

METAFOREN<sup>1</sup>  
VOOR DE WILDERNIS

*Eik, hazelaar, rund en paard*

~~BIBLIOTHEEK~~ LANDBOUWUNIVERSITEIT

POSTBUS 9100

6700 HA WAGENINGEN

NEDERLAND

Promotoren: dr. H.H.T. Prins  
hoogleraar in het natuurbeheer in de tropen en oecologie  
van vertebraten

dr. F. Berendse  
hoogleraar in het natuurbeheer en plantenoecologie

F.W.M. Vera

# Metaforen voor de wildernis

*Eik, hazelaar, rund en paard*

Proefschrift  
ter verkrijging van de graad van doctor  
op gezag van de rector magnificus,  
van de Landbouwniversiteit te Wageningen,  
dr. C.M. Karssen,  
in het openbaar te verdedigen  
op dinsdag 23 september 1997  
des middags te half twee in de Aula.

WV 944207

BIBLIOTHEEK  
LANDBOUWUNIVERSITEIT  
WAGENINGEN

Vera, Frans W.M.

Metaforen voor de wildernis. Eik, hazelaar, rund en paard.

Proefschrift, Landbouwwuniversiteit Wageningen - met literatuurreferenties - in het Nederlands met Engelse samenvatting.

ISBN 90-5485-746-3

© F.W.M. Vera, Wijk bij Duurstede, 1997

Colofon

Omslag en figuren: Duotone, Landbouwwuniversiteit Wageningen

Coördinatie: FD/IBU-Bedrijfsvoering, Ministerie van Landbouw, Natuurbeheer en Visserij.

Druk: Helton Van Haeringen & Koninklijke Drukkerij De Swart.

Alle rechten voorbehouden. Niets uit deze uitgave mag worden verveelvoudigd, opgeslagen in een geautomatiseerd gegevensbestand, of openbaar gemaakt in enige vorm of op enige wijze, hetzij elektronisch, mechanisch, door fotokopieën, opnamen of enige andere manier, zonder voorafgaande schriftelijke toestemming van de uitgever.

Voorzover het maken van kopieën uit deze uitgave is toegestaan op grond van artikel 16b Auteurswet 1912 j, het besluit van 20 juni 1974, Stb. 351, zoals gewijzigd bij Besluit van 23 augustus 1985, Stb. 471 en artikel 17 Auteurswet 1912, dient men daarvoor wettelijke verschuldigde vergoedingen te voldoen aan de Stichting Reprorecht (Postbus 882, 1180 AW Amstelveen). Voor het overnemen van gedeelte(n) uit deze uitgaven in bloemlezingen, readers en andere compilatiewerken (artikel 16 Auteurswet 1912) dient u zich te richten tot: Ministerie van Landbouw, Natuurbeheer en Visserij, Postbus 20401, 2500 EK 's-Gravenhage.

## Aan Harm van de Veen

- "De theorie heeft een subtiele maar onontkoombare greep op gegevens en observaties."
- "De grootste obstakels voor wetenschappelijke vernieuwing vormen meestal vastgeroeste ideeën, niet een gebrek aan feiten."

*Stephen Jay Gould* - Wonderlijke leven: over toeval en evolutie

# Abstract

Vera, F.W.M. (1997). *Metaphors for the Wilderness. Oak, hazel, cattle and horse.* Doctoral Thesis, Agricultural University, Wageningen, The Netherlands, 440 pp. Dutch and English summary.

This thesis is a literature study. It focuses on the theory that a climax vegetation of closed forest systems covered the lowlands of Central and Western Europe in pre-historic times before man intervened and that it would still be there had this intervention not taken place. The theory also states that man's intervention, notably the introduction of livestock, has led to the disappearance of this climax vegetation in a process known as retrogressive succession. By the grazing of livestock the forest was degraded to thorny scrub and ultimately to grassland. According to the theory, it will revert to its natural vegetation of closed forest systems once the grazing of livestock is stopped.

The problem central to this study is that literature shows that pedunculate oak (*Quercus robur*), sessile oak (*Q. petraea*) and hazel (*Coryllus avellana*) do not regenerate and cannot survive in closed forest systems while pollen analyses show that these species were present continuously in Central and Western Europe for 10,000 years since the end of the ice age. On the other hand these species do regenerate in park-like landscapes in the presence of grazing by cattle and horses, domesticated descendants of wild progenitors, and deer in so called wood-pastures.

The null hypothesis formulated in this thesis is that pedunculate oak, sessile oak and hazel have survived in the closed forest systems in the lowlands of Central and Western Europe and that the grazing of the indigenous large herbivores, such as aurochs (*Bos primigenius*), tarpan or European wild horse (*Equus przewalski gmelini*), European bison (*Bison bonasus*), Elk (*Alces alces*), red deer (*Cervus elaphus*), and roe deer (*Capreolus capreolus*), that inhabited these regions did not affect the composition of species or the succession of the forest in prehistoric times. The alternative hypothesis is that, in prehistoric times, the natural vegetation in the lowlands of Central and Western Europe was a park-like landscape, consisting of a mosaic of grasslands, scrub and solitary trees and groves surrounded by margins of scrub and forb fringe communities. The structure, composition of species and succession of this vegetation was largely determined by the large herbivores that inhabited the landscape.

The null hypothesis has been tested against succession theories, pollen investigations, historical texts, research into spontaneous succession in forest reserves and the ecology of the tree species that formed the climax vegetation in prehistoric times according to the theory being in force. A synthesis of the findings led to the conclusion that the primeval vegetation in the lowlands of Central and Western Europe was not a closed forest but a park-like landscape. In this landscape the vegetation followed a cyclical process, in which large herbivores played an essential role. The process was that in grazed grassland stands of thorny scrub evolved in which trees grew up being protected from damage by grazing. Eventually the trees developed into a forest which again slowly degenerated to grassland under the influence of large herbivores and "catastrophes" such as drought and storms, after which the

cycle began anew. The result was that various biotopes varying from grassland, scrub to forest were permanently present but not always in the same place. This is called the theory of cyclical vegetation turnover. On the basis of the conclusion and this theory, the null hypothesis is rejected in favour of the alternative hypothesis. The importance of these findings for nature conservation in Central and Western Europe, with respect to the reference frames used by nature conservationists, is explained in an epilogue.

**Keywords:** wilderness, natural vegetation, large herbivores, grazing, regeneration of trees, succession, climax-vegetation, wood-pasture, forest reserves.

# Inhoudsopgave

<b>Abstract</b>	VII
<b>Algemene inleiding en probleemstelling</b>	1
1.1. Het gesloten bos als de van nature aanwezige vegetatie	1
1.2. Probleemstelling	5
1.3. De nulhypothese en de alternatieve hypothese	7
1.4. Opzet van deze studie	8
<b>2. Successie, de climax bos en de rol van grote herbivoren</b>	11
2.1. Inleiding	11
2.2. De geschiedenis van het concept successie	11
2.3. De successie theorie van Clements	14
2.4. De polyclimax theorie van Tansley	16
2.5. Het ontbreken van verjonging in de climax bos	17
2.6. De secundaire successie van grasland tot bos	19
2.7. Verjonging in het Europese oerwoud	24
2.8. Pionier- en climax soorten	27
2.9. Varianten op het thema successie en het "gap-phase" model	28
2.10. Catastrofes als mechanisme achter successie, verjonging en diversiteit	31
2.11. Vestigingsfactoren in relatie tot successie en diversiteit	34
2.12. Nutriënten in relatie tot vestiging en successie	37
2.13. De rol van grote zoogdieren in successie	41
2.14. Conclusies en synthese	46
<b>3. De palynologie, het bos als climax in de prehistorie en de invloed van de mens</b>	49
3.1. Inleiding	49
3.2. Reconstructie van de prehistorische vegetatie	50
3.3. Het bos in de palynologie	53
3.4. De palynologie en theorieën over successie en het bos als de climax-vegetatie	57
3.5. Het opstellen van correctiefactoren voor pollenfrequenties	63
3.6. De "Landnam"-theorie	65
3.7. Het gesloten bos versus het half-open parklandschap	71
3.8. Conclusies en synthese	80
<b>4. Het gebruik van de wildernis vanaf de Middeleeuwen tot 1900</b>	85
4.1. Inleiding	85
4.2. De wildernis en het "forestis" begrip	86
4.3. De betekenissen van het begrip "Wald"	91



4.4.	De betekenissen van de begrippen "holt" en "bosch" in relatie tot "Wald"	97
4.5.	Wat was een "silva"?	102
4.6.	De gebruiksbepalingen voor de wildernis	104
4.7.	Bepalingen voor de veeweide	110
4.8.	Veeweide in relatie tot hakhout	112
4.9.	Kiemplanten van bomen in struwelen	118
4.10.	Verjonging van bomen en veeweide	127
4.11.	Hakhout met overstaanders vanuit struweel	136
4.12.	Vegetatieve en generatieve verjonging van bomen in relatie tot veeweide	141
4.13.	De ontwikkeling van "natuurlijke" verjonging	144
4.14.	Veeweide en de verwoesting van het bos	148
4.15.	Conclusies en synthese	153
<b>5</b>	<b>Spontane successie in bosreservaten in het laagland van west en midden Europa</b>	<b>157</b>
5.1.	Inleiding	157
5.2.	La Tillaie en Le Gros-Fouteau in het Forêt de Fontainebleau, Frankrijk	158
5.2.1.	Korte kernschets en geschiedenis van de reservaten	158
5.2.2.	Actuele situatie	162
5.3.	Het Neuenburger Urwald, Duitsland	171
5.3.1.	Korte kernschets en geschiedenis van het reservaat	171
5.3.2.	Actuele situatie	174
5.4.	Het Hasbrucher Urwald, Duitsland	177
5.4.1.	Korte kernschets en geschiedenis van het reservaat	177
5.4.2.	Actuele situatie	178
5.4.3.	Gaten in het kronendak in het Hasbrucher en Neuenburger Urwald	179
5.5.	Sababurg in het Reinhardswald, Duitsland	180
5.6.	Rohrberg in de Spessart, Duitsland	182
5.6.1.	Korte kernschets en geschiedenis van het reservaat	182
5.6.2.	Actuele situatie	183
5.7.	Priorteich in de zuidelijke Harz, Duitsland	185
5.7.1.	Korte kernschets en geschiedenis van het reservaat	185
5.7.2.	Actuele situatie	186
5.8.	Bosreservaten in Nordrhein-Westfalen, Duitsland	187
5.8.1.	Algemene karakteristiek	187
5.8.2.	Actuele situatie	188
5.9.	Het eiken-reservaat Johannser Kogel in het Wienerwald, Oostenrijk	192
5.9.1.	Korte kernschets en geschiedenis van het reservaat	192
5.9.2.	Actuele situatie	193
5.10.	Het oerwoudreservaat Krakovo, Slovenië	197
5.10.1.	Algemene karakteristiek	197
5.10.2.	Actuele situatie	198

5.11.	Het Unterhölzer bij Donaueschingen in het Zwarte Woud, Duitsland	199
5.12.	Dalby Söderskog, Zweden	202
5.12.1.	Korte kernschets en geschiedenis	202
5.12.2.	Actuele situatie	202
5.13.	Het bos van Białowieza, Polen	208
5.13.1.	Korte kernschets van het bos van Białowieza	208
5.13.2.	De geschiedenis van het bos van Białowieza	209
5.13.3.	Actuele situatie in het Nationale Park Białowieza	216
5.13.4.	Verjonging van eik in het Thermofiele Eikenbos ( <i>Potentillo albae-Quercetum</i> )	223
5.13.5.	Benadert het Thermofiele Eikenbos of het Linden-Haagbeukenbos het meest de oorspronkelijke begroeiing?	228
5.14.	Andere bosreservaten in Europa	232
5.15.	Conclusies en synthese	233
<b>6.</b>	<b>Vestiging van bomen en struiken in relatie tot licht en begrazing</b>	<b>237</b>
6.1.	Inleiding	237
6.2.	Zomereik ( <i>Quercus robur</i> ) en wintereik ( <i>Q. petraea</i> )	239
6.2.1.	De reactie van kiemplanten van zomer- en wintereik op verminderde hoeveelheden daglicht	239
6.2.2.	De vestigingen van beide soorten eiken in relatie tot de alternatieve hypothese	249
6.3.	De beuk ( <i>Fagus sylvatica</i> )	257
6.3.1.	De reactie van kiemplanten van beuk op verminderde hoeveelheden daglicht	257
6.3.2.	Kiemplanten van beuk en wintereik met elkaar vergeleken	260
6.3.3.	De vestiging van beuk in relatie tot de alternatieve hypothese	266
6.4.	Zomerlinde ( <i>Tilia platyphyllos</i> ) en winterlinde ( <i>T. cordata</i> )	270
6.4.1.	De reactie van kiemplanten van zomer- en winterlinde op verminderde hoeveelheden daglicht	270
6.4.2.	Kiemplanten van zomer- en winterlinde en zomer- en wintereik met elkaar vergeleken	274
6.4.3.	De vestiging van beide soorten linden in relatie tot de alternatieve hypothese	277
6.5.	Haagbeuk ( <i>Carpinus betulus</i> )	278
6.5.1.	De reactie van kiemplanten van haagbeuk op verminderde hoeveelheden daglicht	278
6.5.2.	De vestiging van haagbeuk in relatie tot de alternatieve hypothese	279
6.6.	Es ( <i>Fraxinus excelsior</i> ), Spaanse aak ( <i>Acer campestre</i> ), gewone esdoorn ( <i>Acer pseudoplatanus</i> ) en iepensoorten ( <i>Ulmus spp.</i> )	280
6.6.1.	De reactie van kiemplanten van es, Spaanse aak, gewone esdoorn en iepensoorten op verminderde hoeveelheden daglicht	280
6.6.2.	Es, Spaanse aak, gewone esdoorn en iepensoorten in relatie tot de alternatieve hypothese	281
6.7.	De hazelaar ( <i>Corylus avellana</i> )	281

6.7.1.	De reactie van kiemplanten van hazelaar op verminderde hoeveelhedendaglicht	281
6.7.2.	De hazelaar in relatie tot de alternatieve hypothese	285
6.8.	Wilde appel ( <i>Malus sylvestris</i> ), wilde peer ( <i>Pyrus pyraster</i> ) en zoete kers ( <i>Prunus avium</i> ), het wilde fruit, en lijsterbesachtigen ( <i>Sorbus spp.</i> )	287
6.8.1.	Vestiging van wild fruit	287
6.8.2.	Wild fruit en lijsterbesachtigen in relatie tot de alternatieve hypothese	289
6.9.	De vestiging van sleedoorn, meidoorn, jeneverbes en andere doornstruiken in relatie tot begrazing en diversiteit	291
6.9.1.	Kiemomstandigheden	291
6.10.	De vestiging van bomen en struiken na het eindigen van de laatste ijstijd	293
6.10.1.	Begrazing en vestiging van bomen en struiken in de prehistorie	293
6.10.2.	Continuïteit in diversiteit	305
6.11.	Conclusies en synthese	307
<b>7.</b>	<b>Finale synthese en eindconclusies</b>	<b>313</b>
7.1.	De nulhypothese en de alternatieve hypothese	313
7.2.	De bevindingen	314
7.3.	Eindconclusie	318
7.4.	Epiloog	319
 <b>Bijlagen</b>		
	Bijlage 1	321
	Bijlage 2	327
	Bijlage 3	329
	Bijlage 4	333
	Bijlage 5	339
	Bijlage 6	343
	Bijlage 7	345
	Bijlage 8	347
	Bijlage 9	349
	Bijlage 10	351

Bijlage 11	353
Bijlage 12	355
<b>Literatuurreferenties</b>	369
<b>Dankwoord</b>	413
<b>Samenvatting</b>	415
<b>Summary</b>	421
<b>Curriculum Vitae</b>	428

# 1. Algemene inleiding en probleemstelling

## 1.1. Het gesloten bos als de van nature aanwezige vegetatie<sup>2</sup>

Een algemeen aanvaarde theorie is dat het laagland van westelijk en midden Europa met zijn gematigde klimaat van nature, d.w.z. zonder menselijk ingrijpen, bedekt zou zijn door een bladverliezend, zomergroen loofbos<sup>3</sup>. Foto 1.1. geeft een beeld van een dergelijk bos. Een belangrijk fundament voor deze veronderstelling vormen theorieën over successie, waaronder die van Clements (1916). Hij formuleerde de successietheorie, die inhoudt dat onder bepaalde klimatologische omstandigheden via een aantal opéénvolgende stappen zich vanaf een kale bodem een

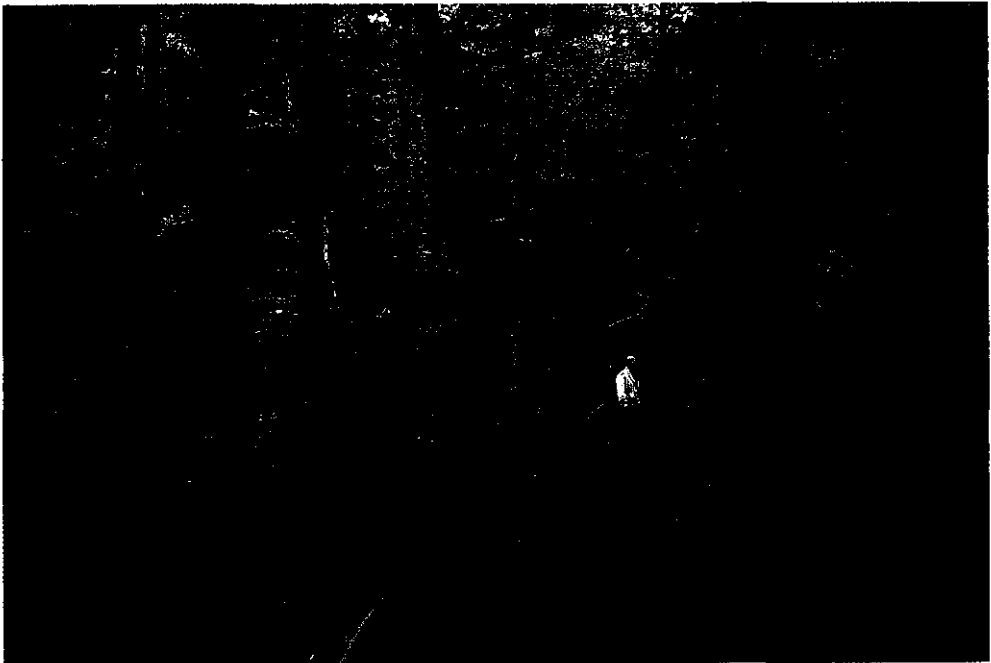
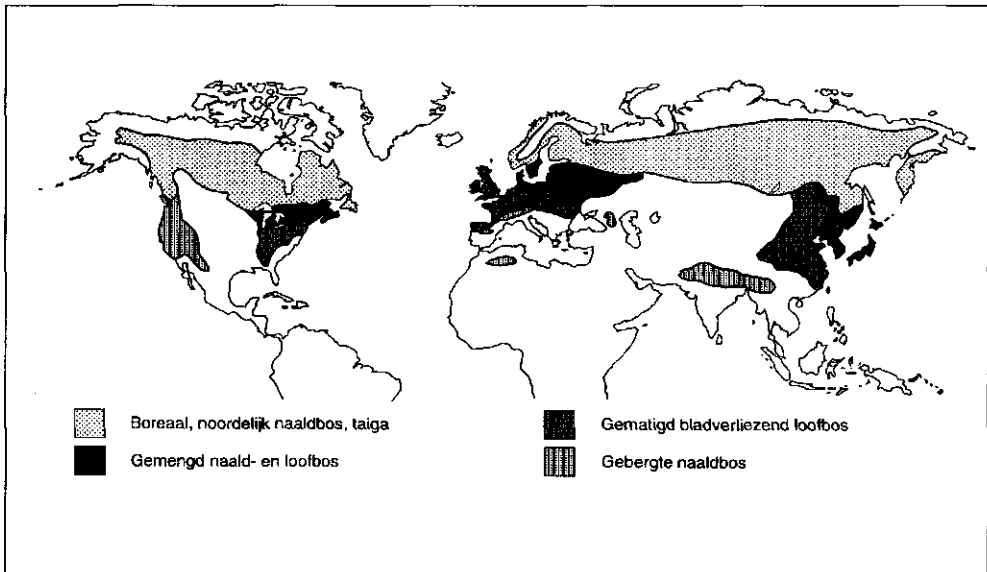


Foto 1.1. Gesloten, bladverliezend loofbos in het Nationale Park Biatowieza. Het bos in dit park geldt als de meest oorspronkelijke vegetatie in het laagland van midden en west Europa, omdat dit bos het oorspronkelijk aanwezige oerwoud het dichtst zou benaderen (foto F.W.M. Vera).

2. Indien er in dit en de volgende hoofdstukken een verwijzing plaatsvindt naar meer dan naar 5 auteurs, dan worden de referenties omwille van de leesbaarheid van de tekst in een voetnoot geplaatst.
3. Zie o.a. Tansley (1916), Watt (1947), Walter (1954; 1974, pg. 16-17), Ellenberg (1986, pg. 73-74), Harris en Harris (1991, pg. 7-9), Röhrig, (1991), Zoller en Haas (1995).



Figuur 1.1. De boszones op het noordelijk halfrond. Het bladverliezende loofbos van het gematigde klimaat komt behalve in Europa, ook in het oosten van Noord Amerika en China voor. Deze regio's hebben met Europa veel genera gemeen, waaronder eik (*Quercus*)<sup>4</sup>, linde (*Tilia*), beuk (*Fagus*), es (*Fraxinus*), berk (*Betula*) en hazelaar (*Corylus*) (naar Harris en Harris, 1991, pg. 9).

plantengemeenschap ontwikkelt van één bepaald type. Deze wordt gedomineerd door de grootste en hoogste planten die onder de heersende klimatologische omstandigheden kunnen gedijen, omdat de hoogste planten altijd de beste concurrenten om licht zijn (Clements, 1916, pg. 3, 63, 80, 99, 125; Tilman, 1985). Als dat bomen zijn, dan is dit eindstadium bos (Clements, 1916, pg. 99). Op basis van deze theorie en andere theorieën (o.a. Tansley, 1935; Watt, 1947; Whittaker, 1954), wordt aangenomen dat dat elke klimaatzone van nature wordt gekenmerkt door een bepaalde vegetatie; de *climax* (Clements, 1916, pg. 3, 63), of de *zonale vegetatie* (Walter, 1954). In de gematigde klimaatzone op het noordelijk halfrond, waar Europa ligt, is dat bos. Deze boszones staan weergegeven in figuur 1.1. Als de climax bos, door één of andere verstoring verdwijnt, dan ontwikkelt zich nadat de verstoring is opgehouden, spontaan via secundaire successie opnieuw de climax (Clements, 1916, pg. 60, 63, 107, 176; Tansley, 1953, pg. 130, 293-295, 487). Deze theorie is voor een belangrijk deel ontleend aan de waarneming dat verlaten akkers en weiden zich spontaan tot bos ontwikkelen, wanneer de mens zich terugtrekt en het vee van de weiden verdwijnt<sup>5</sup>.

4. In het vervolg vermeldt ik elke eerste keer dat een soort in een hoofdstuk wordt genoemd achter de Nederlandse ook de wetenschappelijke naam.

5. Zie Cotta (1865, pg. v), Gradmann (1901), Forbes (1902), Warming (1909, pg. 326), Moss (1910, pg. 36; 1911, pg. 111), Moss *et al.* (1910, pg. 114), Tansley (1911, pg. 7-8; 1953, pg. 293-294), Clements (1916, pg. 145, 151, 155), Watt (1919; 1947), Spurr (1952), West *et al.* (1980, pg. v).

Ook uit de resultaten van pollenonderzoek zou blijken dat de oorspronkelijk aanwezige vegetatie die zich na het eindigen van de laatste ijstijd omstreeks 14.000 BP<sup>6</sup> in het laagland van midden en west Europa ontwikkelde een gesloten (loof)bos was. Die conclusie is gebaseerd op de sterke dominantie van pollenkorrels van bomen ten opzichte van grassen en kruiden, die kenmerkend zijn voor open terrein, in de periode van vóór de komst van de landbouw. De belangrijkste soorten bomen in dit bos, te weten eik (*Quercus*), linde (*Tilia*), es (*Fraxinus*), iep (*Ulmus*), beuk (*Fagus*) en haagbeuk (*Carpinus*) arriveerden tussen 9.000 en 4.000 BP in de betreffende regio<sup>7</sup>. Botvondsten hebben aangetoond dat daar destijds al een fauna van grote herbivore zoogdieren leefde, bestaande uit oerrund (*Bos primigenius*), tarpan (*Equus przewalski gmelini*), wisent (*Bison bonasus*), edelhert (*Cervus elaphus*), eland (*Alces alces*), ree (*Capreolus capreolus*), bever (*Casor fiber*) en het (omnivore) wilde zwijn (*Sus scrofa*). Deze soorten koloniseerden het gebied omstreeks 12.000 BP, in het Allerød, en kwamen tot in de vroege Middeleeuwen in heel Europa voor<sup>8</sup>. Deze fauna was dus al ver vóór de aankomst van de belangrijkste bos vormende boomsoorten in midden en west Europa aanwezig. Volgens de vigerende successietheorieën heeft deze oorspronkelijke fauna geen invloed gehad op de successie in het oorspronkelijke aanwezige bos, maar volgde deze de ontwikkelingen in de vegetatie (zie o.a. Tansley, 1935; Whittaker, 1977; Iversen, 1960).

Ook op basis van pollenonderzoek formuleerde Iversen (1941) de theorie dat de mens ca. 5.000 jaar geleden voor het eerst als landbouwer het gesloten bos open kapte om akkers te maken en weiden voor het vee (Iversen, 1941; 1956; 1960, 19-20, 79-80; 1973, pg. 78-92). Deze de zogenaamde "Landnam"-theorie is algemeen aanvaard<sup>9</sup>. Doordat ook de resterende, oorspronkelijke nog aanwezige bossen zouden zijn beweid, verdwenen deze ten gevolge van het afvreten en vertrappen van de

- 
6. Coope (1977; 1994), Van Geel *et al.* (1980/81), Amman *et al.* (1984), Lemdahl (1985), Atkinson *et al.* (1987), Berglund *et al.* (1987), Dansgaard *et al.* (1989), Ponell en Coope (1990), Kolstrup (1991). Alle tijdsaanduidingen in dit proefschrift worden m.b.t. de prehistorie aangegeven in het aantal jaren voor heden. Voor de eenduidigheid met de literatuur gebruik ik daarvoor de Engelse afkorting BP (Before Present). Present is het jaar 1950.
  7. Zie o.a. Von Post (1916), Bertsch (1929; 1949), Tschadek (1933), Firbas (1934; 1935; 1949, pg. 1), Godwin (1934a; 1934b), Iversen (1941; 1960), Ellenberg (1954), Davis (1967), Manten (1967), Janssen (1974), Huntley en Birks (1983), Birks (1989), Huntly en Webb (1989), Faegri en Iversen (1989, pg. 1), Bennett *et al.* (1991), Brown (1991), Real en Brown (1991), Zoller en Haas (1995).
  8. Eichwald (1830, pg. 249), Acker-Stratigh (1844), Genthe (1918), Hedemann (1939, pg. 310), Degerbøl en Iversen (1945), Degerbøl (1964), Degerbøl en Fredskild (1970), Pruski (1963), Heptner *et al.* (1966, pg. 477-480, 491-499, 861-865), Clason (1967, pg. 31, 60, 76), Evans (1975), Grigson (1978), Jacobi (1978), Volf (1979), Sørensen (1980), Simmons *et al.* (1981), Söffner (1982), Stuart (1982), Bosinski (1983), Frenzel (1983, pg. 152-166), Von Koenigswald (1983, pg. 190-214), Louwe-Kooijmans (1985, pg. 51; 1987), Birks (1986), Davis (1987, pg. 174-179), Price (1987), Lauwerier (1988, pg. 28-31, 50-51, 56-59, 65, 69, 73, 87, 90, 92-93, 98, 101), Van Alsté (1989), Roberts (1989, pg. 80-83), Aaris-Sørensen *et al.* (1990), Lebreton (1990, pg. 32-44), Cordy (1991), Current (1991), Hously (1991), Street (1991), Stuart (1991), Bell en Walker (1992, pg. 170-173), Litt (1992), Auguste en Patou-Mathis (1994), Chaix (1994), Guintard (1994).
  9. Zie o.a. Godwin (1944, 1975, pg. 465 e.v.), Van Zeist (1959), Sims (1973), O'Sullivan *et al.* (1973), Janssen (1974, pg. 80), Rackham (1980, pg. 104), Rowley-Conwy (1982), Behre (1988, pg. 643), Birks (1986; 1993), Delcourt en Delcourt (1987, pg. 374 e.v.), Bogucki (1988, pg. 33), Huntley (1988, pg. 346 e.v.), Andersen (1989), Faegri en Iversen (1989, pg. 110), Roberts (1989, pg. 117 e.v.), Jahn (1991, pg. 392), Mannion (1991, pg. 64-65), Tallis (1991, pg. 270-280), Bell en Walker (1992, pg. 164 e.v.), Walker en Singh (1993), Edwards (1993), Waller (1994).

zaailingen, waardoor de verjonging van het bos werd verhinderd<sup>10</sup>. Daardoor zou het oorspronkelijk aanwezige bos via een retrogressieve successie tot parkachtige landschappen en tenslotte tot grasland en heide zijn gedegradeerd<sup>11</sup>. Als bewijs voor de schade die de beweiding aan de bossen zou hebben toegebracht worden historische bronnen opgevoerd, waarin verordeningen en bepalingen staan die de veeweide in bossen regelden. Daaruit zou blijken dat al vroeg bekend was dat beweiding de verjonging van bossen verhinderde en daarom werd gereguleerd<sup>12</sup>. Op grond van het voorgaande worden graslanden die voorkomen op plaatsen waar bomen kunnen groeien, als door de mens gecreëerde artefacten beschouwd. Door de beweiding te beëindigen zouden deze artefacten zich weer spontaan tot het van nature aanwezige gesloten bos ontwikkelen<sup>13</sup>.

Op grond van deze veronderstelde degradatie van bos tot grasland stelde Watt (1923; 1924; 1925; 1934a; 1934b) aan de hand van chronosequenties zijn klassiek geworden ontwikkelingsreeks op van de successie van grasland tot de climax bos. Op basis daarvan stelde hij een model op voor de verjonging van de climax bos. Die verjonging vindt volgens hem plaats in gaten in het kronendak die ontstaan door het afsterven of omwaaien van één of enkele bomen (Watt, 1925; 1947). Dit model staat bekend als het "gap-phase" model van Watt (1947). Het is de afgelopen decennia algemeen aanvaard als het model dat het mechanisme achter de verjonging van natuurlijke bossen verklaart<sup>14</sup>. Daarnaast formuleerde de bosbouwer Leibundgut (1959; 1978) een cyclisch model van hoe oerwouden in Europa zich zouden verjongen door middel van gaten in het kronendak; een model dat algemeen in de bosbouw en de bosecologie is geaccepteerd<sup>15</sup>.

De theorie dat van nature aanwezige begroeiing in de gematigde klimaatzone

- 
10. Zie o.a. Cotta (1865, pg. 84), Landolt (1866, pg. 152), Endres (1888, pg. 157), Krause (1892), Forbes (1902), Moss (1910, pg. 36; 1913, pg. 91, 111), Moss *et al.* (1910, pg. 114), Tansley (1911, pg. 7-8; 1916; 1935; 1953, pg. 128-130, 223, 487), Watt (1919), Bühler (1922, pg. 259), Vanselow (1926, pg. 145), Grossmann (1927, pg. 33 e.v.), Morosow (1928, pg. 279, 318), Endres (1929), Hess (1937), Hedemann (1939), Hausrath (1945, pg. 28, 39), Gothe (1949), Rodenwaldt (1951), Hesmer (1958, pg. 454), Krahl-Urban (1959, pg. 86), Hesmer en Schroeder (1963, pg. 273-275), Ovington, (1965, pg. 52), Hart (1966, pg. xix-xxiii), Schubart (1966, pg. 95), Streitz (1967, pg. 58, 155), Holmes (1975), Scholz (1974), Bunce (1982), Jahn en Raben (1982), Prusa (1982), Tendron (1983, pg. 23), Buis (1985, pg. 273), Ellenberg (1954; 1986, pg. 38-49), Mantel (1968; 1990, pg. 94 e.v.), Holmes (1989), Oldeman (1990, pg. 439), Harris en Harris (1991, pg. 29), Jahn (1991, pg. 395), Pott en Hüppe (1991, pg. 23), Harmer (1994), Zoller en Haas (1994).
  11. Zie Moss (1910, pg. 36; 1913, pg. 91, 111), Tansley (1911, pg. 7-8; 1953, pg. 129-130), Watt (1919), Ellenberg (1954; 1986, pg. 43), Westhoff (1976), Pott en Hüppe (1991, pg. 23).
  12. Zie o.a. Moss (1913, pg. 91), Watt (1919), Bühler (1922, pg. 259), Vanselow (1926, pg. 145), Grossmann (1927, pg. 33 e.v.), Hess (1937), Meyer (1941, pg. 360, 386), Hausrath (1945, pg. 28, 39), Hesmer (1958, pg. 86, 454), Hesmer en Schroeder (1963, pg. 273-275), Hart (1966, pg. xix-xxiii), Schubart (1966, pg. 95), Streitz (1967, pg. 58, 155), Wartena (1968), Jansen en van de Westerigh (1983, pg. 41), Buis (1985, pg. 273), Mantel (1968; 1990, pg. 94 e.v.), Zoller en Haas (1995).
  13. Cotta (1865, pg. v), Gradman (1901), Forbes (1902), Warming (1909, pg. 326), Tansley (1911, pg. 7-8; 1953, pg. 128-130, 487), Clements (1916, pg. 102, 107).
  14. Zie o.a. Shugart en West (1977; 1980; 1981), Shugart en Seagle (1985), Shugart en Urban (1989), Runkle (1981; 1982; 1985; 1989), Whitmore (1982; 1989), Brokaw (1985), Canham (1989), Lemée (1987), Lemée *et al.* (1992), Speis (1989), Platt (1989), Platt en Strong (1989), Prentice en Leemans (1990), Leemans (1991a; 1991b), Dengler (1992, pg. 93 e.v.), Botkin (1993), Holeksa (1993), Van den Berge *et al.* (1993), Koop en Siebel (1993), Abe *et al.* (1995), Tanouch en Yamamoto (1995).
  15. Zie Lödl *et al.* (1977), Mayer en Tichy (1979), Mayer (1992, pg. 13), Koop (1981, pg. 61; 1989, pg. 22), Oldeman (1990, pg. 491, 493), Zukrigl (1991), Korpel (1995, pg. 14).

