken is het stamtal van *Quercus borealis* per hectare kleiner dan het stamtal van *Quercus robur* (tabel 2). Dit zal een van de oorzaken zijn van de grotere lichtsterkte in eerstgenoemde opstanden. Hier staat evenwel weer tegenover, dat door dit verschil in stamtal ook een sterkere individuele kroonontwikkeling mogelijk is en dientengevolge ook een in verhouding grotere lichtabsorptie per stam.

Niettegenstaande het grotere bladoppervlak van de AE-opstanden per hectare, zoals dit in Hoofsdtuk IV.2 werd beschreven, is de lichtintensiteit in de onderzochte opstanden bij deze houtsoort groter.

Als conclusie uit bovenstaande kwantitatieve onderzoekingen volgt, dat het licht geen oorzaak is van het verschil in vegetatie-ontwikkeling in beide soorten bij dit onderzoek betrokken opstanden. Zo er al een invloed was, zou deze eerder het tegenovergestelde resultaat hebben ten opzichte van het huidige vegetatie-aspect. De procentuele verschillen van lichtabsorptie door de opstanden zijn ook in het algemeen niet van dien aard, dat zich hierdoor in een van beide soorten opstanden meer of minder schaduwverdragende of lichtminnende kruiden- of grassoorten of andere vegetatie zal ontwikkelen.

Onder invloed van de directe en indirecte zonnestraling treedt geen belangrijk verschil in bodemtemperatuur op, waardoor overeenkomstig een vermeerdering of vermindering van de biologische bodemactiviteit zou kunnen worden veroorzaakt. Het dichtere humusdek en de geringere menging van dit organische materiaal met de minerale ondergrond veroorzaken in de AE-opstanden een donkerder gekleurde bovenlaag dan in de ZE-opstanden. Oriënterende temperatuurmetingen in de bovenste 5 cm wezen geen verschil in bodemtemperatuur aan.

VII. DE ECONOMISCHE BETEKENIS VAN QUERCUS BOREALIS MICHX F.

In de voorgaande hoofdstukken zijn verschillende facetten van de betrekking tussen groeiplaats en opstand i.c. respectievelijk bestaande uit *Quercus borealis* en *Quercus robur* vergelijkend geanalyseerd. De invloed van *Quercus borealis* op de bodem werd op verschillende groeiplaatsen vergeleken met de invloed, die de in Nederland van nature inheemse eikensoort *Quercus robur* op de bodem uitoefent. Van de andere kant werd ook — voor zover mogelijk — de invloed van kwalitatief min of meer verschillende groeiplaatsen d.w.z. van verschillende grondsoorten op beide houtsoorten vergeleken. Het klimaat in Nederland werd tenslotte vergeleken met het klimaat in het oostelijke gedeelte van de U.S.A., het natuurlijke verspreidingsgebied van *Quercus borealis*.

Zoals in Hoofdstuk I reeds werd besproken, is een van de belangrijkste eisen, die bij het in cultuur brengen voor houtproduktie aan een bepaalde houtsoort moeten worden gesteld, dat deze naast zijn primaire betekenis als houtproducent (kwalitatief en kwantitatief) ook het produktievermogen van de groeiplaats duurzaam in stand houdt. Hierbij dient te worden vooropgesteld, dat de groeiplaats beantwoordt aan de door de houtsoort gestelde eisen. Wanneer deze houtsoort bovendien zelfs het vermogen bezit een gedegradeerde of gedegenereerde groeiplaats te verbeteren, verdient hij extra onze aandacht.

Deze onderzoekingen kunnen niet worden afgesloten zonder aandacht te hebben besteed aan de houtproduktie en enkele andere economische aspecten met betrekking tot de cultuur van beide houtsoorten. De kennis hieromtrent is nauw verweven met de gehele problematiek inzake de cultuur van *Quercus borealis* en *Quercus robur*.

Houtproduktie

Op de verschillende in het voorgaande reeds genoemde objecten en vergelijkingsproefperken zijn in samenwerking met het Bosbouwproefstation T.N.O. en BAUER opstandsmetingen verricht. Laatstgenoemde heeft bovendien in Duitsland onderzoekingen verricht aangaande de produktie van *Quercus borealis*. De door hem verzamelde gegevens zijn gepubliceerd o.a. in de door SCHOBER verbeterde uitgave van de opbrengsttafels van GRUNDNER—SCHWAPPACH.

Behalve de vergelijkingsobjecten werden ook de opstanden, genoemd en beschreven in tabel 1, bij deze metingen betrokken. Voor een verdere verantwoording van de wijze, waarop de gegevens inzake de vergelijkingsobjecten werden verkregen, kan worden verwezen naar pag. 26.

Eveneens kon worden beschikt over de houtmeetkundige gegevens van vergelijkingsobjecten te Treis en Velen (Duitsland).

In het eerste gedeelte van tabel 35 zijn de gegevens vermeld van de objecten beschreven in tabel 1. Deze opstanden bestaan uit *Quercus borealis* als hoofdhoutsoort. In het tweede gedeelte worden de meetcijfers van de vergelijkingsobjecten verstrekt.

Naast de vergelijkingsobjecten te Velen bevindt zich een *Quercus-palustris*-opstand (ME), waarvan ter vergelijking eveneens de gegevens zijn vermeld.

De resultaten van de opmetingen in de vergelijkingsobjecten wijzen er op, dat de houtproduktie van de AE-opstanden aanzienlijk groter is dan die van de ZE-opstanden, niettegenstaande het geringere stamtal per oppervlakteeenheid in eerstgenoemde opstanden. Dit was ook reeds door andere auteurs (BAUER, WAGENKNECHT) geconstateerd. Dit wijst op een grotere houtproduktie en massa per stam met dientengevolge in verhouding ook waardevoller hout. Bij een vergelijking van de huidige voorraad — dus zonder dunningsopbrengsten — bedraagt deze in de AE-opstanden in vergelijking met de ZE-opstanden te Buunderkamp 114%, Delden 160%, Middachten 110% (zie ook verschil in leeftijd), Nieuwenhagen 114%, in de Onzalige Bossen 141%, te de Rips 145%, Treis 186% en Velen 214%.

De houtmeetkundige gegevens van de ZE-opstand te Middachten zijn in feite niet vergelijkbaar met die van de AE-opstand op deze groeiplaats zowel vanwege het relatief grote verschil in leeftijd als het in verhouding te geringe stamtal in de ZE-opstand.

Behalve het verschil in de huidige voorraad is er ook nog een verschil in vooropbrengsten. Deze zijn ongetwijfeld in de AE-opstanden groter geweest dan in de ZE-opstanden; het stamtal in de jonge AE-opstanden is groter dan in de ZE-opstanden, op latere leeftijd zijn de verhoudingen omgekeerd. Gegevens omtrent deze vooropbrengsten zijn evenwel niet bekend.

De verhouding van de houtmassa's te de Rips in de ZE-opstand (40 m^3) en in de AE-opstand (58 m^3) vormt in vergelijking met de feitelijke produktie van eventueel bruikbaar hout op dit ogenblik een relatief nog te gunstig beeld voor de ZE-opstand. Evenals in de ZE-opstand ("Drentse" eiken!) te Sleen, die om deze reden niet werd gemeten, bestaat het grootste gedeelte van deze opstanden te de Rips momenteel uit waardeloos hout, dat bij een eventuele dunning als afval in het bos zal worden achtergelaten.

De kwaliteit van het AE-hout op deze proefperken is belangrijk beter.

Vermeldenswaard zijn de conclusies van BAUER en WAGENKNECHT met betrekking tot hun onderzoekingen inzake de produktie van beide houtsoorten. BAUER constateerde, dat de gemiddelde hoogte en de gemiddelde diameter van *Quercus borealis* in vergelijking met *Quercus robur* ongeveer 20% groter zijn. WAGENKNECHT geeft hiervoor een verschil op van 15% voor de hoogte en 37% voor de diameter. De massa per hectare van de AE-opstand bedraagt volgens BAUER ongeveer 140% van de massa van de ZE-opstand; er zijn evenwel ook stammen, die zelfs meer dan 200% van de *Quercus-robur*-produktie hebben. WAGENKNECHT vond op 32 vergelijkingsobjecten een verschil in