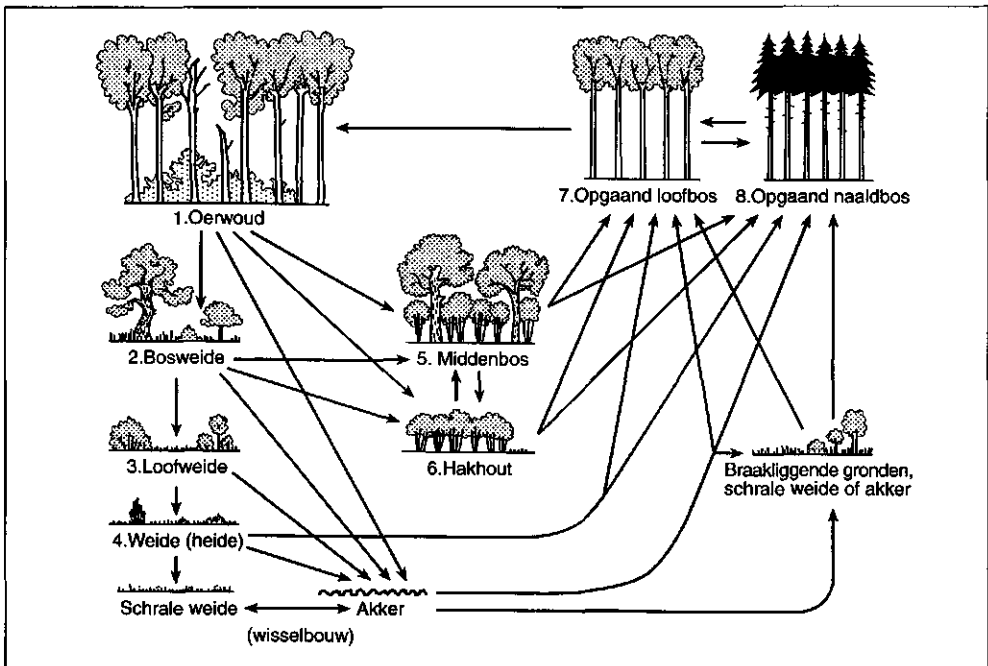


van Europa een gesloten bos was, is ook algemeen geaccepteerd in kringen van natuurbeschermers in Europa<sup>16</sup>. Graslanden beschouwt men daarom als door menselijk handelen uit het oorspronkelijk aanwezige oerwoud ontstane vegetaties. Ook alle andere situaties waarin wilde planten- en diersoorten van open terreinen voorkomen, zoals bosweiden, hakhout en akkers zouden uit het oerwoud zijn ontstaan (zie figuur 1.2.). Deze mede door de mens als landbouwer gecreëerde systemen zijn zeer rijk aan planten- en diersoorten, omdat ze veel verschillende typen begroeiingen bevatten. Door het eindigen van de landbouw keert volgens natuurbeschermers het oorspronkelijk aanwezige gesloten bos terug en verdwijnen de soorten planten en dieren die bijvoorbeeld aan grasland zijn gebonden. De oorspronkelijk aanwezige begroeiing in midden en west Europa zou daarom in vergelijking met de door menselijk ingrijpen ontstane situaties relatief arm aan soorten zijn geweest<sup>17</sup>. Een groot deel van de soortenrijkdom in Europa zou daarom geen gevolg zijn van natuurlijke processen, maar een uitvloeisel zijn van de introductie van de landbouw en weer verdwijnen als de landbouw verdwijnt. De mens zou daarom volgens natuurbeschermers in Europa door het open maken van het natuurlijke bos de natuur hebben verrijkt<sup>18</sup>. Volgens deze redenering is menselijk ingrijpen in de vorm van landbouw nodig om de biodiversiteit in Europa te behouden. Op basis daarvan wordt in kringen van natuurbeschermers in Europa bepleit bepaalde vormen van met name extensieve landbouw ten behoeve van het behoud van natuur te laten voortbestaan<sup>19</sup>. Daarom beheren instanties voor natuurbescherming reservaten met maatregelen die zijn ontleend aan bepaalde vormen van landbouw. Dat zijn bijvoorbeeld het plaggen van heide, het maaien en hooien van graslanden en het weiden van schapen en runderen<sup>20</sup>.

## 1.2. Probleemstelling

Als de voorgaande theorieën juist zijn, dan volgt daaruit dat alle soorten bomen en struiken waarvan de aanwezigheid in de prehistorie tot aan het verschijnen van de landbouw door pollenonderzoek is aangetoond, zich in gesloten bossen handhaven en zich spontaan verjongen in gaten in het kronendak. Zomereik (*Quercus robur*),

- 
16. Zie o.a. Hampicke (1978), Sissigh (1983), Westhoff (1983), Heybroek (1984), Ellenberg (1986, pg. 20), Baldock (1989), Londo (1990; 1991, pg. 5), Dolman en Sutherland (1991), Peterken (1991), van der Werf (1991, pg. 13), Götmark (1992), Rackham (1992), Burrichter *et al.* (1993), Hondong *et al.* (1993, pg. 15), Pott (1993, pg. 27 e.v.).
  17. Zie o.a. Tüxen (1950), Sukopp (1972), Scholz (1975), Medwecka-Korna\_ (1977), Wolkingen en Plank (1981), Sissingh (1983); Westhoff (1983), Heybroek (1984), Ellenberg (1986, pg. 20), Dolman en Sutherland (1991); Fry (1991), Götmark (1992).
  18. Zie o.a. Van Leeuwen (1966), Westhoff (1952; 1971), Westhoff *et al.* (1971; 1973), Bürrichter (1977), Bürrichter *et al.* (1993), Hampicke (1977), Kornas (1983), Heybroek (1984), Ellenberg (1986, pg. 20), Green (1989), Berglund *et al.* (1991, pg. 421), Dolman en Sutherland (1991), Fry (1991), Götmark (1992), Jennersten *et al.* (1992), McCracken en Bignal (1994).
  19. Zie o.a. Baldock (1989), Bignal (1991; 1994). Bignal en McCracken (1992, Bignal *et al.* (1994), Curtis *et al.* (1991), Goriop *et al.* (1991), Götmark (1992), Hötker (1991), Beaufoy *et al.* (1995), McCracken en Bignal (1995).
  20. Zie o.a. Westhoff (1952; 1971), Westhoff *et al.* (1970; 1971; 1973), Bakker (1989, pg. 1-5), Londo (1990), Pott en Hüppe (1990, pg. 16-23), Dolman en Sutherland (1991).



Figuur 1.2. Verschillende typen begroeiing en landschappen, zoals die volgens de vigerende theorie als gevolg van menselijk ingrijpen zijn ontstaan uit het oorspronkelijk aanwezige oerwoud (naar Ellenberg, 1986, pg. 52).

wintereik (*Q. petraea*) en hazelaar (*Corylus avellana*) doen dat echter niet of nauwelijks<sup>21</sup>. Beide taxa zijn daarentegen over een periode van meer dan 9.000 jaar met relatief hoge percentages vertegenwoordigd in pollendiagrammen die afkomstig zijn uit midden, west en noordwest Europa<sup>22</sup>. Daaruit blijkt dat deze taxa gedurende

21. Zie o.a. Gradmann (1901), Forbes (1902), Bernátsky (1905), Watt (1919), Nietsch (1927; 1939, pg. 27-28), Morosow (1928, pg. 269, 279, 311), Vanselow (1926, pg. 9-10; 1929; 1949, pg. 252), Meyer (1931, pg. 357), Hesmer (1932; 1958, pg. 260; 1966), Tüxen (1932), Tschadek (1933), Hedeman (1939), Tansley (1953, pg. 291-293), Reed (1954, pg. 78 en 117), Turbang (1954), Doing-Kraft en Westhoff (1958), Sanderson (1958, pg. 72-87, 128, 153, 253), Krahl-Urban (1959, pg. 146, 191, 212, 214, 216 e.v.), Pockberger (1963), Röhrig (1967), Schubart (1966, pg. 168), Pigott (1975), Rackham (1976, pg. 33; 1980, pg. 327; 1992), Lödl *et al.* (1977), Mayer en Tichy (1979), Malmer *et al.* (1978), Dister (1980, pg. 71), Koop (1981, pg. 52-53; 1989, pg. 89, 104, 171), Fricke (1982), Fricke *et al.* (1980), Lüpke (1982; 1987), Röhle (1984), Hytteborn (1986), Jahn (1987a; 1987b), Lemée (1987), Malmer *et al.* (1987), Faliński (1988), Fleder (1988), Lanier (1988), Ebeling en Hanstein (1988), Kwiatkowska en Wyszomirski (1990), Freist-Dorr (1992).

22. Zie Von Post (1916), Firbas (1934; 1935; 1949), Godwin (1933; 1934a; 1934b; 1944; 1975), Godwin en Tallantire (1951), Godwin en Deacon (1974), Nietsch (1935; 1939), Iversen (1941, 1960; 1973), Bertsch (1949), Polak (1955), Van Zeist (1959), Van Zeist en van der Spoel Walvius (1980), Andersen (1973; 1976; 1989; 1990), Westhoff *et al.* (1973), Janssen (1974, pg. 55-65), Steel (1974), Planchais (1976), Morzadec-Kerfourn (1976), Huault (1976), Girling en Greig (1977), Ralska-Jaiewiczowa en Van Geel (1992), Waller (1993), Van Geel *et al.* (1980/81), Greig (1982), Perry en Moore (1987), Chen (1988), Huntley en Birks (1986), Huntley (1988), Huntley (1989), Kalis (1988), Bennett (1988; 1989), Bartley *et al.* (1990), Day (1991), Bozilova en Beug (1992), Horton *et al.* (1992), Latalowa (1992), Rösch (1992), Caspers (1993), Peglar (1993).

deze hele periode onafgebroken aanwezig waren (Faegri en Iversen, 1989, pg. 137). Ook uit onderzoek aan subfossiele eiken uit sedimenten in overstromingsvlakten van de Rijn, de Donau en de Main komt een dergelijke discrepantie naar voren. Onderzoek aan jaarringen van meer dan 5.000 van dergelijke eiken (zomer- en wintereik kunnen niet op basis van het hout worden onderscheiden) tonen aan dat eiken bijna 10.000 jaar aaneengesloten deel uitmaken van de vegetatie in deze overstromingsvlakten<sup>23</sup>. Voorzover bekend ontbreekt echter de verjonging van eiken tegenwoordig in de bossen in deze overstromingsvlakten. Ze worden verdrongen door linde (*Tilia spp.*), haagbeuk (*Carpinus betulus*), iep (*Ulmus spp.*) en spaanse aak (*Acer campestre*)<sup>24</sup>. Het is dus de vraag of de ongerepte vegetatie in midden en west Europa wel een gesloten bos was, als eik en hazelaar wel deel uitmaakten van deze begroeiing, maar zich niet in gesloten bossen handhaven.

Regeneratie van zomer- en wintereik en hazelaar vindt wel plaats in zogenaamde bosweiden, nota bene als gevolg van de begrazing door het vee<sup>25</sup>. Deze landschappen zijn opgebouwd uit een mozaïek van grasland, struweel, struweel met bomen, solitaire bomen en bossen. Behalve beide soorten eiken en de hazelaar, maken ook alle andere soorten bomen die blijkens pollenanalyses in de prehistorische vegetatie voorkwamen, zoals beuk, haagbeuk, iep, es en linde, deel uit van deze vegetatie en verjongen zij zich daarin<sup>26</sup>. Die verjonging vindt niet plaats in het bos, maar in de struwelen<sup>27</sup>. De vraag is of dit type begroeiing niet de van nature aanwezige vegetatie is geweest. In dat geval is begrazing door vee, d.w.z. door huispaarden, huisrunderen, schapen, geiten en varkens als een moderne analogie te beschouwen van begrazing door de oorspronkelijk aanwezige fauna van grote herbivoren.

### 1.3. De nulhypothese en de alternatieve hypothese

Uit de theorie dat het laagland van west en midden Europa van nature bedekt was door een gesloten loofbos met als belangrijkste soorten eik, iep, linde, es, beuk, haagbeuk en hazelaar en dat zonder menselijk ingrijpen nog steeds zou zijn geweest, leidt ik de volgende nulhypothese af:

*Zomer- en wintereik en hazelaar handhaven zich in een gesloten bos en verjongen zich in gaten in het kronendak conform het gap-phase model van Watt (1947). Grote van nature aanwezige herbivoren als oerrund, wisent, edelhert, eland, ree en tarpan en de omnivoor, het*

23. Becker en Schirmer (1977), Becker (1983), Pilcher *et al.* (1984), Becker en Glaser (1991), Becker *et al.* (1991), Becker en Kromer (1993).

24. Zie Dister (1980, pg. 65,66; 1985; 1987), Prusa (1985, pg. 50, 51, 70, 73), Dornbusch (1988), Den Oude (1992, pg. 47-58, 98-99), Bönecke (1993).

25. Zie o.a. Forbes (1902), Watt (1919; 1924), Grossmann (1927, pg. 114), Tüxen (1952), Tansley (1953, pg. 130-133), Peterken en Tubbs (1965), Hart (1966, pg. 180-181, 186, 209, 225, 310), Mellanby (1968), Jakucs (1969; 1972, pg. 200 e.v.), Musall (1969, pg. 95), Ekstam en Sjørgen (1973), Lohmeyer en Bohm (1973), Dierschke (1974), Flower (1977, pg. 28, 32; 1980), Bürriichter *et al.* (1980), Rackham (1980, pg. 173, 293), Addison (1981, pg. 84, 85, 95), Ellenberg (1986, pg. 43-44, 60, 644), Pott en Hüppe (1991, pg. 23 e.v.), Rodell (1991, pg. 333-351), Kollmann (1992), Oberdorfer (1992, pg. 80-82), Hondong *et al.* (1993), Pietrarke en Roloff (1993).

26. Kerner (1929, pg. 45-46), Klika (1954), Rackham (1980, pg. 174, 199, 235, 242, 248), Ellenberg (1986, pg. 244 e.v.), Pott en Hüppe (1991, pg. 289-299) en persoonlijk waarneming.

27. Zie o.a. Watt (1919; 1924; 1925; 1934a; 1934b), Adamson (1921; 1932), Flower (1971, pg. 112), Rackham (1980, pg. 174, 188, 293), Bürriichter *et al.* (1981), Pott en Hüppe (1991, pg. 25-26).

*wilde zwijn, zijn volgend op de ontwikkelingen van de vegetatie. Van nature hebben zij geen invloed op het verloop van de successie en de verjonging van bossen.*

Ik toets deze nulhypothese aan de hand van gegevens uit de literatuur. Indien deze nulhypothese moet worden verworpen is mijn alternatieve hypothese:

*Van nature bestaat de vegetatie uit een mozaïek van grote en kleine graslanden, struwelen, solitaire en groepsgewijze voorkomende bomen, waarin de inheemse fauna van grote herbivoren essentieel is voor de verjonging van de voor Europa kenmerkende soorten bomen en struiken. De bosweide kan ten naaste bij als de meest moderne analogie van dit landschap worden beschouwd.*

#### 1.4. Opzet van deze studie

Dit is een literatuurstudie. Recente publicaties die verband houden met de probleemstelling zijn direct onderzocht in tijdschriften. Overige publicaties zijn onderzocht aan de hand van referenties in handboeken en artikelen. De in het algemeen in publicaties gebruikte indeling en datering van tijdvakken in de prehistorie staan vermeld in tabel 1.1. Voor de tijdsaanduidingen in de prehistorie baseer ik mij op deze tabel. Het gebied waar dit proefschrift betrekking op heeft is het westen en midden van Europa tussen 45° en 58° N.B. en 5° en 25° O.L. (zie figuur 1.3.). Geografisch gezien omvat het helemaal, of delen van Engeland, Wales, Frankrijk, België, Luxemburg, Nederland, Duitsland, Zwitserland, Oostenrijk, Tjechië, Slowakije, Polen, Denemarken en Zweden. Het studiegebied ligt vrijwel helemaal in het verspreidingsgebied van de zomer- en wintereik en de hazelaar (zie figuur 1.3.). Beide soorten eiken komen in hun verspreidingsgebied niet voor boven de 600 tot 700 meter hoogte (Dengler, 1992, pg. 168-172; Mayer, 1992, pg. 111). Het zijn soorten van het laagland, de heuvels en de middelgebergten. Voor wat betreft de wintereik valt de oostelijke grens van het studiegebied ongeveer samen met de oostgrens van het verspreidingsgebied van deze soort. De noordgrens van het studiegebied wordt in Scandinavië bepaald door het meest noordelijke voorkomen van de zomereik, de meest noordelijk voorkomende soort eik (zie figuur 1.3.).

In hoofdstuk 2 behandel ik de theorievorming over successie. Ik zet daarin o.a. de ontwikkeling van het climax concept uiteen en de modellen voor verjonging van de climax bos, zoals het gap phase model van Watt (1947) en het cyclische model van Leibundgut (1959; 1978). Verder behandel ik hoe theorieën over successie en climax vegetaties verder zijn uitgewerkt en welke premissen daaraan ten grondslag liggen.

In hoofdstuk 3 zet ik uiteen op basis waarvan uit pollenonderzoek de conclusie is getrokken dat Europa in ongerepte staat bedekt was door een gesloten loofbos. Ik behandel daarin de premissen die men hanteert en de "Landnam"-theorie van Iversen. Verder onderzoek ik of een pollenverzameling die wordt beschouwd van een gesloten bos afkomstig te zijn ook afkomstig kan zijn van een meer open type begroeiing, zoals de bosweide.

In hoofdstuk 4 behandel ik de geschiedenis van wat heet het gebruik van het bos in midden en west Europa. Ik ga na waarop de conclusie is gebaseerd dat men gesloten bossen in beweiding nam en dat dit gebruik leidde tot het verdwijnen van het bos.

In hoofdstuk 5 toets ik de theorie die stelt dat bossen die uit exploitatie zijn genomen, d.w.z. waar veeweide en de houtoogst zijn beëindigd, terugkeren naar hun natuurlijke staat. Het gaat daarbij om voormalige bosweiden of beweide hakhout. Ik ga daarbij in het bijzonder in op hoe beide soorten eiken en hazelaar zich gedragen in zich spontaan ontwikkelend bos zonder grote herbivoren.

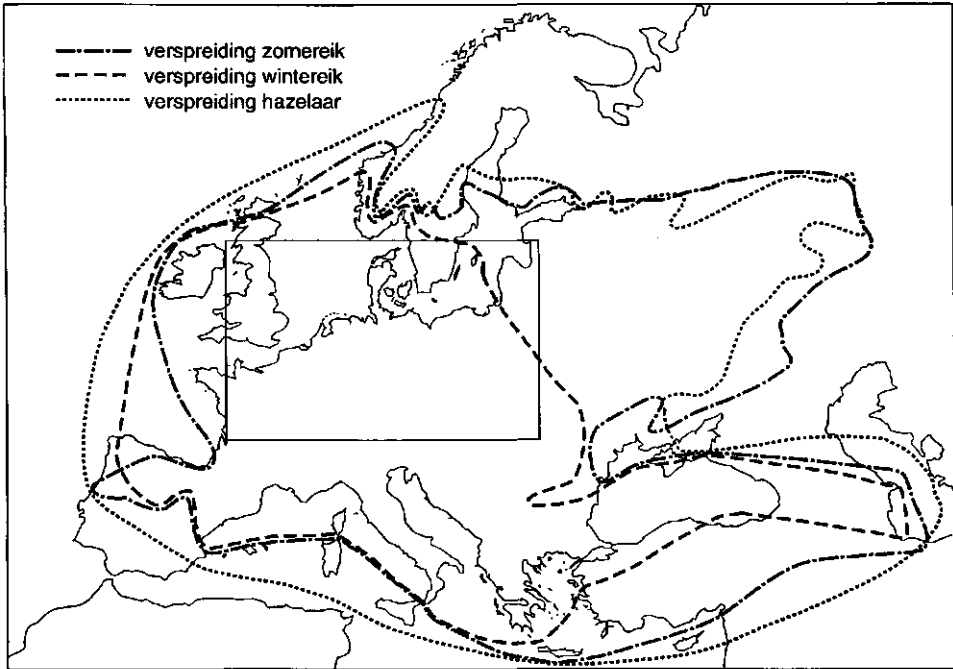
In hoofdstuk 6 behandel ik de resultaten van autecologisch onderzoek aan de soorten bomen die een belangrijke component zijn in loofbossen in het laagland van west en midden Europa, zoals zomer- en wintereik, zomer- en winterlinde, beuk, haagbeuk en de struik de hazelaar. Dergelijke gegevens geven inzicht in de mechanismen achter de successie en verjonging in bossen, op grond waarvan verschijnselen in de bosreservaten kunnen worden verklaard. Ik behandel in dit hoofdstuk de autecologie van de behandelde soorten in relatie tot de successie in gesloten

	Blytt-Sernander e.a	Montelius (prehistorische perioden)	Firbas 1949	Overbeck- Schneider 1938	Jessen- Iversen 1935-1941	Godwin 1956		
recent								
1000	Subatlantium	Yzertijd	X	Nach- wärmezeit	XIII	IX	VIII	
2000			IX		XI			
					X			
3000	Subborea	Bronstijd		IX	VIII	VII b	POSTGLACIAAL	
4000		Neolithicum	VIII	Späte- wärmezeit				
5000	Atlanticum	Mesolithicum	VII	Mittlere- wärmezeit	VIII	VII		VII a
6000			VI					
7000								
8000	Borea	Vb	Frühe- wärmezeit	VII	VI	VI		
9000		Va		VI	V	V		
10000	Preborea	IV	Vor- wärmezeit	V	IV	IV		
11000	Jonge Dryas	III	Jüngere Dryas	IV	III	III		
12000	Allerød	II	Allerød	III	II	II		LAATGLACIAAL
13000	Oudere Dryas	Ic	Ältere- Dryaszeit	II	I	I		
13000	Bølling	Ib						
14000	Pleniglaciaal	Ia					I	

Tabel 1.1. De belangrijkste pollenzones in de periode van na het eindigen van de laatste ijstijd in mid-den en west Europa (naar Janssen, 1974, pg. 54).

bossen zonder grote herbivoren en in parkachtige landschappen als bosweiden met begrazing door grote herbivoren.

Elk van de hiervoor genoemde hoofdstukken sluit ik af met een paragraaf conclusies en synthese. In hoofdstuk 7 synthetiseer ik deze resultaten een eindconclusies.



Figuur 1.3. De begrenzingen van de verspreiding in Europa van de zomereik, de winterik en de hazelaar (Naar Jahn, 1991, pg. 403, 406). Het kader in het centrum van de figuur geeft het studiegebied aan. Dat ligt tussen 45° en 58° N.B. en 5° en 25° O.L.

## 2. Successie, de climax bos en de rol van grote herbivoren

### 2.1. Inleiding

In dit hoofdstuk behandel ik de theorieën over successie van vegetaties en de uitgangspunten die daarbij zijn gehanteerd. Onder successie wordt verstaan een opéénvolging van fasen in de soortensamenstelling van een vegetatie die leidt tot één bepaald eindstadium (Clements, 1916, pg. 3-4). In dit hoofdstuk wil ik de volgende vragen beantwoorden:

- Hoe is men tot de conclusie gekomen dat in west en midden Europa een van nature optredende successie leidt tot een gesloten loofbos?
- Welke premissen liggen daaraan ten grondslag en waarop zijn deze gebaseerd?
- Is er in de theorieën over successie in vegetaties een rol aan grote plantenetende zoogdieren toegekend en zo ja, welke?

Om deze vragen te beantwoorden behandel ik in dit hoofdstuk uitgebreid theorieën over successie in het algemeen en over de successie van grasland tot bos in het bijzonder. Wat dit laatste aspect betreft ga ik uitvoerig in op het onderzoek dat Watt (1923; 1924; 1925; 1934a; 1934b) heeft verricht en het model voor de verjonging van bossen dat hij op basis daarvan heeft opgesteld. De reden voor deze uitgebreide behandeling is dat dit zogenaamde gap-phase model (Watt 1947), algemeen als **het** mechanisme achter de verjonging van natuurlijke bossen wordt beschouwd<sup>28</sup>. De publicaties van Watt zullen dus belangrijke, overtuigende elementen moeten bevatten voor de nulhypothese dat Europa van nature bedekt was door een gesloten bos, dan wel aangrijpingspunten moeten bieden voor de alternatieve hypothese die postuleert dat van nature een parkachtig landschap aanwezig was.

### 2.2. De geschiedenis van het concept successie

Volgens Clements is een theorie van King uit 1685 over het ontstaan van trilveen ("quaking bog") in Ierland het oudst bekende onderzoek aan successie (Clements, 1916, pg. 8). Volgens hem gebruikte waarschijnlijk De Luc in 1806 als eerste de term

---

28. Zie o.a.: Tansley (1953, pg. 405), Peterken en Tubbs (1965), Shugart en West (1977; 1980; 1981), Bormann en Likens (1979a, pg. 5), Shugart en Seagle (1985), Flower (1980), Runkle (1981; 1982; 1985; 1989), Whitmore (1982; 1989), Brokaw (1985), Lemée (1987), Lemée *et al.* (1992), Putman *et al.* (1989), Speiss (1989), Platt (1989), Holeksa (1993), Van den Berghe *et al.* (1993), Koop en Siebel (1993), Abe *et al.* (1995), Tanouch en Yamamoto (1995).

successie, eveneens met betrekking tot veen (Clements, 1916, pg. 10, 12). Rennie (1810) schreef als eerste over de successie van bossen. Hij deed dat op basis van stobben van bomen die hij in venen in Engeland in lagen boven elkaar aantrof. Boomstobben kwamen in de 19<sup>de</sup> eeuw veel tevoorschijn bij het afgraven van venen voor de brandstofvoorziening. Volgens de Deen Dau vertelden dergelijke stobben in venen in Denemarken een deel van het verhaal van de geschiedenis van het bos in dat land (Iversen, 1973, pg. 11). Op basis van de stratificatie van boomstobben verdeelde de Deen Steenstrup (1841) de geschiedenis van het bos in een ratelpopulieren-, een dennen-, een eiken- en een elzenperiode (Clements, 1916, pg. 14-16; Iversen, 1973, pg. 12). De Deen Vaupell legde in 1857 een verband tussen moderne bossen en de prehistorische vegetatie, door de gelaagdheid van de stobben in venen, de zogenaamde verdrinken bossen, te interpreteren op basis van de successie van bomen in moderne bossen. Vaupell (1863) stelde dat alleen de concurrentie om licht verantwoordelijk is geweest voor deze successie (Clements, 1916, pg. 17; Iversen, 1960, pg. 7; 1973, pg. 12). Vaupell baseerde zijn interpretatie op het boek "Anweisung zum Waldbau" van de Duitse bosbouwer Cotta (Clements, 1916, pg. 17). Dat boek kwam in 1816 uit. Het geldt nog steeds als een meesterwerk in de bosbouwliteratuur (Dengler, 1990, pg. 16; Mantel, 1990, pg. 141, 173).

Cotta meende dat Europa van nature bedekt was door bos. Hij schreef in het voorwoord van zijn boek: "Wenn die Menschen Deutschland verließen, so würde dieses nach 100 Jahren ganz mit Holz bewachsen sein." (Cotta, 1865, pg. v). Cotta ontleende deze uitspraak ongetwijfeld aan de wetenschap dat cultuurland in bos verandert als de mens het cultuurland verlaat. De Romein Lactanius schreef dat al in 300 na Chr. op (Koebner, 1941, pg. 24, geciteerd door Darby, 1970). Ook in veel documenten uit de vroege Middeleeuwen tot en met de 17<sup>de</sup> eeuw staat dat bos bezit neemt van verlaten akkers (Gradmann, 1901; Streitz, 1967, pg. 40; Darby, 1970; Stamper, 1988). Dat gebeurde in streken die door pestepidemieën en oorlogen ontvolkt raakten. In de Duitse literatuur noemt men door bomen overwoekerde, verlaten cultuurgronden en nederzettingen "Wüstungen" (Hausrath, 1945, pg. 293-297; Rodenwaldt, 1951; Mantel, 1990, pg. 64; Jahn, 1991, pg. 395). In de tweede helft van de 19<sup>de</sup> eeuw maakte naast deze anekdotische gegevens ook wetenschappelijk onderzoek aan de successie van verlaten akkers in Duitsland, Engeland en de Verenigde Staten duidelijk dat verlaten akkers bebost raken (zie o.a. Gradmann, 1901; Spurr, 1952; Tansley, pg. 293-298; West *et al.*, 1980, pg. v).

Als het onberoerd laten van gecultiveerde grond tot een successie naar bos leidt, dan ligt het voor de hand te concluderen, zoals Cotta (1816) deed, dat er gesloten een bos aanwezig zou zijn geweest als de mens niet had ingegrepen. Die conclusie is in ieder geval in de eerste helft van de 19<sup>de</sup> eeuw getrokken, zoals ook de uitspraak van de Zwitserse bosbouwer Landolt aangeeft. Die opende in 1866 zijn boek "Der Wald. Seine Verjüngung, Pflege und Benutzung" met de zin: "So lange eine Gegend gar nicht oder nur schwach bevölkert ist, deckt der Wald in der Regel den größten Theil der Bodenfläche und die ersten Ansiedler befriedigen ihre einfachen Bedürfnisse durch die Ausübung der Jagd auf die wilden Thiere des festen Landes und der Gewässer." (Landolt, 1866, pg. 1). In publicaties uit de tweede helft van de 19<sup>de</sup> eeuw over de geschiedenis van het gebruik van niet gecultiveerde gronden door genootschappen als marken en gemeenten, stelde men dat die ongecultiveerde gronden bossen waren (zie o.a. Endres, 1888; Hausrath, 1898). In het begin van de 20<sup>ste</sup> eeuw is het blijkens publicaties dan ook vrijwel onomstreden dat heel Europa,



waaronder het studiegebied, zonder ingrijpen van de mens, dus van nature, bedekt was door een gesloten bos en dat nog zou zijn geweest als de mens niet had ingegrepen<sup>29</sup>. Destijds ontleende men voor deze theorie ook argumenten aan beschrijvingen door de Romeinen. Zo zouden Caesar en Tacitus in respectievelijk *Bello Gallica* en *Germania* hebben geschreven dat de onbewoonde delen van het laagland van Europa bedekt waren met uitgestrekte, duistere bossen die zij als *silva* (*silva Arduenna*, *silva Caesia*) aanduidden (zie Gradmann, 1901, pg. 369; Forbes, 1902; Cermak, 1910)<sup>30</sup>. De tegenwoordige betekenis van *silva* is namelijk o.a. bos (Muller en Renkema, 1995, pg. 855).

29. Zie o.a. Gradmann (1901), Forbes (1902), Warming (1909, pg. 326), Cermak (1910), Moss (1910, pg. 36; 1913, pg. 91, 98, 111, 199), Tansley (1911, pg. 7, 65), Dengler (1935, pg. 5-6, 249).  
 Gradmann (1901): "Es gibt in Deutschland keinen Ackerboden, der nicht mit Leichtigkeit in Wald umzuwandeln wäre; läßt man ihn verwildern, so bestockt er sich von selbst, sobald nur Gelegenheit zum Samenanflug gegeben ist. Das ist oft beobachtet worden, und wir dürfen unbedenklich annehmen, das das gesamte Ackerland Deutschlands, soweit es nicht durch Entwässerung von Mooren und Brücken entstanden ist, von Natur für den Wald bestimmt ist; kein Forstmann wird daran zweifeln (Gradmann, 1901, pg. 363).  
 Forbes (1902): "There is little reason to doubt, therefore, what the result of leaving land entirely to Nature would be. So far as indigenous species [van bomen] are concerned we have only to fence off a piece of ground from cattle, sheep, and rabbits, and quickly get a sample of indigenous forest of one or other types mentioned above (Forbes, 1902, pg. 245). Die typen bos waren eikenbossen en bossen die uit grove den, berk en eik bestonden (Forbes, 1902, pg. 244-245). Hij vervolgde zijn betoog met: "Even when unfenced, thousands of oak, ash, beech, and other seedlings spring up in every pasture after a good seed year, and where seed-bearing trees are within a reasonable distance. Such instances prove the capability of Nature to reassert herself whenever she gets the opportunity, and there is little doubt that this country would regain its original conditions in a hundred years or so if men and domestic animals were to disappear from it." (Forbes, 1902, pg. 245).  
 Warming (1909): "Pastures in the plains of northern Europe, and other regions that were formerly clothed with forest, are almost without exception artificial products: were the human race to die out they would once more be seized by forest, just as their soil was originally stolen from forest. Exceptions to this rule are provided only by small patches of meadow in old forests, that have been regularly grazed over and manured by wild animals." (Warning, 1909, pg. 326).  
 Moss (1910): "In the case of established woods, we do not know the progressive associations which culminated in the woodland associations; but we can determine retrogressive stages through scrub to grassland." (Moss, 1910, pg. 36).  
 Moss (1913): "Whilst opinions may differ as to whether or not the grassland just described is wholly or only in part due to man's interference, it appears to be generally accepted that such tracts were formerly clothed with forest;... ", waarna Moss het hiervoor vermelde citaat van Warning aanhaalde (Moss, 1913, pg. 111).  
 Tansley (1911): "There is no doubt that by far the greater part of the British Isles was originally covered with forest..." (Tansley, 1911, pg. 65).
30. Gradmann (1901) stelde dat er in de Romeinse tijd sprake was van een scherpe grens tussen sterk bevolkte gebieden enerzijds en vrijwel onbewoonde landschappen die bedekt waren met bos anderzijds. De Romeinen gaven volgens hem deze vrijwel onbewoonde gebieden in hun rijk en in *Germania* aan met het begrip *silva* (*silva Arduenna* (Ardenner Wald), *silva Caesia* (bossen langs de Rijn), *Semana silva* (Thüringerwald), *Martiana silva* (Schwarzwald). Gradmann citeerde Tacitus uit zijn boek *Germania*, die *Germania* omschrijft als "Terra etsi aliquanto specie differt, in universum tamen aut silvis horrida aut paludibus foeda" (Gradmann, 1901, pg. 369). Cermak (1910) vertaalde deze zinsrede als volgt: "Das Land bietet zwar in seinen einzelnen Teilen merklich verschiedene Gestaltungen, doch im allgemeinen ist es mit finsterem Urwald oder wüsten Sümpfen bedeckt." (Cermak, 1910, pg. 365). Mede op basis van deze uitspraak merkte hij op dat Caesar en Tacitus beide "...im Herzen Europas Urwälder angetroffen haben, die bis auf die Unterbrechung durch →

### 2.3. De successie theorie van Clements

De vaak waargenomen ontwikkeling van de vegetatie vanuit een initiële fase van een kale bodem als een akker, via de invasie van plantensoorten, waaronder struiken en bomen, naar een bepaalde eindtoestand toe, formaliseerde Clements tot een successietheorie. Volgens hem ontwikkelt zich via een aantal opéénvolgende fasen (successie) op een kale bodem één type vegetatie, die klimatologisch wordt bepaald; de climax (Clements, 1916, pg. 125). De climax wordt bereikt als een soort zodanig domineert dat deze de opkomst van andere, mogelijk dominante soorten uitsluit (Clements, 1916, pg. 103, 105). Die climax blijft volgens Clements aanwezig, zolang het klimaat constant blijft (Clements, 1936). De successie verloopt volgens hem van "eenvoudige" levensvormen als schimmels en ééncellige wieren, via éénjarigen naar meerjarige soorten planten en culmineert in de dominantie van de hoogste levensvorm die onder het betreffende klimaat mogelijk is. Als dat bomen zijn, is de climax bos (Clements, 1916, pg. 80, 99, 103, 105, 125).

Volgens hem maken dieren en mensen deel uit van de successie en de climax, waarbij het ingrijpen door de mens vooral tot het vernietigen van de climax leidt. Menselijk ingrijpen kan er ook voor zorgen dat de successie in een bepaald stadium blijft steken, zodat zich een zogenaamde sub-climax instelt; d.w.z. een toestand die vóór de climax ligt (Clements, 1916, pg. 107). De sub-climax kan volgens Clements een permanent karakter hebben, als menselijk ingrijpen tot onomkeerbare veranderingen heeft geleid (Clements, 1916, pg. 108).

Clements (1916) onderscheidde een primaire en een secundaire successie (Clements, 1916, pg. 60). Het verschil zat volgens hem in de oorzaak van het ontstaan van de kale bodem waarmee de successie begint. Op een volstrekt nieuw gevormde bodem zonder zaadbank is sprake van een primaire successie. Daar komen als eerste de zaden van pioniersoorten terecht. Primaire successies vereisen volgens hem een zeer lange periode van ontwikkeling, bijvoorbeeld vanwege een langdurig proces als bodemvorming. Secundaire successie vindt plaats op een kale grond die begroeid is geweest met een climax, welke door bijvoorbeeld vuur, vloedgolven, dieren en activiteiten door de mens is vernietigd. Dergelijke gebieden bevatten normaal gesproken grote aantallen levensvatbare zaden en sporen van soorten van meerdere successiestadia en laten daarom relatief snelle ontwikkelingsreeksen zien (Clements, 1916, pg. 60, 102, 168-169). Blijft een factor aanwezig die de terugkeer naar de climax belemmert, dan is het resultaat een ogenschijnlijke climax. Deze verdwijnt, zodra de verstoring ophoudt.

Volgens Clements kunnen door vernietiging van climaxen door de mens talrijke sub-climaxen ontstaan, waarbij het afbranden van de vegetatie, het vellen van bossen en begrazing het meest in het oog lopen. Daardoor zijn volgens hem overal op de wereld graslanden ontstaan die daar blijven zolang het branden en de begrazing voortduren (Clements, 1916, pg. 107, 145). Het verdwijnen van de oorzaak van de vernietiging initieert tegelijk de ontwikkeling van een reeks vegetaties die uiteindelijk weer uitmondt in de climax.

Sümpfe im Flachlande, fast lückenlos waren oder zum mindesten ohne größere Unterbrechung zusammenhängen" (Cermak, 1910, pg. 365). Forbes (1902) schreef dat de vroegste referentie naar Britse bossen gevonden wordt in *Cesar's Bello Gallica*, Boek 1, "where mention is made of the vast forests which covered the country at that time." (Forbes, 1902, pg. 244) (zie hoofdstuk 4 voor een verdere uitleg van het begrip "silva").

Volgens Clements bestaat er geen retrogressieve ontwikkeling van bos naar grasland onder invloed van bijvoorbeeld begrazing door vee (Clements, 1916, 145-146, 155). Hij reageerde daarmee op onderzoekers als Moss, Rankin en Tansley (Moss *et al.*, 1910) die stelden dat het bos dat Groot Brittannië oorspronkelijk bedekte voornamelijk door vee is vernietigd (Tansley, 1911, pg. 7; Moss, 1913, pg. 91). In vergelijking met landen als Duitsland en Frankrijk bevatte Groot Brittannië rond 1900 nog maar zeer weinig bos (Moss *et al.*, 1910; Tansley, 1911, pg. 64-65). Die vernietiging verliep volgens hen door het proces van een retrogressieve successie van bos via struwelen tot grasland (Moss, 1910, pg. 36; 1913, pg. 96-98; Moss *et al.*, 1910; Tansley, 1911, pg. 7, 83-84). Clements achtte dat helemaal niet aangetoond, omdat Moss *et al.* (1910) naar zijn zeggen zelf aangeven dat er in Engeland helemaal geen natuurlijke bossen meer waren. Volgens hem beschikten de Europeanen daarom wel over een goede werkhypothese die echter pas na grondig, exact ecologisch onderzoek eventueel kon worden aangenomen (Clements, 1916, pg. 155-156). In Engeland deelde Salisbury (1918) de kritiek van Clements. Volgens hem had Clements waarschijnlijk gelijk met te stellen dat de struwelen geen retrogressieve fase van het bos zijn, maar een fase in de successie naar het bos toe<sup>31</sup>.

Als bewijs voor de retrogressieve successie gold destijds de successie in voor vee uitgerasterde stukken weide waar spontaan zaailingen van struiken en bomen opkomen (Forbes, 1902; Tansley, 1911, pg. 7-8; 1922; 1953, pg. 487). Het werd als de inleiding van de terugkeer van het bos beschouwd (Tansley, 1911, pg. 83-84; 1922; 1953, pg. 133, 295, 373, 398, 476, 487). Uit de successie van grasland tot bos zou ook blijken dat vee een door de mens geïntroduceerde, versturende factor was (zie Forbes, 1902; Warming, 1909, pg. 326; Tansley, 1911, pg. 8, 66; 1935; Moss, 1913, pg. 91).

Volgens Moss *et al.* (1910) en Tansley (1911, pg. 71) stamden de Britse bossen in een rechte lijn af van de oorspronkelijke bossen. Zij noemden ze semi-natuurlijke bossen. Alhoewel geëxploiteerd, zouden deze semi-natuurlijke bossen, in tegenstelling tot de aangeplante, hun wezenlijke kenmerken hebben behouden, vanwege het conservatisme van de Britse landeigenaren en de achterlijke staat waarin de Britse bosbouw zich bevond<sup>32</sup>. De bossen waarover Moss *et al.* (1910) en Tansley (1911) destijds schreven, waren voor een groot deel middenbossen, d.w.z. hakhout met overstaanders. De overstaanders waren meestal zomer- of wintereiken (*Quercus*

31. Salisbury (1918) opende zijn artikel met: "Scrub is a particular type of plant-association which is dominated by shrubs, either forming a dense growth or sparsely scattered amongst herbage. The condition has often been regarded as a retrogressive phase of woodland, a view expressed by Tansley, Moss, and others (cf. 'Types of British Vegetation', p. 83 and 130), and undoubtedly the scrub-association does often occupy situations formerly held by woodland. But probably Clements is right in regarding such vegetation not as a retrogressive but as the establishment of an earlier phase in a progressive succession (cf. F.E. Clements, 'Plant Succession', Carnegie Institute, Washington, 1916). Nevertheless though scrub, such as the particular examples we shall consider, is often a stage in the passage from pasture, or even arable land, to woodland, there probably are and always have been areas where this condition by some factor or factors, it may be natural or it may be artificial, which prevent the transition to closed woodland" (Salisbury, 1918, pg. 53).

32. "One general conclusion at which we have arrived is that the existing English woodlands have for the most part been altered in their essential characters to an extent which may appear surprisingly slight to those unfamiliar with the actual facts of distribution. This is no doubt largely due to the innate conservatism of the English landowner, as well as to the backward state of forestry practice in this country." (Moss *et al.*, 1910, pg. 118).

*rubur* en *Q. petraea*); het hakhout bestond in meerderheid uit hazelaar (*Corylus avellana*) (Moss *et al.*, 1910; Peterken, 1981, pg. 108).

#### 2.4. De polyclimax theorie van Tansley

Tansley (1935) verweerde zich tegen de kritiek van Clements op het concept van de retrogressieve successie door op te merken dat vee een *continu* aanwezige en daarom *continu* werkzame factor is en dat bos daarom langzaam maar zeker in grasland kan veranderen. Hij bekritiseerde daarom ook het mono-climax concept van Clements. Volgens hem kan een successie worden onderbroken door catastrofes die geen relatie hebben met de wetten waaraan de successie gehoorzaamt en die voor de veranderingen in de vegetatie zorgen. Catastrofes waren volgens Tansley bijvoorbeeld vuur, storm en menselijke invloeden als het maaien en het grazen door huisvee. Zo'n onderbreking kan volgens hem tot een andere stabiele eindtoestand leiden. Door catastrofale factoren als de mens met zijn huisdieren ontstaan zijns inziens onder bepaalde klimaatomstandigheden andere climaxen dan die welke volledig aan het klimaat zijn onderworpen. Op grond daarvan definieerde Tansley de climax als: "the highest stage of integration and the nearest approach to perfect dynamic equilibrium that can be attained in a system developed under the given conditions and with the available components." (Tansley, 1935, pg. 300). Het verschil tussen Clements en Tansley is dat Tansley climaxen beschouwde als situaties die ten naaste bij in evenwicht zijn met alle omgevingsfactoren en niet, zoals Clements (1916) stelde, alleen met het klimaat. Tansley was het wel met Clements eens dat de successie van plantengemeenschappen uitmondt in een climax-gemeenschap die wordt gedomineerd door de hoogst groeiende planten die onder de heersende omstandigheden in een bepaald gebied kunnen leven. In de gematigde klimaten zijn dat bomen. Op de gematigde breedten is volgens hem daarom de klimatologisch bepaalde climax bos. Zijn ook andere factoren werkzaam, zoals de mens met zijn vee, dan kan een climax van grasland of van heide ontstaan (Tansley, 1935).

Tansley verwierp het door Clements gebruikte begrip biotische gemeenschappen, omdat volgens hem planten en dieren een geheel verschillende rol spelen. Voorzover er sprake is van een relatie tussen planten en dieren, bestaat die volgens hem uit éénrichtingsverkeer, omdat dieren volledig afhankelijk zijn van planten. Dieren volgen daarom volgens hem de vegetatieontwikkeling en zijn daarom niet sturend in de successie. Volgens Tansley suggereert de term levensgemeenschap een wederzijdse beïnvloeding tussen planten en dieren die niet bestaat. De relatie tussen beide is volgens hem niet verschillend van die met het abiotische milieu. Zijns inziens heeft men met een systeem te maken waarvan planten en dieren tezamen met het abiotische milieu onderdelen zijn<sup>33</sup>. Op grond van deze uitspraak wordt Tansley algemeen aangemerkt als de grondlegger van het begrip ecosysteem (Kingsland, 1991, pg. 11; Kingsolver en Paine, 1991, pg. 310). Tegenwoordig

33. "But is it really necessary to formulate the unnatural conception of biotic, *community* to get such cooperative work carried out? I think not. What we have to deal with is a *system*, of which plants and animals are components, though not the only components." (Tansley, 1935, pg. 335).

beschouwt men een ecosysteem als een systeem dat bestaat uit een *biotische gemeenschap en zijn abiotische omgeving* (zie Krebs, 1972, pg. 10; Begon *et al.*, 1990, pg. 613). De ironie wil dat de tegenwoordige betekenis van het begrip *ecosysteem* dus weer het door Tansley verworpen begrip *biotische gemeenschap* omvat.

Tansley gaf wel te kennen dat dieren invloed kunnen hebben op de structuur van de vegetatie, maar dat daarvan in de gebruikelijke [lees: natuurlijke] situatie geen sprake is<sup>34</sup>. Als de dieren invloed hebben dan betreft het volgens hem uitzonderlijke situaties, zoals wanneer vee aanwezig is, of een hoge dichtheid aan wild. Van het effect van vee bestaat volgens Tansley geen natuurlijk equivalent<sup>35</sup>. Edelhert (*Cervus elaphus*) en ree (*Capreolus capreolus*) zijn volgens hem bosdieren die van nature in zulke dichtheden voorkomen, dat sprake is van een evenwicht tussen de vraat aan de zaailingen en de verjonging van het bos, zodat het voortbestaan van het bos geen gevaar loopt (Tansley, 1953, pg. 143). Verhinderen edelherten en reeën wel de verjonging van het bos, dan is er volgens hem sprake van een onnatuurlijke situatie.

## 2.5. Het ontbreken van verjonging in de climax bos

Van 1908 tot 1920 onderzocht Tansley enkele permanente kwadranten in kalkgraslanden die aan een beukenbos grensden (Tansley, 1922). Een mantel van doornig struweel scheidde beide. Tansley wilde het effect van het beëindigen van begrazing door met name konijnen nagaan op de uitbreiding van houtige soorten planten en in het bijzonder het beukenbos. Hij stelde vast dat het uitschakelen van de begrazing tot een uitbreiding van het struweel leidde. Daarin kwamen na verloop van enkele jaren jonge beuken (*Fagus sylvatica*) op. Mede op grond van zijn bevindingen in dat onderzoek stelde hij Watt voor onderzoek te doen naar de verjonging van eiken- en beukenbossen die als climaxen werden beschouwd (zie Forbes, 1902; Moss *et al.*, 1910; Tansley, 1911, pg. 79; 1922). Omdat het climaxen waren, moesten deze bossen zichzelf d.m.v. verjonging in stand kunnen houden. Er vond in deze bossen echter geen verjonging van eiken en beuken plaats en de vraag was, waarom?

Volgens Watt (1919) was het falen van verjonging van de eikenbossen te wijten aan de algehele aftakeling en het verdwijnen van bossen. Dat was volgens hem toe te schrijven aan de scheepsbouw en het weiden van vee in de bossen door boeren in het verleden. Dat het weiden van vee de bossen had vernietigd ontleende hij aan een publicatie van de Duitse auteur Krause (1892a) (een bron die Watt op zijn beurt

---

34. "This is not to say that animals may not have important effects on the vegetation and thus on the whole organism-complex. They may even alter the primary structure of the climax vegetation, but usually they certainly do not." (Tansley, 1935, pg. 335).

35. "... grassland or heathland have no doubt originated mainly from the clearing of the woodland, and the pasturing of sheep and cattle. ... In some cases where grassland is not pastured, the shrubs and the trees of the formation recolonize the open land, and woodland is regenerated." (Tansley, 1911, pg. 7).

".. if pasturing were withdrawn their areas would be invaded and occupied, as they were *originally* [cursief van mij] occupied, by shrubs and trees." (Tansley, 1953, pg. 487).

aan Moss (1913, pg. 91) ontleende) en het feit dat de bossen in Engeland, evenals die in Duitsland, waren gebruikt voor het weiden van vee en varkens<sup>36</sup>.

Watt (1919) verwonderde zich erover dat in bepaalde jaren de bodem van de eikenbossen bezaaid lag met eikels en het daarop volgende voorjaar miljoenen zaailingen opkwamen, terwijl in diezelfde bossen spontane verjonging van eiken een zeldzaamheid was. Hij onderzocht de predatie van eikels en zaailingen door dieren en het verlies van de kiemkracht van de eikels door uitdroging. Op grond daarvan concludeerde hij dat, behalve ziekten, vooral dieren en vogels die eikels eten voor het mislukken van de verjonging van eikenbossen verantwoordelijk zijn. Doordat deze herbivore dieren, zowel de wilde als de gedomesticeerde, niet meer door hun natuurlijke vijanden in toom worden gehouden, nemen ze volgens hem proportioneel toe en vernietigen daardoor elke vegetatie die ze als voedsel kan dienen. De mens wordt zijns inziens daarom gestraft voor het doden en onderdrukken van de roofdieren die normaal gesproken de aantallen planteneters binnen de perken houden.

Naast het falen van de verjonging van eiken in het bos, maakte Watt (1919) ook melding van succesvolle verjonging van eiken **buiten** het bos, namelijk in grasland. Eikels kiemen daar volgens hem niet alleen in grote aantallen, maar de zaailingen groeien er ook goed op, nadat de begrazing is beëindigd. Volgens hem heeft de eik geen enkele moeite om graslanden en struwelen in graslanden te herkoloniseren. Deze waarneming staafde hij met een citaat van Forbes (1902), waarin staat dat grasland welhaast het natuurlijke zaaibed van de eik lijkt<sup>37</sup>. Volgens Watt (1919) kiemen eiken ook succesvol in grasland dat 's zomers licht door runderen wordt begraaasd. Watt nam dus waar dat verjonging van bomen, waaronder de eik, plaatsvindt **met** begrazing. Dat deed hij nogmaals in de New Forest. Jonge eiken groeiden daar volgens hem op in doornige en stekelige struiken als mei- en sleedoorn, die hen beschermden tegen rondlopende runderen, pony's, herten en schapen. Ten overvloede vermeldde hij dat vele anderen dat met hem hadden vastgesteld<sup>38</sup>. Hij

---

36. Moss schreef: "The inability of certain forests to rejuvenate per se has been pointed out by many foresters and plant geographers. In discussing the causes of the succession of forest to heath in north Germany, Krause (1892) emphasized the view that the narrowing of the forest area has been largely due to errors in silviculture, especially to the grazing of cattle in the forest. That such a factor is a *causa vera* in the degeneration of forests is undisputable." (Moss (1913, pg. 91). Watt (1919) schreef vervolgens: "Krause (1892) attributes the limiting of the forest area in North Germany to "errors in silviculture, especially to the grazing of cattle in the forest," and this may be legitimately applied to this country as cattle and pigs were formerly driven into the woods for pannage. This is generally concluded as a factor responsible." (Watt, 1919, pg. 174).

37. Forbes (1902) merkte op: "A grassy surface seems the natural seed bed of oak, for every successful examples may often be seen on rough pasture adjoining woods which for some reason or other has been allowed to lie waste or is only slightly stocked with cattle during the summer (Watt, 1919, pg. 175).

38. "Supplementary evidence as to the value of protection [door doornige struwelen] was patent from observations made in the New Forest towards the end of August. Among such spiny plants as *ilex aquifolium*, *Prunus spinosa*, *Crataegus monogyna*, etc., usually near the periphery of clumps of these, saplings [van eiken] of various heights were found growing up among the protecting branches. Their demands for light led them to incline their stems to the outside of this protections but rarely did I find any protruding twigs which would be liable to be nibbled by the cattle, ponies, sheep, deer etc., which roam through the Forest, or did they do project they are promptly eaten back. Once these branches emerge from this protection sufficiently high up to escape the browsing →

besteedde verder geen aandacht aan dit verschijnsel in relatie tot de vraag waarom eiken zich niet verjongen. Hij richtte zich wat dat betreft alleen op verjonging in het bos. De reden daarvoor zal zijn geweest dat eiken zich volgens hem in en niet buiten het bos moeten verjongen, omdat de climax bos is. Wat betreft het mislukken van de verjonging van eiken in het bos was voor Watt de kous af met de conclusie dat de oorzaak daarvan het verstoorde evenwicht is tussen de herbivoren die op eikels en zaailingen van eiken prederen en de predatoren die op deze herbivoren prederen; een verklaring die door Tansley werd onderschreven (zie Tansley, 1953, pg. 141, 291-293)<sup>39</sup>.

## 2.6 De secundaire successie van grasland tot bos

Watt onderzocht het falen van verjonging van beukenbossen op de heuvels van de South Downs in Zuid Engeland (Watt, 1923; 1924; 1925) en op de Chiltern heuvels, westelijk van Londen (Watt, 1934a; 1934b). Net als bij zijn onderzoek in de eikenbossen liep Watt (1923) alle factoren na die zijns inziens voor het ontbreken van verjonging van beukenbossen verantwoordelijk kunnen zijn. Onder een gesloten kronendak zijn dat volgens hem predatie van beukennoten door met name muizen en het sterven van zaailingen door een combinatie van vraat door insecten en een verminderde vitaliteit van de zaailingen door gebrek aan licht. Ofschoon in bepaalde jaren alle zaailingen stierven, meende Watt (1923) dat regeneratie wel op een natuurlijke wijze moet plaatsvinden, omdat de beukenbossen ter plaatse een grote mate van continuïteit kenden.

Watt kon succesvolle regeneratie terugvoeren tot jaren waarin een volle mast had plaatsgevonden. In zulke jaren is volgens hem zoveel zaad aanwezig dat er na de predatie door muizen en vogels nog voldoende overblijft om voor zaailingen te zorgen. Hij constateerde daarbij dat verjonging van de beuk plaatsvond in gaten in het kronendak. Die verjonging werd volgens Watt ernstig gehinderd doordat ten gevolge van de toegenomen hoeveelheid licht in het gat ("gap") soorten als overjarig bingelkruid (*Mercurialis perennis*), heksenkruid (*Circaea lutetiana*), adelaarsvaren (*Pteridium aquifolium*) en bramen (*Rubus spp.*) sterk opkwamen. Daarnaast vestigden zich er bomen als es (*Fraxinus excelsior*), berk (*Betula spp.*) en gewone esdoorn (*Acer pseudoplatanus*). Hun kronen laten een beperkte hoeveelheid licht door die volgens Watt ver beneden het minimum ligt dat de zaailingen nodig hebben om te kunnen opgroeien (Watt, 1923). In struwelen in grasland is het kronendak volgens hem daar zo dicht dat de beuk er geen kans heeft zich te vestigen.

animals, the future of the tree is assured. It is no uncommon thing to find a large oak standing in the centre of such a clump, an oak which has grown up with the thorny species, the latter affording the necessary protection. This phenomenon has been recorded by numerous observers for trees in general and undoubtedly the protection thus afforded was the salvation of the oaks in question." (Watt, 1919, pg. 196-197).

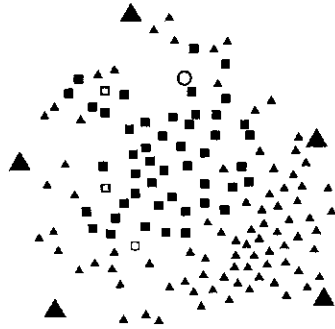
39. Tansley schreef daarover: "... particularly of the widespread mice and voles, are one of the main cause of general failure of oakwood to regenerate: and there can be no doubt that the constant war carried out by gamekeepers against the carnivorous birds and mammals which prey upon the small rodents has contributed in an important degree to preventing regeneration in the existing English oakwoods." (Tansley, 1953, pg. 293).

Watt verlegde vervolgens zijn aandacht van het bos naar het grasland (Watt, 1924). De climax bos herstelt zich daarin volgens hem als de begrazing ophoudt. Deze secundaire successie kan volgens hem wellicht een licht werpen op de vraag hoe de climax zich verjongt. Hij leidde vervolgens het herstel van de climax af uit chronosequenties die de secundaire successie van grasland tot beukenbos zouden weergeven. De successie begint volgens hem met de vestiging van struwelen in grasland, waarna zich daarin eiken en essen vestigen. Die vormen op den duur een eiken-essenbos, waarin vervolgens de beuk verschijnt. De vestiging van de beuk wordt mogelijk doordat de eiken en de essen groter worden, hun kronen zich sluiten en de schaduw van het gesloten kronendak het struweel opener maakt. Vanwege hun vorm noemde Watt de oudste en dus als eerste verschenen beuken pionierbeuken. Zij hadden een laag aan de stam beginnende kroon die breed was uitgroeid doordat zij in lichte omstandigheden waren opgegroeid. Rondom deze pionierbeuken ontstaan volgens Watt vervolgens clusters van jonge beuken. Deze "beukenfamilies" vormen naar zijn mening de aanzet voor de beukenclimax, waarin beuken alleen nog maar door beuken zouden worden vervangen.

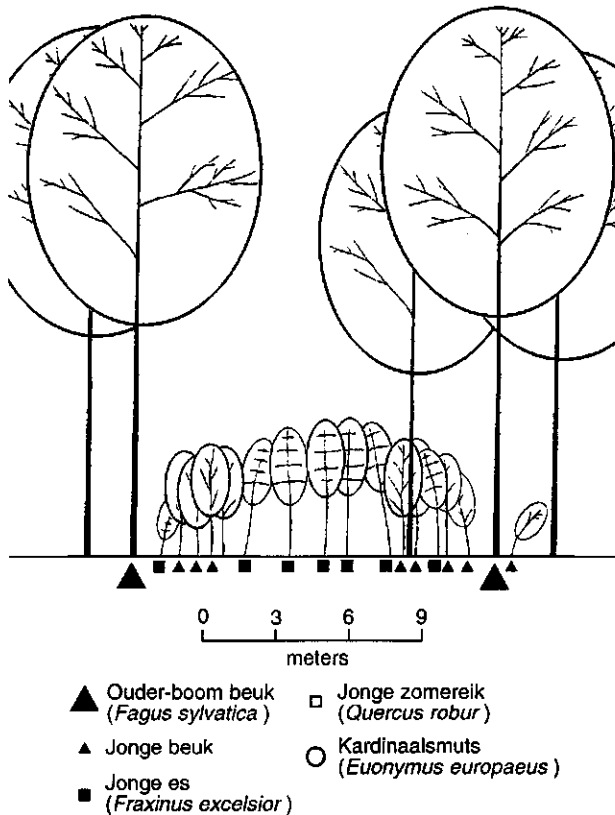
Watt (1924) trof overal in de struwelen bomen aan. Volgens hem vestigen zich voortdurend eiken en essen in de zich in het grasland uitbreidende buitenste rand van de struwelen. Deze jonge bomen worden door het doornige struweel beschermd tegen de vraat door de planteneters. Die bescherming is volgens hem essentieel voor de vestiging van deze boomsoorten. De snelheid waarmee eiken en essen in het grasland oprukken is volgens hem gelijk aan de snelheid waarmee de buitenste rand van het struweel, de zoom, in het grasland voortschrijdt. Naarmate die verder in het grasland opschuift, komen eenmaal gevestigde bomen steeds verder in het struweel te staan. Nadat hun kronen zich aanéén hebben gesloten, vormen ze een bos. Uiteindelijk domineren op deze wijze de bomen de vegetatie op een plaats waar eerst grasland was. Naarmate volgens Watt deze bossen en struwelen verouderen, worden de kronen van de bomen ijler. Dan verschijnen de zaailingen van de beuk. Door hun hogere groeisnelheid groeien de beuken vervolgens de eiken en de essen voorbij en elimineren hen. De successiereeks mondt daarom volgens Watt uit in een volledige dominantie van de beuk, zowel op de kalkbodems als op zure uitgeloopte bodems van de South Downs. Hij beschreef deze ontwikkeling als: "Grassland → Scrub associés → ash-oak associés → beech associés → beech consociation" (Watt, 1924, pg. 149). Beukenbos is dus de climax vegetatie. Volgens Watt **maakt de eik daar geen deel van uit** (vetgedrukt door mij).

Volgens Watt (1925) overleven in het bos in gaten in het kronendak vrijwel alleen de zaailingen van de beuk als zo'n gat eerst door es, esdoorn of berk wordt gekoloniseerd. De enkele eiken die tussen de essen en de beuken opkomen, verdwijnen al heel snel; de essen handhaven zich wat langer. Na verloop van jaren worden zij echter ook vanuit de periferie van de "gap" door jonge beuken overvleugeld (zie de figuren 2.1. en 2.2.). Op het laatst zou zich maar een enkele es kunnen handhaven. In de climax-vegetatie zelf overleeft volgens hem onder het gesloten kronendak geen enkele zaailing. Hij vond er alleen tot 5 jaar oude zaailingen van de beuk. Op enkele plaatsen trof hij in gaten in het kronendak wel frequent jonge eiken aan. Hij beschouwde die als wegbereiders voor de beuk, omdat volgens hem de beuken de eiken wegconcurreren. In het climax-stadium bestaat het bos daarom volgens hem voor 90% uit beuken, met slechts sporadisch een eik of een es (Watt, 1925).





Figuur 2.1. Voor legenda zie figuur 2.2.



Figuur 2.2. De figuren 2.1. en 2.2. geven de verjonging weer van bomen in een gat in het kronendak van een beukenbos dat als de climax wordt beschouwd. De legenda van figuur 2.2. geldt ook voor figuur 2.1. In de figuur 2.1. is te zien dat in de periferie jonge beuken opkomen en in het centrum jonge essen. Figuur 2.2. toont dat de jonge beuken recht onder de oude beuken opkomen. Naarmate er meer schaduw aanwezig is, groeien de jonge beuken slechter (naar Watt, 1925, pg. 31, 32).

Volgens Watt (1924) vormen zogenaamde pre-climax stadia, die altijd uit doornige en stekelige vegetaties bestaan, de aanloop naar de climax. De belangrijkste soorten daarin zijn: de [doornige] éénstijlige meidoorn (*Crataegus monogyna*), sleedoorn (*Prunus spinosa*) en jeneverbes (*Juniperus communis*), en [niet doornige] taxus (*Taxus baccata*) en rode kornoelje (*Cornus sanguinea*) (Watt, 1924). Zij zijn volgens Watt (1924) de pioniers. De stekelige en doornige soorten vestigen zich volgens hem in graslanden als beweiding door schapen eindigt, sterk vermindert, of de schapen door runderen worden vervangen. De vestiging van de struiken die plaatsvindt bij begrazing door runderen verklaart Watt door te veronderstellen dat runderen minder kieskeurig zijn dan schapen. Het effect van de runderen kan volgens hem echter door konijnen teniet worden gedaan<sup>40</sup>.

Volgens Watt (1924) verhindert begrazing de ontwikkeling van zowel struweel als eiken-essenbos. Het opkomen van struweel en bos in grasland beschouwde hij daarom als verschijnselen die optreden na het uit cultuur nemen van gronden<sup>41</sup>. Niettemin nam Watt waar dat bij begrazing verjonging van bomen optrad in doornstruwelen. Hij merkte daarover op dat deze begrazing de uitbreiding van struwelen vertraagt en daarmee de kolonisatie van grasland door bos. Hij meende dat de kolonisatie daardoor beperkt blijft tot de randen van eiken-essenbossen<sup>42</sup>. Getuige deze uitspraak zou de verjonging van bomen in de struwelen bij begrazing niet worden verhinderd, maar in vergelijking met niet begraasde graslanden alleen maar langzamer verlopen. Het opkomen van doornige struwelen en bos in grasland met begrazing interpreteerde hij echter als een fase in de successie van grasland tot de climax bos die zich zou voltrekken nadat begrazing is beëindigd. Hij deed dat omdat er ten opzichte van begrazing met schapen sprake zou zijn van een vermindering. Watt nam graslanden waarin bij begrazing door runderen doornstruwelen en bomen opkwamen daarom op in de chronosequenties die hij gebruikte om de successie van grasland tot bos te reconstrueren nadat beweiding was beëindigd. Hij

40. "And there is evidence that colonisation of grassland by woody plants has in the immediate past been due to sudden releases of biotic pressure, e.g. the abandonment of cultivated ground, and the reduction in the number of sheep and their partial replacement by the more fastidious cattle, although an excessive number of rabbits tends to minimise these effects." (Watt, 1924, pg. 182).

41. "How far man directly affected the vegetation of the S. Downs in the past awaits the unveiling of historical records for an answer, but it is quite evident that enclosure and cultivation have occurred in the past where there now is high forest, scrub and grassland. [...]. In the eastern half, however, [...] most of the land was brought under cultivation during the Napoleonic war and the abandonment of some of it has occurred within living memory. Ground was given up during the period of agricultural depression following 1870 is now covered with scrub and is being invaded by trees." (Watt, 1924, pg. 147).

42. Watt (1924) merkt op: "The scrub associates with certain noteworthy exceptions forms a marginal zone of varying width to the woodlands of ash-oak and beech. In certain localities the scrub community exists surrounded by grassland, but the number of such in which trees have not gained a footing is very small and when they occur it is at some distance from the nearest woodland, where withdrawal of grazing animals, whether due to economic conditions or simply to the advance of the scrub itself has permitted more luxuriant growth of the latter, this community occupies considerably areas, ...." (Watt, 1924, pg. 154).

Een ander citaat dat dit illustreert luidt: The influence of the animal factor upon the limitation of this community has been described by Tansley (1922) and between animal pressure on grassland and beech pressure from behind scrub is eliminated or reduced to the merest fringe, capable as such of affording protection to young trees but necessarily retarding the rate of the invasion and succession of grassland by woodland." (Watt, 1924, pg. 155).

interpreteerde de verschijnselen in deze graslanden dus vanuit de destijds vigerende theorie, namelijk dat grasland is ontstaan uit de verwoesting van het oorspronkelijk aanwezige bos door vee en dat het vee de terugkeer van het bos verhindert. Verjonging van bomen bij begrazing was volgens hem het begin van de terugkeer van het bos dat er was voordat de mens het vee introduceerde. Verjonging van bomen in doornstruwelen bij begrazing door runderen interpreteerde hij daarom als een analogie van de terugkeer van het oorspronkelijk aanwezige bos nadat grasland uit beweiding is genomen, omdat bij begrazing door runderen zich een verschijnsel voordeed dat volgens de vigerende theorie optreedt na het eindigen van de veeweide, namelijk de vestiging van doornstruwelen en de verjonging van bomen daarin. Daarom nam hij deze graslanden op in zijn chronosequenties die de successie van grasland tot bos weergeven na het eindigen van de beweiding.

Watt (1934a; 1934b) verifieerde de resultaten van zijn onderzoek in de South Downs in graslanden, struwelen en bossen op de hellingen en het plateau van de Chiltern heuvels. Hij concludeerde op grond van zijn eigen waarnemingen dat de successie van open grasland tot beukenbos daar in principe hetzelfde verloopt, namelijk via stadia van stekelige en doornige struwelen van meidoorn, sleedoorn en jeneverbes. Op ondiepe, drogere, maar kalkrijke bodems met weinig strooisel en een erg korte grasmat verloopt de successie via het struweel dat grotendeels uit jeneverbes bestaat en op diepere, meer vochtige, kleiige bodems via struikgewas van voornamelijk meidoorn. Bij zeer intensieve begrazing verschuift de dominantie van de meidoorn in het struikgewas op in de richting van jeneverbes. In beide typen struwelen kwam volgens Watt sleedoorn veelvuldig voor en onderdrukte zelfs plaatselijk de jeneverbes (Watt, 1934a).

Net als in de South Downs trof Watt in de Chiltern heuvels in het beukenbos alleen in "gaps" zaailingen van de beuk aan. In de vegetatie van de bosbodem stelde hij geen invloed van grazende dieren vast, hetgeen hij toeschreef aan het ongenietbaar zijn van de daar groeiende kruiden, omdat die voor de planteneters giftige stoffen bevatten (Watt, 1934a). Ook hier nam Watt dus waar dat zich met begrazing struwelen vestigden waarin verjonging van bomen plaatsvond, waaronder van de eik. Volgens Watt (1934b) kwam de eik vooral voor op zogenaamde "commons" die op het plateau van de Chiltern heuvels lagen. "Commons" zijn van oudsher gebruikte, gemeenschappelijke weidegronden in de buurt van nederzettingen. De eik was daar volgens Watt de meest succesvolle kolonisor van grasland. Volgens hem bleek op deze gemeenschappelijke weidegronden het belang van struwelen voor het ontstaan van eikenbossen uit het feit dat 5 van de 6 zich daar ontwikkelende bossen uit struweel waren ontstaan. Watt zag de dode restanten van mei- en sleedoorns onder de oude eikenbomen als bewijs daarvoor, alsmede het verschijnsel dat jonge bomen, vooral eiken, opgroeiden in de buitenste rand van het struweel dat in het grasland oprukte. Alhoewel de eik op het plateau de meest succesvolle kolonisor van grasland was, zou volgens Watt (1934b) de beuk daar overal zegevieren. Hij baseerde die conclusie o.a. op de waarneming dat in een aangeplant eikenbos onder de eiken jonge beuken groeiden die volgens hem op den duur de eiken zouden verdringen. Behalve dat in de beukenclimax de eik wordt weggeconcurrereerd, verdwijnen volgens Watt onder het kronendak van het beukenbos de stekelige en doornige struwelen met meidoorn, sleedoorn en hondsroos (*Rosa canina*). Al deze soorten komen volgens hem dan ook uitsluitend voor in de preclimax, die het meest soortenrijk is. Dat geldt zowel voor struiken en bomen als voor

grassen en kruiden. Er komt dus in de climax-fase geen enkele soort boom of struik bij; het aantal soorten neemt er volgens hem alleen maar af<sup>43</sup>.

Watt (1947) synthetiseerde de resultaten van zijn onderzoek in de South Downs en de Chiltern heuvels tot het artikel "Pattern and Process in the Plant Community.", dat als een mijlpaal in de ecologie geldt (Bormann en Likens, 1979, pg. 5; Greig-Smith, 1982; Begon *et al.*, 1990, pg. 647). Volgens hem doorloopt een vegetatie voortdurend een cyclisch proces van een pionier- een opbouw- een rijpings- en een degeneratiefase. Die totale cyclus noemde hij het regeneratie-complex. In deze fasen vindt volgens hem geen verjonging plaats. Dat gebeurt alleen in gaten ("gaps") in de vegetatie. In de beukenbossen zijn dat gaten in het kronendak die ontstaan door het afsterven of omwaaien van één of enkele bomen. Die fase moest volgens hem aan het generatie-complex worden toegevoegd. Hij noemde die de "gap-phase". Het is volgens Watt de laatste fase. De verschillende fasen van het regeneratie-complex lopen volgens hem niet synchroon, zodat een natuurbos uit een mozaïek van fasen bestaat. Alleen de soorten die als zaailingen kunnen overleven in gaten in het kronendak bepalen volgens hem de soortensamenstelling van het climax-bos (Watt, 1947).