TABEL 35. Houtmeetkundige gegevens van een aantal objecten en proefperken

Groeiplaats	Houtsoort	Leeftijd [1] (1950)	$\overline{h}$ (m)	n (per ha)	$\overline{d}$ (cm)	m^3 (per ha)	Opbrengstklasse (BAUER)
Renkum (Buunderkamp)	AE	70	20,0	300	29,3	185	3
Soeren Noord (20 L i)	AE	34	14,1	1568	12,1	101	2,5
Het Loo (36 c)	AE	59	17,7	639	19,9	154	3—3,5
Het Loo (28 i)	AE	59	18,7	814	19,8	210	3
Nunspeet (Willemsbos)	AE	52	14,2	563	19,5	107	3—3,5
Nijmegen (Nebo)	AE	28	9,8	1207	10,0	32	3—3,5
Nijmegen (Driehuizen)	AE	57	22,8	435	24,7	210	2
Arnhem (Warnsborn)	AE	56	20,2	475	23,5	189	2,5
Rijsbergen (Pannenhoef)	AE	57	20,5	654	21,4	236	2—2,5
Deurne (de Rips)	AE	50	23,5	450	26,9	265	2—2,5
Winterswijk (Buskersbos)	AE	50	25,8	180	37,8	243	0,5
Buunderkamp	AE	35	17,1	866	16,9	147	1,5—2
	ZE	35	14,9	1317	13,8	129	1
Delden	AE	52	21,8	773	22,5	285	1,5—2
	ZE	52	17,6	620	21,0	178	1—2
Middachten	AE	38	21,3	507	23,9	216	0,5—1
(1953)	ZE	80	18,3	462	—	197	
Nieuwenhagen	AE	45	20,0	389	23,2	155	1,5—2
	ZE	45	15,1	511	21,0	136	1—2
Onzalige Bossen	AE	45	12,0	288	34,0	188	0,5
	ZE	45	10,0	660	20,0	133	
De Rips (1955)	AE	31	5,9	5100	5	58	
	ZE	31	4,1	13800	3	40	
Sleen (1953)	AE	30	13,0	1912	9,7	98	2,5
	ZE [2]	30	—	4500	—	—	
Treis Dl. (1951)	AE	38	18,4	3254	11,8	257	
"	ZE	38	12,2	3387	9,1	138	
Velen Dl. "	AE	61	28,2	391	35,8	518	0,5
"	ZE	61	19,4	481	25,3	242	1—2
"	ME	61	24,6	331	33,4	333	
"	AE	52	24,3	410	28,8	237	1—1,5
Location	*Tree species*	*Age*	*Average height in m*	*Number of trees per ha*	*Average diameter*	*m^3/ha*	*Stand quality after* BAUER

[1]) Indien niet anders aangegeven (*unless otherwise specified*)
[2]) Niet meetbaar (*not mensurable*)

TABLE 35. *Results from forest mensurations*

produktie van massa van 23,5% ten gunste van *Quercus borealis* en ten opzichte van *Quercus robur*.

Tot de leeftijd van 35 jaar is volgens BAUER het stamtal van *Quercus borealis* per oppervlakte-eenheid groter dan dat van *Quercus robur;* na die leeftijd echter daalt het tot ongeveer 80%.

Alhoewel het stamtal per hectare na 35 jaar geringer is, bedraagt toch het stamgrondvlak van *Quercus borealis* per hectare 120% van het stamgrondvlak van *Quercus robur*. BAUER concludeert verder nog, dat *Quercus borealis* tot een leeftijd van 60 jaar ongeveer 20 — 30% meer dikhout produceert dan *Quercus robur* op gelijke groeiplaatsen.

Quercus borealis heeft dus niet alleen een grotere houtproduktie per oppervlakte-eenheid, maar bovendien ook een grotere massaproduktie per stam.

Te Treis (Rheinland-Pfalz) en te Velen (Westfalen) werden, zoals o.a. reeds in Hoofdstuk III werd medegedeeld, ook vergelijkingsobjecten van *Quercus borealis* en *Quercus robur* bezocht. Nadat in dit hoofdstuk reeds de houtproduktie van de respectieve objecten op deze groeiplaatsen is besproken, volgt onderstaand volledigheidshalve een samenvattende beschrijving van enkele ecologische aspecten met betrekking tot deze objecten.

Het vergelijkingsobject te Treis is gelegen op een bruine, zeer leemhoudende zandgrond met een goed waterhoudend vermogen in de bovenste 60 cm. Op grotere diepte is de grond met grind en gesteente gemengd en zeer doorlaatbaar.

In de AE-opstand bevindt zich zowel kwalitatief als kwantitatief zeer weinig flora; slechts enige exemplaren *Lonicera periclymenum* en *Rubus idaeus*. In tegenstelling hiermede is de bodem in de ZE-opstand voor meer dan 80% bedekt met *Lonicera periclymenum, Rubus idaeus,* ZE-zaailingen, *Galium* spp., *Melampyrum pratense, Corylus avellana, Luzula silvatica, Poa nemoralis, Deschampsia flexuosa, Carex silvatica, Polytrichum commune, Hypnum cupressiforme, Dicranum scoparium, Atrichum undulatum* e.a.

De bovengrond in de AE-opstand is intensiever doorworteld dan in de ZE-opstand; aan de andere kant evenwel is in laatstgenoemde opstand de ondergrond intensiever doorworteld.

De strooiselvertering is in beide opstanden goed. De strooisellaag bestond in juli alleen uit het strooisel van de laatste bladval. Hieronder bevond zich direct de humusrijke, minerale bovengrond.

De algemene opstandshabitus van de AE-opstand was belangrijk gunstiger dan die van de ZE-opstand, alhoewel zich tengevolge van late dunningen ook in de AE-opstand in het algemeen geen fraaie kroonvorm had ontwikkeld. In de ZE-opstand bleek het dunnen erg achterop te zijn geraakt.

Het verschil in houtproduktie in beide opstanden is zeer groot (tabel 35).

Opmerkelijk is de grote houtproduktie van de 61-jarige AE-opstand te Velen. Deze opstand bevindt zich evenals de belendende opstanden van *Quercus robur* en *Quercus palustris* op een goede kwaliteit grond: leemhoudend dekzand met een goed waterhoudend vermogen.

In de opstand van *Quercus borealis* bevindt zich daar, waar de stand plaatselijk niet te dicht is, enige vegetatie, voornamelijk bestaande uit *Lonicera periclymenum, Rubus idaeus, Melampyrum pratense, Oxalis acetosella* e.a. De wortels van *Quercus borealis* leven rijkelijk in symbiose met mycorrhiza.

Er bevinden zich ook enkele exemplaren van *Quercus palustris* in deze opstand. De slechte stamreiniging van deze houtsoort in vergelijking met de hoofdhoutsoort valt onmiddellijk op.

De beuk floreert uitstekend onder het kronendak van *Quercus borealis*.

Wanneer men de ZE-opstand ter plaatse vergelijkt met de aangrenzende AE-opstand, blijkt de vegetatie-ontwikkeling in eerstgenoemde opstand zowel kwalitatief als kwantitatief weer rijker te zijn. Opgemerkt werden hier *Sambucus nigra, Impatiens noli-tangere, Oxalis acetosella, Viola silvatica, Urtica dioica, Galium silvaticum, Crataegus* spp., *Stachys silvatica,* e.a.

De strooiselvertering is in de ZE-opstand aanmerkelijk gunstiger dan in de AE-opstand. Er was in juli vrijwel geen strooisel van de jongste bladval meer waarneembaar, in tegenstelling met het strooisel in de AE-opstanden, dat op deze groeiplaats overigens niet slecht humificeerde en mineraliseerde, doch niet in die mate als het strooisel van de te vergelijken houtsoort.

Terwijl in de AE-opstand bij een volledige bewolking een lichtsterkte van 1900 lux werd gemeten, bedroeg de lichtsterkte in de ZE–opstand 2200 lux. Relatief geen groot verschil!

Het bodemoppervlak was in de ZE-opstand ruller. Ook hier waarschijnlijk grotendeels het gevolg van een verschil in doorworteling van deze laag.

Omlooptijd

Een andere economische factor van belang voor de grootte van de rentabiliteit van een opstand is de omlooptijd. BAUER en WAGENKNECHT menen, dat de omlooptijd van *Quercus borealis* ongeveer 100 jaar bedraagt. In vergelijking met gegevens uit de U.S.A. zou dit corresponderen met een omlooptijd van deze houtsoort op de groeiplaatsboniteit "site III" in zijn natuurlijk verspreidingsgebied (Rapport van de Studiegroep voor de Bosbouw, C.O.P.). Volgens dit rapport wordt in de U.S.A. vermoedelijk de hoogste financiële opbrengst verkregen op "site I", de beste eikengronden, bij een omloop van 85 jaar; op "site V", de armste gronden, bij een omloop van 120 jaar.

In het algemeen neemt men als omlooptijd voor de opstanden van *Quercus robur* minimaal 150 jaar aan.

Terwijl in het voorgaande werd geconstateerd, dat de houtproduktie van *Quercus borealis* groter is dan van *Quercus robur*, blijkt nu bovendien ook het relatief grote verschil in omlooptijd tussen beide houtsoorten, afgaande op de onderzoekingen van BAUER en WAGENKNECHT. Zowel de grootte van de houtproduktie als de lengte van de economische omlooptijd zijn tezamen met de geldelijke opbrengst van het hout van groot belang met betrekking tot de rentabiliteit van de opstanden. De conclusie is dientengevolge, dat de

FIG. 24. Opstand van *Quercus robur* te Middachten. Vegetatie voornamelijk *Vaccinium myrtillus!*
Quercus robur stand at Middachten

kwaliteit van het ZE-hout zeer veel beter zal moeten zijn dan de kwaliteit van het AE-hout om met de uiteindelijke baten die rentabiliteit te bereiken, die door de hogere produktie, de kortere omloopcyclus van de AE-opstanden en de opbrengst van het AE-hout mogelijk is.