Behalve Watt nam ook Adamson (1921; 1932) waar dat in begraasde graslanden slee- en meidoorn zich uitbreidden en dat zich daarin bomen verjongden. Hij stelde verjonging vast van Spaanse aak (*Acer campestre*), zomereik, beuk, es, rode kornoelje, hazelaar, berk, boswilg (*Salix caprea*), Gelderse roos (*Viburnum opulus*), liguster (*Ligustrum vulgare*) en wilde peer (*Pyrus pyraster*). Fenton (1948) constateerde verjonging van bomen en struiken in begraasde gebieden in gaspeldoorn (*Ulex europaeus*). Ook Tansley (1953) schreef dat bij begrazing zich doornige en stekelige struwelen van meidoorn, sleedoorn, gaspeldoorn, braamsoorten en allerlei soorten rozen ontwikkelden waarin jonge bomen opkwamen. Deze struwelen vormden volgens hem geen alles bedekkend struikgewas, maar een begroeiing van afwisselend grasland en struweel waar bomen bovenuit groeiden. De begrazing waarbij dit plaatsvond noemde Tansley onderbegrazing of "rough grazing" (Tansley, 1953, pg. 130-133, 489).

## 2.7. Verjonging in het Europese oerwoud

Zoals ik eerder vermeldde en illustreerde aan de hand van een uitspraken van Cotta (1865) en Landolt (1866), hing men in ieder geval in het begin van de 19<sup>de</sup> eeuw in kringen van bosbouwers in midden Europa de tegenwoordig vigerende theorie aan dat de van nature aanwezige vegetatie in Europa een gesloten bos was. Dengler (1935) verwees expliciet naar wat hij de beroemde uitspraak van Cotta (1918) noemde, dat als de mens Duitsland zou verlaten, het in 100 jaar door bos bedekt zou zijn. Deze uitspraak was volgens hem nog steeds van toepassing<sup>44</sup>. In de eerste helft

43. Watt (1934b) merkte daarover op: "No tree or shrub makes its first appearance either in the beech associates or in the beechwood." (Watt, 1934b, pg. 490). Zie voor de afzonderlijke soorten de tabellen in Watt (1924, pg. 156-157, 169, 172-175, 192-193; 1925, pg. 33-35, 50-51; 1934a, pg. 241-242; 1934b, pg. 455-457, 463, 471, 476, 480).

44. Dengler (1935) merkte over Cotta (1816) op: "Das dritte der älteren Hauptwerke, das nun auch zuerst den Namen "Waldbau" trägt, ist das von Heinrich Cotta, dem ersten Direktor der →

van de 20<sup>ste</sup> eeuw onderzochten bosbouwers de verjonging van wat zij als de laatste Europese oerwouden beschouwden. Dat waren door beuk, fijnspar (*Picea abies*) en zilverden (*Abies alba*) gedomineerde bossen in het bergland van zuidoost Europa, met name in de Balkan. Eén van deze bosbouwers was de eerder door mij geciteerde Cermak (1910). Hij beschouwde de oerwouden in de Balkan als representatief voor de oorspronkelijke vegetatie in het laagland van midden en west Europa, omdat volgens hem Caesar en Tacitus in hun beschrijvingen van het laagland van midden Europa hadden vermeld dat het met vrijwel ononderbroken, donkere oerwouden bedekt was.

De drijfveer voor dit onderzoek was het beantwoorden van de vraag of, en zo ja, in hoeverre technieken die men toepaste bij het verjongen van productiebossen in het Europese laagland als analogieën konden worden beschouwd van verjongingsprocessen in ongerepte, natuurlijke bossen. Deze technieken voor de verjonging ontwikkelde men in Duitsland in het begin van de 18<sup>de</sup> eeuw. Ze bestonden er uit om in productiebossen uit spontaan uit de overstaande bomen gevallen zaad een nieuwe generatie bomen te laten opkomen. Deze technieken noemt men in de bosbouw "natuurlijke verjonging". Deze technieken werden in de 19<sup>de</sup> eeuw in Frankrijk en Engeland ingevoerd (zie Forbes, 1902; Reed, 1954, pg. 48). Om de verjonging te initiëren kapt men gaten in het kronendak van het bos<sup>45</sup>. In hoofdstuk 4 kom ik uitgebreid op deze techniek terug.

Cermak (1910), Müller (1929), Hesmer (1930), Fröhlich (1930); Rubner (1934) en Markgraf en Dengler (1935) stelden vast dat in oerwouden verjonging van bomen plaatsvond in gaten in het kronendak. Regeneratie lijkt volgens hen in deze oerwouden te ontbreken, omdat de jonge leeftijdsklassen vrijwel ontbreken. Die verschijnen pas als het kronendak van het bos ten gevolge van het ouder worden van de bomen ijler wordt en er gaten in vallen door het afsterven of omvallen van individuele bomen (Cermak, 1910; Fröhlich, 1930; Markgraf en Dengler, 1931; Rubner, 1934).

De Zwitserse bosbouwer Leibundgut (1959) omschreef als eerste schematisch hoe de oerwouden in de bergen een aantal fasen doorlopen die qua structuur goed van elkaar kunnen worden onderscheiden (Zukrigl, 1991). In een tweetal artikelen zette Leibundgut (1959; 1978) zijn theorie uiteen. Hij onderscheidde verjonging van het bos met en zonder catastrofes als bijvoorbeeld vuur, storm en insectenplagen. In het geval van catastrofes begint volgens hem de successie in de kale vlakte met de vestiging van lichtsoorten als berk, ratelpopulier en wilgen. Deze fase noemde hij het "Vorwaldstadium". Dit stadium gaat via een aantal overgangsstadia, waarbij zich in toenemende mate schaduw verdragende boomsoorten vestigen, over in een gesloten bos. Dat noemde hij het "Schlußwald". In de termen van Clements (1916), Tansley (1935) en Watt (1947) is dat de climax (zie Dengler, 1935, pg. 5). In dat stadium bestaat het bos alleen nog uit schaduw-verdragende soorten. Leibundgut noemde dit stadium de "Optimalphase". Daarop volgt volgens hem de "Alter-

Sächsischen Forstakademie Tharandt. [...] Es beginnt mit dem berümt gewordenen Wort: "Wenn die Menschen Deutschland verließen, so würde dieses nach 100 Jahren ganz mit Holz bewachsen sein", eine Gedanke, den auch das vorliegende Buch [Waldbau auf ökologischer Grundlage] zum Ausgangspunkt für die Stellung des Waldes in der Natur genommen hat." (Dengler, 1935, pg. 249).

45. Zie o.a. Cotta (1865, pg. 2), Landolt (1866, pg. 197), Gayer (1886, pg. 32, 43, 45, 68), Bühler (1922, pg. 302-303), Vanslow (1926, pg. 222-227), Hausrath (1945, pg. 64), Schubart (1966, pg. 100-103, 125-127), Mantel (1990, pg. 357).

phase", waarin de opstand aan kroonbedekking verliest en overgaat in een echte aftakelingsfase, die Leibundgut de "Zerfallphase" noemde. Door het dunner worden van het kronendak dringt in dit stadium meer licht tot de bosbodem door. In dit stadium begint de verjonging, mede door de gaten die in het kronendak vallen als gevolg van het afsterven van bomen. In de volgende zogenaamde "Verjüngungsphase" groeit de nieuwe generatie bomen op. Vervolgens ontwikkelt zich weer de "Optimalphase", gevolgd door de "Alterphase", de "Zerfallphase", die weer in de "Verjüngungsphase" overgaat.

Al deze stadia komen volgens Leibundgut (1978) in Europese oerwouden naast elkaar voor. De cyclus blijft volgens hem in stand, tenzij een catastrofe deze doorbreekt. Dan begint de successie eerst met het "Vorwaldstadium", om als "Schlußwald" te eindigen. Volgens Leibundgut is dit model behalve op oerwouden in de bergen ook van toepassing op het oorspronkelijk in het laagland van Europa aanwezige oerwoud. De licht-behoefte eik verjongt zich daarin volgens hem eveneens in gaten in het kronendak met een doorsnede van 20 tot 40 meter<sup>46</sup>.

Het wild heeft volgens bosbouwers geen effect op de verjonging van de oerwouden, omdat het van nature alleen in zeer lage dichtheden voorkomt<sup>47</sup>. Verder stelden zij dat veeweide slecht is voor het bos (Cotta, 1865, pg. 84; Landolt, 1866, pg. 152; Rubner, 1920; Fröhlich, 1930). Watt (1919) baseerde zijn opvatting over de gevolgen veeweide voor het bos mede op de mening van Duitse en Zwitserse bosbouwers.

De Brit Jones (1945) meende dat oerwouden in Europa en Noord Amerika niet van elkaar verschillen wat betreft het mechanisme van de verjonging. Watt (1947) refereerde naar het artikel van Jones (1945) en zag daarin zijn "gap-phase" model en zijn theorie over de ongelijkjarigheid van de climax vegetatie bevestigd. Jones baseerde zich naast Amerikaanse vooral op de hiervoor genoemde en nog andere Duitstalige publicaties over ongerepte oerwouden in zuidoost Europa. Het is niet uitgesloten dat hij die analogie tussen Amerikaanse en Europese oerwouden ontleende aan Duitse bosbouwers, omdat de door Jones aangehaalde Dengler de ongerepte bossen in het oosten van Noord Amerika al als een analogie van de oerwouden in Europa typeerde (zie Dengler, 1935, pg. 22-25). Op grond van de gegevens van de hiervoor genoemde auteurs stelde Jones (1945) dat schaduw-verdragende boomsoorten de climax vormen. In Europa is dat volgens hem bijvoorbeeld de beuk. De positie van zogenaamde intolerante, d.w.z. licht-behoefte soorten als *Pinus*, *Larix* en *Quercus* is volgens hem onduidelijk. Zijns inziens vormen ze ontwikkelingsstadia in de successie naar bossen met schaduw-tolerante soorten. Volgens Jones komen deze intolerante soorten vooral voor onder extreme klimaatsomstandigheden, waarin bijvoorbeeld ook vuur een belangrijke rol speelt, of op plaatsen met begrazing. Wat de eik betreft meende hij dat eikenbossen in laag-

---

46. Leibundgut sprak van gaten ter grootte van een "horst". Een "horst" heeft volgens Dengler (1992, pg. 26) een doorsnede van 20 tot 40 meter. Dat is een oppervlakte van 0,1 tot 0,5 ha.

47. Fröhlich schreef daarover: "Schäden durch Wild sind nicht zu verzeihen, weil das Wild (Hirsch und Rehwild) in den fraglichen Urwäldern derart rar ist, daß ein Wildschaden hier eine große Seltenheit zu sein pflegt (Fröhlich, 1930, pg. 59). In een latere publicatie is hij nog explicieter en zegt: "Daß sich die Urwälder Europas in einigen Gegenden bis auf den heutigen Tag in ihrer ursprünglichen Verfassung erhalten und sich immer wieder auf natürlichem Wege verjüngen konnten, ist nicht in letzter Linie darauf zurückzuführen, daß diese Wälder von jeher nur einen *sehr geringen Stand an Hochwild bargen*." [cursivering door Fröhlich] (Fröhlich, 1954, pg. 124-125).

gelegen gebieden waar onder de veel licht doorlatende kronen overdadig wordt gegraasd, niet kunnen worden gebruikt om naar bewijzen voor de structuur en het gedrag van climax-bossen te onderzoeken. Hij zei daarmee impliciet dat begrazing door vee in eikenbossen een antropogeen artefact is. De eik komt in deze regio alleen voor in de zone waar beweiding en loof snijden plaatsvond<sup>48</sup>. Het gedrag van climax bossen kan volgens Jones wel worden bestudeerd in door beuken, fijnsparren, zilverdennen gedomineerde bossen in de bergen. Bij deze uitspraak kunnen vraagtekens worden geplaatst, omdat deze bossen hoger liggen dan waar eiken kunnen groeien.

In het algemeen wordt Watt (1925, 1947) beschouwd als de grondlegger van het "gap" of "gap-mosaic" concept. Hij zou diegene zijn geweest die de "gap" identificeerde als het mechanisme achter de verjonging van de plantengemeenschap in het algemeen en het bos in het bijzonder<sup>49</sup>. Verder worden Jones (1945) en Aubréville (1933, 1938) genoemd als diegene die samen met Watt een belangrijke bijdrage hebben geleverd aan het tot stand komen van het "gap" concept (Picket en White, 1985; Shugart en Urban, 1988). Aubréville stelde zijn concept op aan de hand van tropische regenwouden in West Afrika. Deze opvatting gaat echter voorbij aan de concepten over verjonging van bossen, die in Duitsland en Zwitserland vanuit de bosbouw zijn ontwikkeld. Het gemeenschappelijke van de concepten is dat de verjonging van de boomsoorten die de climax vormen, plaatsvindt in gaten die in het kronendak ontstaan door het afsterven of omwaaien van bomen. Het "gap" concept is tegenwoordig algemeen aanvaard als verklarend mechanisme voor de verjonging van alle soorten bomen in de natuurlijke bossen in de gematigde klimaatzones op het gehele noordelijk halfrond, zowel als in de tropen<sup>50</sup>. Het concept is een paradigma geworden (Platt en Strong, 1989; Whitmore, 1989), hetgeen betekent dat het een *a priori* uitgangspunt is geworden voor de verdere theorievorming over de verjonging van bossen. Ook is men in brede kring nog de mening toegedaan dat veeweide en hoge dichtheden van het wild een belemmering vormen voor de verjonging van bossen<sup>51</sup>.

## 2.8. Pionier- en climax soorten

De waarnemingen aan successie van open terrein tot bos en de successie in gaten in het kronendak hebben geleid tot een indeling van boomsoorten op basis van de lichtbehoefte van de zaailingen in pionier- en climax-soorten. Een pioniersoort is

48. Zie Hoffmann (1895), Cermak (1910, pg. 360), Markgraf (1927, pg. 53-54, 138; 1931), Müller (1929, pg. 10, 209, 289), Nietsch (1935, pg. 58-59), Fröhlich (1954, pg. 126).

49. Greig-Smith (1982), Shugart (1984, pg. 48 en 214), Runkle (1985), Shugart en Urban (1988), Whitmore (1989), Coffin en Urban (1993).

50. Zie o.a. Leibundgut (1959; 1978), Grime (1979, pg. 140), Mayer *et al.* (1980), Mayer en Neumann (1981), Koop (1981, 1982; 1989, pg. 90-91), Koop en Siebel (1993), Runkle (1981; 1982), Korpe (1982; 1995, pg. 18-22), Whitmore (1982; 1989), Shugart (1984), Shugart en Urban (1989), Collins *et al.* (1985), Ellenberg (1986, pg. 119-120), Faliński (1986), Lemée *et al.* (1986; 1992), Oldeman (1990), Leemans (1991a; 1991b), Remmert (1991), Röhrig (1991), Zukrigl (1991), Dengler (1992, pg. 95-98), Holeksa (1993).

51. Peterken en Tubbs (1965), Mayer (1975; 1976; 1981; 1982, pg. 407-408), Pigott (1983), Ellenberg (1986, pg. 41), Leopold (1988), Putman *et al.* (1989), Dengler (1992, pg. 42-46, 122), Harmer (1994).

intolerant, een climax-soort tolerant voor schaduw (Bormann en Likens, 1979a, pg. 106; Swaine en Whitmore, 1982; Whitmore, 1982; 1989; Ellenberg, 1986, pg. 82; Harris en Harris, 1991, pg. 51). De pionier-soorten produceren kleine, zich goed verspreidende zaden en kunnen daardoor grote gaten snel koloniseren (Swaine en Whitmore, 1982; Whitmore, 1989; Harris en Harris, 1991, pg. 51). De zaden van deze groep kiemen alleen in het volle daglicht. Het zijn snelle groeiers die open terrein en gaten in het kronendak snel opvullen (Whitmore, 1989; Harris en Harris, 1991, pg. 51). De climax-soorten daarentegen brengen minder zaden voort. Ze zijn groot en bevatten voldoende reserves voor de kieming en vestiging bij lage niveaus van daglicht. Het zijn langzame groeiers, waarvan de zaden in schaduw kunnen kiemen en waarvan zaailingen relatief lang schaduw verdragen. Zij zijn in staat in kleine gaten in het gesloten kronendak en onder het kronendak van het gesloten bos te regenereren. De schaduw-intolerante, licht-behoefte soorten kunnen dat alleen in open terrein, of in gaten in het kronendak die zo groot zijn dat feitelijk sprake is van een open plek in het bos (Swaine en Whitmore, 1982; Whitmore, 1982; 1989). Tot de categorie van schaduw-tolerante soorten behoort de beuk en tot de schaduw-intolerante, pioniersoorten de berk (Whitmore, 1982). De tolerantie voor schaduw voor de in Midden Europa voorkomende soorten staat weergegeven in tabel 2.1.

Whitmore (1989) acht de verdeling van bomen in deze twee groepen in overeenstemming met de huidige kennis over de dynamiek van bossen. Ondanks de kritiek door sommigen op deze rigide tweedeling van bomen (zie Canham, 1989), wordt hij gehanteerd in de modellen die zijn ontwikkeld om de successie in bossen in gaten in het kronendak en het tot stand komen van de soortensamenstelling in climax-bossen te simuleren (zie Botkin *et al.*, 1972; Botkin, 1993, pg. 68; Shugart en West, 1980, 1981). Vanwege de optredende dominantie van schaduw-soorten worden deze "gap" modellen daarom wel als schaduw-modellen aangeduid (Shugart en Seagle, 1985).

De zomer- en wintereik worden vanwege de grote behoefte aan licht van de kiemplanten en jonge bomen en het feit dat ze gemakkelijk open terrein koloniseren wel als pionier-soorten aangeduid (Koop, 1981, pg. 46; Tubbs, 1986, pg. 142). Aan de andere kant voldoen ze beide aan geen van de andere criteria die voor pionier-soorten worden gehanteerd. Ze bezitten juist veel eigenschappen die aan schaduw verdragende climax-soorten worden toegeschreven, zoals een langzame groei en het kunnen bereiken van een hoge ouderdom en het voortbrengen grote zaden.

## 2.9 Varianten op het thema successie en het "gap-phase" model

Whittaker (1953) stelde de zogenaamde "climax pattern hypothesis" op. Deze houdt in dat een climax-vegetatie een verzameling is van fasen waarin populaties van plantensoorten verkeren. Whittaker benaderde de climax vanuit de populatie-dynamica. De climax wordt volgens hem bepaald door alle factoren die onderdeel zijn van het systeem en voortdurend of regelmatig terugkerend op populaties inwerken. De inwerking is zodanig dat de populaties niet worden vernietigd, zodat een nieuwe successie op gang komt. Whittaker definieerde de climax als de fluctuaties van soorten rond een bepaald evenwicht. Hij beschouwde zijn theorie als een intermediair of een synthese van de mono-climax theorie van Clements (1916) en de polyclimax-theorie van Tansley (1935), omdat zijn theorie volgens hem elementen



van beide bevat. De polyclimax-theorie komt in zijn theorie tot uitdrukking in de diversiteit aan climax-begroeiingen die het gevolg is van dat populaties van soorten in verschillende fasen van ontwikkeling zijn. De mono-climax theorie komt erin tot uitdrukking doordat verschillende climax-begroeiingen niet als twee of meer

Tabel 2.1. Tolerantie voor afgenomen hoeveelheden daglicht van de verschillende soorten in midden- en west Europa inheemse soorten bomen, als boom (B) en als kiemplant en opgroeiende jonge boom (J) (naar Ellenberg, 1986, tabel 9).

Soortnaam	J	B
Zilverden ( <i>Abies alba</i> )	00	00
Fijnspar ( <i>Picea abies</i> )	xx	0
Grove den ( <i>Pinus sylvestris</i> )	( ) ( )	( ) ( )
Taxus ( <i>Taxus baccata</i> )	0	0
Wintereik ( <i>Quercus petraea</i> )	x	x
Zomereik ( <i>Q. robur</i> )	( ) ( )	x
Moseik ( <i>Q. cerris</i> )	x	x
Beuk ( <i>Fagus sylvatica</i> )	00	00
Winterlinde ( <i>Tilia cordata</i> )	xx	0
Zomerlinde ( <i>T. platyphyllos</i> )	0	0
Gewone iep ( <i>Ulmus minor</i> )	xx	xx
Ruwe of bergiep ( <i>U. glabra</i> )	0	0
Steeliep of fladderiep ( <i>U. laevis</i> )	0	0
Gewone esdoorn ( <i>Acer pseudoplatanus</i> )	0	0
Noorse esdoorn ( <i>A. platanoides</i> )	0	0
Spaanse aak ( <i>A. campestre</i> )	xx	xx
Es ( <i>Fraxinus excelsior</i> )	0	xx
Haagbeuk ( <i>Carpinus betulus</i> )	0	00
Zwarte els ( <i>Alnus glutinosa</i> )	xx	xx
Zoete kers ( <i>Prunus avium</i> )	0	xx
Vogelkers ( <i>P. padus</i> )	xx	xx
Wilde appel ( <i>Malus sylvestris</i> )	( ) ( )	x
Wilde peer ( <i>Pyrus pyraster</i> )	xx	xx
Zwarte populier ( <i>Populus nigra</i> )	xx	x
Zilverpopulier ( <i>P. alba</i> )	xx	x
Ratelpopulier ( <i>P. tremula</i> )	x	x
Zachte berk ( <i>Betula pubescens</i> )	( ) ( )	( ) ( )
Ruwe berk ( <i>B. pendula</i> )	( ) ( )	( ) ( )
Peervormige lijsterbes ( <i>Sorbus domestica</i> )	0	0
Elsbes ( <i>S. torminalis</i> )	0	xx
Meelbes ( <i>S. aria</i> )	( ) ( )	xx
Lijsterbes ( <i>S. aucuparia</i> )	x	x
Schietwilg ( <i>Salix alba</i> )	xx	x
Kraakwilg ( <i>S. fragilis</i> )	xx	x

Tolerantie voor afgenomen hoeveelheid daglicht:

00 zeer groot; 0 groot; xx middelmatig; x gering; ( ) ( ) zeer gering; ( ) uiterst gering

duidelijk van elkaar te onderscheiden associaties kunnen worden beschouwd, maar onderdeel zijn van één enkel climax-patroon.

Naar aanleiding van een bezoek aan Israël merkte Whittaker op dat de Mediterrane landschappen al duizenden jaren zijn misbruikt, vanwege overbegrazing door geiten, kamelen, ezels, schapen en rundvee. Hij schreef dat deze zwaar gestreste gemeenschappen wel heel erg rijk zijn aan plantensoorten. Zij behoorden tot de soortenrijkste die hij had onderzocht (Whittaker, 1977). Volgens hem is de soortenrijkdom van deze weiden waarschijnlijk het produkt van een snelle evolutie van de betreffende plantensoorten in 10.000 tot 12.000 jaar tijd aan de omstandigheden die ontstonden door chronische verstoring door het vee. Het effect van de geiten en de andere dieren is volgens hem op de allereerste plaats het continu onderdrukken van het struweel. Als dat terugkeert, treedt een sterke afname op van de soortenrijkdom. De vestiging van het struweel dat zich ontwikkelt als de invloed van de herbivoren wegvalt en de climax terugkeert, is volgens hem dan ook veel armer aan soorten. Verstoring, zoals die door de grazende en snoeiende herbivoren wordt veroorzaakt, levert volgens Whittaker daarom een belangrijke bijdrage aan het behoud van de diversiteit<sup>52</sup>.

In het Mediterrane gebied vond ca. 10.000 jaar geleden de domesticatie plaats van wilde herbivoren tot vee. De wilde vormen van het vee komen er dus van nature voor (zie Davis, 1987, pg. 127-133; Bell en Walker, 1992, pg. 112-114; Mannion, 1992, pg. 83-90). Uit de redenering van Whittaker (1977) komt naar voren dat hij in aanwezigheid van de wilde herbivoren een natuurlijke vegetatie veronderstelde van gesloten bos dat zich via een tussenstadium van struwelen weer zou ontwikkelen als de invloed van het vee wegvalt. Met de wilde herbivoren zou dus geen soortenrijke graslanden aanwezig kunnen zijn.

Remmert (1991) formuleerde de zogenaamde "Mosaic-Cycle Concept". Hij stelde daarin dat de climax uit een mozaïek bestaat van zeer verschillende plantengemeenschappen die elk onafhankelijk van elkaar een eigen cyclus doorlopen. Het doorlopen van die fasen gebeurt volgens hem conform het "gap-phase" model van Watt (1947). Sommige fasen in deze cyclus zijn soortenrijk, andere soortenarm. In de regeneratie-cyclus van bos kan volgens hem ook een stadium van grasland voor. Hij baseerde zich daarbij o.a. op een bepaald type bos uit Noord Botswana. Dat bestaat uit één soort, nl. mopanebomen (*Colophospermum mopane*). Dit type bos kon volgens hem als een analogie worden beschouwd van de beukenbossen in het Europese gematigde klimaat. Over grote oppervlakten trof hij dode mopanebomen aan in grasland. Er waren ook grote stukken kaal grasland, waarin veel stobben van dode mopanebomen voorkwamen, alsmede veel zaailingen van deze soort. Remmert leidde daaruit af dat in dit type bos in de fase van veroudering en verval, grote stukken grasland ontstaan. Een graslandfase is daarom in zijn ogen een normaal verschijnsel in bossen die vrijwel uit één soort bestaan, zoals mopane- en beukenbossen. Afstervende bomen worden niet vervangen door een nieuwe boom, maar door een kruidachtige vegetatie, waarin zich vervolgens bomen vestigen. Het verschijnen van grasland in bossen wordt zijns inziens in Europa ten onrechte geïnterpreteerd als een aanwijzing voor het begin van het afsterven van een bos. Op basis van deze

52. "Through time under grazing - decades, centuries, millenia- species accumulate in the disturbed communities, enriching these. Given sufficient time, as in Israel, the disturbed communities may become very rich indeed compared with the climax." (Whittaker, 1977, pg. 418).

bevindingen stelde Remmert zijn "Mosaic-Cycle Concept" op. Voor de aandrijving van het systeem zorgde volgens hem niet alleen het afsterven van bomen, maar ook stormen en ziekten. Gaten in het kronendak kunnen volgens hem tot een domino-effect leiden, doordat in de rand van het gat successievelijk steeds meer bomen omwaaien, of afsterven. De oorzaak daarvan is dat de stam van een boom aan de rand van het gat aan directe zonnestraling bloot komt te staan en sterft. Dat gebeurt bijvoorbeeld bij beuken. Remmert meende dat zijn hypothese ook verklaart dat in het ongestoorde bos grote planteneters als oerrund, wild zwijn, wisent, paard en edelhert voorkwamen. De grasfase maakt namelijk veel hogere dichtheden van deze dieren mogelijk dan wanneer een grasfase ontbreekt zonder dat het bos wordt beschadigd, omdat de graslanden hen van voedsel voorzien. Hoewel Remmert grote herbivoren duidelijk in het natuurlijke systeem plaatst is hun rol niet wezenlijk verschillend van die welke bijvoorbeeld Tansley (1935) hen toebedeelt. De herbivoren zijn **volgend** op de ontwikkelingen in de vegetatie, een mening die Whittaker ook was toegedaan.

## 2.10. Catastrofes als mechanisme achter successie, verjonging en diversiteit

In het gap model van Watt (1947) spelen catastrofes als vuur en storm geen rol van betekenis. Alleen de gaten die ontstaan door het afsterven van één of enkele bomen zijn daarin het mechanisme achter de verjonging van bossen. Vuur speelde in de successie van de oorspronkelijk in het Europese laagland aanwezige loofbossen, met name op de betere gronden, volgens veel auteurs<sup>53</sup> geen rol van betekenis, omdat het bos op die gronden vrijwel niet ontvlambaar zou zijn geweest. Vuur speelde volgens Müller (1929) in Europa wel een rol bij de verjonging van natuurlijke naaldbossen, of door naaldbomen gedomineerde bossen. Volgens hem zorgen grootschalige bosbranden in oerwouden in Bulgarije in het Rhodopi- en in het Rilagebergte voor grootschalige verjonging en min of meer gelijkjarige opstanden van grove den (Müller (1929, pg. 49, 268, 288)). Bosbrand is volgens hem in zulke gebieden met een klimaat van zomerdroogte "... eine spezielle Form der Katastrophe, wie sie nach unseren Betrachtungen den Urwald als nie fehlendes Ereignis trifft, kennen gelehrt als den grossen Matador des Urwalds." (Müller, 1929, pg. 317).

Volgens vele auteurs speelde vuur evenmin in de loofbossen in het oosten van de Verenigde Staten een rol van betekenis<sup>54</sup>. Alleen daar af en toe optredende stormen zorgen er voor dat het relatieve aandeel van schaduw-intolerante soorten toeneemt (Bormann en Likens, 1979a; Runkle, 1981; 1982). De bladverliezende loofbossen in Europa en in het oosten van Noord Amerika worden op grond van overeenkomsten in genera, en omdat bossen over de hele wereld fundamenteel hetzelfde zouden zijn, (Whitmore, 1982, pg. 45) als elkaars evenknieën beschouwd. Op grond van deze veronderstelde overeenkomst worden de resultaten van onderzoek in en theorievorming over de bossen in het oosten van de Verenigde Staten impliciet en expli-

53. Zie o.a. Müller (1929, pg. 3), Faliński (1976), Mellars (1976), Lemée et al. (1986), Koop (1981; 1982; 1989), Röhrig (1991), Remmert (1991, pg. 9), Zukrigl (1991), Dengler (1992, pg. 93-98), Rackham (1992), Holeksa (1993).

54. Zie Runkle (1981; 1982), Whitmore (1982; 1989), Shugart (1984), Shugart en Urban (1989), Collins et al. (1985), Oldeman (1990), Röhrig (1991), Peters (1992).

ciet op bossen in Europa van toepassing verklaard<sup>55</sup>. Daartoe behoort de rol van catastrofes in de successie in deze bossen.

Volgens Loucks (1970) die onderzoek deed in bossen in het oosten van de Verenigde Staten, is een bepaalde diversiteit het gevolg van successie die volgt op een verstoring die zorgt voor open terrein. Hij concludeerde dat uit de resultaten van onderzoek naar de diversiteit aan zaailingen in bossen die op verlaten landbouwgronden ontstonden. In de initiële fase vestigden zich soorten die zijns inziens unieke adaptaties hebben om open terreinen te bezetten. Het massaal verjongen van dergelijke licht-behoefte boomsoorten toont zijns inziens aan dat verstoring essentieel is voor het voortbestaan van bepaalde soorten. De diversiteit aan soorten is daarom geen statische toestand in de vorm van een stabiele climax, maar een functie van de tijd in relatie tot verstoringen. Na een verstoring neemt volgens Loucks de diversiteit aan soorten sterk toe, doordat zich steeds meer zaailingen van meer schaduw-verdragende soorten vestigen. Daarna neemt de diversiteit met de toename van de leeftijd van de oudste, eerste kolonisten weer af, omdat deze kolonisten niet meer worden vervangen. De diversiteit neemt vervolgens verder af doordat zich op den duur alleen zaailingen van enkele zeer veel schaduw-verdragende soorten onder het kronendak kunnen handhaven, zoals van *Acer saccharum*. Na ca. 100 jaar zijn vrijwel alleen nog zaailingen van *Acer saccharum* aanwezig, terwijl het kronendak bestaat uit licht-behoefte soorten die uit de initiële fase dateren. Zaailingen van soorten uit de initiële fase verschijnen wel tussen de zaailingen van de schaduw-tolerante soorten, maar zij groeien nooit op. De schaduw-verdragende soorten dringen vervolgens op den duur het kronendak binnen, terwijl de soorten uit de initiële fase daaruit verdwijnen. Op de afname aan diversiteit onder de zaailingen volgt dus een afname van diversiteit in de kroonlaag. Ten lange leste bestaat de kroonetage alleen nog uit schaduw-tolerante climax-soorten (Loucks, 1970).

Loucks (1970) meende dat de licht-behoefte soorten uit de initiële fase zich alleen na een catastrofe vestigen. De diversiteit is volgens hem het hoogst als enige tijd na een verstoring naast de licht-behoefte ook schaduw-verdragende soorten uit de latere fase aanwezig zijn. De diversiteit in gemeenschappen kan daarom alleen maar worden gehandhaafd door verstoringen die met een zekere regelmaat optreden (eens in de 30 tot 200 jaar), de climax vernietigen en daardoor zorgen dat de initiële fase opnieuw optreedt.

Connell's (1978) "intermediate disturbance hypothesis" sluit aan bij de hypothese van Loucks (1970). Connell (1978) refereerde naar de zeer hoge diversiteit in tropische regenwouden en koraalriffen. Studies aan successie in die systemen wijzen volgens hem uit dat de diversiteit aan soorten een functie is van de intervallen tussen verstoringen. Ook hij stelde dat de climax een lage diversiteit heeft. Een bewijs voor deze stelling ontleende hij aan gebieden waar ongestoorde bossen naast verstoorde voorkwamen. De ongestoorde bestonden vrijwel uit één boomsoort, terwijl door mensen ontgonnen delen van die dezelfde bossen uit een mengsel van soorten bevatten. In feite zijn volgens Connell oude secundaire bossen de meest soortenrijke, omdat daarin naast de soorten die zich direct na het eindigen van de verstoring hebben gevestigd, ook soorten zijn gearriveerd uit het climaxstadium. Het samen voorkomen van licht-behoefte en schaduw-verdragende

55. (Zie o.a. Dengler (1935, pg. 22-25), Jones (1945), Whitmore (1982), Westhoff (1983), Lemée (1985), Peterken (1991), Peters (1992), Holeksa (1993).

soorten in bossen beschouwde Connell als een bevestiging van zijn hypothese. In koraalriffen draagt verstoring volgens hem bij aan de diversiteit, omdat de hoogste diversiteit aan soorten voorkomt op de plaatsen waar riffen het meest blootstaan aan door stormen teweeg gebrachte krachten.

Ook volgens Huston (1979) speelt verstoring een essentiële rol voor het behoud van diversiteit. Hij benaderde het effect van verstoring vanuit de populatie-opbouw van soorten. Volgens hem sluiten sterk concurrerende soorten vele andere uit als zij de kans krijgen ongestoord tot een bepaald populatie-niveau uit te groeien. Hoewel bepaalde soorten het vermogen hebben om d.m.v. concurrentie andere soorten uit te sluiten, gebeurt dat niet doordat catastrofes de populaties van alle aanwezige soorten decimeren, waaronder dus de sterk concurrerende. De diversiteit aan soorten is volgens Huston het gevolg van het niet in evenwicht kunnen komen van de interacties tussen met elkaar concurrerende soorten, omdat regelmatig optredende catastrofes steeds ingrijpen in de populatie-opbouw van alle soorten.