Financiële opbrengst

Een enigszins bruikbare vergelijking van de geldelijke opbrengsten van beide houtsoorten is voor Nederland momenteel nog moeilijk op te stellen vanwege het betrekkelijk geringe aanbod van AE-hout in verschillende maten.

Bij vergelijking van de houtprijzen, zoals deze door het Staatsbosbeheer worden verzameld, valt op het verschil in aanbod van AE-hout en ZE-hout zowel wat betreft hoeveelheden als afmetingen. In het algemeen zijn de afmetingen, die van eerstgenoemde houtsoort te koop worden aangeboden zo, dat er meer sprake is van staak- dan van stamhout. In de enkele gevallen, dat men van zwaarder hout kan spreken, blijken de prijzen van het AE-hout beneden die van het ZE-hout te liggen. De grootte van dit verschil is als algemene norm moeilijk vast te stellen, omdat de betreffende gegevens ter vergelijking te gering zijn. Bovendien blijken de prijzen niet alleen afhankelijk te zijn van de kwaliteit van het hout, maar ook van de streek waar het wordt aangeboden. Dit kan per provincie verschillen en hangt min of meer samen met de bekendheid van de bewoners van een bepaald gebied met het hout.

Kwaliteit en bruikbaarheid van AE-hout

Volgens mededeling van de afdeling Bosexploitatie en Boshuishoudkunde van de Landbouwhogeschool te Wageningen komt de kwaliteit van het AE-hout vrijwel overeen met het Amerikaanse witeiken (*Quercus alba* e.a.) dus nagenoeg ook met ons inlandse eikenhout. Het laat zich wat minder goed lijmen en is minder duurzaam.

In het Rapport van de Studiegroep voor de Bosbouw, C.O.P. wordt medegedeeld, dat in de U.S.A. het AE-hout zeer gezocht is en dat, voorzover het niet bruikbaar is voor zaaghout (o.a. voor de meubelindustrie) en balkhout, het hout wordt verwerkt tot dwarsliggers en wisselhout. Voor parketvloeren wordt het hout van "red oak" meer gewaardeerd dan het hout van "white oak".

Door de afwezigheid van thyllen in de vaten laat het hout zich zeer goed impregneren en is het daarom zeer gezocht voor dwarsliggers; na creosoteren is het dus goed te gebruiken voor weidepalen en bonestaken. Vanwege de open poriën is het vrij poreus en niet geschikt voor de vatenindustrie en voor buitenwanden van schepen.

Het ligt buiten het bestek van dit onderzoek om hier uitvoerig op de verschillende technische eigenschappen van het hout in te gaan. Hiervoor kan worden verwezen naar de onderzoekingen van BAUER, GÖHRE, het Houtinstituut T.N.O. en KOLLMAN.

Het "Vademecum houtsoorten" (een publikatie van de Stichting Houtvoorlichtingsdienst te Amsterdam) geeft de volgende technische gegevens van het hout van "Amerikaans rood eiken" in vergelijking met "Amerikaans wit eiken", de zomereik e.a.

TABEL 36. Vergelijkende technische gegevens betreffende verschillende soorten eikenhout

	Am. rood eiken	Am. wit eiken	Zomereik e.a. Europese eiken	
Volumegewicht luchtdroog	0,65	0,70—0,80	0,70	*Density air dry*
Duurzaamheidsklasse	III	III	III	*Durability class*
Buigvastheid	685 kg/cm²	950	722	*Bending strength*
Elasticiteitsmodulus	97 000 kg/cm²	115 000	111 000	*Modulus of elasticity*
Drukvastheid // vezel	380 kg/cm²	467	502	*Compression strength parallel to fibre*
Drukvastheid ⊥ vezel	64 kg/cm²	79	73	*Compression strength perpendicular to fibre*
Hardheid kops	425 kg	610	485	*Endside hardness*
Hardheid langs	390 kg	520	265	*Side hardness*
Afschuifvastheid	88 kg/cm²	125	38 radiaal 59 tangentieel	*Shearing resistance*
Splijtvastheid	62 kg/cm²	80	38 radiaal 59 tangentieel	*Cleavage resistance*
Schokweerbaarheid	IV	III—IV	III—IV	*Impact bending strength*
	Red oak	*White oak*	*Quercus robur a.o.*	

TABLE 36. *Technical data of the timber of three oak species*

Resumerend kunnen enkele conclusies worden genoemd van BAUER en GÖHRE met betrekking tot de gebruiksmogelijkheden van dit hout.

Behalve de reeds eerder genoemde bruikbaarheid van het dunningsmateriaal voor bonestaken, weidepalen e.d. wordt verder het dikkere hout bruikbaar geacht voor de bouw van trappen, deuren, raamkozijnen, deurposten, drempels, parketvloeren, lambrizering, karren, wagens, wielen, stelen van werktuigen, speelgoed, vloeren van treinwagons en voor nog vele andere doeleinden.

Beide onderzoekers achten dit hout minder bruikbaar voor de meubelindustrie. In de U.S.A. evenwel begint men de laatste jaren ook in de meubelindustrie dit hout meer te waarderen als zijnde veel beter dan het hout van "white oak". De vraag naar AE-hout neemt daar dientengevolge sterk toe (LEWIS).

BAUER concludeert ". . . . dasz wegen der Beschaffenheit des Holzes der Anbau der Roteiche nicht geschränkt zu werden braucht".

De „Commissie inzake het gebruik en de verwerking van inlands hout in Nederland" (JAGER GERLINGS, 1944) heeft uitvoerige gegevens verzameld betreffende de technische toepassing van deze houtsoort in de praktijk; ook in de meubelindustrie is men volgens dit rapport over het algemeen over deze houtsoort goed te spreken. De Commissie adviseert dan ook de aanplant van deze boomsoort op daartoe geschikte gronden uit te breiden. TE WECHEL (1945) acht het bovendien niet onwaarschijnlijk, dat dit hout op den duur meer zal worden gewaardeerd.

De laatste jaren behoorden ook de Nederlandse mijnen evenals de Westduitse tot de afnemers van het "Amerikaanse-eiken"-hout. Wil deze afzet voor Nederland evenwel behouden blijven, dan zal door de leverancier extra aandacht moeten worden besteed aan de rechtheid en verdere afwerking der paaltjes. Hieromtrent hebben de mijnen bij vorige leveranties reeds vele klachten geuit. Dit geldt zowel voor het "Amerikaanse-eiken"-hout als voor het inlandse eikenhout, die bij de mijnen administratief in één rubriek zijn ondergebracht. Indien daarin geen verbetering komt, moet worden gevreesd, dat dit afzetgebied verloren gaat.

Als conclusie kan naar aanleiding van het bovenstaande worden gesteld, dat economisch gezien — zowel in het nationale als in het particuliere belang — *Quercus borealis* op gelijkwaardige gronden, waar men cultures met loofhoutsoorten wenst, als houtproducent de voorkeur verdient boven *Quercus robur*. Hierbij wordt in aanmerking genomen:

1. dat de vraag naar hout, bruikbaar voor verschillende doeleinden, in Nederland groot is (geschat huidig verbruik ongeveer 5 500 000 m^3 rondhout per jaar);
2. dat de houtproduktie in Nederland zelf in verhouding gering is (circa 12% van de behoefte), waardoor verreweg het grootste gedeelte van de houtbehoefte door invoer moet worden gedekt;
3. dat dientengevolge een snelle produktie van een technisch goed bruikbare houtsoort gewenst is;
4. dat *Quercus borealis* door zijn belangrijk kortere omlooptijd met een absoluut hogere houtproduktie per stam en per hectare volgens verwachting een aanzienlijk hogere rentabiliteit heeft dan *Quercus robur*.

Tot op heden zijn nog geen exacte gegevens bekend ten aanzien van de werkelijke rentabiliteit van cultures met *Quercus borealis*, omdat een rationele

cultuur van grote complexen nog niet bestaat, althans nog te jong is.

Met betrekking tot de cultuur van *Quercus borealis* en *Quercus alba* in het oostelijke gedeelte van de Verenigde Staten en in het bijzonder in het merengebied kan worden opgemerkt, dat de Amerikaanse bosbouwer geen enkel motief aanwezig acht om bij zijn bosbouwkundige behandeling de "white oak" een voorsprong te geven boven de "red oak". De "red oak" geeft veel eerder en ook belangrijk grotere opbrengsten. De mindere kwaliteit van het hout van de "red oak" in vergelijking met de "white oak", zo men al een verschil in kwaliteit aanwezig zou achten, neemt hij hierbij gaarne voor lief.

VIII. SAMENVATTING EN CONCLUSIES

1. Bij het huidige, maritieme klimaatstype ligt Nederland van nature in het gebied van de bosformaties met winterkale loofhoutbossen.
   Door cultuurmaatregelen werd vooral in de 19e eeuw dit algemene karaktertype zeer sterk aangetast en wel door een zeer grote uitbreiding van het naaldhoutareaal. Dit areaal bedroeg in 1939/1942 69,3% van de totale bosoppervlakte. Hiervan bestond 55% uit opstanden van groveden, die van nature inheems is gebleken in gebieden met een meer continentaal klimaat.

2. Op het einde der 19e eeuw kwam er een reactie op deze wel zeer sterke uitbreiding van het naaldhoutareaal. Gezocht werd naar loofhoutsoorten, die zowel wat betreft hun eisen aan de groeiplaats als hun opbrengsten minstens overeenkwamen met de groveden. *Quercus borealis* MICHX *f.* leek zeer geschikt, enerzijds als vervanger van de groveden vanwege zijn snelle groei, eisen aan de bodem, kwaliteit van het hout, anderzijds ook vanwege zijn invloed op de bodem.

3. Door ongelijke ervaringen met *Quercus borealis* in W.-Europa, vaak wegens onbekendheid met de meest gewenste cultuurmethode (heesterbossen tegenover zaaibossen), ontstond in de loop der jaren een verschil in waardering voor deze houtsoort. De meningen verschilden zeer veel betreffende de vereiste groeiplaats (vochtige of droge, voedselarme of voedselrijke grond), betreffende zijn kwaliteit als grondverbeteraar (goede of slechte humificering van het strooisel) en betreffende de wijze van opstandsaanleg en -verzorging.

4. Het doel van dit onderzoek is na te gaan of *Q. borealis* een houtsoort is, die voor de Nederlandse bosbouw aanbeveling of voorkeur verdient zowel vanwege zijn eisen aan als zijn invloed op de groeiplaats, alsmede vanwege zijn produktie en de kwaliteit van het hout.

5. Bij de algemeen botanische en systematische beschrijving wordt onder meer besproken de nomenclatuurverwarring van *Q. borealis* MICHX *f.* (= *Q. rubra* DUR.) en *Q. falcata* MICHX (= *Q. rubra* L.). Het bestaan van *Q. borealis* MICHX *f.* var. *maxima* ASHE als genotype wordt betwijfeld, evenals de juistheid om de soortnaam *rubra* weer in de plaats te stellen van *borealis*.

6. Het natuurlijke verspreidingsgebied van *Q. borealis* in het oostelijke gedeelte van de Verenigde Staten is zeer uitgestrekt. Deze houtsoort is daar zeer belangrijk; hij wordt zelden in éénsoortige opstanden aangetroffen.

Zijn beste groeiprestaties worden waargenomen op goed vochthoudende gronden. De klimatologische verschillen zoals temperatuur en neerslag zijn binnen dit uitgestrekte areaal groot.

7. Het onderhavige ecologische onderzoek geschiedde vergelijkend tussen eensoortige opstanden van *Q. borealis* MICHX *f.* en de in Nederland van nature inheemse houtsoort *Q. robur* L.

8. Het onderzoek naar de groeiplaatsfactoren omvatte:

   a. De *biotische* factoren: biologische activiteiten van en onder invloed van beide houtsoorten.

   b. De *edafische* factoren: de betrekking tussen de respectieve houtsoorten en de fysische en chemische eigenschappen van de bodem.

   c. De *klimatologische* factoren: klimaatsvergelijking tussen Nederland en het natuurlijke verspreidingsgebied van *Q. borealis.* Ook de lichthuishouding in beide soorten opstanden werd bij het onderzoek betrokken.

9. Het vergelijkende onderzoek geschiedde op zeven groeiplaatsen. Bovendien werden nog waarnemingen verricht op andere vergelijkbare objecten en in 11 opstanden, alleen bestaande uit *Q. borealis.* Er kon in Nederland slechts een beperkt aantal objecten worden gevonden, die aan de voor dit vergelijkende onderzoek gestelde eisen voldeden.

10. Bij de biotische groeiplaatsfactoren werd het onderzoek gericht op:

    a. De wortelontwikkeling

    De A_0- en de humusrijke A_1-laag van het bodemprofiel worden door *Q. borealis* zeer intensief met haarwortels doorworteld. Op grotere diepten heeft *Q. borealis* echter geen sterkere wortelontwikkeling dan *Q. robur.* Laatstgenoemde houtsoort heeft een verticaal gericht hoofdwortelsysteem, terwijl *Q. borealis* een meer horizontaal gericht zijwortelstelsel met vlakstrijkende zijwortels opbouwt.

    b. Het blad en het strooisel

    Het stiksofgehalte van AE-strooisel is lager dan dat van ZE-strooisel. Stikstofbemesting stimuleert de afbraak van AE-strooisel. AE-strooisel heeft een hoger hars- en wasgehalte en een hoger percentage ruwvezel. De humificatie en de mineralisatie van AE-strooisel geschieden minder snel dan van ZE-strooisel. Relatief de snelste afbraak van AE-strooisel vindt plaats op de proefperken te Nieuwenhagen en in de Onzalige Bossen.

    De bladproduktie in AE-opstanden is groter dan in ZE-opstanden.

c. De bodemfauna

In AE-opstanden bevindt zich kwantitatief minder macro-bodemfauna van primair belang voor strooiselafbraak. Te Middachten, Nieuwenhagen en in de Onzalige Bossen is het aantal *Lumbricidae* in de AE-opstanden groter dan in de ZE-opstanden. Het eventuele kwantitatieve verschil in aanwezigheid van *Lumbricus rubellus* — een worm, die de karaktervorm is van de fauna van loofhoutstrooisel — in de respectieve opstanden wordt in het algemeen niet bepaald door het soort van een van deze twee strooiselsoorten.

d. De secundaire vegetatie

In AE-opstanden is de bedekkingsgraad kleiner dan in ZE-opstanden. Voor de ontwikkeling van de bodemflora zijn de dikte van de strooisellaag en de menging van het organische materiaal met de minerale ondergrond factoren van grote betekenis, evenals de hoeveelheid geproduceerd strooisel.

e. De biologische bodemactiviteit

In de AE-opstanden is deze niet in die mate ontwikkeld als in de ZE-opstanden. Bij de onder 10 *b* genoemde opstanden vindt men relatief de gunstigste ontwikkeling in de AE-opstanden.

11. Van de edafische groeiplaatsfactoren werden onderzocht:

a. De granulaire samenstelling

De grond van de proefperken te Middachten, Nieuwenhagen en in de Onzalige Bossen bevat het hoogste percentage anorganische bestanddelen <0,090 mm.

b. De structuur

De samenhang in de bovenste profiellaag van de bodem (5 en 10 cm) is in AE-opstanden groter dan in ZE-opstanden. Dit wordt veroorzaakt door een sterkere haarwortelontwikkeling in deze laag in de AE-opstanden. Er bleek geen verschil in kruimelstructuur te bestaan tussen beide soorten opstanden in de bovenste profiellaag.

c. De aërati$_e$

Er bestaat ten aanzien hiervan geen uitgesproken verschil tussen de bovenste profiellagen (7,5 en 15 cm) in beide soorten opstanden.

d. De vochthuishouding

Er werd geen verschil gevonden in vochtverbruik tussen beide soorten

opstanden. Voor een onderzoek naar vochtverbruik door opstanden in het algemeen en op grote schaal is nog geen goed bruikbare methodiek bekend. Het vochtgehalte van de aggregaten in de bovenste profiellaag bleek in de AE-opstanden lager te zijn dan in de ZE-opstanden. *Quercus borealis* heeft in de U.S.A. de beste groeiprestaties op goed vochthoudende gronden.

e. De chemische grond- en strooiselanalyses

AE-strooisel is enigszins zuurder dan ZE-strooisel. Op gronden met een grotere veldcapaciteit neemt *Q. borealis* meer asbestanddelen op dan *Q. robur*. De bemestende waarde van ZE-strooisel bleek te Buunderkamp en Delden groter te zijn dan van AE-strooisel. In vergelijking met andere houtsoorten zijn er geen grote verschillen tussen beide strooiselsoorten met betrekking tot de samenstelling van de minerale bestanddelen.

12. Het onderzoek van de klimatologische groeiplaatsfactoren omvatte:

a. Het klimaat

Vanwege het grote klimatologische aanpassingsvermogen van *Q. borealis* is de cultuur van deze houtsoort klimatologisch ook in Nederland mogelijk. De verhouding van neerslag en verdamping bepaalt in het algemeen mede de keuze van de grondsoort voor AE-cultures. In Nederland is deze verhouding gedurende de vegetatieperiode kleiner dan in het natuurlijke verspreidingsgebied. Daarom is cultuur op gronden met een goed vochthoudend vermogen gewenst. De transpiratie-fysiologie van *Q. borealis* maakt het mogelijk om bij afnemend vochtgehalte van de bodem ook de transpiratie te verminderen. Cultures van *Q. borealis* op drogere gronden behoren waarschijnlijk hierdoor ook tot de mogelijkheden. Waar *Q. borealis* in vergelijking met *Q. robur* van nature een "kortere-dag"-soort kan worden genoemd, heeft eerstgenoemde in West-Europa relatief gunstigere voorwaarden voor houtproduktie aangetroffen.

b. Het licht

In de onderzochte opstanden is het licht niet die factor, die een geringere ontwikkeling van de vegetatie in AE-opstanden veroorzaakt.

13. Wat de economische betekenis betreft, kan worden opgemerkt, dat de totale houtproduktie van *Q. borealis* belangrijk groter is dan die van *Q. robur*. Relatief heeft *Q. borealis* ook waardevoller hout per stam, terwijl zijn economische omlooptijd belangrijk korter is. De technische bruikbaarheid van het AE-hout is geen beperkende factor voor een eventuele uitbreiding van AE-cultures.