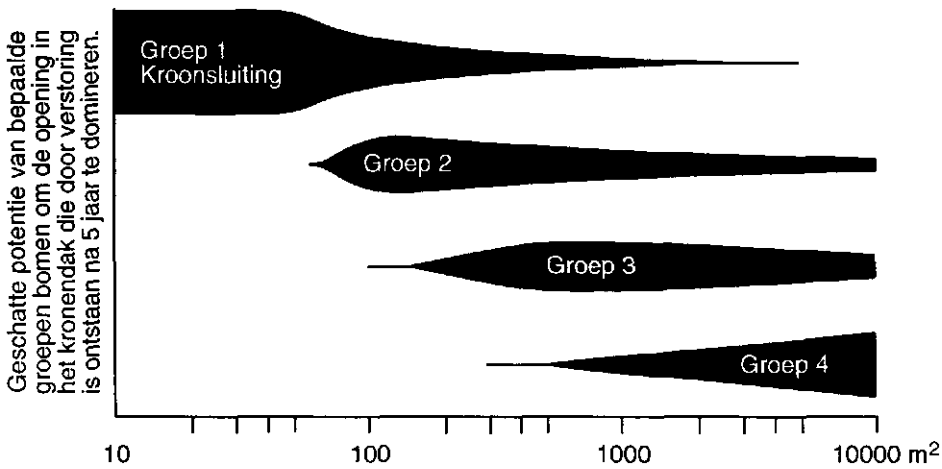
Zowel de theorie van Loucks (1970) als die van Connell (1978) en Huston (1979) stellen dus dat een hoge diversiteit een niet-evenwicht toestand is die zich tot een meer soortenarme evenwichts-gemeenschap ontwikkelt als verstoringen uitblijven. De duur van de intervallen tussen de verstoringen bepaalt daarbij in hoge mate de diversiteit. Bij zeer frequent optredende verstoringen ontstaat een gemeenschap van alleen soorten die snel kunnen koloniseren of snel een populatie opbouwen; bij weinig optredende verstoringen krijgen enkele sterk concurrerende soorten de overhand. De hoogste diversiteit is dus aanwezig als de verstoringen intermediair zijn tussen deze beide uitersten. Tot dezelfde conclusie ten aanzien van de werking van catastrofes op diversiteit als Loucks (1970), Connell (1978) en Huston (1979) kwamen ook Pickett (1980) en Vogl (1980).

Hoewel ook Bormann en Likens (1979b) meenden dat verstoring een belangrijke factor is voor het behoud van de diversiteit in bossen, is deze volgens hen niet voor het voortbestaan van alle daarin voorkomende soorten bomen noodzakelijk. Op basis van het aantal blikseminslagen en stormen die tussen 1945 en 1976 in het noorden en noordoosten van de Verenigde Staten optraden, stelden zij vast dat in bepaalde delen van deze regio bosbrand en storm regelmatig optredende verschijnselen zijn. Daardoor bestaat de natuurlijke bosvegetatie volgens hen uit lapjes vegetatie van verschillende grootte en leeftijd. Volgens hen kent elk systeem verstoringen. Een zogenaamde "Steady State" (= climax in de betekenis van Clements) treedt dus nooit op. Zij voegden daar echter wel aan toe dat redelijk grote gebieden wel vrij kunnen blijven van catastrofes. Daar vindt volgens hen in de "Steady-State" de verjonging in de climax fase uitsluitend plaats in gaten in het kronendak volgens het model van Watt (1947)<sup>56</sup>. Als door het afsterven van één of enkele bomen gaten in het kronendak worden gevormd, dan is er volgens Bormann en Likens (1979a, pg. 194; 1979b) sprake van een endogene verstoring. Factoren als vuur of wind noemden zij een exogene verstoring. Volgens hen wordt de climax fase door een zodanige afwisseling in grootte van de "gaps" gekenmerkt, dat de soorten die in de successie na een verstoring verschijnen ook zonder een dergelijke verstoring in de

---

56. "Many aspects of the reproductive behaviour of the forest associated with later phases of our biomass-accumulation model closely approximate those set forth for forest ecosystems more than a quarter of a century ago in the landmark paper by A.S. Watt (1947)." (Bormann en Likens, 1979a, pg. 5).

climax voorkomen (Bormann en Likens, 1979a, pg. 5; zie figuur 2.3.). Het vegetatiepatroon dat door endogene verstoringen ontstaat noemden zij de "Shifting-Mosaic Steady State" (Bormann en Likens, 1979a, pg. 5). De totale biomassa oscilleert daarin volgens hen rond een bepaald gemiddelde (Bormann en Likens, 1979b). Volgens hen is het "Shifting-Mosaic Steady State" model bijna een replica van het model dat Watt (1947) voor de successie in een aanvankelijk gelijkjarig volgroeid beukenbos heeft opgesteld (Bormann en Likens, 1979a, pg. 5)..



Figuur 2.3. Schematische weergave van de potentie van bepaalde groepen bomen om binnen 5 jaar nadat er gaten in het kronendak zijn gevallen, deze gaten te domineren. Het betreft bossen in het oosten van Noord Amerika. Groep 1 zijn soorten die deel uitmaken van het kronendak en door zijwaarts uit te groeien het gat sluiten. Het betreft dus de climax-soorten. Groep 2 zijn schaduw-tolerante soorten, waaronder beuk (*Fagus*). Groep 3 betreft zogenaamde intermediaire soorten, waaronder es (*Fraxinus*). Groep 4 zijn schaduw-intolerante soorten, zoals berk (*Betula*) en populier (*Populus*). De waarnemingen hadden betrekking op gaten in het kronendak variërend van 50 tot 500 m<sup>2</sup> die ontstonden door de dood of de val van enkele bomen. Verder zijn gegevens uit de literatuur gebruikt over vellingen van 400 tot 10.000 m<sup>2</sup> (naar Bormann en Likens, 1979a, pg. 132).

Samenvattend kan worden opgemerkt dat de in deze paragraaf behandelde theorieën en modellen over verstoring als kenmerk hebben dat zij op het "gap-phase" model factoren superponeren van buiten het systeem die bepaalde processen en omstandigheden initiëren die nodig zouden zijn voor het voortbestaan van bepaalde groepen soorten. Grote plantenetende zoogdieren worden daarbij niet in beschouwing genomen.

## 2.11. Vestigingsfactoren in relatie tot successie en diversiteit

Naast verstoring zouden ook vestigingsfactoren hebben bijgedragen aan het behoud van de diversiteit in natuurlijke begroeiingen. Volgens Egler (1954) wezen gegevens uit onderzoek aan verlaten akkers ("old fields") uit dat 95% van de soorten bomen in de bossen die daar ontstonden al in de initiële fase aanwezig waren. Volgens hem kunnen soorten waarvan in die fase de zaden ontbreken, zeer lang afwezig blijven. Dat verklaart waarom bijvoorbeeld in open plekken in bossen lang-

durig graslanden aanwezig zijn. Hij meende dat als na verloop van tijd in "old fields" bomen uit de struiken omhoog komen, dat niet het gevolg is van de vestiging van die soorten in het einde van de struikfase. Ze zijn al in de initiële fase aanwezig en groeien in de struikfase boven andere, hen omgevende soorten uit. Eglar meende daarom dat de successie en de climax voornamelijk bepaald wordt door de soorten die al vanaf het eerste begin aanwezig zijn. Hij noemde dit verschijnsel de "Initial Floristic Composition" van een vegetatie. Volgens Eglar zijn het de boomsoorten die de struikfase en vervolgens alle andere soorten bomen overleven. Zij vormen uiteindelijk de climax. Hij onderscheidde dit model van het gangbare, waarin de verschillende soorten na elkaar verschijnen. Dat model noemde Egler (1954) het "Relay Floristic" model.

Horn (1975) vergeleek de diversiteit van ongerepte bossen in New Jersey in de Verenigde Staten met de successie op verlaten akkers, om te kijken of alle soorten zich daar handhaafden. Hij ontwikkelde op basis daarvan een voorspellend model, dat hij valideerde aan de hand van chronosequenties op de verlaten akkers. Bij zijn model hanteerde hij een tweetal aannames. De eerste is dat elke zaailing onder het kronendak een gelijke kans heeft om een boom te worden die deel uitmaakt van het kronendak. De tweede is dat, analoog aan het "gap-phase" concept, de vervanging van de bomen in het kronendak één voor één gebeurt.

De resultaten uit zijn model kwamen goed overeen met wat hij in de "old fields" waarnam. Licht-behoefte soorten koloniseren de "old fields". Zij creëren vervolgens een milieu waarin alleen schaduw-verdragende soorten kunnen opgroeien. Uiteindelijk treedt altijd een stationaire verdeling op tussen de verschillende soorten. Uit zijn waarnemingen en zijn model komt ook naar voren dat aan de hand van de architectuur van de kroon van de verschillende boomsoorten het verloop van de successie kan worden voorspeld. In lichte omstandigheden zijn bomen waarvan de kroon uit meerdere lagen bladeren bestaat, zoals *Quercus rubra* en *Carya spec.* superieur in groeisnelheid en de vorming van biomassa; in schaduwrijke omstandigheden zijn dat soorten bomen met een kroon van een enkele laag bladeren, zoals *Fagus grandifolia* en *Acer saccharum*. De vochtigheid van de bodem speelt volgens hem bij de vestiging van de twee typen bomen ook een rol. Soorten met een kroon die uit meerdere lagen bladeren bestaat verdampen relatief minder water per eenheid oppervlakte onder de boom dan soorten waarvan de kroon uit één laag is opgebouwd. De oorzaak daarvan is volgens Horn (1975) dat bij soorten met een uit meer lagen opgebouwde kroon de stralingswarmte over een grotere totale bladoppervlakte wordt verdeeld dan bij soorten met een kroon van één laag bladeren. De laatste verdampen volgens hem daardoor per eenheid oppervlakte onder de boom meer water en vereisen daarom een vochtigere bodem. De meest agressieve éénlagige soorten concurreren volgens hem bij gunstige vocht-omstandigheden in de bodem op den duur alle andere soorten weg, omdat hun kroon zoveel schaduw werpt, dat daaronder geen verjonging kan plaatsvinden. In ongestoorde bossen, overheersen bij een goede vochtvoorziening volgens Horn (1975) dan ook de éénlagige soorten.

Vestiging in relatie tot diversiteit vormt de kern van het concept de "regeneration niche" dat Grubb (1977) heeft geformuleerd. Hij benadrukte dat de concurrentieverhouding tussen soorten sterk afhankelijk is van het stadium van de levenscyclus waarin de plant verkeert. Veel soorten vereisen volgens hem voor hun vestiging andere condities dan wanneer ze eenmaal aanwezig zijn. Het vestigingsproces is volgens hem erg belangrijk voor het in stand blijven van de diversiteit in een

plantengemeenschap. Op een bepaalde plek kunnen in de tijd gezien verschillende omstandigheden aanwezig zijn en daardoor verschillende soorten planten. Het naast elkaar voorkomen in dezelfde bossen van licht- en schaduw-soorten bij bomen, zoals de licht-behoefteige ruwe berk naast de schaduw-tolerante beuk, illustreert dit volgens Grubb (1977) op een fraaie wijze. Hij verwees naar Watt (1934; 1947) die dit volgens hem heeft beschreven. Welke van de twee typen bomen zich vestigt, bepaalt de hoeveelheid licht die tot de bodem doordringt in het gat dat in het kronendak ontstaat en waar de verjonging plaatsvindt. Als dat groot is, domineren volgens hem de licht-behoefteige soorten en als het klein is de schaduw-verdragende soorten.

Als je volgens Grubb de specifieke eigenschappen van plantensoorten voor verjonging enerzijds en het zich kunnen handhaven nadat ze eenmaal gevestigd zijn anderzijds, bij elkaar optelt, dan krijg je een bijna oneindig aantal mogelijkheden voor soorten om te kunnen voortbestaan<sup>57</sup>. Naar zijn mening vormen gaten in het vegetatiedek, of dat nu in bos is of in graslanden, de niche waaruit voorwaarden voor regeneratie van soorten zijn af te leiden. Als men iets meer te weten wil komen over de mechanismen achter de soortenrijkdom en het in stand blijven daarvan, dan is het volgens hem van groot belang te weten onder welke voorwaarden soorten regenereren. Verstoringen door krachten van buiten het systeem ("by outside forces"; Grubb, 1977, pg. 131), zoals mollen, aardwormen, mieren, konijnen en hoefdieren (vertrapping) die de bodem verstoren en het maaien en het kapot rijden van de bodem door tractorwielen, zorgen volgens Grubb (1982; 1985; 1987) voor een grote verscheidenheid aan "regeneration niches". Hij onderscheidde daarbij twee soorten verstoring, nl. periodiek en continu optredende verstoringen (Grubb, 1985). Begrazing rekent hij tot de laatste categorie.

Grubb (1985) wees op een bijzondere categorie soorten, namelijk de "edge" soorten, die in de mantel- en zoomvegetaties van bossen voorkomen. Hij vroeg zich af of deze soorten wel in het "gap-phase" model passen (Grubb, 1985). Hij baseerde die vraag op de voor hemzelf verrassende waarneming in Nieuw Guinea dat bepaalde boomsoorten in het secundaire bos op verlaten landbouwgrond en in kapvlakten, niet voorkwamen in de grootste van nature optredende gaten in het kronendak in het primaire bos. Deze soorten groeien van nature in randen van bosgrasland, grindbanken en grondverschuivingen in en langs rivieren (Grubb, 1985). Ook in "old fields" in Noord Amerika kan volgens hem dat verschijnsel worden waargenomen. Verstoring toont volgens hem dus aan dat plantensoorten individueel reageren. In een door de mens geïnduceerde secundaire successie kunnen daardoor soorten verschijnen die afkomstig zijn uit een breed scala aan natuurlijke habitats en dus niet samen zijn geëvolueerd (Grubb, 1987). Daarmee geeft hij aan dat plantengemeenschappen losse verzamelingen van soorten kunnen zijn, waarvan geen historische analogieën hebben bestaan; een opvatting die Gleason (1926) al veel eerder uitdroeg.

Bij de vestiging van soorten en dus de diversiteit van vegetaties spelen volgens Fenner (1987) ook de kenmerken van zaden van planten een belangrijke rol. Een "gap" brengt een verandering teweeg in het fysisch milieu, waardoor blokkades voor het kiemen van zaden die in de zaadbank aanwezig zijn worden opgeheven.

57. Volgens Grubb (1977) is het zelfs zo dat: "... species diversity has more to do with requirements for regeneration than with partitioning of the habitat niche of the adult ..." (Grubb, 1977, pg. 133).



Die blokkades dienen om te voorkomen dat zaden in een voor hen ongunstige situatie zouden kiemen. Gap-zoekende mechanismen breken de kiemkracht. Zulke mechanismen zijn bijvoorbeeld de gevoeligheid voor licht en de aard van het licht, zoals de veranderde verhouding rood/infrarood (R/FR) en de gevoeligheid voor veranderingen in temperatuur. Verder wees Fenner op het belang van de verspreiding van zaden door vogels. Hij noemde het verstoppjen in de grond van eikels door de Vlaamse gaai (*Garrulus glandarius*) en het feit dat bepaalde zaden pas goed kiemen nadat ze het darmkanaal van de vogel zijn gepasseerd. De verspreiding van deze laatste groep zaden is op zijn beurt dan weer afhankelijk van het feit dat er rustplaatsen voor de dieren aanwezig zijn.

Plantensoorten kunnen behalve in de vorm van zaden, ook als jarenlang onder het kronendak kommerende zaailingen, een gunstige gelegenheid afwachten om op te groeien. Dat moment breekt aan als meer licht toetreedt ten gevolge van het dunner worden van het kronendak, of als daarin een gat ontstaat. De zaailingen schieten dan de hoogte in (Canham, 1985, geciteerd door Fenner, 1987). Ook Canham en Marks (1985) wezen op het belang voor de successie van de juiste zaden op de juiste plaats. Ook het "Initial Floristic Composition" concept van Eglar (1954) benadrukt dat.

Samengevat kan worden gesteld dat de in deze paragraaf behandelde theorieën en concepten pogen verklaringen te geven voor in de natuur waargenomen verschijnselen zonder grote planteneters daarbij te betrekken. Behalve in termen van verstoring, komen zij verder niet ter sprake.

## 2.12. Nutriënten in relatie tot vestiging en successie

Volgens Grime (1974) bepalen 3 hoofdfactoren hoe de vegetatie er wat betreft de soortensamenstelling uitziet, te weten: concurrentie, stress en verstoring. Onder concurrentie verstaat Grime de poging van naast elkaar groeiende planten om dezelfde eenheden licht, water, minerale nutriënten of ruimte te bemachtigen; onder stress de aanwezigheid van een groei beperkende factor, zoals een lage pH, of een tekort aan nutriënten, licht of water en onder verstoring het verlies van biomassa ten gevolge van processen als begrazen, betreden, ploegen, maaien, branden, ziekteverwekkers en erosie (Grime, 1974; 1977; 1979, pg. 152, 159).

Stress en verstoring verhinderen volgens Grime (1974) beide de concurrentie, omdat zij de ontwikkeling van planten beperken. Stress beperkt de concurrentie van planten doordat het de primaire productie van de planten beperkt. Verstoring beperkt de concurrentie van planten doordat plantensoorten worden beschadigd, waardoor hun vermogen om te concurreren afneemt (Grime, 1974). Tijdens de successie wordt in de concurrentie tussen planten de tolerantie voor stress, waartoe ook schaduw behoort, progressief belangrijker. Een afnemende hoeveelheid licht door beschaduwning door competitieve soorten, valt volgens Grime (1977) samen met een afnemende hoeveelheid voor de plant beschikbare hoeveelheid minerale nutriënten, omdat aan het einde van de successie de vegetatie wordt gedomineerd door een grote biomassa van grote, lang levende bosbomen. Uiteindelijk leidt successie volgens hem tot dominantie van plantensoorten met 2 strategieën, nl. competitieve en stress-tolerante soorten. Volgens Grime heeft elke soort bepaalde

autecologische eigenschappen ontwikkeld die het de betreffende soort mogelijk maken onder een bepaalde combinatie van omstandigheden te gedijen. Elke soort heeft zich daardoor binnen het krachtenveld van de hoofdfactoren concurrentie, stress en verstoring een vaste plaats verworven. Op die plaats is de betreffende soort in staat zich te handhaven, daarbuiten niet.

Veel plantengemeenschappen bevatten volgens Grime (1987) soorten die de beschikbare natuurlijke hulpbronnen kunnen monopoliseren die essentieel zijn voor de groei. In de gematigde luchtstreken zijn dat de struiken en de bomen. Daarentegen kunnen veel soorten planten samenleven als verstoring of stress, of beide tegelijk, het competitieve vermogen van die potentieel dominante soorten beperken (Grime, 1977; 1979, pg. 157, 159). Dat blijkt volgens hem uit experimenten en beheersvormen, zoals maaien en branden en grazen en betreding door dieren. De diversiteit van vegetaties blijft daardoor behouden, doordat de potentiële dominanten door het beheer worden verzwakt (Grime, 1979, pg. 159). Zo krijgen in onbemeste kalkgraslanden struiken en boomsoorten als de beuk de overhand als daar de begrazing door schapen en konijnen stopt, aldus Grime (1979, pg. 128), naar aanleiding van resultaten van onderzoek van Watt (1957).

Connell en Slatyer (1977) signaleerden dat onderzoek en theorievorming over successie en climaxen vooral betrekking heeft op de concurrentie om licht en nutriënten. Volgens hen tolereren bepaalde soorten planten en dieren niet alleen de aanwezigheid van andere, maar hebben zij die zelfs nodig als wegbereider. Dit model noemen zij het facilitatiemodel. Bewijzen daarvoor ontlene zij vooral aan heterotrophe organismen, zoals dieren die leven van karkassen, mest, strooisel.

Als voorbeeld van facilitatie noemden zij verder de primaire successie op bodems die onder zich terugtrekkende gletsjers vandaan komen. De eerste kolonisten onder de planten leggen de stikstof die het ecosysteem binnen komt door atmosferische N-depositie en  $N_2$ -fixatie vast in de vorm van een humusvoorraad die de aanzet vormt voor bodemvorming. Op hun beurt kunnen andere plantensoorten daaraan stikstof onttrekken. Het ontstaan van een voorraad stikstof in bodems waarvan gletsjers zich hebben terugtrokken was al door Crocker en Major (1955) vastgesteld. Berendse (1990) beschreef dit verschijnsel voor Nederlandse heidevelden. Hij stelde vast dat door humus-accumulatie de N-mineralisatie met meer dan een factor 10 kan toenemen binnen een periode van 50 jaar. Connell en Slatyer (1977) wezen erop dat het later in de successie verschijnen van bepaalde soorten als oorzaak kan hebben dat deze soorten op de één of andere manier andere soorten nodig hebben om te zich te kunnen vestigen, doordat de eerste kolonisten het milieu geschikter maken voor soorten uit de latere stadia van de successie. De eerst verschijnende soorten planten werken dus faciliterend voor de later verschijnende. Connell en Slatyer (1977) refereerden wat dat betreft naar het onderscheid dat Egler (1954) maakte binnen de successie op verlaten akkers, tussen de "Initial Floristic Composition" enerzijds en de "Relay Floristic" anderzijds. In het de "Relay Floristic" model kan het op elkaar volgen van soorten volgens hen betrekking hebben op facilitatie.

Naast het facilitatie model onderscheidden zij nog twee andere modellen, nl. het tolerantie- en het inhibitiemodel. Beide modellen zijn volgens Connell en Slatyer vooral op secundaire successie van toepassing. Het tolerantie model houdt in dat successie leidt tot een gemeenschap die uit die soorten bestaat die het meest efficiënt de natuurlijke hulpbronnen exploiteren. Dit model voorspelt dat in regio's met een

gematigd klimaat de meest schaduw-tolerante soorten de gemeenschap ("community") zullen domineren, als de gemeenschap in evenwicht is met de omgevingsfactoren, d.w.z. de climax is bereikt. Bij het inhibitiemodel is daarentegen geen enkele soort superieur aan een andere. Eenmaal gevestigde soorten verhinderen de komst van andere. De soortensamenstelling verschuift dan alleen ten gevolge van het afsterven of beschadigen van een exemplaar dat een bepaalde plek bezet houdt. Het verhinderen van de vestiging van kruiden en grassen door bijvoorbeeld bomen en struiken kan door sprinkhanen, andere grazende insecten en grazende vertebraten, of door vuur worden opgeheven. Als dat regelmatig terugkerende verschijnselen zijn, kan volgens Connell en Slatyer op plaatsen waar bomen en struiken kunnen groeien de climax zelfs uit een kruidachtige vegetatie bestaan.

Connell en Slatyer wezen in het bijzonder op het effect van grazende dieren, als een mogelijk faciliterend mechanisme. Volgens hen wordt dat veronachtzaamd. Zij meenden dat interacties tussen planten, herbivoren, predatoren en ziekteverwekkers moeten worden toegevoegd aan de processen die een rol spelen in de successie en de climax. Naar hun zeggen hebben altijd alleen personen die zich met planten bezig houden de successie bestudeerd. De mechanismen die geacht worden voor de successie verantwoordelijk te zijn, zijn daardoor beperkt gebleven tot interacties van planten met hun abiotische omgeving en tussen planten onderling. Weliswaar is er volgens hen wel aandacht voor de consumenten van planten, maar dan vooral in de rol die zij spelen in de kringloop van de nutriënten en niet voor die in de successie. Ook Shugart (1984) en Finegan (1984) wezen op het belang van facilitatie, evenals Edwards en Gillman (1987) die daarbij ook zoogdieren als faciliterende factoren noemden. Zij refereerden naar het onderzoek van Watt (1926) waarin staat hoe in begraasde gebieden taxus opgroeide in struiken van jeneverbes. Verder kenden zij aan grote zoogdieren een faciliterende rol toe voor planten, omdat deze met hun vacht en uitwerpselen zaden verspreiden.

Een direct uitvloeisel van het facilitatiemodel van Connell en Slatyer (1977) is de "resource ratio" hypothese van Tilman (1988, 1989). Volgens deze theorie bestaat er een relatie tussen de successie enerzijds en de opbouw in de bodem van een voorraad voor planten beschikbare stikstof anderzijds. Tilman (1985) stelde dat licht en nutriënten voor de successie de meest bepalende factoren zijn. In het begin van de primaire successie is er licht in overvloed, maar een gebrek aan nutriënten, vooral stikstof. Soorten die het meest efficiënt met deze schaarste kunnen omgaan, vestigen zich en kunnen zich handhaven. Naarmate ten gevolge van de vorming van een vegetatiedek en de daarop volgende vorming van humus meer voedingsstoffen beschikbaar komen, verschijnen meer productieve plantensoorten en wordt de competitie om licht de bepalende factor. Volgens Tilman vormt de relatieve beschikbaarheid van beperkende hulpbronnen een gradiënt in de tijd. Het verschil tussen Grime en Tilman is dat volgens Tilman soorten kunnen samenleven, doordat ze in verschillende mate door de afzonderlijke beschikbare hulpbronnen in hun ontwikkeling worden beperkt, terwijl Grime stelt dat plantensoorten een bepaalde plaats innemen in het hele krachtenveld van concurrentie. Daarom zijn er volgens Grime "goede" en "slechte" concurrenten, hetgeen Tilman ontkent. Volgens Tilman is in alle stadia van een primaire successie concurrentie belangrijk. Er treedt alleen een verschuiving op in het type concurrentie; in eerste instantie is er concurrentie om nutriënten; in tweede instantie om licht. Een bepaalde verhouding in het aanbod van hulpbronnen maakt van een soort een geduchte concurrent, terwijl bij een

andere ratio het tegendeel geldt. Het absolute aanbod is dus niet van belang, maar de onderlinge verhouding waarin de verschillende natuurlijke hulpbronnen beschikbaar zijn. Cajander (1909, pg. 8-18) was de eerste die dit veronderstelde. Hij trok die conclusie op grond van de zonerings in vegetaties. Door de verschillende wijzen waarop soorten gebruik maken van het aanbod aan natuurlijke hulpbronnen treden volgens hem verschuivingen op in de concurrentieverhoudingen die resulteert in een verschuiving van dominantie van soorten in vegetaties. Dat leidt vervolgens tot de waargenomen zonerings. Men spreekt dan ook wel van de Cajander-Tilman school (Oksanen, 1990).

Volgens Tilman heeft de evolutie van terrestrische plantensoorten zich voltrokken langs gradiënten van habitats, lopend van bodems die arm zijn aan natuurlijke hulpbronnen, maar rijk aan licht, naar bodems die rijk zijn aan natuurlijke hulpbronnen, maar arm aan licht. Planten die kale, jonge bodems koloniseren worden volgens hem beperkt door een gebrek aan opneembare stikstof. Onder de eerste kolonisten bevinden zich daarom veel N-fixerende soorten, die in de loop der tijd via het door hen gevormde organische stof in de bodem een voorraad vormen van voor andere soorten opneembare N. Daardoor kunnen zich op den duur soorten met een groter postuur vestigen, zoals bomen, waardoor op den duur het licht een beperkende factor wordt. Planten uit latere successiestadia zijn volgens Tilman (1985) groter, groeien langzamer en zijn later vruchtbaar. Als voorbeeld daarvan refereerde hij naar onderzoek aan de primaire successie op bodems die onder terugwijkende gletsjers in Alaska tevoorschijn zijn gekomen. Kruiden, waaronder veel N-fixerende soorten, zoals *Dryas drummondii*, vestigen zich als eerste, waarna N-fixerende bomen als (*Alnus crispa*) verschijnen die uiteindelijk overgroeid raken door nog weer later verschijnende *Populus spec.* ("cottonwood" bomen). Voortbouwend zijn op zijn "resource-ratio" hypothese ontwikkelde Tilman (1990) de theorie dat soorten die vooral in wortels investeren goede concurrenten zijn om nutriënten, maar slechte als het gaat om licht.

Evenals Tilman stelden Vitousek en Walker (1987) dat er een verschil is in de nutriënten-huishouding tussen de primaire en de secundaire successie. In jonge vulkanische, kale bodems, waar een primaire successie begint, constateerden zij dat er in het begin een overdaad aan fosfaat aanwezig is, maar vrijwel geen stikstof. Verder in de tijd geldt volgens hen het omgekeerde, omdat steeds meer stikstof in het systeem accumuleert en fosfaat langzaam maar zeker verloren gaat. Bij de primaire successie hebben N-fixerende soorten volgens Vitousek en Walker een concurrentievoordeel, hoewel zij lang niet altijd de eerste kolonisten blijken te zijn, bijvoorbeeld in gebieden waaruit gletsjers zich hebben teruggetrokken. Met de fixatie van atmosferische stikstof werken zij faciliterend voor soorten die geen N<sub>2</sub> fixeren.

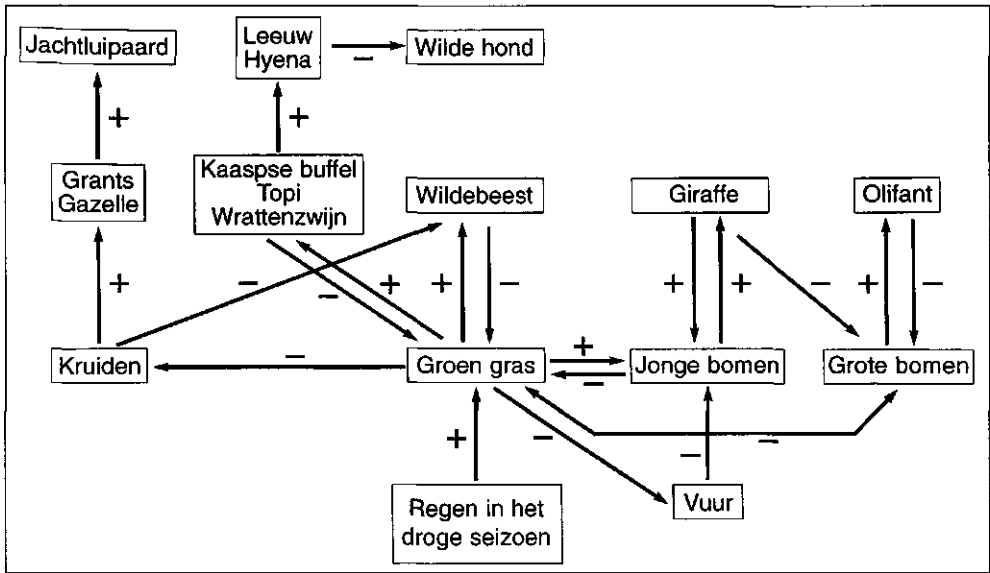
De in deze paragraaf behandelde theorieën en concepten verklaren verschijnselen als successie en diversiteit in vegetaties op basis van de interacties tussen plantensoorten en hun abiotische milieu. Grote plantenetende zoogdieren worden wel genoemd als factoren die invloed op de vegetatie kunnen hebben.

### 2.13. De rol van grote zoogdieren in successie

Een eerste aansprekend werk over vegetatie en successie in een systeem dat grote plantenetende zoogdieren een belangrijke rol toekent is het boek "Serengeti. Dynamics of an Ecosystem" (Sinclair en Norton-Griffith, 1979). In de Serengeti voltrok zich volgens deze auteurs een experiment op de schaal van een compleet ecosysteem. De parameters in het experiment waren de veranderingen in het aantal dieren van bepaalde soorten en de veranderingen in de spreiding van de regenval door het jaar heen.

In oost Afrika stierf sinds de introductie van de runderpest in 1890 in twee jaar tijds 95% van de populatie van het wildebeest (*Connochaetus taurinus*) en de buffel (*Syncerus caffer*). Ten gevolge van de runderpest telden de populaties van deze beide soorten in de Serengeti in 1961 respectievelijk 250.000 en 30.000 exemplaren (Sinclair, 1979a). De ziekte verdween in de Serengeti in 1962-1963, doordat het vee rondom het Nationale Park werd gevaccineerd. Daardoor groeide de populatie wildebeest tussen 1961 en 1967 van 250.000 tot 500.000 dieren en nam het aantal buffels toe van 30.000 tot 50.000. Daarna viel er meer regen in de droge tijd en minder in de natte, terwijl de totale hoeveelheid neerslag door het hele jaar heen gelijk bleef. De grotere hoeveelheid neerslag in de normaal gesproken droge tijd zorgde voor meer groen gras in deze periode en daardoor voor minder ondervoeding en sterfte onder de herbivoren. De populatie wildebeest groeide als gevolg daarvan door tot 1,3 miljoen dieren in 1977. Met een vertraging van twee jaar nam daardoor ook het aantal buffels verder toe tot ca. 70.000 in 1975 (Sinclair, 1979b). De begrazing van het gras door het grote aantal wildebeest hield de planten langer in een fysiologisch jong stadium, zodat langer groen gras aanwezig bleef. De begrazing door de wildebeesten zou daardoor faciliterend zijn geweest voor de Thomson's gazelle (*Gazella thomsoni*) (McNaughton, 1979). Die foerageren namelijk bij voorkeur op de plaatsen waar de wildebeesten hebben gegraasd. Facilitatie werd ook waargenomen met betrekking tot grote predatoren, zoals de hyena (*Crocuta crocuta*) en de leeuw (*Panthera leo*). Zij namen toe als gevolg van het toegenomen aantal potentiële prooidieren (Hanby en Bygott, 1979). De leeuw nam toe door de toename van het aantal prooidieren met een min of meer vaste standplaats, zoals bijvoorbeeld de buffel. Daarentegen zorgde de toename van het aantal trekkende planteneters, zoals het wildebeest voor de toename van de hyena (Hanby en Bygott, 1979).

Het gevolg van de begrazing door de grote aantallen wildebeest was ook dat er minder planten doorgroeiden en daardoor minder planten de fase van veroudering, dus verdorring bereikten. Als gevolg daarvan ontstond er minder dood, overstandig plantenmateriaal, minder brandstof voor vuur, waardoor minder branden optraden. Doordat er minder branden waren, overleefden een groter aantal zaailingen van de acacia (*Acacia spp.*). Jonge, opgroeiende acacia's worden vooral door giraffe (*Giraffe camelopardalis*) gesnoeid. De aantallen giraffen namen daardoor toe en daarmee de intensiteit waarmee de acacia's werden gesnoeid. Die bleven daardoor in het formaat van een struik steken. Het aantal boomvormige acacia's nam af, omdat enerzijds zaailingen ten gevolge van de vraat door de giraffen niet het formaat van een boom bereiken, en anderzijds omdat boomvormige acacia's door olifanten (*Loxodonta africana*) werden neergedrukt om te worden gesnoeid. De resultaten van de verschillende deelonderzoeken zijn in figuur 2.4. als "feed-back" schema samengevat.



Figuur 2.4. Samenvatting van de onderlinge relaties en de effecten daarvan op het ecosysteem in de Serengeti. Mintekens betekenen dat hogere waarden in het voorgaande kader resulteren in lagere waarden in het kader waarheen de pijl wijst. Plustekens resulteren in hogere waarden (naar Sinclair, 1997a, pg. 23).

Door de veranderende omstandigheden doorloopt het systeem verschillende stadia, waarin het kortere of langere tijd kan blijven hangen. Het systeem kent dus verschillende evenwichten (Sinclair, 1979a). Een andere belangrijke conclusie uit de resultaten van het onderzoek is dat, hoewel het complex van herbivoren door wildebeest en buffel wordt gedomineerd (Sinclair, 1979b; Jarman en Sinclair, 1979), het verdwijnen van het wildebeest tot grote veranderingen in het systeem zal leiden, terwijl het verdwijnen van de buffel nauwelijks wijzigingen tot gevolg zal hebben (Sinclair, 1979a). Sommige diersoorten vervullen dus een sleutelfunctie in een ecosysteem, zoals het wildebeest en andere, zoals de buffel niet (Sinclair, 1979a). Verder is de conclusie dat hoewel facilitatie optreedt, concurrentie toch het belangrijkste proces is (Sinclair, 1979a). Het is het stuwende proces in de verdeling van de hulpbronnen (Jarman en Sinclair, 1979). Opmerkelijk is verder dat begrazing door de wilde herbivoren in staat is de bloei van de vegetatie van grassen en kruiden te onderdrukken en wel zodanig dat grassen nog maar sporadisch bloeien (Mc Naughton, 1979).