14. Uit het onderzoek komen de volgende conclusies naar voren:

a. *Q. borealis* heeft voor de Nederlandse bosbouw een grote betekenis, in het bijzonder voor de betere gronden met een goed waterhoudend vermogen.

b. Door zijn groot aanpassingsvermogen is *Q. borealis* eventueel ook bruikbaar voor de minder goede en drogere gronden.

c. *Q. borealis* is minder geschikt voor verbetering van gedegenereerde of gedegradeerde gronden of voor bodemverzorging op betere gronden. Hiervoor dienen in het algemeen houtsoorten gebruikt te worden met een lagere C/N-verhouding van het strooisel, zoals b.v. els, acacia en vogelkers. Menging met deze laatste soorten in eikenopstanden kan ook aanbeveling verdienen.

d. *Q. borealis* levert bezwaren op voor individuele menging, in het bijzonder op arme en droge gronden. Alleen groepsgewijze menging is gewenst.

e. Onderzaaiing van grovedennenopstanden met *Q. borealis* voor bodemverzorging heeft geen zin. Dit kan alleen zijn nut hebben, indien men op deze wijze de naaldhoutopstand wil hervormen in een AE-opstand. Deze hervorming dient dan tijdig te geschieden.

f. Het is in strijd met de groei-eisen en de groei-eigenschappen van *Q. borealis* om dit soort opstanden aan te leggen door middel van heesterbeplantingen. *Q. borealis* dient evenals andere eikensoorten in zijn jeugd in dichte sluiting op te groeien om door sterke selectie een goede opstand te kunnen vormen.

SUMMARY

A COMPARATIVE ECOLOGICAL STUDY IN STANDS OF *QUERCUS BOREALIS* MICHX *f.* AND *QUERCUS ROBUR* L.

1. Until the end of the 18th century nearly the whole of the Dutch forest area was composed of natural associations of broad leaved trees with oak and birch as the main species. However, at the end of the 18th century and in the 19th century a disproportionate expansion of cultures with coniferous trees set in. Our two indigenous oak species, *Quercus robur* L. and *Quercus petraea* LIEBL., two excellent, but very slow-growing timber trees were usually uneconomical on the poor and dry forest soils of the Netherlands.
   In 1939/1942 69.3 per cent of the entire Dutch forest area was composed of coniferous trees of which 55 per cent with monocultures of Scots pine (*Pinus silvestris* L.). This species is not indigenous in the present maritime climate of Western Europe. It prefers naturally the continental climate of Northern and Eastern Europe and Asia.

2. At the end of the 19th century a reaction to this strong expansion of the cultivation of this coniferous tree set in. Dutch foresters became more interested in broad leaved trees. Among other things a continuing degradation of the sites was feared, caused by a bad decomposition of the litter of Scots pine and an accumulation of raw humus in this climate and on the poor Dutch forest soils. They became very much interested in an exotic broad leaved species, *Quercus borealis* MICHX *f.*, also a representative of the genus *Quercus* which is nearest to the natural associations in the Netherlands. *Q. borealis* was known as a fast-growing species.

3. Because of unequal experiences with *Q. borealis* in Western Europe caused by ignorance of the best cultivation method of this tree and its demands on soil quality a difference of appreciation arose in the course of years. Opinions widely differed as regards the site required, and its influence on the site, also concerning the formation (sowing or planting) and maintenance of the *Q. borealis* stands.

4. The purpose of this study is to investigate whether *Q. borealis* is a species suited for the relatively poor Dutch forest soils in relation to the cultivation of our indigenous oak species. The problem is also to consider whether this species should be recommended for extended cultivation in the Netherlands with regard to its demands on the soil and its influence on the site. Should it also be recommended considering its timber production and timber quality?

5. There has been some confusion as regards the correct name of *Q. borealis* MICHX *f.* (= *Q. rubra* DUR.) and *Q. falcata* MICHX. (= *Q. rubra* L.). Moreover, several taxonomists differentiate between *Q. borealis* (northern red oak) and the subspecies *Q. borealis* var. *maxima* (eastern red oak). However, in its habitat there seems to be no reason to maintain such a questionable differentiation. It is also doubtful if it is correct to nominate the species *Q. borealis Q. rubra* in the future.

6. In its habitat the northern red oak is the most important species of the red oaks. This species originates from the East American hardwood area. Its habitat is very extensive. The precipitation and temperature vary very much in such an extensive area. Northern red oak makes its best growth in the U.S.A. on sites having a favourable moisture regime. In the U.S.A. it is seldom found in pure stands.

7. This ecological study was a comparative investigation between monocultures of *Q. borealis* and the indigenous oak species *Q. robur.*

8. This study is made with regard to:

   I. The biotic factors of the sites and stands

      a. the root development

      b. the leaves and the decomposition of the litter

      c. the fauna of the soils

      d. the flora

      e. the biological soil activity

   II. a. The physical factors of the sites, such as the mechanical composition and the humus content, the water and air content, an analysis of pore-volume, the pressure resistance, a determination of the CO_2-content of the upper layer, a wet-aggregate analysis, etc.

      b. The chemical factors such as the chemical composition of soil and litter.

   III. The climatological factors.
   A comparison of climates between the provenance area of *Q. borealis* and the Netherlands.

   IV. The economic value of *Q. borealis* stands were compared with *Q. robur* stands as regards timber production, quality of timber, etc.

9. The comparison was executed on 7 sites. Moreover the general ecological situation in 11 monocultures of *Q. borealis* was studied. Also in Germany two comparative sample plots were visited once, viz. at Treis and Velen.

On all sample plots the timber production was studied. Other sample plots were used for a few special studies. It was very difficult to find in the Netherlands a sufficient number of sample areas with both stands on the same sites, of the same age, with the same soil preparation, with the same foregoing crops before the stands were formed, both stands sown, not planted.

10. Biotic factors.

a. *Root development:* In the upper layer of the profile, in the A_0- and the A_1-layer, the root development of *Q. borealis* is in general much more intensive than that of *Q. robur*. This especially applies to the hair roots. Deeper down in the profile there is little or no difference between the two oak species as far as root development is concerned. The latter has a more vertically directed main root system in contrast with *Q. borealis*, which has a more horizontally directed system with side-roots in the upper layers.

b. *Leaf and litter:* The litter of *Q. borealis* is not decomposed as fast as the litter of *Q. robur*, neither under natural conditions, viz. in stands, nor in the open air. The C/N-ratio of the litter of *Q. borealis* is higher than this ratio of the litter of *Q. robur*, the nitrogen content smaller. This ratio is not constant for each species, but may vary according to site and from year to year. The resin and wax content and crude fibre percentage of the litter of *Q. borealis* is higher than of *Q. robur*. The leaf production with regard to the total surface thereof is larger in *Q. borealis* stands, and so is, in consequence, the soil covered by the litter.
A dressing of nitrogen will stimulate the decomposition of the litter of *Q. borealis*.

c. *Fauna of soils:* The fauna of primary importance for the disintegration and decomposition of the litter had often not developed to the same degree in the *Q. borealis* stands as in the *Q. robur* stands. The total number of individuals was in some sample plots smaller in the *Q. borealis* stands than in the *Q. robur* stands.
However, there are very important exceptions, such as the presence of earth worms in the stands at Middachten, Nieuwenhagen and in de Onzalige Bossen. The difference in presence of *Lumbricus rubellus* in both stands on different sites is not caused by the origin of the litter.

d. *Flora in stands:* In general the flora in the *Q. borealis* stands is both quantitatively and qualitatively of less importance than in the *Q. robur* stands. The reduced development in the *Q. borealis* stands is caused by a more compact structure of the litter under the influence of a marked

hair root development in this layer; in respect of this difference in flora development the difference of litter production and the mixture of the organic material and the mineral soil particles are likewise of importance. The reduced development in the *Q. borealis* stands is considered favourable, especially for Dutch forests, which — as said before — generally grow on poor and dry soils.

e. *Biological soil activity:* The sites with the largest percentage of soil particles in the smaller diameter classes viz. at Nieuwenhagen and in de Onzalige Bossen show the most favourable soil activity as compared with all other *Q. borealis* stands. The biological soil activity is not as well developed in the *Q. borealis* stands as in the *Q. robur* stands.