In Nederland hebben de resultaten van dit onderzoek veel discussie losgemaakt over het effect van grote planteneterende zoogdieren op de vegetatie en het al of niet faciliterend zijn van deze planteneters voor planten- en diersoorten (zie o.a. Van de Veen en van Wieren, 1980; Vera, 1980; 1986). Wat sterk tot de verbeelding sprak is dat grote herbivoren klaarblijkelijk planten in een bepaald fysiologisch stadium kunnen fixeren en een bepaalde successie in de vegetatie teweeg kunnen brengen (zie Sinclair, 1979a; McNaughton, 1979; Van de Veen en van Wieren, 1980). Van de Veen (1979) trok de parallel tussen de situatie in Afrika en Europa wat betreft de rol

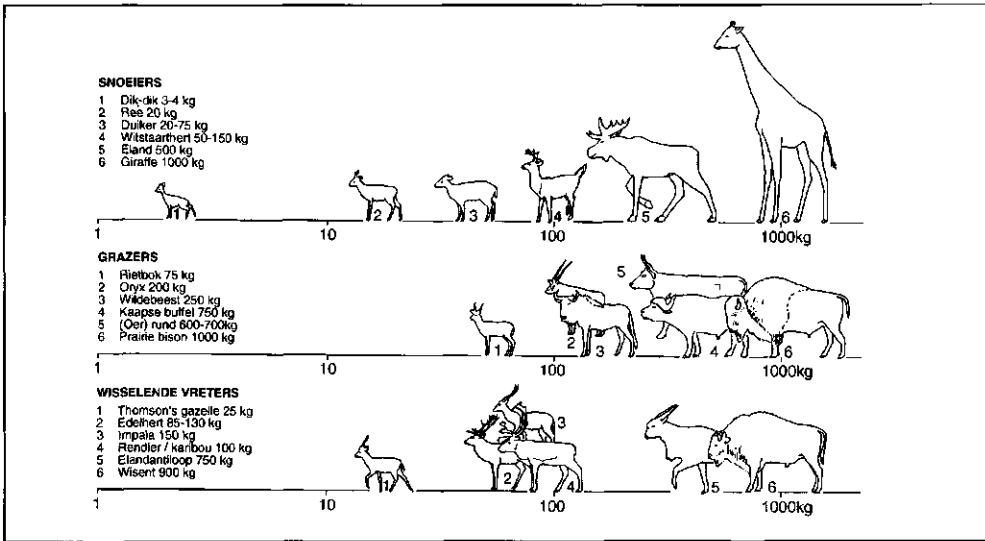
van grote herbivoren in ecosystemen in het Europese laagland, waaronder Nederland. Anderen<sup>58</sup> hebben daarna ook deze parallel getrokken. Deze auteurs vinden het merkwaardig dat a priori wordt aangenomen dat allerlei verschijnselen en processen in vegetaties zonder tussenkomst van grote plantenetende zoogdieren plaatsvinden, terwijl toch is aangetoond dat er systemen zijn waarin deze groep zoogdieren sturend is voor de vegetatieontwikkeling. Dat geldt niet alleen voor de herbivore fauna van Afrika, maar ook voor gedomesticeerde soorten in Europa, zoals rund, paard en varken. De redenering van deze auteurs<sup>59</sup> is dat als vee de successie kan sturen, de wilde vormen van het vee, het oerrund (*Bos primigenius*), de tarpan (*Equus przewalski gmelini*) en het wilde zwijn (*Sus scrofa*) die van nature al ver de de komst van het vee in Europa aanwezig waren, dat in principe ook moeten hebben gekund. Bovendien verschilde de Europese fauna in de interglacialen voorafgaand aan het Holoceen qua fauna niet wezenlijk van die in bijvoorbeeld Afrika en Azië, terwijl bij vrijwel dezelfde temperaturen als tegenwoordig moderne soorten bomen als eik, haagbeuk en linde zich handhaafden in aanwezigheid van de wilde vormen van het vee, het oerrund, het wilde zwijn en het wilde paard en met hen een soort olifant (*Palaeoloxodon antiquus*) en een soort neushoorn (*Dicerorhinus kirchbergensis*) (Geiser, 1983; 1992; Beutler, 1992; May, 1992; Bunzel-Drüke *et al.*, 1994; Kahlke, 1994, pg. 98-99). De vraag is dan: waarom zouden grote herbivoren in Europa geen invloed op de successie kunnen hebben terwijl boomsoorten zich handhaven?

Van de Veen en van Wieren (1980) menen dat van de processen die zich in de Serengeti afspelen van nature in Europa analogieën voorkwamen, omdat de voedselstrategieën van de Europese herbivoren niet wezenlijk verschillen van de herbivoren in Afrika en andere continenten. Zij baseren deze analogie op onderzoek van Hofmann (1973) aan de bouw van het spijsverteringskanaal van herkauwers in relatie tot de spijsverteringsfysiologie en de voedselkeuze van de verschillende soorten herbivoren. Hofmann (1973; 1976) onderscheidde binnen de herkauwers 3 hoofdstrategieën, nl. snoeiërs ("browsers"), wisselende vreters ("intermediate feeders") en grazers ("grazers"), die zowel in Afrika en Noord Amerika, alswel in Europa voorkomen (zie figuur 2.5.). Bij de snoeiërs staan vooral knoppen van bladeren, bladeren, twijgen en schors van bomen en struiken, alsmede kruiden op het menu. De grazers zijn gespecialiseerde graseters, terwijl de wisselende vreters een tussenpositie innemen. Hun voedselkeuze wisselt tussen grassen en houtige plantensoorten (Van de Veen, 1979, pg. 225; Van de Veen en Van Wieren, 1980). In het laagland van Europa zijn eland en ree snoeiërs ("browsers"); edelhert en wisent wisselende vreters ("intermediate feeders") en is het (oer)rund een grazer ("grazers") (Van de Veen, 1979; Van de Veen en Van Wieren, 1980; Hofmann, 1989; 1991; Van Wieren, 1995). Het paard is ook een gespecialiseerde graseter, maar komt als niet-herkauwer niet in deze indeling voor, omdat die op basis van onderzoek aan herkauwers is ontwikkeld.

Wisent (*Bison bonasus*) en oerrund hebben volgens Van de Veen en Van Wieren (1980) door hun voedselstrategie en hun omvang waarschijnlijk een complementair

58. Van de Veen en Van Wieren (1980), Geiser (1983; 1992), De Bruin *et al.* (1986), Vera (1988), Overmars *et al.* (1991), Beutler (1992), May (1992), Bunzel-Drüke *et al.* (1994).

59. Van de Veen en Van Wieren (1980), Geiser (1983; 1992), De Bruin *et al.* (1986), Vera (1988), Overmars *et al.* (1991), Beutler (1992), May (1992), Bunzel-Drüke *et al.* (1994).



Figuur 2.5. Classificatie van grote herkauwende herbivoren naar voedselstrategie en structuur van de maag uit Noord Amerika, Afrika en Europa, volgens de indeling van Hofmann (1973) (naar Van de Veen, 1979, pg. 132).

effect op de vegetatie gehad. De wisent kan volgens hen een belangrijke rol hebben gespeeld in het remmen van de successie in de stormgaten in de bossen én door kleine open plekken in het bos te maken door in de winter intensief de schors van bomen te schillen. Daardoor kan een deel van de bomen op stam zijn gestorven, waardoor meer licht op de bosbodem doordringt en natuurlijke verjonging wordt geïnduceerd. Doordat het oerrund vervolgens op deze open plekken tenminste lokaal oud gras zal hebben weggevreten, zullen volgens Van de Veen en Van Wieren (1980) plaatselijk permanent grazige plekken zijn ontstaan, waar zich planten hebben kunnen vestigen met goede defensieve eigenschappen, zoals stekelbrem (*Genista anglica*), gaspeldoorn (*Ulex europaeus*), meidoorn (*Crataegus monogyna* en *C. laevigata*) en jeneverbes (*Juniperus communis*). In deze struwelen zullen vervolgens eik, beuk, hazelaar, ratel-populier, es en wilde appel zich hebben gevestigd, een proces dat naar hun zeggen nog steeds in de New Forest plaatsvindt (zie foto 2.1.). In het bos zelf blijft verjonging beperkt tot hulst en taxus, terwijl in open gedeelten zich doornige struwelen ontwikkelen; "bush encroachment" optreedt. Uiteindelijk zou door de interactie tussen planten en dieren een savanneachtig landschap ontstaan met bosjes, solitaire bomen en boomgroepen. Om dergelijke, volgens Van de Veen en van Wieren natuurlijke processen weer op gang te brengen, moeten de oorspronkelijk inheemse grote herbivoren worden geïntroduceerd in natuurgebieden in Nederland. Deze herbivoren zijn volgens hen onmisbare, integrale onderdelen van de inheemse ecosystemen. Omdat zij een landschap creëren en in stand houden dat in zijn totaliteit de biotopen bevat van veel soorten van de inheemse flora en fauna, is hun begrazing dus faciliterend voor veel soorten planten en dieren (zie foto 2.1.). Hoewel Van de Veen en Van Wieren (1980) en de andere genoemde auteurs de theorie van het gesloten bos als de van nature aanwezige vegetatie in twijfel trekken, bekritisieren zij deze theorie vooral op grond van faunistische gegevens.



Dat grote plantenetende zoogdieren als integrale onderdelen van ecosystemen invloed hebben op successie in een vegetatie en de climax, blijkt behalve uit onderzoek aan de Serengeti, ook uit onderzoek in het Nationale Park Lake Manyara in Tanzania (zie Drent en Prins, 1987). De herbivore fauna van dat gebied bestaat o.a. uit olifant, buffel, giraffe, wildebeest, zwarte neushoorn (*Diceros bicornis*), nijlpaard (*Hippopotamus amphibius*), impala (*Aepyceros melampus*) en Burcell's zebra (*Equus brucei*). Drent en Prins (1987) stelden vast dat de herbivore fauna jaarlijks ruim 80% van de totale jaarlijkse productie aan grassen, kruiden en zeggen consumeert (Drent en Prins, 1987). Olifant en buffel nemen daarvan het leeuwedeel voor hun rekening, nl. 43% respectievelijk 35% van de totale productie. Bij de waargenomen hoge consumptie fluctueert het aantal herbivoren gedurende 25 jaar rond een bepaald evenwicht met een biomassa van ca. 175 kg/ha.



Foto 2.1. De New Forest, Engeland, waar een parkachtig landschap aanwezig is met begrazing door de gedomesticeerde nakomelingen van de wilde hoefdieren oerrund en tarpan, namelijk paard en rund. Zij begrazen de vegetatie in combinatie met van nature aanwezige herten. Tot voor kort liepen er ook huisvarkens. Het wilde zwijn is er uitgestorven (Foto F.W.M. Vera).

Beperking van de bewegingsvrijheid van de dieren kan volgens Drent en Prins (1987) dramatische veranderingen veroorzaken, zoals lokale overbegrazing. Dat betekent niet automatisch dat er dan sprake is van een onnatuurlijke situatie in termen van verstoring. De herbivore is namelijk als het ware de gevangene van zijn voedsel. Onder natuurlijke omstandigheden kan een vegetatie per definitie daarom niet door inheemse herbivoren worden verstoord, ook niet als de begrazingsdruk enorm hoog is, zoals in Lake Manyara, omdat de herbivoren en al hun effecten op de vegetatie integrale onderdelen van het systeem zijn. Deze mening zijn ook Van

Andel en Van de Bergh (1987) toegedaan. Als het gaat om graslanden in Europa, stellen zij dat als grasland een gevolg is van begrazing en als de soorten herbivoren die door begrazing voor deze graslanden verantwoordelijk zijn inheemse soorten zijn, dan moeten graslanden als van nature aanwezige fenomenen worden beschouwd.

## 2.14. Conclusies en synthese

In dit hoofdstuk zijn de heersende theorieën en de wijze waarop deze tot stand zijn gekomen in beschouwing genomen. De belangrijkste bevindingen en het commentaar daarop worden hierna gepresenteerd.

- In de 19<sup>de</sup> eeuw en in de eerste helft van de 20<sup>ste</sup> eeuw is de overtuiging ontstaan en zijn theorieën geformuleerd dat op plaatsen in Europa waar gezien de bodemgesteldheid en het klimaat bomen kunnen groeien, de oorspronkelijke begroeiing een gesloten loofbos was.

De basis voor deze gedachte is de waargenomen successie van de vegetatie op verlaten akkers en weiden tot bos. Het feit dat de laatste als ongerept beschouwde vegetaties in zuidoost Europa, de bergbossen, gesloten bossen waren, werd gezien als een ondersteuning van de theorie. Ook historische bronnen waarin de laatste wildernissen worden aangeduid met "silva", een begrip dat tegenwoordig "bos" betekent, werd beschouwd als een bevestiging van de theorie. Deze theorieën vormden vervolgens de basis voor de modellen die in de plantenecologie en de bosbouw zijn ontwikkeld voor de verjonging van ongerepte (loof)bossen in west en midden Europa.

- In deze theorie worden grote herbivoren niet in beschouwing genomen, omdat er vanuit wordt gegaan dat deze geen rol van betekenis spelen in de oorspronkelijk aanwezige vegetatie in het proces van verjonging van bomen en in de successie in deze vegetaties in het algemeen.

Dat grote herbivoren van nature geen rol van betekenis spelen in de vegetatie wordt afgeleid uit historische bronnen. Daaruit zou blijken dat vee de kiemplanten van de bomen in het bos vernielt door vraat en vertrapping. Onderzoekers als Moss, Tansley en Watt concludeerden op grond van deze historische gegevens dat veeweide leidt tot een retrogressieve successie van bos tot grasland of heide. Deze conclusie achtte zij gestaafd door het feit dat in voor vee uitgerasterde stukken bos en weiland spontaan bomen en struiken opslaan. Eindigt men de veeweide in graslanden, dan herstelt zich volgens hen de oorspronkelijke begroeiing bos. Van het effect van vee op de natuurlijke vegetatie bestaat volgens deze onderzoekers geen equivalent in de natuur. Wilde herbivoren als edelhert en ree zouden van nature in zodanig lage dichtheden zijn voorgekomen dat ze geen wezenlijke invloed hadden op de natuurlijke vegetatie. De lage dichtheden van edelhert en ree in de laatste oerwouden, de bergbossen in de Balkan, werden gezien als de natuurlijke situatie die bevestigde dat wilde herbivoren geen wezenlijke invloed konden hebben op de natuurlijke vegetatie.

- Watt en Leibundgut hebben beide een model ontwikkeld van hoe het oorspronkelijk aanwezige bos zich verjongde. Watt deed dat op grond van de successie van graslanden tot bos na het eindigen van de veeweide en Leibundgut op basis van de oerwouden in de bergen. In beide modellen vindt verjonging plaats in gaten in het kronendak (gap-phase model) en spelen grote herbivoren geen rol van betekenis.

Andere onderzoekers stelden deze modellen niet meer ter discussie. Zij bouwden hierop voort. Om bepaalde verschijnselen op het gebied van diversiteit en verjonging van plantensoorten te kunnen verklaren, hebben deze onderzoekers catastrofes als vuur en storm daar nog weer op gesuperponeerd. Daarnaast zijn ook aspecten als nutriënten en licht meegenomen. Grote herbivoren verschijnen soms wel ten tonele om de diversiteit in de begroeiing te verklaren, zonder dat in beschouwing wordt genomen welke rol ze in natuurlijke systemen spelen.

- Onderzoek in Afrika geeft aan dat inheemse grote herbivoren als integrale onderdelen van het ecosysteem de successie wel degelijk kunnen sturen. In Europa worden ze daartoe in het algemeen niet in staat geacht. Een uitzondering vormen de auteurs die meenden dat op grond van overeenkomsten in de fauna's de Europese situatie als een analogie kan worden beschouwd van die in Afrika.

Met name het onderzoek in de Serengeti heeft blootgelegd dat grote herbivoren in combinatie met klimatologische omstandigheden (neerslag) een belangrijke sturende factor kunnen zijn in het ecosysteem en een grote invloed kunnen hebben op de dynamiek in de vegetatie. Sommige soorten herbivoren blijken daarbij belangrijker te zijn dan andere (key-species). Voor het effect op de vegetatie blijken de voedselstrategieën van groot belang te zijn. Daarnaast faciliteren soorten herbivoren de verjonging van bepaalde soorten planten. Op basis van de analogie in voedselstrategieën van grote herbivoren in Afrika en Europa kan ook een analogie in faciliterend en sturend vermogen worden verondersteld voor de Europese situatie.

- De werkhypothese die Watt e.a. hanteren, namelijk dat veeweide leidt tot een retrogressieve successie is nooit getoetst. Veel van de waarnemingen die door de onderzoekers worden vermeld maken evenwel een toetsing van de werkhypothese achteraf mogelijk.

Waar de successie van gras tot bos wordt gepresenteerd als een successie zonder begrazing, blijkt dat in de graslanden waarop zij dit baseren verjonging van bomen optreedt bij begrazing door vee. Zo interpreteert Watt iets wat plaatvindt met begrazing als een verschijnsel dat optreedt zonder begrazing. Hij toont niet aan dat veeweide tot een retrogressieve successie van bos tot grasland leidt; hij toont juist het tegendeel aan, namelijk dat alle soorten bomen en struiken, waaronder beuk én zomer- en wintereik, zich wel verjongen in aanwezigheid van grote herbivoren. Hij interpreteert zijn waarnemingen dus naar de vigerende theorie toe. Uit zijn waarnemingen blijkt bovendien dat eik en hazelaar uitsluitend verjongen in de doornstruwelen in de begraasde open landschappen.

Samenvattend kan uit bovenstaande bevindingen worden geconcludeerd, dat de werkhypothese dat veeweide leidt tot een retrogressieve successie van bos tot grasland, op grond van de resultaten op grond van de resultaten van het onderzoek van Watt zelf kan worden verworpen.

De aanname dat wilde herbivoren geen sturende invloed hebben op de successie in de oorspronkelijk aanwezige vegetatie is gebaseerd op waarnemingen aan de successie **zonder** grote wilde herbivoren. Grote herbivoren waren wel aanwezig in het oorspronkelijke systeem. De aanname is **dus** op een cirkelredenering gebaseerd. Het gap-phase model is aan dezelfde aanname ontleend en daarom op dezelfde cirkelredenering gebaseerd.

De aanname dat wilde herbivoren geen sturende invloed op de successie in de oorspronkelijke vegetatie hebben leidt tot de opvatting, dat waar wild voorkomt dit alleen maar in lage dichtheden kan voorkomen, omdat wild dan geen invloed op de vegetatie heeft. Uitgangspunt daarbij is: **omdat** de natuurlijke vegetatie een gesloten bos is, moet het wild in lage dichtheden zijn voorgekomen, want bij hoge dichtheden zou het wild wel invloed hebben op het bos.

De veronderstelde analogie van de bergbossen in de Balkan en het oorspronkelijk aanwezige oerwoud in het laagland van midden en west Europa wordt gebruikt als bewijs voor de juistheid voor deze aannames. Deze bergbossen kunnen evenwel niet als analogie van vegetaties in het Europese laagland worden beschouwd, omdat ze op hoogten liggen waar bijvoorbeeld beide soorten eiken niet kunnen groeien en waar bepaalde soorten grote herbivoren (oerrund en tarpan) ontbreken die in het laagland in de oorspronkelijke situatie wel aanwezig waren.

# 3. De palynologie, het bos als climax in de prehistorie en de invloed van de mens

## 3.1. Inleiding

De resultaten van onderzoek aan fossiele pollenverzamelingen hebben bijgedragen aan de theorie dat Europa van nature bedekt was door een gesloten bos (zie o.a. Nietsch, 1927; Firbas, 1935; Tansley, 1953, pg. 154-169; Ellenberg, 1954; Rackham, 1980, pg. 97-109. In dit hoofdstuk wil ik de volgende vragen beantwoorden:

- Waarop zijn de interpretaties van fossiele pollenverzamelingen gebaseerd?
- Wat zijn de uitgangspunten en gegevens waarop de conclusie is gegrondvest dat de ongerepte vegetatie in de prehistorie van het Holoceen een gesloten bos was?
- Kunnen fossiele pollenverzamelingen ook worden geïnterpreteerd als een meer open landschap, bestaande uit afwisselend weiden, struwelen, bomen en boschages, zoals de alternatieve hypothese postuleert?

Omdat vrijwel alle fossiele pollenverzamelingen uit west en midden Europa worden gedomineerd door boomsoorten (zie o.a. Bertsch, 1949; Firbas, 1949; 1951; Godwin, 1975; Huntley en Birks, 1983), moet een parkachtig landschap een door pollenkorrels van bomen gedomineerde pollenverzameling in de sedimenten hebben achtergelaten. Om de vraag te beantwoorden of dat zo is, maak ik o.a. gebruik van onderzoek aan moderne pollenverzamelingen in bosweiden. Ondanks de bezwaren die aan het gebruik van moderne pollenspectra (pollenanalyses van moderne vegetaties) kleven kunnen ze een belangrijke sleutel zijn voor het ontsluiten van de prehistorie (zie Grimm, 1988; Faegri en Iversen, 1989, pg. 122). Een beperking daarbij is dat er nog maar weinig publicaties zijn die zich richten op het probleem van de vertegenwoordiging van boompollen in pollenspectra van parkachtige landschappen (Gaillard *et al.*, 1994). Er zijn dus nog maar weinig publicaties beschikbaar waaruit dergelijke gegevens kunnen worden gehaald. Daarnaast neem ik soorten uit pollenverzamelingen in beschouwing die in de vegetatiekunde als soorten bekend zijn van open grasland en van zoom- en mantelvegetaties; begroeiingstypen die te boek staan als kenmerkend voor door grote herbivoren begraaide landschappen. Het gaat daarbij om grassen (*Gramineae*), schermbloemigen (*Umbelliferae*), brandnetel (*Urtica spp.*), ganzenvoet (*Chenopodiaceae*), zuring (*Rumex spp.*) en hazelaar (*Corylus avellana*)<sup>60</sup>.

Bij het interpreteren van de gegevens ga ik uit van de twee synonieme principes,

60. Zie o.a.: Watt (1923; 1924; 1925; 1934a; 1934b), Tüxen (1952), Tansley (1959, pg. 259-266), Müller (1962); Dierschke (1974), Westhoff en Den Held (1975, pg. 115-125, 239-241), Behre (1981); Rodwell (1991, pg. 333-351), Oberdorfer (1992, pg. 81-106); Pott, 1992, pg. 270-341).

waar de palynologie en de palaeoecologie zich beide van bedienen bij het reconstrueren van het verleden: het methodologische uniformitarianisme en het actualisme. Beide principes vormen de enige sleutel tot het verleden, waarvan geen schriftelijke bronnen of afbeeldingen bestaan. Zij zijn het fundament onder het beeld dat wij van het verleden hebben opgebouwd. Zij houden in dat het verleden kan worden geïnterpreteerd aan de hand van moderne verschijnselen. Daarbij wordt ervan uitgegaan dat de ecologische eigenschappen van soorten door de tijd heen niet zijn veranderd. Dat betekent tegelijk dat er een beperking bij het gebruik is, namelijk dat het begrip van het verleden nooit verder kan gaan dan de kennis en het begrip van het hedendaagse.

Bij het reconstrueren van het verleden met behulp van het hedendaagse gebruikt men verder vaak de analogie als **inductieve** wijze van redeneren. Die redenering is gebaseerd op de aanname dat als overeenkomstige zaken enkele eigenschappen gemeenschappelijk hebben, zij ook andere eigenschappen met elkaar delen<sup>61</sup>. Ik bedien mij daar ook van.

### 3.2. Reconstructie van de prehistorische vegetatie

De Zweedse geoloog Von Post legde in 1916 met de presentatie van het eerste "moderne" pollendiagram de basis voor de moderne palynologie (Davis, 1967; Manten, 1967; Delcourt en Delcourt, 1987, pg. 29; Real en Brown, 1991). Voor die tijd trachtte men de vegetatie in het verleden te reconstrueren aan de hand van uit venen afkomstige macrofossielen van planten, zoals bladeren, vruchten en houtige delen, (Iversen, 1973). De Denen Dau (1829) en Steenstrup (1841), die al in hoofdstuk 2 ter sprake zijn gekomen, deden dat. Dau suggereerde in 1829 dat het veelvuldig voorkomen van boomstobben van niet meer in Denemarken voorkomende naaldbomen in venen op het Deense eiland Sjaeland een deel van het verhaal van de geschiedenis van het bos in dat land vertelde (Iversen, 1973, pg. 11). Steenstrup concludeerde in 1841 op grond van de gelaagdheid van venen en de subfossiele stobben en bladeren van bepaalde soorten bomen, dat in de prehistorische bossen van Denemarken een successie van boomsoorten was opgetreden. Hij deelde, wat hij de geschiedenis van het bos noemde, op in vier perioden, nl. een ratel-populieren-, een dennen-, een eiken- en een elzenperiode (Clements, 1916, pg. 14-16; Iversen 1973, pg. 12). De Zweedse botanicus Nathorst vond als eerste onder het veen in klei resten van een arctische flora met dwergstruiken als (*Dryas octopetalia*), (*Salix herbaceae*), (*S. polaris*) en (*S. reticulata*) (Nathorst, 1870, 1873 in Clements, 1916, pg. 21; Iversen, 1973). In lagen veen daarboven trof hij de fossiele resten aan van meer warmtebehoevende soorten als berk (*Betula spp.*), den (*Pinus spp.*) en wilg (*Salix spp.*). Op grond van deze lagen, die hij als "forest beds" aanduidde, veronderstelde hij dat vanaf de ijstijd tot het heden de temperatuur geleidelijk veranderde. De Noorse botanicus Blytt (1876) borduurde daarop voort en concludeerde uit het verschijnen van boomstobben boven een bepaalde horizont dat er sprake is geweest van een afwisseling van droge en natte perioden. De bomen kiemden

61. Zie Scott (1963), Gould (1965), Birks (1973; 1981; 1986), West (1973), Rymer (1978), Shea (1983), Roberts (1989, pg. 21), Dodd en Stanton (1990, pg. 5-12, 15), Delcourt en Delcourt (1991, pg. 2), Bell en Walker (1992, pg. 15).

volgens hem in droge episodes op het veen doordat het destijds oppervlakkig uitdroogde (Clements, 1916, pg. 21-22; Iversen, 1973). De Zweedse botanicus Sernander verfijnde deze theorie en interpreteerde de verschillen in structuur van lagen in het veen als schommelingen in het klimaat. Mede op grond daarvan onderscheidde hij in de periode van na de ijstijd vier klimatologische episoden, namelijk Boreaal, Atlanticum, Subboreaal en Subatlanticum (Sernander, 1981, 1894, 1895, 1899, etc. in Clements, 1916, pg. 22-24; Sernander, 1908 in Janssen, 1974, pg. 52). De Boreale periode was volgens hem warm geweest, de Atlantische warm en vochtig, de Subboreale droog en warm en de Subatlantische vochtig en koel. Deze indeling staat tegenwoordig bekend als de theorie van Blytt & Sernander (Janssen, 1974, pg. 52 en zie tabel 1.1.).

Zoals eerder is opgemerkt presenteerde Von Post in 1916 als eerste een "modern" pollendiagram. Hij merkte toen op dat aan de hand van macrofossielen van bomen geen kwantitatieve bepalingen aan boomsoorten kunnen worden gedaan, omdat daarbij toevalligheden in de verspreiding een te grote rol spelen. Aan de hand van pollenkorrels van de bomen kon dat volgens hem wel<sup>62</sup>. Hij zei dat met uitzondering van *Populus*, van alle soorten bomen die hij uit de Zweedse bossen kende de pollenkorrels in goed geconserveerde vorm in het veen aanwezig zijn. Zij konden tot op het niveau van het genus worden gedetermineerd. Als de afzettingen waarin de pollen worden aangetroffen niet zijn verstoord, dan weerspiegelt de pollenflora in die sedimenten volgens hem de gemiddelde samenstelling van de pollenregen uit die tijd. Op zijn beurt is de pollenregen een weergave van het type bos dat die pollenregen destijds heeft afgegeven.

Von Post constateerde in zijn analyses van pollenflora's van het einde van de ijstijd tot aan de moderne tijd, een bepaalde verandering in de volgorde van dominantie van de genera. Hij interpreteerde die in het licht van de klimaatsverandering die Sernander had afgeleid uit de verschillende veenlagen en concludeerde daaruit dat de Blytt-Sernander klimaatperioden wereldwijd synchroon lopen met de veranderingen in de pollenflora's. Volgens hem had hij daarmee aangetoond dat de veranderingen die in de pollenflora door de verschillende veenprofielen heen optreden met elkaar kunnen worden gecorreleerd, zonder dat apart naar de stratificatie van het veen behoeft te worden gekeken.

Von Post nam alleen de pollenkorrels van boomsoorten in beschouwing, omdat hij evenals alle andere vroege palynologen nog geen kruidenpollentypen kende (pers. med. Janssen). Hij berekende de percentages pollen op basis van de totale som boompollenkorrels van de boomsoorten in het bos. Hij interpreteerde de diagrammen op basis van de structuur en de soortensamenstelling van moderne bosvegetaties, omdat hij die als moderne analogieën van de prehistorische vegetatie

62. In zijn presentatie in 1916 stelde Von Post de retorische vraag: "... is it possible to use fossil material preserved in peat deposits for tracing the postglacial history of a terrestrial plant at all? Yes, it is, but only if a plant is represented by fossil remains evenly, and in great quantity, uninfluenced by the genesis of the enclosing peat type. Only under these conditions could the absence of a fossil have the indicator value, and only under these conditions might the possibility exist for reliable evaluation of any changes that may have occurred in the plant's frequency.

Every observer in nature is well aware that pollen of certain anemophilous plants, especially trees, is scattered over the terrain in enormous quantities during the flowering period. In the forests and in their vicinity this pollen can form deposits several millimeters thick, covering the ground evenly, and in lakes and rivers the pollen rain even causes a sort of water bloom." (Von Post, 1916, pg. 38).

beschouwde. Hij ging er dus vanuit dat de ongerepte, prehistorische vegetatie bos was. Daarmee verschilde hij niet van Dau, Steenstrup, Nathorst, Blytt en Sernander. Zij publiceerden allemaal over, wat zij noemden, de geschiedenis van het bos.

Zoals we in het vorige hoofdstuk al opmerkten, was het in het begin van de 20<sup>ste</sup> eeuw boven iedere twijfel verheven dat de oorspronkelijk in Europa aanwezige vegetatie bos was. Geheel in lijn daarmee bracht Von Post de genera *Quercus* (eik), *Tilia* (linde) en *Ulmus* (iep) onder in een categorie die hij het *Quercetum mixtum* (het Gemengde Eikenbos) noemde; een bostype dat in Zuid Zweden voorkwam en waarin eik (*Quercus spp.*), linde (*Tilia spp.*) en iep (*Ulmus spp.*) de boometage vormden en hazelaar de struik- of onderetage. Dit type bos is het zogenaamde middenbos (zie foto 3.3.1.). Omdat de hazelaar in deze moderne bossen de struiklaag vormt, hield Von Post de som van de pollenkorrels van de hazelaar buiten de totale som van boompollenkorrels<sup>63</sup>.



Foto 3.3.1. Middenbos bij Seurre, Frankrijk. De ondergroei bestaat uit struiken van hazelaar. Deze wordt als hakhout geëxploiteerd. De boometage bestaat voornamelijk uit eik (foto F.W.M. Vera).

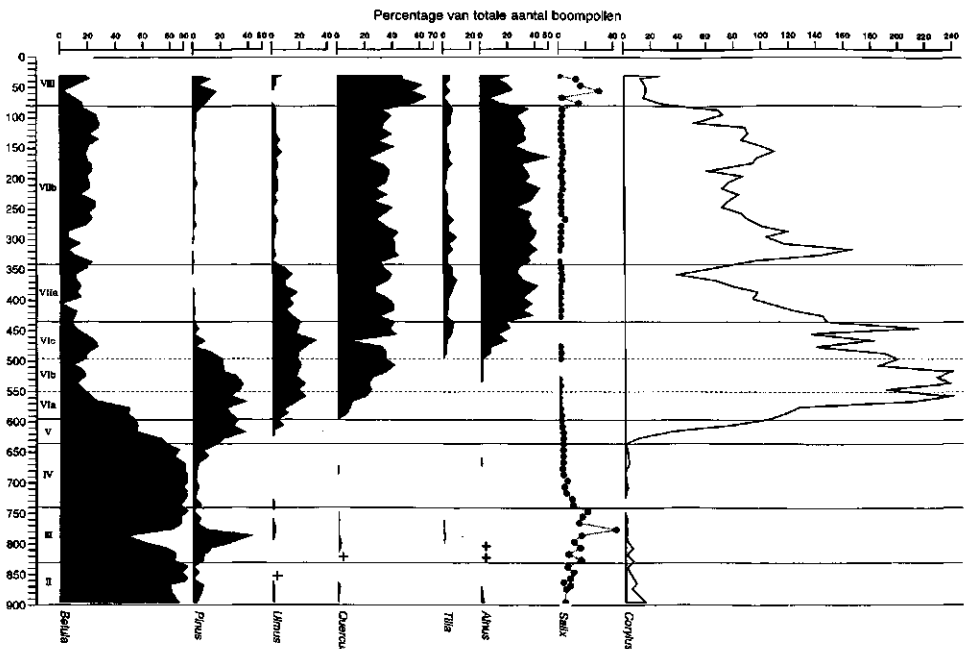
63. "As I wanted to be able to read the relative displacements among the competing forest types – not only among the individual tree species – I have treated the mixed-oak-forest pollen, that is, the sum of pollen percentages of oak, lime and elm ... as a unit. For the same reason I have not included hazel pollen in the sum, but instead have only given its frequency as percent of the sum. This is because hazel occurs mostly as a shrub layer in mixed oak-forest, and forms only exceptionally a separate community competitive with other forest types." (Von Post, 1916, pg. 466). Hoewel het mij niet bekend is, heeft wellicht ook het feit dat Steenstrup (1841) in de veenlagen waarin hij de stobben van eiken aantrof ook grote aantallen hazelnoten vond, bijgedragen aan de opvatting van Von Post dat de hazelaar in de prehistorische bossen onder eiken voorkwam.



Von Post (1916) onderscheidde 3 groepen pollen, namelijk een groep van berken (*Betula spp.*) en dennen (*Pinus spp.*), een groep van het Gemengde Eikenbos en een groep van beuk (*Fagus*), fijspar (*Picea*) en haagbeuk (*Carpinus*). De periode van het gemengde eikenbos viel volgens hem samen met de postglaciale warme periode, die het Boreaal, het Atlanticum en het Subboreaal omvat. Het einde daarvan kwam volgens hem overeen met de overgang van de Bronstijd naar de IJzertijd (zie tabel 1.1.).