11. Edaphic factors.

a. *Mechanical composition of soils:* The soils at Middachten, Nieuwenhagen and in de Onzalige Bossen contain relatively the highest percentage of mineral particles <0.09 mm diameter.

b. *Structure:* The upper layers (5 and 10 cm depth) according to measurements with the aid of a probe are more coherent in the *Q. borealis* stands than in the *Q. robur* stands, due to more intensive rooting per unit of volume.
Neither a pore-analysis after SCOFIELD nor a wet-aggregate analysis after TIULIN—MEYER shows any significant difference in structure of the upper layers of the profiles in either type of stand.

c. *Soil aeration:* As appears from measurements of the carbon dioxide content of the profile layers at 7.5 and 15 cm depth, there is no difference in soil aeration in either type of stand. The possibilities for the development of soil organisms, in so far as they are dependent on soil aeration, seemed to be equal.

d. *Water relations:* The water requirements of both oak species were studied. The difficulty of this investigation was to find a suitable and good method to determine the water requirements of both oak types in all stands. By the method actually applied there was no significant difference in the water requirements of either type of oak. The moisture content of the aggregates in the *Q. borealis* stands is less than in the *Q. robur* stands. *Q. borealis* makes its best growth on well-drained, moist sites and has more satisfactory growth on sandy soils in the northern part of the U.S.A. than in the southern part, largely because of the more favourable precipitation-evaporation ratio. Transpiration-physiology of *Q. borealis* makes its growth on drier sites also possible.

e. *Chemical soil and litter analysis:* The freshly fallen leaves of *Q. borealis* are somewhat more acid than the litter of *Q. robur*, but the upper layer of the profile in the *Q. borealis* stands is not influenced by this greater acidity of the litter. The ash content of the leaves of *Q. borealis* is, on soils with a higher field capacity, greater than the ash content of the *Q. robur* leaves. In comparison with other tree species the differences in the composition of the ash content of these oak species are small and of no importance.

12. Climatological factors.

a. *Climate:* This species has a great adaptability with regard to differences in temperature as well as in precipitation. There is no region in the habitat of the species in the U.S.A., where all climatological factors are the same as in the Netherlands. Because of its great adaptability and the different climates in its habitat and with regard to the climate in the Netherlands it should follow that this climate is suited for *Q. borealis*. The general moisture situation in the Netherlands as determined by precipitation and temperature is, in a moisture-holding soil, suitable for *Q. borealis*. The transpiration-physiology of *Q. borealis* makes a smaller transpiration on drier sites possible.
Whereas the day length of its habitat during the growing season is shorter than in the Netherlands, *Q. borealis* has in the Netherlands relatively more favourable conditions for timber production than in the U.S.A.

b. *Light:* The influx of light is in all sample areas greater in the *Q. borealis* stands than in the *Q. robur* stands. The number of trees in the former stands is smaller than in the latter. This will be one reason for the difference in influx of light in these stands; on the other hand it seems unlikely that light is the cause of the difference in flora development in the two stands on the sample plots.

13. Economic significance.

The total timber production of *Q. borealis* stands is far more considerable than the production of *Q. robur* stands; in the former stands the present volume is larger than that of the latter, on the sample plots the yields from thinnings are also larger in the *Q. borealis* stands. The economic and also the biological maturity of *Q. borealis* (about 90—100 years) is much shorter than the maturity of *Q. robur* (at least 150 years). The technical usefulness of the timber is sufficient to overcome objections to its cultivation on a larger area in Western Europe. Since the need for timber in the Netherlands is very great (consumption about 200 million cu. feet, of which only about 12 per cent is home-grown), *Q. borealis* is a very useful hardwood species for Dutch forestry because of its relatively rapid production of utilisable timber.

14. Conclusions.

a. *Q. borealis* is for Dutch forestry a very useful hardwood species especially on well-drained, moist sites.

b. The cultivation of this species is also possible on less rich and drier soils because of its great adaptability.

c. This species is less suited for the improvement of degraded soils, nor is it suited for nursing better soils. Other trees with a lower C/N-ratio of the litter may be cultivated for this purpose.

d. Red oak can only be sown in very dense stands and is unsuited for individual mixing in other stands, particularly on poor and dry soils.

e. Undersowing in second growth in stands of Scotch pine is also useless as a measure of nursing. It may be useful if the purpose is to cultivate afterwards *Q. borealis* stands. This reform has to be carried out in good time.

f. It is contrary to its growing requirements and growing qualities to plant *Q. borealis*. Red oak should only be sown in very dense stands (12—15 hl of acorns per hectare); from the outset SCHÄDELINS „Auslesedurchforstung" must be very consistently applied in these stands.

LITERATUUR

AALTONEN, V. T. 1948 Boden und Wald, Berlin.

— 1950 Die Blattanalyse als Bonitierungsgrundlage des Waldbodens. *Zeitschr. f. Pflanzenern., Düng. u. Bodenk. 50*, p. 17—25.

ALBERT, K. und H. PENSCHUCK 1926 Über den Einflusz verschiedener Holzarten auf den Lockerheitsgrad des Waldbodens. *Zeitschr. f. Forst- u. Jagdwesen 58*, p. 181—187.

ALWAY, F. J., T. E. MAKI and W. J. METHLEY 1934 Composition of the leaves of some forest trees. *Am. Soil Survey Ass. Bull. 15*, p. 81—84.

AMBERG, R. 1948 Mischkulturen auf der Kahlfläche. *Allg. Forstzeitschr. 6*, p. 61—64.

AREND, J. L. and O. JULANDER 1948 Oak Sites in the Arkansas Ozarks. *Univ. of Arkansas Coll. Bull. 484.*

BADOUX, H. 1932 Die forstlich wichtiger exotischen Holzarten in der Schweiz. *Mitt. d. Schweiz. Zentr. f. d. forstl. Versuchsw. 17*, p. 377—438.

BARR, P. M. 1930 The effect of soil on the establishment of spruce reproductions in British Columbia. *Bull. Yale Univ. School Forestry 26.*

BAUER, FR. 1953 Die Roteiche, Frankfurt.

— 1954 Der Anbau der Roteiche auszerhalb des Waldes. *Die Holzzucht 8*, p. 1—4.

BAUMBACH, VON 1924 Erfahrungen mit dem Anbau fremdländischer Holzarten in der Provinz Hessen-Nassau. *Mitt. d. D.D.G. 34*, p. 19—32.

BECK 1933 Anbauversuche mit ausländischen Holzarten in der Staatsoberförsterei Hambach bei Jülich. *Mitt. d. D.D.G. 45*, p. 311—319.

BEVERSLUIS, J. R. 1936 Bosbouwkundige gegevens omtrent de Amerikaanse eik. *Ned. Bosb. Tijdschr. 8*, p. 85—87.

— 1953 Chemische bestrijding van onkruid en ongunstige opslag in onze bossen. *Ned. Bosb. Tijdschr. 25*, p. 248.

BODEN 1924 Anbauversuche mit ausländischen Holzarten im akademischen Lehrrevier Freienwalde a.O. 1883—1921. *Mitt. d. D.D.G. 34*, p. 32—54.

BÖHM, B. 1922 Ergebnisse des Ausbaus ausländischer Holzarten in den ostpreuszischen Staatswaldungen. *Mitt. d. D.D.G. 34*, p. 194—210.

BOOM, B. K. 1949 Nederlandse Dendrologie, Wageningen.

BORNEBUSCH, C. H. 1932 Das Tierleben der Waldböden. *Forstw. Centr. 76*, p. 253—266.

— 1943 Forskellige bladartes forhold till omsaetningen i skovjord. *Det forstl. forsogsv. i Danmark XVI*, 2e Partie, p. 265—272.

BOUDRU, M. 1947 Influence des essences sur le pouvoirtampon de la couverture morte et du sol.

— 1947 A propos de certaines propriétés des feuilles et aiguilees mûres de nos arbres forestiers en liaison avec leur pouvoir améliorant.*Comm. St. de Recherches de Groenendael.*

BRANTSMA, W.	1939	Bodemtoestand onder Amerikaanse eik. *Ned. Bosb. Tijdschr. 11*, p. 513—514.
BRAUN—BLANQUET, J.	1932	Plant sociology, the study of plant communities, New York and London.
BRUIN, P.	1952	Het belang van land-, tuin- en bosbouw bij lysimeteronderzoek. *Versl. Techn. Bijeenk. Comm. hydr. onderz. T.N.O. 1—6*, p. 154—163.
BRÜCKNER, E. und R. JAHN	1932	Über Wurzelausbildung verschiedener Holzarten in Böden des ostthüringischen Buntsandsteingebietes. *Thar. Forstl. Jahrbuch 83*, p 150—171.
BÜHLER, A.	1922	Waldbau, Stuttgart.
CHANDLER JR., R. F.	1941	The amount and nutrient content of freshly fallen leaf litter in the hardwood forests of central New York. *Journ. Amer. Soc. of Agronomy 33*, p. 859—871.
COSTER, CH.	1932	Wortelstudiën in de tropen. *Landbouw 8.*
—	1933	Wortelstudiën in de tropen. *Landbouw 9.*
COURT, W. DE LA	1889	Iets over de Amerikaanse eiken. *Tijdschr. Ned. Heide-Mij 1*, p. 110—114.
DELEVOY, G.	1937	Le Dilserbosch. *Bull. Société Centrale forestière de Belgique 44*, p. 435—456, 501—515.
DENGLER, A.	1930	Waldbau auf ökologischer Grundlage, Berlin.
DIETERICH, V.	1923	Ergebnisse der wiederholten Aufnahme von Versuchsflächen fremdländischer Holzarten. *Allg. Forst- und Jagdzeitung 99*, p. 131—137.
DISSEL, E. D. VAN	1947	Een mooie Amerikaanse eik. *Tijdschr. Ned. Heide-Mij 58*, p. 269.
DITTMAR, H.	1921	Der Waldbau, Neudamm.
EBERMAYER, E.	1876	Die gesammte Lehre der Waldstreu mit Rücksicht auf die chemische Statik des Waldbaues, Berlin.
—	1890	Untersuchungen über die Bedeutung des Humus als Bodenbestandteil und über den Einflusz des Waldes, verschiedener Bodenarten und Bodendecken auf die Zusammensetzung der Bodenluft. *Allg. Forst- und Jagdzeitung 66*, p. 161—175.
FÉHER, D.	1935	Der periodische Kreislauf des Phosphors in den Waldböden. *Silva 6*, p. 41—44.
FRANSEN, J. J.	1942	*1.* De invloed van de fauna op de bodemvorming. *Tijdschr. Ned. Heide-Mij 53.*
—	1943	*2. Idem. 54.*
FRANZ, H. und L. LEITENBERGER	1948	Biologisch-chemische Untersuchungen über Humusbildung durch Bodentiere. *Österr. Zoöl. Zeitschr. 1*, p. 498—518.
FREI, E.	1946	Eine Klassifikation von Wald- und Freilandhumus auf morphologischen und chemischen Grundlage. *Schweiz. Zeitschr. f. Forstwesen 97*, p. 413—431.
FULLER, G. D.	1914	Evaporation and soil moisture in relation to the succession of plant associations. *Bot. Gaz. 58*, p. 193—234.
FUNKE, G. L.	1943	Experimentele Plantensociologie, Gorinchem.
GAST, P. R.	1937	Contrasts between the soil profiles under pines and hardwoods. *Journ. Forestry 35*, p. 11—16.
GEVORKIANTZ, S. R. and H. F. SCHOLZ	1944	Determining site quality in understocked oak forests. *Journ. Forestry 42*, p. 808—813.

GEVORKIANTZ, S. R. and H. F. SCHOLZ 1948 Timber Yields and possible returns from the mixed oak farmwoods of south-western Wisconsin. *U.S. Forest Service, Publ. 521.*

GOEDEWAAGEN, M. A. J. 1942 Het wortelstelsel der landbouwgewassen. 's-Gravenhage.

— 1949 Een en ander over de methodiek van het wortelonderzoek op bouw- en grasland. *Maandbl. Landbouwvoorlichtingsd. 6*, p. 194—200.

GÖHRE, K. und E. WAGENKNECHT 1955 Die Roteiche und ihr Holz, Berlin.

GOOR, C. P. VAN 1951 De productiecapaciteit van de zandige bruine bosgronden. *Meded. Bosb. Proefst. T.N.O. 9.*

— 1952 Bewerking en vruchtbaarheid van droge bosgronden. *Uitv. Versl. Bosb. Proefst. T.N.O. 2.*

— 1952 Een kwantitatieve methode voor het bepalen van de biologische bodemactiviteit. *T.N.O.-Nieuws 7*, p. 11—14.

— 1953 Grondbewerking en diagnose. *Ned. Bosb. Tijdschr. 25*, p. 90—112.

GRAFF, O. 1953 Bodenzoölogische Untersuchungen mit besonderer Berücksichtigung der terrikolen Oligochaeten. *Zeitschr. f. Pflanzenern., Düng. u. Bodenk., 61*, p.72-77.

GROSZKOPF, W. 1950 Bestimmung der charakterischen Feinwurzelintensitäten in ungünstigen Waldbodenprofilen und ihre oekologische Auswertung. *Mitt. Bundenanst. f. Forst- u. Holzwirtsch. 11.*

HENRY, E. 1908 Les sols forestiers, Paris.

HESSELMAN, H. 1926 Studier över barrskogens humustäcke, dess egenskaper och beroende av skogsvården. *Meddel. f. Statens Skogsförsöksanstalt 22*, p. 169—552.

HOLLAND, H. 1912 Die Entwicklung und der Stand der Anbauversuche mit fremdländischen Holzarten in den Staatswaldungen Württembergs. *Mitt. d. D.D.G. 24*, p. 20—54.

HOUBA, J. 1887 Les chênes de l'Amérique septentrionale en Belgique, Hasselt.

HOUTZAGERS, G. 1938 De Amerikaanse eik. *Tijdschr. Ned. Heide-Mij 49*, p. 22—26; p. 117—119.

— 1948 1949 Bosbouwkundig onderzoek. *Tijdschr. Ned. Heide-Mij 59; 60.*

— 1954 Houtteelt der gematigde luchtstreek, Dl. I en Dl. II (1956), Zwolle.

— en M. DE KONING 1943 De Boomsoorten, Arnhem.

HUDIG, J. 1944 De verhouding tussen bos en grond. Uitg. Ned. Bosb. Ver.

JAGER GERLINGS, J. H. 1944 De verhouding tussen bos en grond. Idem.

— 1944 Ervaringen met inlands loofhout in de industrie. Uitg. Comm. inzake het gebruik en de verwerking van inlands hout in Nederland.

— 1947 Waardering van de groeiplaats in de bosbouw. *Ned. Bosb. Tijdschr. 19*, p. 161—173.

— 1948 Boschbouw, Gorinchem.

KLEIN, L. 1903 Forstbotanik, Handbuch der Forstwissenschaft, Tübbingen.

KOLLMAN, F. 1951 Technologie des Holzes und der Holzwerkstoffe.
KÖPPEN, W. 1936 Das geographische System der Klimate. Handbuch der Klimatologie, Bd. I, Berlin.
KÖSTLER, J. 1950 Waldbau, Berlin.
KRAHL—URBAN, J. 1951 Waldfeldbau in einem Mittelgebirgsrevier. *Schriftenreihe der Forstl. Fakultät der Universität Göttingen, Bd. I,* Frankfurt.
KRAUSS, G. A. 1935 Humusauflage und Bodendurchwurzelung im Eibenstocker Granitgebiet. *Thar. Forstl. Jahrbuch 86,* p. 169—246.
KRÜDENER, A. VON 1934 Zur Frage der mehrstöckigen Boden. *Deutsche Forschung 24,* p. 116—133.
KUBIËNA, W. L. 1938 Micropedology, Ames Iowa.
KÜHNELT, W. 1950 Bodenbiologie, Wien.
LAITAKARI, E. 1929 The rootsystem of Pine. *Acta Forestalia Fennica 33.*
LEWIS, S. H. 1956 American Hardwoods. *The Timber Trades Journ.,* July, p. 63.
LINCKE, M. 1945 Die Umwandlung der reinen Nadelholzbestande in Mischwald, Hannover.
LINNAEUS 1753 Species Plantarum, p. 996, Dl. II, Holmiae.
LONKHUIZEN, J. P. 1924 De Houtteelt. Uitg. Ned. Heide-Mij.
LUTZ, H. J. and R. F. CHANDLER 1946 Forest Soils, New York.
LYBYE, S. 1942 Rødeg. *Dansk Skogsför. Tidskr. 27,* p. 293—325.
MAKKINK, G. F. 1949 De tensiometer, aanwijzer van de vochttoestand van de grond. *Maandbl. Landbouwvoorlichtingsd. 9,* p. 482—486.
MALSCH, F. W. e.a. 1954 De plaats van het bos in de Nederlandse samenleving. *Versl. Med. Min. Landb. Viss. Voedselvoorz.* 1954 no. 2.
MAYR, H. 1925 Waldbau auf naturgesetzlicher Grundlage, Berlin.
MICHAUX, F. A. 1812 Histoire des arbres forestiers de l'Amérique septentrionale, Paris.
— 1819 The North American Sylva, Paris and Philadelphia.
MITCHELL, H. L. 1936 Trends in the nitrogen, phosphorus, potassium and calcium content of the leaves of some forest trees during the growing season. *Black Forest Papers 1,* p. 30—44.
MULLER, P. E. 1887 Studien über die natürlichen Humusformen und deren Einwirkung auf Vegetation und Boden, Berlin.
NEDERLANDSE BOSBOUW VERENIGING 1946 Quercus borealis Michx var. maxima Ashe. Boomzaden, p. 245—250. Arnhem.
NIELSEN, P. CHR. 1953 Rødegen: Nordamerika. *Dansk Skogsför. Tidskr. 3.*
NITZSCH, W. 1925/1926 Eine Methode zur physikalischen Untersuchung von Ackerböden in natürlicher Lagerung. *Pflanzenbau 2/16,* p. 245—250.
NOORDAM, D. en S. H. VAN DER VAART—DE VLIEGER 1943 Een onderzoek naar samenstelling en betekenis van fauna in eikenstrooisel. *Meded. I.T.B.O.N. 2.*
OELKERS, J. 1937 Waldbau, Hannover.
PALMER, E. J. 1941 The red oak complex in the United States. Repr. from *The American Midland Naturalist 37/3.*

PEERLKAMP, P. K. 1948 Het meten van de bodemstructuur. *Landbouwk. Tijdschr. 60*, p. 321—338.

PENMAN, H. L. 1948 Natural evaporation from open water, bare soil and grass. *Proc. Roy. Soc. series* A, p. 193—1032.

PENSCHUCK, H. 1931 Über den Einflusz verschiedener Holzarten auf einzelne physikalische Eigenschaften leichter Waldböden. *Mitt. aus Forstwirtschaft und Forstwissenschaft 2*, p. 365—422.