### 3.3 Het bos in de palynologie

Onderzoekers die na Von Post publiceerden over door hen op allerlei plaatsen in Europa verricht onderzoek aan de pollenflora's van na de ijstijd, schreven steeds dat hun publicatie ging over het reconstrueren van de geschiedenis van het bos (zie Bertsch, 1929; 1931; 1949, pg. 4; 1932; Tschadek, 1933; Firbas, 1934; 1935; 1949, pg. 1; Godwin, 1934a; 1934b). Zij stelden in hun diagrammen ook de totale som van de boompollen op 100% en hielden om redenen die Von Post (1916) gaf, de waarden van de hazelaarpollen buiten de totale som aan boompollen (zie figuur 3.3.1.). Voor hen is het gesloten bos als de van nature aanwezige vegetatie klaarblijkelijk, net als voor Von Post, een a priori en geen a posteriori beeld. Zoals we al opmerkten, hebben daaraan de successietheorie en de vondsten van stobben van bomen in de



Figuur 3.3.1. Pollendiagram van Hockam Mere, Engeland. De indeling in pollenzones is volgens Godwin (zie tabel 1.1). Opvallend is het hoge percentage pollenkorrels van hazelaar (*Corylus*) ten opzichte van de boomtaxa eik (*Quercus*), linde (*Tilia*) en iep (*Ulmus*). Het percentage pollenkorrels van de hazelaar is buiten de som van de boompollenkorrels gehouden en daarom wit aangegeven. In de periode dat een ongerept gesloten bos aanwezig verondersteld wordt, namelijk het Atlanticum (zone VII), is dat percentage even hoog als dat van alle soorten bomen tezamen (naar Godwin en Tallantire, 1951, pg. 292).

venen bijgedragen<sup>64</sup>. Ook hield men pollen van grassen, hei en andere kruidachtige soorten buiten de totale som van pollenkorrels. De reden daarvoor was dat men een diagram wilde maken waarvan men zeker wist dat de pollenkorrels niet afkomstig waren van het veen, maar van de vegetatie om het veen heen en omdat men de kruidenpollentypen niet kon identificeren (pers. med. Janssen). De eerste die zich met kruidenpollentypen heeft bezig gehouden is Firbas (1934; 1935).

Firbas (1934) vroeg zich af hoe de ijstijdbegroeiing met een arctische soort als (*Dryas octopetala*) na het einde van die ijstijd vervangen werd door bomen<sup>65</sup>. Volgens Firbas was er weinig bekend van hoe lang het bos ontbrak, waar tijdens de ijstijd de boomgrens in Europa lag en hoe het bos tot ontwikkeling kwam. Hij vroeg zich af of bosloze en bosarme gebieden met behulp van pollenanalyses konden worden aange-toond en of de dichtheid en de soortensamenstelling van het bos kon worden bepaald aan de hand van pollenkorrels in sedimenten. Als dat mogelijk was, kon volgens hem worden nagegaan hoe de boomgrens in Europa over de bosloze vegetaties heen is geschoven. Om antwoorden op boven genoemde vragen te krijgen wees Firbas (1934; 1935) als eerste op het belang van de niet-boompollentypen als indicatoren bij uitstek van boomloze vegetaties. Een pollenanalyse van de boomloze plantengemeenschappen kon volgens hem ook duidelijkheid geven over een eventueel aanwezige kruidlaag in de bossen.

Hij beantwoordde voorgaande vragen aan de hand van de overgang van de toendra naar het bos in Lapland. Hij nam daar oppervlakte-monsters van pollen over een traject van de open toendra tot in het boreale berken-dennenbos (zie Firbas, 1934). De bemonstering van het open terrein naar het bos toe en het bos in, beschouwde hij als een analogie van het oprukken van het bosfront in open gebied met arctische soorten na het eindigen van de ijstijd. Hij paste een tijd/plaats substitutie toe. Verder nam hij pollenmonsters in Duitsland in hoogvenen en in weiden die waren omgeven door bossen, om na te gaan of de pollenverzamelingen een afspiegeling van het bos vormden. Ook bemonsterde hij bossen met een rijke ondergroei aan heiden, om te onderzoeken of de kruidlaag in de pollenmonsters was terug te vinden. Onderstaand zijn de belangrijkste conclusies van Firbas' onderzoek weergegeven:

64. Dat naast de successiethoerie de vondsten van boomstobben in venen hebben bijgedragen aan de opvatting dat de prehistorische begroeiing een gesloten bos was, blijkt uit uitspraken van Godwin (1934b) en Nietsch (1939). Godwin (1934b) zei: "A very large component of the pollen rain incorporated in these deposits has always been the pollen of the forest trees, for these are anemophilous and over large areas are the natural climatic dominants." (Godwin, 1934b, pg. 278). Hij voegde daaraan toe dat de geschiedenis van het bos in feite al vóór de ontwikkeling van de pollenanalyse was geschreven door het onderzoek van Blytt en Sernander (zie ook Clements, 1916, pg. 8-32; Iversen, 1973). Nietsch (1939) schreef over de resultaten van het pollenonderzoek: "Es konnte auf diesem Wege vieles bestätigt und weiter ausgeführt werden, was schon früher die allgemeine Auswertung der Handhaften Torffunde, auch die Bestimmung von Holzstücken, Holzkohle und Samen aus vorgeschichtliche Funden an Einblicken in den Einstigen Landschaftszustand ergeben hatte." (Nietsch, 1939, pg. 6).

65. Hij schreef: "Je eingehender wir aber die nacheiszeitliche Waldentwicklung kennen lernen, und je dringender wir hierbei nach ihren Ursachen fragen, um so mehr wendet sich das Interesse jenen frühen, hoch und spätglazialen Zeitabschnitten zu, in denen der Wald in Mitteleuropa offenbar noch eine sehr untergeordnete Rolle spielte." (Firbas, 1934, pg. 109).

- De opvolging van de arctische toendra en subarctische (boreale) vegetatiegordels kunnen in de pollenspectra goed worden herkend, als ook naar de niet-boompollenkorrels wordt gekeken.
- De mengverhouding van niet-boompollen en boompollen drukt voldoende betrouwbaar de bosdichtheid uit. De bebossing van open gebieden en de dichtheid van bossen kunnen dus met behulp van pollenanalyses worden vastgesteld. Het ontbreken of een geringe dichtheid van het bos blijkt, wat betreft de percentages niet-boompollen, al uit relatief lage percentages niet-boompollen. [Omgererekend naar de totale pollensom van boompollen en niet-boompollen, zoals die tegenwoordig wordt gebruikt, betreft het percentages niet-boompollen van 20 tot 26 procent].
- Alleen in bosarme of bosloze gebieden overtreft het percentage niet-boompollenkorrels dat van de boompollenkorrels.
- De mogelijkheid om kleine open terreinen door middel van pollenanalyses aan te tonen is vrij gering. De boompollenkorrels verdringen de niet-boompollenkorrels in het pollenspectrum.

Op grond van het pollenanalytisch onderzoek in Centraal Europa stelde Firbas (1935) de volgende indeling van de vegetatie van na de ijstijd voor (zie ook tabel 1.1.):

- Een eerste, boomloze periode die aansluit op het hoogtepunt van de ijstijd.
- Een tweede, subarctische periode met zuivere berken-dennenbossen.
- Een derde, Preboreale periode waarin voor het eerst boomsoorten verschijnen die kenmerkend zijn voor hogere temperaturen en goede bodems, namelijk: hazelaar, eik, iep en (later) linde.

De laatste periode noemde Firbas (1949, pg. 49) het begin van de "Wärmezeit", waarin het zogenaamde Gemengde Hazelaar-Eikenbos zou zijn ontstaan. Samenvattend concludeerde Firbas (1934; 1935) dat het Europese laagland benoorden de Alpen na de ijstijd bedekt raakte door een dicht bos, waardoor de aanvankelijk aanwezige subarctische steppe verdween. In de subarctische periode vestigden zich berken en grove dennen. Het percentage niet-boompollen bereikte daarbij in de totale som van de pollenkorrels waarden van 10% en lager, hetgeen volgens hem moet worden geïnterpreteerd als de vestiging van een dicht bos. Refugia voor plantensoorten uit de vegetatie van de boomloze periode zijn volgens hem met kleine en grote rotsblokken bedekte hellingen in de bergen, dekzanden, skeletbodems en duinen die tijdens de ijstijd, langs het landijs zijn ontstaan. Vanwege de bodemgesteldheid zou daar van nature het bos ijl zijn gebleven, waardoor de plantensoorten van open terreinen zich er konden handhaven. Afgezien van boomloze gebieden boven de boomgrens in het hooggebergte, waren dergelijke open gebieden volgens Firbas te klein in oppervlakte om pollenanalytisch te kunnen worden vastgesteld. Hun aanwezigheid deed volgens hem niets af aan het

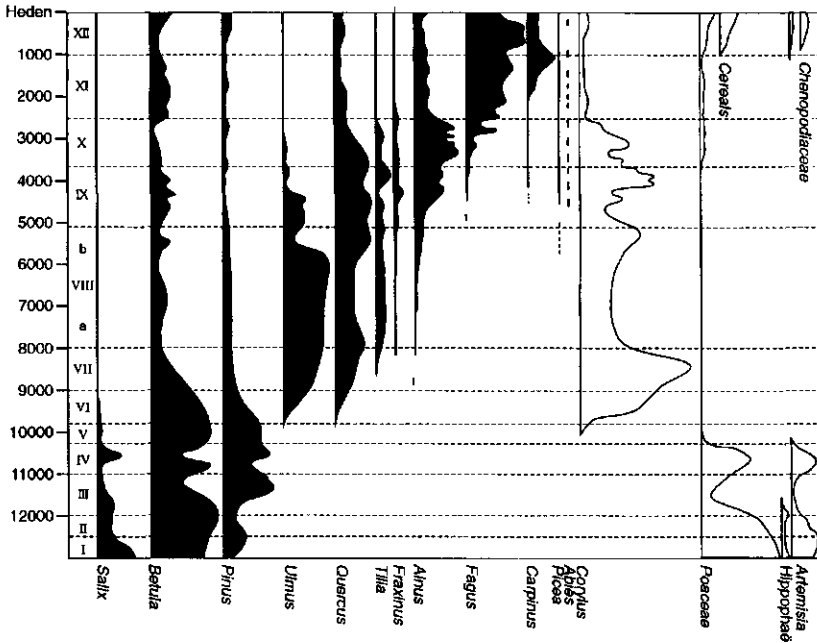
algemene beeld van het prehistorische landschap; dat was zonder enige twijfel een gesloten bos.

De conclusies van Firbas (1934; 1935 worden in de palynologie en palaeoecologie tot op de dag van vandaag onderschreven<sup>66</sup>. Op basis van pollenonderzoek meent men tegenwoordig dat het gesloten bos zich na het eindigen van de ijstijd globaal in noordwest en midden Europa kort samengevat als volgt ontwikkelde (zie figuren 3.3.1. en 3.3.2.)<sup>67</sup>. Het bos bestond aanvankelijk uit berken en dennen, waarin zich vervolgens hazelaar vestigde. Daarna verschenen eik, linde, iep en es en in de moerassen els (*Alnus*). Deze soorten verdrongen de berken en dennen helemaal of goeddeels. Het uit eik, iep, linde en es bestaande bos is het door Von Post benoemde Gemengde Eikenbos. Hazelaar, eik, iep, linde es en els arriveerden vanuit hun ijstijdrefugia in het zuiden of zuidoosten van Europa soms met grote tussenpozen in het noordwestelijke deel van het Europa. Alleen in zuidelijk Duitsland, dat dicht bij de ijstijdrefugia van de taxa ligt, verschenen ze min of meer gelijktijdig (Firbas, 1949, geciteerd door Godwin, 1975b). Eik had refugia in heel zuid en zuidoost Europa (Huntley en Birks, 1983, pg. 355; Bennett *et al.*, 1991). Het taxon koloniseerde Europa progressief over de volle breedte van het continent met een snelheid van ongeveer 500 meter per jaar (Delcourt en Delcourt, 1987). In het begin van het Boreaal ((9.000 BP) was de eik overal in midden en west Europa aanwezig. Dat gold niet voor de linde, waarvan het ijstijdrefugium in zuidoost Europa lag (Huntley en Birks, 1983, pg. 395; Bennett *et al.*, 1991). Dit taxon migreerde het snelst noordwaarts in het oosten van Europa. De linde arriveerde pas ruim 2.000 jaar na de eik in het zuiden en zuidoosten van Engeland (Birks, 1989), namelijk omstreeks 7.500 BP. De Britse eilanden die met uitzondering van hazelaar het verst verwijderd lagen van de ijstijdrefugia van de taxa loofbomen werden respectievelijk gekoloniseerd in 10.000 BP door berk, in 9.500 BP door den, hazelaar, eik en iep, in 8.000 BP door (*Alnus*), in 7.500 B.P. door linde en in 6.000 BP door es (Birks, 1989).

Het Gemengde Eikenbos ontplooidde zich volgens deze opvatting gedurende het Atlanticum (8.000 tot 5.000 BP). volledig. Vanwege de dominantie van pollen van eik sprak men zelfs van een eikentijd (Nietsch, 1935, pg. 56; Firbas, 1949, pg. 169) of een Atlantisch eikenbos (Tansley, 1953, pg. 163). Ooibossen langs de grote rivieren in Europa, zoals de Saale, de Elbe en de Sawa die door eik worden gedomineerd, beschouwden sommige auteurs als een moderne analogie van het prehistorische Gemengde Eikenbos (zie Nietsch, 1927; 1939, pg. 102 en 105; Iversen, 1973). De beuk verscheen pas relatief laat in midden en west Europa. In het zuiden van Engeland, dat op de grootste afstand van de ijstijdrefugia deze soort ligt, arriveerde de beuk

66. Zie o.a. Iversen (1941), Roberts (1989, pg. 71), Bell en Walker (1992, pg. 156), Bradshaw (1993), Edwards (1993), Simmons (1993), Walker (1993), Waller (1993; 1994).

67. Zie Von Post (1916), Godwin (1933; 1934a; 1934b; 1944; 1975), Firbas (1949, pg. 49-53; 1952), Nietsch (1935; 1939), Iversen (1973, pg. 54-55), Bertsch (1949), Polak (1955), Van Zeist (1959), Van Zeist en van der Spoel Walvius (1980), Andersen (1973; 1976; 1989; 1990), Janssen (1974, pg. 55-65), Steel (1974), Planchais (1976), Morzadec-Kerfourn (1976), Huault (1976), Girling en Greig (1977), Van Geel *et al.* (1980/81), Greig (1982), Huntley en Birks (1983; 1986), Huntley (1988; 1989), Birks (1986; 1989), Delcourt en Delcourt (1987), Perry en Moore (1987), Chen (1988), Kalis (1988), Bennett (1988; 1989), Bartley *et al.* (1990), Bennett *et al.* (1991), Day (1991), Bozilova en Beug (1992), Horton *et al.* (1992), Latalowa (1992), Ralska-Jaiewiczowa en Van Geel (1992), Rösch (1992), Caspers (1993), Peglar (1993), Waller (1993).



Figuur 3.3.2. Pollendiagram van het Lutter meer bij Göttingen, Duitsland. De indeling in pollenzones is volgens de verdeling van Overbeck (zie tabel 1.1.). De frequentie van het pollenkorrel van hazelaar (*Corylus*) is buiten de som van de boompollen gehouden. Het diagram toont hoe achtereenvolgens de verschillende soorten bomen en de struik de hazelaar na de ijstijd midden Europa koloniseerden. Merk op hoe hoog de percentage van het pollenkorrel van hazelaar blijft gedurende de periode dat volgens de vigerende theorie een ongerept gesloten oerwoud aanwezig was, namelijk in de periode VII, het Atlanticum (8.000 tot 5.000 BP) (naar Jahn, 1991, pg. 392).

uiteindelijk omstreeks 3.000 BP. De haagbeuk volgde nog daarna. Het voorkomen van beide soorten is in Groot Britannië beperkt gebleven tot het zuiden van Engeland. Midden Europa onderscheidt zich van het noordwesten door de komst van fijnspar en zilverden. Deze beide soorten arriveerden daar ook vrij laat. Opvallend in alle diagrammen van midden west en noordwest Europa is de hoge frequentie van de pollenkorrels van hazelaar<sup>68</sup>.

### 3.4 De palynologie en theorieën over successie en het bos als de climaxvegetatie

Firbas beschouwde de volgorde in dominantie van de verschillende boomtaxa tijdens de kolonisatie na de laatste ijstijd, als een analogie van de secundaire

68. Zie o.a. Erdtman (1931), Bertsch (1949, pg. 26-31), Firbas (1949, pg. 147-165), Godwin en Tallantire (1960), Iversen (1973, pg. 54-55), Janssen (1974, pg. 55-63), Rackham (1980, pg. 100), Huntley en Birks (1983, pg. 167-184), Kalis (1983; 1988), Kalis und Meurers-Balke (1988), Kalis und Zimmermann (1988), Kalis und Bunnik (1990), Berglund (1991, pg. 110, 170, 222, 248).

successie in open plekken in het bos (Firbas, 1949, pg. 275-277). In de palynologie bedient men zich nog steeds van deze analogie. Ook gaat men er in de palynologie vanuit dat de verjonging van bossen in de prehistorie plaatsvond op de manier waarop het in moderne bossen volgens de vigerende theorie gebeurt, namelijk in gaten in het kronendak (zie Iversen, 1960, pg. 7; 1973, pg. 72; Birks, 1986; 1993; Delcourt en Delcourt, 1987, pg. 378; Clark *et al.*, 1989). Daarbij onderscheidt men ook bomen in licht-behoefte pionier- en schaduw-verdragende climax-soorten (zie o.a. Iversen, 1960; 1973; Birks, 1986).

Het is vooral Iversen (1941; 1960) geweest die zich heeft verdiept in de ecologie van bomen en bossen, teneinde na te gaan of de reconstructie van het prehistorische bos spoort met de ecologie van de betreffende boomsoorten in het moderne bos. Hij leidde uitgangspunten voor de bosontwikkeling in de prehistorie af uit de destijds aanwezige kennis en theorieën over successie in bossen en de verjonging van de climax-vegetatie. Zij worden hierna behandeld. De uitgangspunten die Iversen formuleerde zijn nog steeds de basis van de interpretatie van pollendiagrammen en worden nog steeds algemeen gehanteerd in de palynologie<sup>69</sup>.

Iversen ontleende argumenten voor de interpretatie van pollendiagrammen aan (eerder genoemde) onderzoekers als Moss, Clements, Tansley, Dengler, Rubner en Morosow (zie Iversen, 1941, pg. 21, 36, 44, 47; 1960, pg. 6, 26-27). Hij nam Clements' (1916) successie theorie en de modificaties die Tansley daarop aanbracht als uitgangspunt voor zijn onderzoek en theorieën. Hij karakteriseerde Tansley's boek "The British Isles and their Vegetation" [(Tansley, 1959), 1<sup>ste</sup> druk in 1939 verschenen] als excellent. Hij meende dat concepten die Tansley presenteerde, waaronder dat van de retrogressieve successie, in de pollenanalyses moeten worden gebruikt<sup>70</sup>. Verder

---

69. (Zie Iversen (1960; 1973, pg. 63), Janssen (1974, pg. 46-47), Birks (1986), Jenik (1986), Bottema (1987), Delcourt en Delcourt (1991, pg. 61 e.v.), Mannion (1991, pg. 4).

70. Over de successietheorie van Clements (1916) stelde Iversen: "A great deal of criticism may be levelled at the climax theory in its original and rather dogmatic presentation by Clements (1916). However, the concepts of succession and climax are sound provided that they are used as designation for actual conditions, and they are indispensable in vegetational history. Indeed if these terms had not already been in existence, it would have been necessary to introduce them to meet the requirements of research in that field." (Iversen, 1960, pg. 6). Vervolgens ging hij in de noten verder met: "The ideas and the system of Clements (1916) have stimulated to fruitful research, and also given rise to much sophisticated dispute. The latter may be due to the fact that Clements' terminology was not always kept clear of his theory. A sound modification of Clements' system is presented by Tansley in his excellent book: "The British Islands and their Vegetation". We feel that Tansley's conception should be adopted in pollen analysis, which, in its turn, may serve as an inductive method for dynamic plant geography, when properly adapted to this particular purpose. In this way a sound factual basis may be established for the study of succession and the assessment of climax vegetation, and there is no need for resorting to problematic analogisms from vegetational zonation.

Since Neolithic time successions are often greatly modified by human activities ("deflected successions" sensu Godwin, 1929), and even Tansley's Climax communities are, no doubt, modified by man. It might perhaps be better to replace the word climax by a more neutral term when dealing with regions or periods where deflected successions prevail (cf. Walter, 1954).

When climate is stable or improving most successions are progressive, while retrogressive successions (Moss) normally occur in response to climate decline. Soil degradation too may without man's interference bring about retrogressive succession in a climax forest, as suspected by Tansley (l.c. p. 26) and clearly demonstrated by pollen analysis (see, e.g. the present paper p. 12). Through retrogressive succession forest may develop into moorland (disclimax), as described by Peasall (1950)." (Iversen, 1960, pg. 26).

baseerde hij zich op de bosbouw uit de 20<sup>ste</sup> eeuw, zoals o.a. blijkt uit het feit dat hij zich voor gegevens en uitspraken over bossen regelmatig het boek van Dengler (1935) "Waldbau auf ökologischer Grundlage" beriep (zie Iversen, 1941, pg. 24, 28,-30, 36, 44-47; 1960, pg. 27). Dengler baseerde zich op zijn beurt op het climax-concept en de theorie dat de climax in het studiegebied een gesloten bos was<sup>71</sup>. Iversen (1960) baseerde zich dus op theorieën over successie en climax-vegetaties, zoals die in de eerste helft van de 20<sup>ste</sup> eeuw vigeerden in de plantencologie en de bosbouw.

Om kennis van de natuurlijke successie van boomsoorten te krijgen was volgens Iversen (1960) meer onderzoek nodig in bossen die niet meer werden geëxploiteerd. Voor dat doel selecteerde de "Geological Survey" in Denemarken in 1947 het Draved skog (bos van Draved). Uit de vergelijking van de fossiele pollenflora met het tegenwoordige bos is geconcludeerd dat de soortensamenstelling daarin sinds het Atlanticum (8.000 BP) vrijwel ongewijzigd is gebleven (Iversen, 1958; 1973, pg. 72). Tot omstreeks 1800 is het als bosweide geëxploiteerd en daarna in ieder geval tot in 1955 voor houtproductie (Iversen, 1958; Andersen, 1970, pg. 17). In het Draved skog is systematisch onderzoek opgezet naar de competitie en successie van boomsoorten (Iversen, 1960). Voor palynologisch onderzoek wordt het als referentiebos gebruikt (Iversen, 1958; Andersen, 1970). Naast uit productie genomen bossen waren volgens Iversen (1960) ook de weinige overgebleven restanten ongerept bos in Europa van groot belang, in het bijzonder de bossen in de bergen van zuidoost Europa, op de Balkan<sup>72</sup>.

Iversen (1960) probeerde dus aan de hand van gegevens uit onderzoek aan successie in het algemeen en in de laatste oerwouden in Europa in het bijzonder de

---

71. Dengler stelde over het bos: "Der Wald als Schlußformation. Wir können das auch heute noch gelegentlich hier und da beobachten, wo einmal Neuland durch natürliche Ereignisse (An- oder Abschwemmungen, Erdbeben, u. dgl.) entsteht oder wo der Mensch derartiges Neuland künstlich schafft (wie auf alten Kiesgruben, Steinbruchhalden, Wegeböschungen, auch auf aufgegebenen Weiden, Wiesen, und Äckern, sog. Ödland). Meist bilden sich hier zuerst andere Vegetationstypen aus wie Grasfluren, Zwergstrauchheiden und Buschwerk. Aber schließlich findet sich ein Bäumchen nach dem andern ein, diese wachsen empor, schließen sich zusammen und verdrängen die Waldfremden Elementen in den Unterstufen, während andere zum Walde geörende sich ansiedeln. Am Ende dieser Reihenfolge, die man Sukzession genannt hat, steht als schlußglied (Klimax) immer der Wald! [Dit is een beschrijving die analoog is aan de reeks van secundaire successie van grasland tot bos die Watt (1924; 1925; 1934a; 1934b) beschrijft]. Das geht bald rascher, bald langsamer, es braucht manchmal nur Jahrzehnte, oft aber auch ein Jahrhundert und mehr. Aber es geht, wenn keine gewaltsamen Störungen eintreten, unaufhaltsam und stetig immer dem Endziel, dem Wald, entgegen. Ein Beispiel siegreichen Vordringens von Wald in gewaltigem Umfang auf öde gewordenen Ackerland haben wir in Deutschland nach dem Verwüstungen und der Entvölkerung des Dreißigjährigen Krieges gehabt, wo der Wald ganze Dorfstätten mit ihren Feldfluren wieder vollständig überzog und der Spruch entstand: "Wo der Wald dem Ritter reicht bis an den Sporn, da hat der Bauer sein Recht verlorn!" Dat Wort unseres forstlichen Altmeisters H. Cotta, daß Deutschland, wenn es von allen Menschen verlassen würde, in 100 Jahren wieder ganz von Wald bedeckt sein würde, gilt sicher auch heute noch zu Recht!" (Dengler, 1935, pg. 5-6).

72. "Of supreme interest are, of course, the few remaining specimens of virgin forest in our temperate zone, especially in the mountains of southeastern Europe. A number of valuable studies of the virgin forests and their regeneration in southeastern Europe are available." (Iversen, 1960, pg. 7). Iversen verwijst daarbij naar auteurs als Fröhlich (1930), Mauve (1931) en Markgraf en Dengler (1931) en Rubner (1935).

vraag te beantwoorden **hoe** het maagdelijke climax-bos in Europa er in de prehistorische tijd heeft uitgezien en hoe het als ecosysteem functioneerde. Op basis van gegevens uit onderzoek van Fröhlich (1930), Markgraf en Dengler (1931), Mauve (1931) en Rubner (1935) in de oerwouden in zuidoost Europa, die voornamelijk uit de schaduw verdragende soorten beuk (*Fagus sylvatica*), fijnspar (*Picea abies*) en zilverden (*Abies alba*) bestaan<sup>73</sup>, concludeerde Iversen (1960) dat stabiele climaxbossen niet door licht-behoefte pioniersoorten als wilgen (*Salix*), populieren (*Populus*), berken (*Betula*) en lijsterbesachtigen (*Sorbus*) kunnen worden gevormd, maar alleen uit schaduw-verdragende soorten als beuk en linde kunnen bestaan (Iversen, 1960). Samen met de ervaring uit de bosbouw dat de schaduw-verdragende linde een zeer sterk concurrerende soort is, bracht dat Iversen tot de conclusie dat **alle** climax-oerwouden in Europa, dus ook die welke volgens hem in de prehistorie het laagland van Europa bedekten, stabiele, uit schaduw-verdragende soorten bomen bestaande bossen moeten zijn geweest<sup>74</sup>. Ook meende hij dat het prehistorische oerwoud in het laagland zich op dezelfde wijze verjongde als de zuid Europese oerwouden, d.w.z. in gaten in het kronendak die ontstaan door het afsterven of omvallen van één of enkele bomen. De hazelaar, die sterk is vertegenwoordigd in de pollendiagrammen uit het laagland van midden, west en noordwest Europa, heeft volgens Iversen op bepaalde plaatsen de vestiging van bomen lang kunnen verhinderen vanwege de schaduw die deze struik werpt<sup>75</sup>.

Iversen (1960) noemde de ervaring in de bosbouw dat de schaduw-verdragende linde en de iep de eik verdringen en dat eiken zich in bossen niet of nauwelijks verjongen. Hij verwees daarbij naar Morosow (1928) en Tansley (1953) die naar zijn zeggen, daar uitgebreid aandacht aan besteedden<sup>76</sup>. Iversen realiseerde zich dat er sprake was van een discrepantie tussen het gepostuleerde beeld van het gesloten bos in de prehistorie met eiken en de autecologie van de eik. Hij formuleerde daarop de theorie dat de eik zou groeien op plaatsen, waar de linde op grond van de

73. Deze oerwouden worden daarom ook wel als "Schattholzwälder" of "Schattholzurwälder" aangeduid (Hilf, 1921; Nietsch, 1939, pg. 83).

74. Iversen (1960) schreef over de relatie tussen het oerwoud in de bergen van zuidoost Europa en dat in het laagland van Denemarken: "Pollenstatistical evidence demonstrates that the Atlantic virgin forest in Denmark was of a similar stable type (climax forest)." (Iversen, 1960, pg. 27). In een latere publicatie (Iversen, 1973) stelde hij onder het kopje "Renewal of the primeval forest" over de verjonging van het climax-bos in het Atlanticum: "There has been much discussion over the process of renewal in the primeval forest. Pollen analysis shows that the Danish Atlantic forest must have renewed itself in the same manner as that described by experts from the last South-East European primeval forests. It was not a catastrophic renewal with a change in tree species, as is known to occur in coniferous regions and in cultivated forests.

The forest was stable, and new growth of the same tree species appeared upon the fall of old trees: pioneer tree species no longer appeared". (Iversen, 1973, pg. 72).

75. Hazel appears to have been an exception: it is a dogged shade-tree which could well have held the larger trees' reproduction in check for some time, but by virtue of its shade it only assisted in keeping light-loving trees out of the dark of the primeval forest." (Iversen, 1973, pg. 72). Dit laatste ontleende hij waarschijnlijk aan de praktijk van het hakhout van hazelaarstruiken in middenbossen, waaruit bekend is dat bomen zich niet of nauwelijks kunnen vestigen in het hazelaar-hakhout in de onderetage (zie Lindquist, 1938, pg. 26; Rackham, 1980, pg. 297; Watkins, 1990, pg. 95).

76. Zie Morosow 1928, pg. 269, 279-283, 298-299, 318-321 en Tansley (1953, pg. 291-293). Morosow schreef over de discussie in Rusland over het uitblijven van verjonging van eiken in eikenbossen: "Bei seinen Wanderungen durch die Eichenwälder des Gouvernements Kasan fiel Korshinski →



bodemgesteldheid niet kan groeien. Deze geografische scheiding was volgens hem aanwezig, totdat de mens ging ingrijpen in het bos. Daarmee zou volgens hem de dominantie van eiken en de geringe presentie van linde in bepaalde "moderne" bossen zijn verklaard en het feit dat beide soorten ondanks de concurrentiekracht van de linde toch samen in moderne bossen voorkomen. Hij specificeerde niet met wat hij met de menselijke interventie bedoelde (zie Iversen ,1960, pg. 10, 28). Dan bleef over het probleem van de hoge waarden die de pollenkorrels van de eik bereiken in pollendiagrammen uit de prehistorie. Iversen merkte daarover op dat het onderzoek van Andersen (1970), dat ik in de volgende paragraaf behandel, daarvoor een afdoende verklaring had gegeven. De linde is volgens hem in de pollendiagrammen ondervertegenwoordigd, om redenen die ik ook in de volgende paragraaf uiteenzet. Anderson heeft correctiefactoren opgesteld die volgens Iversen het scheve beeld dat uit de pollendiagrammen spreekt rechttrekt. De sterk concurrerende linde zou in het prehistorische maagdelijke oerwoud veel talrijker zijn geweest dan de eik veel schaarser (Iversen (1973, pg. 65). Volgens Iversen is de eik voornamelijk op de nattere bodems een climax-soort, waarvoor hij de door eiken gedomineerde oibossen langs de rivier Sawa als voorbeeld opvoerde (Iversen ,1973, pg. 68; zie foto 3.3.2.).

Volgens Iversen groeide ook de hazelaar in het gesloten bos. Hij noemde het de eerste schaduw-soort die Denemarken bereikte (Iversen, 1973, pg. 53). Waar de typering van schaduw-soort op is gebaseerd maakte Iversen niet duidelijk. Mogelijk is deze ontleend aan het gebruik van hazelaar als hakhout onder overstaanders. Een mogelijk andere reden waarom hij de hazelaar schaduw-verdragend noemde kan zijn dat anders niet kan worden verklaard hoe de hazelaar zich in het Boreale berken-dennebos vestigde. Dat bos was volgens Iversen aanwezig toen de hazelaar arriveerde. Hoe die vestiging in dat bos plaatsvond, laat hij in het midden. Volgens hem handhaafde de hazelaar zich in het donkere Atlantische bos door 10 tot 12 meter hoge spruiten te vormen die, als ze door veroudering stierven, werden ver-

das Fehlen von Eichenjungwuchs in ihnen auf, was ihn nicht wunderte, da er es für normal hielt. "Es ist bekannt", schreibt er, "daß die Eiche eine äußerst lichtbedürftige Holzart ist, die sich im schatten überhaupt nicht entwickeln kann, daß sogar Keimlinge unter ihrem Kronendach in 2 bis 3 Jahren verschwinden." (Morosow, 1928, pg. 279). Aan deze waarneming hecht Morosow geen waarde, getuige zijn uitspraak: " Vor allem scheint es ganz unwarscheinlich, daß die Natur eine Holzart mit derartigen Lichtbedürfnis geschaffet hätte, daß es ihr unmöglich wäre, sich unter dem Schirme der Mutterbäume zu verjüngen. Die Birke, Kiefer, Eiche, jede beliebige Holzart ist instande, sich unter dem Schirm reiner Bestände der eigenen Holzart zu verjüngen; nicht immer volzieht sich die Verjüngung mit genügendem Erfolg, doch diese Bewertung des Erfolges oder der unbefriedigenden Verjüngung ist Sache des Wirtschafters. Wäre es denn denkbar, daß bei natürlicher Auslese eine Holzart in der Natur entstehen könnte, die den Schatten ihres lichten mütterlichen Schirmes nicht ertragen könnte? ... Die Kulturen erforderten Pflege und vor allem Schutz vor dem Vieh; es genügte eine zuverlässige Einzäunung, um den Eichenaufschlag, der unter dem Altholzschirm vorhanden war und ständig durch das Vieh verbissen wurde, zum Leben zu erwecken." (Morosow, 1928, pg. 280).

Tansley (1953, pg. 291-293) beriep zich op het verstoorde evenwicht in de natuur, hetgeen de conclusie van Watt (1919) was uit zijn onderzoek naar de oorzaken van het uitbliven van verjonging van eiken in eikenbossen (zie hoofdstuk 2).

vangen door snel uit de wortels opschietende spruiten. Op deze wijze kon volgens hem de hazelaar lichtsoorten beletten zich te vestigen, hoewel de hazelaar uiteindelijk tegen schaduw-verdragende boomsoorten zoals de linde het onderspit heeft gedolven (Iversen, 1973, pg. 64, 72). De hazelaar zou volgens Iversen daarna een belangrijke rol zijn blijven spelen in de bosranden langs meren en fjorden en als pionier in gaten die in het kronendak van het oerbos ontstonden (Iversen, 1973, pg. 64-65). Dat verklaart volgens hem het hoge percentage pollenkorrels in de sedimenten uit het Atlanticum (Iversen, 1973, pg. 54-55).



*Foto 3.3.2. Ooibos langs de rivier de Sava, op de grens van Kroatië en Bosnië-Herzegowina (foto F.W.M. Vera). Deze bossen bestaan voornamelijk uit zomereik. Tot voor 100 jaar geleden verjongde men deze bossen met behulp van de zogenaamde schermkap, een techniek van verjongen die ten onrechte als "natuurlijke verjonging" wordt aangeduid. Het is een techniek die gepaard gaat met veel menselijk ingrijpen, vooral als het om de verjonging van de eik gaat. Sedert 100 jaar verjongt men de eik vooral d.m.v. aanplant. In tegenstelling tot wat Iversen (1960) veronderstelde, zijn deze bossen dus geenszins natuurlijk en verjongt de eik zich daarin geenszins spontaan. In hoofdstuk 4 en in bijlage 5 wordt uitgebreid ingegaan op de techniek van de "natuurlijke verjonging".*

Over de rol van grote herbivoren in de prehistorische oerwouden sloot Iversen zich aan bij de opvatting van bosbouwers, namelijk dat herten in de zuidoosteuropese oerwouden schaars zijn en van nature geen invloed hebben op de regeneratie van het bos (Iversen, 1960, pg. 26). Het wild komt daar volgens hem in zulke lage dichtheden voor, omdat de bossen zo schaduwrijk zijn. Omdat het ongerepte oerwoud in het Atlanticum ook zo schaduwrijk was, leefden er volgens hem nauwelijks wilde dieren, zoals herten, oerrunderen, tarpans en wisenten. Er was volgens Iversen geen ondergroei voor de dieren om van te leven en bijgevolg waren er ook nauwelijks mensen, omdat die van de jacht op deze dieren moesten leven (Iversen, 1973,

pg. 72-73 en zie verder Aaris-Sørensen, 1980; Degerbøl, 1980; Bottema, 1987). Iversen conformeerde zich dus aan de destijds vigerende theorie dat grote herbivoren van nature geen invloed op de climax-vegetatie bos hebben.