— 1935 Die Anbauversuche mit ausländischen Holzarten unter Berücksichtigung ihrer Ertragsleistung. *Zeitschr. f. Forst- u. Jagdwesen 67*, p. 113—137.

POLSTER, H. 1953 Die Anwelkmethode Arlands im Blickfelde der Transpirationsphysiologie. *Arch. f. Forstwesen*, p. 384.

PRESTON, R. J. 1948 North American Trees, Ames.

RAMANN, E. 1898 Untersuchung streuberechter Böden. *Zeitschr. f. Forst- u. Jagdwesen 30*, p. 8—17; p. 290—325.

— 1898 Wandeln die Nährstoffe beim Absterben der Blätter. *Ibidem*, p. 157—167.

— 1898 Der Einflusz verschiedener Bodendecke auf die physikalischen Eigenschaften der Böden. *Ibidem*, p. 451—484.

— 1911 Bodenkunde, Berlin.

RAPPORT STUDIEGROEP BOSBOUW (C.O.P.) 1951 Amerikaanse houtsoorten voor het Nederlandse Bos. Uitg. C.O.P.

REHDER, A. 1927 Manual of cultivated trees and shrubs, en 1947, 2e uitg. New York.

RICHARD, F. 1945 Der biologische Abbau von Zellulose- und Eiweisz-Testschnüren im Boden. *Mitt. Schweiz. Anstalt f. das forstl. Versuchsw. 24.*

ROI, J. P. DU 1772 Die Harbkesche wilde Baumzucht., Dl. II, p. 265, Braunschweig.

ROGERS, W. S. 1939/1940 Rootstudies VII. A survey of the litterature on root growth, with special reference to hardy fruitplants. *Journ. Pomol. 17*, p. 67—85.

— 1939/1940 Rootstudies VIII. Apple rootgrowth in relation to rootstock, seasonal and climatic factors. *Ibidem*, p. 99—130.

ROMELL, L. 1922 Luftväxlingen i marken som ekologisk faktor. *Medd. från Statens Skogsförsökanstalt 19*, p. 125—359.

— 1928 Markluftanalyser och Markluftning. *Ibidem, 24*, p. 67—80.

— 1938 A trenching experiment in spruce forest and its bearing on problems of mycotrophy. *Svensk Botanisk Tidskr. 38*, p. 89—100.

RUBNER, K. 1934 Die pflanzengeographische und -ökologische Grundlage des Waldbaus, Neudamm.

RUSSEL, E. J. and A. APPLEYARD 1915 The atmosphere of the soil; its composition and the causes of variation. *Journ. Agric. Sci. 7*, p. 1—48.

SARGENT, C. S. 1895 The silva of North America, Boston and New York.

— 1922 Manual of the trees of North America, 2de uitg., Boston and New York.

SCHÄDELIN, W. 1942 Die Auslesedurchforstung als Erziehungsbetrieb höchster Wertleistung, Bern/Leipzig.

SCHEFFER—BOICHORST 1924 Das forstliche Vorkommen und Verhalten der Exoten in Westfalen. *Mitt. d. D.D.G. 34*, p. 250-255.

SCHENCK, C. A. 1939 Fremdländische Wald- und Parkbäume, Dl. I—III, Berlin.

SCHNUR, G. LUTHER 1937 Yield, stand and volume tables for even aged upland oak forests. *U.S.A. Dep. of Agric. Techn. Bull. 560*, Washington.

SCHOBER, R. 1952 Massentafeln zur Bestimmung des Holzgehaltes stehender Waldbäume und Waldbestände, Hannov.

SCHOFIELD, R. K. 1938 Pore-size distribution as revealed by the dependence of suction (pF) on moisture content. *Trans Int, Soc. Soil. Sci. First Comm.* A., p. 38—45.

SCHÖPFFER 1903 Ein gutes Wort für die Roteiche. *Zeitschr. f. Forst- u. Jagdwesen 35*, p. 690—696.

— 1904 Pflanzet Roteichen! *Deutsche Forstzeitung 36*, p. 885—890.

SCHREVEL, M. 1949 De ontwikkeling van Japanse lariks in eikenbezaaiingen. *Ned. Bosb. Tijdschr. 21*, p. 135—136.

SCHUFFELEN, A. C., A. R. P. JANSE en G. P. WIERSEMA 1954 Een eenvoudige methode om het koolzuurgehalte van bodemlucht te bepalen. *Landbouwk. Tijdschr. 66*, p. 36—40.

SHULL, C. A. 1932 Toxicity of root excretions. *Plants Physiol. 7*, p. 339—341.

SIPKES, C. 1938 Eiken. *Tijdschr. Ned. Heide-Mij 49*, p. 164.

SOEST, J. VAN 1952 Iets over de bosbouw langs de Moezel. *Ned. Bosb. Tijdschr. 24*, p. 278—280.

— 1953 Het inventarisatiewerk beëindigd. *Meded. Bosbouwproefstation T.N.O. 16.*

SPRANGERS, A. A. C. 1933 De economische betekenis van het bosch in Nederland. Diss. Wageningen.

STAATSBOSBEHEER 1939/1942 De Nederlandse Bosstatistiek, 's-Gravenhage.

STOCKER, O. 1929 Eine Feldmethode zur Bestimmung der momentanen Transpirations- und Evaporationsgrosze. *Ber. deutschen Botan. Gesellsch. 47*, p. 126—136.

T.N.O., HOUTINSTITUUT 1950 Eigenschappen van hout voor constructiedoeleinden. *Circulaire 14.*

THEMLITZ, R. 1953 Bewertung von Bodenanalysen zur Beurteilung forstlich genutzter Standorte. *Zeitschr. f. Pflanzenern. Düng. u. Bodenk. 61*, p. 65—71.

THORNTHWAITE, C. W. 1931 The climates of North America according to a new classification. *Geogr. Rev. XXI*, p. 633—655.

— 1948 An approach toward a rational classification of climate, *Geogr. Rev. XXXVIII*, p. 55—94.

U.S.A. DEP. OF AGRIC. 1941 Climate and Man, Washington.

U.S.A. DEP. OF AGRIC. FOREST SERVICE, LAKE STATES FOREST EXP. STA. 1953 Briefwisseling.

VALCKENIER SURINGAR, J. 1929 Die Anwendung der internationalen botanischen Nomenklaturregeln II. *Mitt. d. D.D.G. 41*, p. 29-77.

VEEN, B. 1949 Klimatologische indelingen toegepast op Nederland. *Meded. L.H.S. Wageningen 49.*

VISSER, W. C. 1952 Critische vergelijking tussen het gebruik van de lysimeter en van andere bepalingsmogelijkheden

van de waterbalans. *Versl. Techn. Bijeenk. Comm. hydr. onderz. T.N.O. 1—6*, p. 163—170.

VISSER, W. C. 1954 De waterbeheersing in de Verenigde Staten. Uitg. C.O.P.

WAGENKNECHT Zie: GÖHRE.

WASSINK, E. C. and C. VAN DER SCHEER 1951 A spherical radiation meter. *Meded. L.H.S. Wageningen 51*, p. 175—183.

WECHEL, A. TE 1945 Fijnhout, Amsterdam.

WENT, J. C. 1954 Boomziekten in de Verenigde Staten. Uitg. C.O.P.

WIEN, K. 1931 Die erste Einführung nordamerikanischer Gehölze in Europa. *Mitt. d. D.D.G. 43*, p. 95—155.

WITTICH, W. 1937 Der Einflusz der Holzart auf den Humuszustand. *Forstl. Woch.schr. Siva 25.*

— 1939 Untersuchungen über den Verlauf der Streu-
1943 zersetzung auf einem Boden mit Mullzustand.
1944 I, II, III, IV resp. *Forstarchiv. 15, 19, 20, 20.*
1944

— 1942 Natur und Ertragsfähigkeit der Sandböden im Gebiete des norddeutschen Diluviums. *Zeitschr. f. Forst- u. Jagdwesen 74*, p. 1—42.

— 1948 Die heutigen Grundlagen der Holzartenwahl, Hannover.

— 1952 Der heutige Stand unseres Wissens von Humus und neue Wege zur Lösung des Rohhumusproblemes im Walde, Frankfurt am Main.

WORMGOOR, H. J. W. 1938 De Amerikaanse eik. *Tijdschr. Ned. Heide-Mij 49*, p. 98—101.

YOUNGBERG, C. T. and H. F. SCHOLZ 1950 Relation of soil fertility and rate of growth of mixed oak stands in the driftless area of southwestern Wisconsin. *Soil Sci. Soc. of Amer. proc. 14*, p. 331-333.

ZIMMERLE, H. 1929 Erfahrungen mit ausländischen Holzarten in den württembergischen Staatswaldungen unter besonderer Berücksichtigung der Aufnahmeergebnisse von Ertragsprobeflächen. *Mitt. d. D.D.G. 41*, p. 305—342.

— 1952 Ertragszahlen für grüne Douglasie, Japaner Lärche und Roteiche in Württemberg. *Mitt. Württ. Forstl. Versuchsanstalt 9.*