### 3.5. Het opstellen van correctiefactoren voor pollenfrequenties

Op basis van de theorie dat Europa van nature bedekt was door een gesloten bos heeft een aantal palynologen<sup>77</sup> correctiefactoren berekend voor de waarden in de pollendiagrammen voor de verschillende taxa. Het doel daarvan was het beeld bij te stellen dat uit de bemonstering van pollenkorrels in venen naar voren komt van de relatieve frequentie van pollenkorrels van de verschillende soorten bomen. Ten gevolge van de lange weg die pollen aflegden voordat ze de venen sedimenteerden heeft er volgens Andersen een selectie plaatsgevonden, waardoor in de venen bepaalde soorten over- en andere ondervertegenwoordigd zijn (Andersen, 1970; 1973). Door het ontbreken van wind in het [gepostuleerde] oorspronkelijke oerwoud heeft daar geen selectie plaatsgevonden van de pollenkorrels naar gewicht en dalingssnelheid. Zij zouden daarom nagenoeg loodrecht uit de bomen zijn gesedimenteerd. In kleine depressies in het bos zou daarom sprake zijn van een directe relatie tussen het aantal pollenkorrels dat de bomen afgaven en het percentage van de betreffende soort in het sediment in de depressie (zie Andersen, 1970; 1973; Bradshaw, 1981a; 1981b; Prentice, 1989). Door oppervlakte-monsters te nemen in moderne bossen waarvan de soortensamenstelling en de relatieve abundantie van de verschillende soorten bomen in de directe omgeving van de monsterplaats bekend is, kan dan worden vastgesteld in welke mate de pollenflora in het monster afwijkt van de samenstelling van het bos. Daaruit volgt een verhouding. Deze ratio levert de correctiefactoren op waarmee de relatieve frequentie van pollenkorrels in het sediment in kleine depressies kan worden omgerekend, zodat de werkelijke presentie van de verschillende soorten bomen in het [vermeende] bos bekend wordt. Omdat de sedimentatie van pollenkorrels alleen in het oorspronkelijk aanwezige oerwoud in kleine depressies zonder selectie plaatsvond, kunnen de correctiefactoren daarom alleen op monsters uit kleine depressies worden toegepast.

Andersen stelde de relatieve frequentie van beuk op 1, deelde de voor eik gevonden waarden met een factor 4 en vermenigvuldigde die van linde met een factor 2. Dat houdt dus in dat bij het toepassen van de correctiefactoren de relatieve frequentie van pollenkorrels van linde ten opzichte van die van eik met een factor 8 hoger wordt. Het toepassen van de correctiefactoren levert daardoor een heel ander vegetatiebeeld van de prehistorie op dan wanneer dat niet gebeurt. Bossen die zonder het toepassen ervan door eik worden gedomineerd, veranderen door de correctiefactoren in door de schaduw-tolerante linde overheerste bossen (zie figuur 3.5.1.). De waarden van de pollenkorrels van taxa als *Juniperus* (jeneverbes), *Poaceae* (grassen), *Empetrum* (kraaiheide), *Artemisia* (bijvoet), *Rumex* (zuring) en *Filipendula* (moerasspirea) zijn door Andersen (1976) door een factor 4 gedeeld en grassen nog eens door een factor 2 (Andersen, 1990). De reden daarvoor was dat het voor open

77. Andersen (1973; 1990), Birks (1977);, Girling en Greig (1977);, Bradshaw (1981a; 1981b), Greig (1982), Bennett (1989).

open parkachtig landschap. Als de moderne analogie daarvan voer ik de bosweide op; een mozaïek van grasland, struwelen, bomen en bosschages. Indien een dergelijke vegetatie van nature aanwezig was, houdt dat in dat een dergelijk landschap dezelfde pollendiagrammen heeft opgeleverd, als die op grond waarvan men tot een gesloten bos concludeert. De pollendiagrammen zijn immers feitelijke gegevens. Nog zo'n feit is dat de grote herbivoren die in de alternatieve hypothese voor de begrazing zorgen waardoor het landschap in stand blijft, al vanaf het Allerød overal in het laagland van west en midden Europa voorkwamen. Zij waren daar tenminste plaatselijk tot in de vroege Middeleeuwen aanwezig<sup>91</sup>. Hun aanwezigheid in ongerepte vegetaties kende dus een grote mate van continuïteit. Voorzover er beelden in de pollendiagrammen gelezen kunnen worden, betreffen ze dus een interpretatie van feiten; de beelden op zichzelf zijn dat niet. Deze paragraaf gaat dan ook voornamelijk over een andere interpretatie van de feiten dan die welke in de voorgaande paragrafen is weergegeven.

Kenmerkend voor parkachtige landschappen die door grote herbivoren worden begraasd zijn graslanden en mantel- en zoomvegetaties (zie foto 3.7.1. en figuur 3.7.1.). De zoomvegetaties bevatten o.a. schermbloemigen (*Umbelliferae*), brandnetel (*Urtica spp.*), bijvoet (*Artemisia vulgaris*), look (*Allium spp.*), zuring en ganzenvoet (Müller, 1963; Dierschke, 1974; Westhoff en Den Held, 1975, pg. 115-125; Behre, 1981). De mantelvegetaties bestaan vooral uit licht-behoefte struiken, zoals sleedoorn (*Prunus spinosa*), één- en tweestijlige meidoorn (*Crataegus monoogyna* en *C. laevigata*), Gelderse roos (*Viburnum opulus*), liguster (*Ligustrum vulgare*), rode kornoelje (*Cornus sanguinea*), wilde appel (*Malus sylvestris*), wilde peer (*Pyrus pyras-ter*), zoete kers (*Prunus avium*), lijsterbes (*Sorbus aucuparia*), veel soorten rozen (*Rosaceae*) en veel hazelaar<sup>92</sup>. Met uitzondering van de hazelaar zijn het door insecten bestoven soorten. De door insecten bestoven soorten geven niet of nauwelijks pollenkorrels af aan de atmosfeer en blijven dus palynologisch helemaal of vrijwel onzichtbaar, in tegenstelling tot de hazelaar. Dat heeft tot gevolg dat de aanwezigheid van deze soorten in prehistorische vegetaties met behulp van pollenanalyses niet of zeer moeilijk is vast te stellen (Davis, 1963; Faegri en Iversen, 1989, pg. 4, 12). Deze plantensoorten vormen de zogenaamde blinde vlekken ("blind spots") in het landschap (Davis, 1963, pg. 905)<sup>93</sup>. De lage waarden in de pollendiagrammen van pollenkorrels van grassen ten opzichte van bomen maken het niet aannemelijk dat

91. Zie o.a.: Degerbøl en Iversen (1945), Pruski (1963), Heptner en Naumov (1966, pg. 477-480, 491-499, 861-865), Clason (1967, pg. 31, 60, 76), Szafer (1968), Degerbøl en Fredskild (1970), Iversen (1973), Evans (1975), Jacobi (1978), Volf (1979), Sørensen (1980), Simmons *et al.* (1981), Von Koenigswald (1983, pg. 190-214), Söffner (1983), Frenzel (1983, pg. 152-166), Louwe Kooijmans (1985; 1987), Davis (1987, pg. 174-179), Price (1987), Lauwerier (1988, pg. 28-31, 50-51, 56-57, 58-59, 65, 69, 73, 87, 90, 92-93, 98, 101), Van Alsté (1989), Roberts (1989, pg. 80-83), Lebreton (1990, pg. 23-44), Bell en Walker (1992, pg. 170-173), Litt (1992), Auguste en Patou-Mathis (1994), Chaix (1994), Guintard (1994).

92. Zie Watt (1924; 1925; 1934a; 1934b), Tüxen (1952), Tansley (1953, pg. 259-266, 473-475), Müller (1962), Dierschke (1974), Westhoff en Den held (1974, pg. 239-241), Rodwell (1991, pg. 333-351), Oberdorfer (1992, pg. 81-106).

93. Dat blijkt bijvoorbeeld uit het feit dat Bertsch (1929) bij een bemonstering wilde appel en zoete kers niet aantrof in het pollenarchief, maar ter plaatse wel resten van vruchten van deze soorten vond. Greig (1992) trof in een sediment in West London wel doornen en zaden aan van meidoorn en sleedoorn, maar geen pollenkorrels.

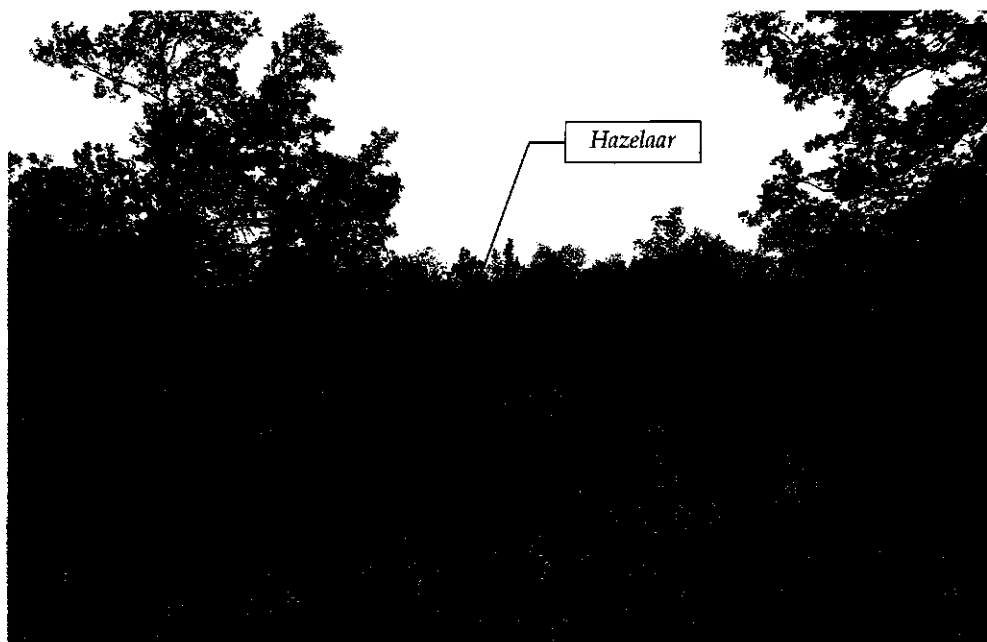


Foto 3.7.1. Mantel- en zoomvegetatie met o.a. sleedoorn, meidoorn, berk en hazelaar in de westelijke Jura, Frankrijk. De mantel- en zoomvegetatie vormen de overgang tussen bosschages en grasland (foto F.W.M. Vera).



Figuur 3.7.1. Schematische dwarsdoorsnede van de opbouw van een begraasd parkachtig landschap met mantel- en zoomvegetaties (naar Pott, 1993, pg. 222).

in de prehistorische vegetatie dergelijke graslanden aanwezig waren. Wel zijn in begraasde parkachtige landschappen verschillende soorten bomen aanwezig die veel pollen aan de atmosfeer afgeven, zoals eik, iep, linde, beuk en haagbeuk. Niettegenstaande het voorgaande leveren oppervlakte-monsters van pollen in bosweiden en begraasde gebieden met een dichte struiketage pollenspectra op die volgens de vigerende theorie zouden worden toegeschreven aan gesloten bossen (zie Gaillard *et al.*, 1994). Een op een dergelijke wijze bemonsterd landschap van gehooide graslanden, afgewisseld door struwelen en bosschages, met veel hazelaar in Zuid Zweden, een zogenaamde loofweide of *löväng* (Heybroek, 1984), gaf een pollenspectrum te zien op dat het meest overeenkomt met dat van het



Foto 3.7.3. Een aaneengesloten struweel van hazelaar in een begraasd, parkachtig landschap in Slovenski Kras, Slowakije (foto F.W.M. Vera).

sen lokale bronnen van pollen van hazelaar aanwezig waren in de vorm van bloeiende hazelaarstruiken in de mantel- en zoomvegetaties en in het grasland (zie foto 3.7.1., 3.7.3. en 3.7.4.). Daarnaast kunnen in de open ruimten in dergelijke landschappen de pollenkorrels door opgaande luchtstromen zijn opgepakt en over grotere afstand zijn getransporteerd. Dat zou verklaren waarom de hazelaar met zulke hoge percentages is vertegenwoordigd in de opvangbekkens van regionale pollenregen, zoals venen en meren. Zoals we eerder opmerkten is met behulp van de moderne pollenregen vastgesteld (Tamboer-van den Heuvel en Janssen, 1976; Lutgerink *et al.*, 1989) dat hazelaarpollen neerslaan op grote afstand van waar de hazelaar voorkomt. In het model van het parkachtige landschap voor de prehistorische vegetatie zijn dus zowel de hoge waarden van de frequenties van de pollenkorrels van de hazelaar in de locale als in de regionale pollenregen goed verklaarbaar, in tegenstelling tot een vegetatie van een gesloten bos.

Ook voor de interpretatie van een parkachtig landschap pleit de combinatie van hoge percentages in alle pollendiagrammen van de pollenkorrels van de hazelaar en de eik. Zoals we in hoofdstuk 2 constateerden, verjongt de eik zich ook in de zomen van struwelen, maar niet of nauwelijks in een eenmaal volgroeid bos. Behalve voor de situaties waarin Watt (1919; 1924; 1925; 1934a; 1934b) dat vaststelde, is dat geconstateerd in alle bosweiden in Engeland (Rackham, 1980, pg. 293-297, 300). Ook in pollenspectra van kalkgraslanden waarin hoge percentage grassen voorkomen, hetgeen als de aanwezigheid van open grasland wordt geïnterpreteerd, komen relatief hoge percentages pollenkorrels van de hazelaar en de eik voor (zie Bush en Flenley, 1987; Bush, 1993). Dat wijst op de aanwezigheid van grasland in combinatie met de hazelaar en de eik, zoals in bosweiden en in kalkgraslanden het geval is, zoals we in hoofdstuk 2 opmerkten.

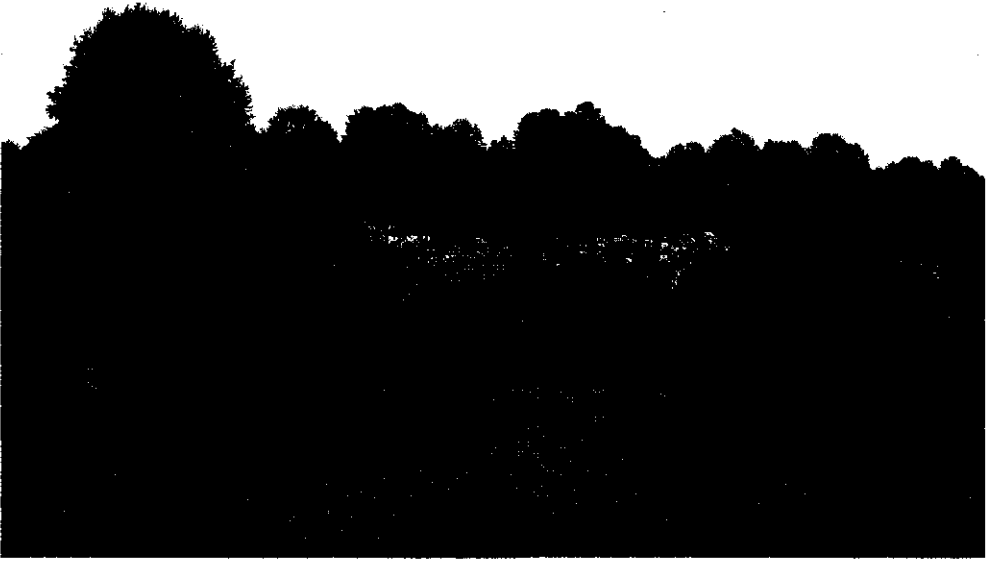


Foto 3.7.4. Parkachtig, begraasd landschap in Slovenski Kras, Slowakije. De foto is op ongeveer dezelfde plaats genomen als foto 3.7.3. De hoge pyramidevormige kronen zijn van vrijstaande zomertinden. Verder staan er o.a. zomereik, meidoorn, sleedoorn en hazelaar (foto F.W.M. Vera).

Behalve de combinatie van hoge waarden van pollenkorrels van de hazelaar en de eik, duidt ook een andere combinatie op een prehistorische vegetatie van een half-open landschap. Dat is de combinatie van het pollen van de hazelaar en de eik tezamen met hoge relatieve frequenties van het pollen van de linde, zoals die in sedimenten nabij lössbodems zijn aangetroffen (zie Kalis, 1988a; 1988b). De hazelaar kan niet gebloeid hebben in lindenbossen, vanwege de zware schaduw die deze boomsoort werpt. In parkachtige, door grote herbivoren begraasde gebieden komen eik, hazelaar en linde daarentegen gemengd, naast elkaar voor. De linden groeien er, evenals de eiken, als vrijstaande bomen en in de vorm van bosschages. De hazelaar staat er als vrijstaande struiken en in aaneengesloten struwelen (zie foto 3.7.3. en 3.7.4.). Dergelijke landschappen met veel vrijstaande bomen of groepen bomen van zomertinde (*Tilia platyphyllos*), zomereik (*Quercus robur*) en hazelaar komen voor Slowakije in het gebied van Slovenski Kras (Jakucs en Jurko, 1967, pers. waarn.). Foto 3.7.4. geeft daarvan een beeld. In tegenstelling tot lindenbomen in een gesloten bos bloeien vrijstaande of groepen lindebomen zeer rijk, met name in het midden en de lagere delen van hun kroon. Ze brengen daardoor relatief veel pollen in de atmosfeer (Hyde, 1945; Rempe, 1937; Eisenhut, 1957, pg. 24-25, 27, 35, 37, 94). Van lindebomen in een gesloten bos bloeit alleen het topje van de kroon (Borse, 1939). Weliswaar bestuiven insecten lindebloesem, maar de wind doet dat ook. In tegenstelling tot wat de palynologen (o.a. Iversen, 1973, pg. 65; Kalis, 1988a) aannemen, kan een linde wat betreft de afgifte van pollen aan de atmosfeer niet als een door insecten bestoven boom worden aangemerkt. Wat betreft de afgifte van pollenkorrels aan de atmosfeer doet de linde niet of nauwelijks onder voor door de wind bestoven boomsoorten (Eisenhut, 1957, pg. 40-41).

- De palynologie verklaart dat de afname van de relatieve frequentie van boom-pollenkorrels in de pollendiagrammen een gevolg is van de opkomst van de landbouw (de "Landnam-theorie"). Door het open hakken van het bos, gevolgd door het weiden van vee zou het bos steeds opener zijn geworden. Daarmee is voor de palynologen aangetoond dat veeweide leidt tot een retrogressieve successie van bos tot grasland en heide, waarmee wederom de vigerende theorie zou zijn bevestigd.

De "Landnam-theorie" is eveneens op de in hoofdstuk 2 genoemde cirkelredenering gebaseerd. Daarmee wordt aanname op aanname gestapeld, waardoor het steeds moeilijker wordt om na te gaan waarmee de theorievorming is begonnen en hoe de causale relaties liggen tussen waarnemingen en theorievorming.

- Daar waar de onderzoeksgegevens moeilijk in te passen zijn in de vigerende theorie, zoals bijvoorbeeld bij licht-behoefte soorten als eik, grassen en hazelaar, worden correctiefactoren toegepast om de waarnemingen in overeenstemming met de theorie te brengen. De theorie zelf wordt niet ter discussie gesteld.

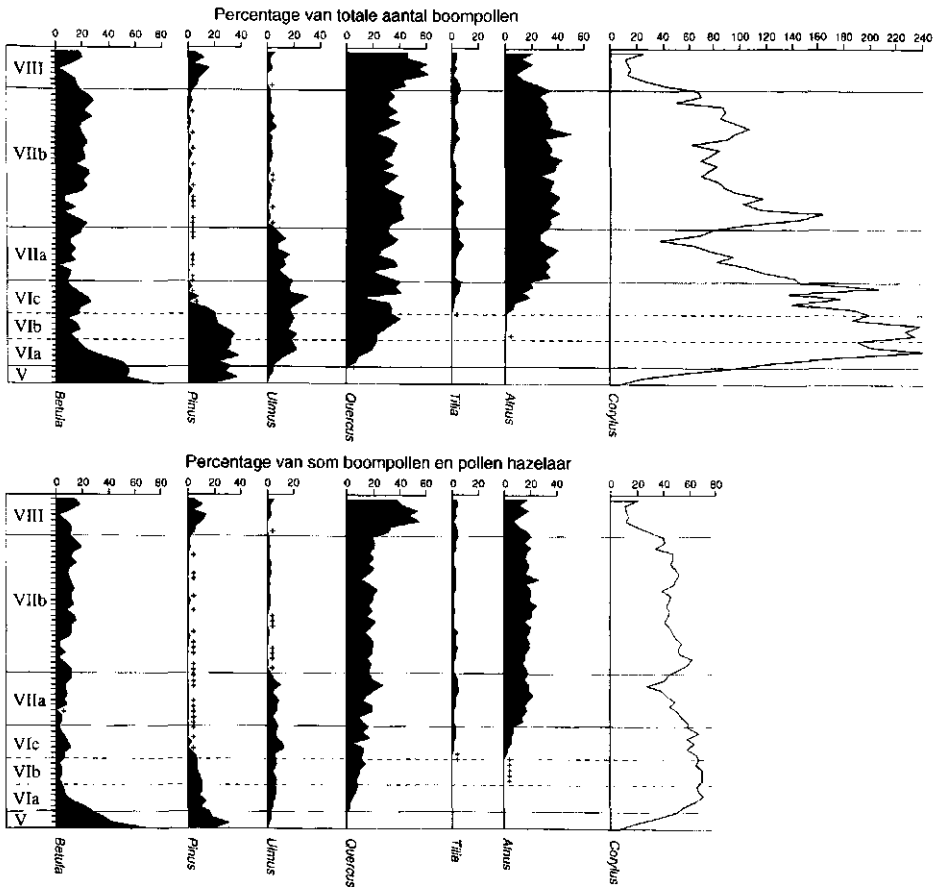
Zelfs met de correctiefactoren blijven er discrepanties tussen de theorie enerzijds en de feitelijke inhoud van de pollenspectra en waarnemingen in het veld anderzijds. Pollenkorrels van licht-behoefte soorten als eik en hazelaar komen in hoge frequenties voor in de pollendiagrammen en de empirie in de bosbouw wijzen uit dat de eik zich niet verjongt in een gesloten bos en de hazelaar onder een kronendak niet bloeit en dus geen pollen produceert.

- De hoge relatieve percentages pollenkorrels van de hazelaar in sedimenten in midden en west Europa worden door de palynologen consequent buiten de totale som van pollenkorrels met de bomen gehouden. Deze selectie draagt sterk bij aan het beeld dat de oorspronkelijk aanwezige vegetatie een gesloten bos was.

De palynologie houdt ten onrechte de pollenkorrels van de hazelaar buiten de totale som met de pollenkorrels van de bomen. De aanname waarop dit is gebaseerd, namelijk dat de hazelaar onderdeel is van plantengemeenschappen die niet concurreren met bos, is onjuist. De hazelaar moet als een soort van open, onbeschaduwde situaties worden beschouwd. In de schaduw, bloeit de soort niet en verjongt hij zich niet. Met grassen en kruiden maakt de hazelaar deel uit van aan open grasland gelieerde plantengemeenschappen. De pollenkorrels van de hazelaar moeten dus met de pollenkorrels van bomen, grassen en kruiden in één som in een pollenspectrum worden gepresenteerd. Presenteert men de pollenkorrels van hazelaar tezamen met die van bomen in één som, dan spreekt gelijk een ander beeld uit de pollendiagrammen. De voor bossen kenmerkende soorten bomen domineren dan bij lange na niet meer zo sterk de totale pollensom (zie figuur 3.8.1.). Het pollenspectrum van na de opname van de hazelaarpollen in de totale som laat zich goed verklaren vanuit een begraasd parkachtig landschap.

- Moderne pollenspectra van door grote herbivoren begraasde parkachtige landschappen vertonen qua soortensamenstelling en relatieve vertegenwoordiging grote overeenkomsten met de pollenspectra van de prehistorie die als gesloten bos worden geïnterpreteerd.





Figuur 3.8.1. Twee pollendiagrammen die beide zijn gebaseerd op waarden die zijn berekend op basis van figuur 3.3.1. Beide diagrammen bestrijken de periode vanaf het begin van het Boreaal (V), dat begon 9.000 BP, tot aan het Subatlanticum (VIII), dat begon in 2.500 BP en tot in het heden doorloopt. De periode VIIIa is het Atlanticum, de periode in de prehistorie waarin volgens de vigerende theorie het oerwoud in midden en west Europa volledig ontwikkeld was. In het bovenste diagram is het aantal boompollen, zoals in figuur 3.3.1. op 100% gesteld. Het percentage pollenkorrels van de hazelaar is uitgedrukt in die van de som van de boompollen. In het onderste diagram zijn de aantallen pollenkorrels van de boomsoorten en de hazelaar bij elkaar opgeteld en percentages van zowel de afzonderlijke boomsoorten als de hazelaar uitgedrukt als percentages van deze som. Relatieve percentages die bij de berekening beneden de 0,5% kwamen zijn met een + weergegeven. Merk op dat in het onderste diagram de bomen veel minder het beeld van het diagram domineren, dan in het bovenste diagram.

De pollendiagrammen die tegenwoordig als die van een gesloten bos worden geïnterpreteerd, kunnen ook van een parkachtig landschap afkomstig zijn. Behalve de hoge waarden van de pollenkorrels van de hazelaar, duidt daarop ook het samen voorkomen van schaduw-verdragende soorten bomen als iep, linde, beuk en haagbeuk, met een licht-behoefstig taxon als de eik. Het lage relatieve percentage pollenkorrels van grassen laat zich verklaren door de begrazing, waardoor grassen minder in bloei komen en de in parkachtige landschappen aanwezige dichte mantel- en

zoomvegetaties die als vrijwel onneembare barrières werken voor de pollenkorrels van laag bloeiende soorten zoals de grassen en kruiden die in de gaslanden en de zoomvegetaties voorkomen.

Samenvattend kan worden geconcludeerd dat de palynologie niet meer heeft toegevoegd aan wat in hoofdstuk 2 aan premissen en theorieën is gepresenteerd. Het enige nieuwe feit is dat dominantie van boompollen in sedimenten is aangetoond. Dit maakt het in het theoretische beeld plausibel te veronderstellen dat de pollendiagrammen bevestigen dat de ongerepte prehistorische begroeiing een gesloten bos was. Tegelijkertijd had men op grond van de gegevens uit de empirie van de bosbouw vraagtekens daarbij kunnen zetten. Echter, in plaats van de vigerende theorie op grond van data uit de pollenanalyses, uit de bosbouw en uit de plantenecologie ter discussie te stellen en een werkhypothese te formuleren, interpreteert men de gegevens volgens de vigerende theorie. Een belangrijke bevinding in het bovenstaande is dat moderne pollendiagrammen van parkachtige landschappen grote overeenkomsten vertonen met pollenflora's uit de prehistorie en dat daaruit blijkt dat een interpretatie van een begraasd parkachtig landschap wetenschappelijk verantwoord is.

# 4. Het gebruik van de wildernis vanaf de Middeleeuwen tot 1900

## 4.1. Inleiding

Zoals ik in hoofdstuk 2 heb aangegeven, ligt aan theorieën over successie en de natuurlijke climax-vegetaties in het laagland van west en midden Europa de aanname ten grondslag dat veeweide heeft geleid tot het verdwijnen van het oorspronkelijk aanwezige bos<sup>101</sup>. Volgens deze opvatting verhinderde het vee de verjonging van het oorspronkelijk aanwezige bos, doordat het vee de kiemplanten van de bomen vertrapte en afvrat. Veeweide en ook houtwinning zouden het oorspronkelijk aanwezige bos steeds opener hebben gemaakt, waardoor op den duur de wildernis, het gesloten bos, in een parkachtige bosweide veranderde en uiteindelijk in grasland of heide<sup>102</sup>. Dit wordt volgens de theorieën die in hoofdstuk 2 zijn behandeld aangeduid als de retrogressieve successie.

Zoals we in hoofdstuk 2 en 3 vaststelden baseerde men het bovenstaande enerzijds op proeven waarbij stukken grasland of bos werden uitgerasterd tegen vee en anderzijds op historische bronnen. Het oorspronkelijk aanwezige oerwoud dat tot in de vroege Middeleeuwen nog over aanzienlijke oppervlakten aanwezig zou zijn geweest, zou mede door de veeweide in de loop van de Middeleeuwen zijn verdwenen (Darby, 1970; Schubart, 1966, pg. 145; Mantel, 1980, pg. 116; 1990, pg. 55). Om te verhinderen dat vee de zaailingen van bomen in het bos vernielde, zouden in de Middeleeuwen en daarna bepalingen zijn uitgevaardigd die de veeweide in de bossen reguleerden<sup>103</sup> om zo de bossen te laten voortbestaan. De oudst bekende regelingen dateren uit de 6<sup>de</sup> eeuw. Uit de daarop volgende periode is een vrij grote hoeveelheid oorkonden en andere geschriften bewaard gebleven, waarin dergelijke bepalingen staan opgetekend. Zij zijn ontsloten door onderzoek naar wat heet het gebruik van het bos in de historie<sup>104</sup>. In het licht van de door mij geformuleerde probleemstelling wil ik aan de hand van deze publicaties de volgende vragen beantwoorden:

- Blijkt uit de historische schriftelijke bronnen over het gebruik van niet-in-cultuur gebrachte gronden dat die oorspronkelijk uit bos bestonden?

101. Zie: Moss (1910, pg. 36), Moss *et al.* (1910), Moss (1913, pg. 96-98), Tansley (1911, pg. 7-8; 1935; 1953, pg. 128-130), Watt (1919; 1923; 1924; 1925; 1947).

102. Kerner (1929, pg. 44-46), Nietsch (1927; 1935, pg. 47, 55; 1939, pg. 109, 116, 117), Hilf (1938, pg. 91), Hart (1966, pg. xix), Clason (1977, pg. 114-115), Ellenberg (1954; 1986, pg. 36), Mantel (1990, pg. 95, 423).

103. Hausrath (1898, pg. 101; 1945, pg. 39, 206-209), Bühler (1922, pg. 300-301, 339, 610), Meyer (1931, pg. 345, 386), Rodenwaldt (1951), Hesmer (1958, pg. 454), Hesmer en Schroeder (1963, pg. 151-153), Streitz (1967, pg. 53-54), Buis (1985, pg. 40, 50), Mantel (1990, pg. 95, 358).

104. Zie o.a.: Endres (1888), Hausrath (1898; 1945), Bühler (1922), Vanselow (1926), Grossmann (1927), Meyer (1931), Hilf (1938), Rodenwaldt (1951), Reed (1954), Kaspers (1957), Hesmer (1958), Hesmer en Schroeder (1963), Hart (1966), Schubart (1966), Streitz (1967), Mantel (1968; 1990), Rackham (1980; 1993), Buis (1985), Perlin (1991), Tack *et al.* (1993).

zijn aangeduid in de betekenis van een groep bomen of struiken bij elkaar in een omgeving waar ze niet bij elkaar stonden of zelfs ontbraken. Deze betekenis van het berip "bos" past in het beeld van een begraasd, parkachtig landschap. De conclusie die Trier op grond van zijn onderzoek naar de betekenis van de begrippen "Wald", "Holz" en "Busch" trok, namelijk dat het gebruik van het begrip "Busch" en "Gebüsch" en aanverwante begrippen duiden op een parkachtig landschap waar het vee loof en grassen en kruiden als voedsel verzamelde,, ondersteunen deze bevinding. Loof ("Wald") en hout ("Holtz") werden volgens Trier in "der Busch" gewonnen, terwijl de open ruimte tussen de "Gebüsch" voor het "weiden" van grassen en kruiden beschikbaar was (Trier, 1963, pg. 3-46, 81).

Met het beeld van een begraasd, parkachtig landschap voor ogen kunnen begrippen die een relatie hebben met "holt" en "bos", zoals "unterholt", "underholt", "onderholt", "underbusch", "onderbuss", "underwood", "brushwood", "fürholz", "vorholt" en "vorholtz" in samenhang met begrippen als "grote holt", "Oberholtz" en "highwood", analoog aan het begrip "Wald" worden herleid tot de plaatst waar het hout werd gewonnen. Deze begrippen werden in de Middeleeuwen gebruikt om respectievelijk struiken, struikgewas, een groep struiken, uitstoelende stobbe(n) van struiken, hakhout en bomen aan te duiden waaruit brand- en timmerhout werd gewonnen (zie foto 4.4.3. en 4.4.4.)<sup>136</sup>. In de 16<sup>de</sup> eeuw wordt in het Engels bijvoorbeeld "highwood" helemaal vervangen door het begrip "timber" en werd "timber" tegenover "underwood" gesteld (zie Tubbs, 1964; Hart, 1966, pg. xx; Flower, 1977, pg. 14-15, 21; Rackham, 1980, pg. 156, 174; 1993, pg. 62-63, 67). Het begrip voorhout ("fürholz", "vorholt" en "vorholtz") zou zijn ontleend aan de mantel- en zoomvegetaties die in begraasde, parkachtige landschappen altijd voor de/het bos liggen (zie foto 4.4.3.). Indien men recht voor een dergelijke situatie staat, bevinden de struiken zich onder de bomen, het hoge of het timmerhout (zie foto 4.4.4.). Dat kan het begrip onderhout of onderbos (Unterholtz", "underholt", "onderholt", "underbusch", "onderbuss", "underwood") voor de struiken verklaren.

In Nederland werd "bos" in 1803 gedefinieerd als een verzameling bomen op een voldoende groot terrein. In 1810 definieerde men "bos" in het kader van de ontginning- en markeverdelingswet als: "zullende geen grond als bosch gerekend worden, waar niet om de twintig voeten een hoog opgaande boom staat, of, wanneer het een hakhoutbosch zij, waar niet om de vier of uiterlijk vijf voeten zich een struik bevindt." (Buis, 1985, pg. 400, 410). Het begrip "bos" kan in deze definitie een oneindige oppervlakte beslaan. De betekenis van een verzameling bomen die in de ruimte een beperkte oppervlakte besloeg, een "bos", een "boeket" bomen, is mijns inziens daarmee verloren gegaan.

136. Zo staat bijvoorbeeld in een wijsdom van de aartsbisschop van Maagdenburg uit 1368: "Den fulteberch hat grote holt und dat onderholt dat reckene ick ut 5 marck geldes, ein jar helpe dem andern." (Hausrath, 1928, pg. 347). Zie verder in Justi (1744, geciteerd door Bühler, 1922, pg. 599), Hausrath (1928), Trier (1952, pg. 97), Hart (1966, pg. 23-25), Rackham (1975, pg. 24; 1980, pg. 118), Flower (1977, pg. 26), Buis (1985, pg. 110-111), Mantel (1980, pg. 330, 338; 1977; 1990, pg. 335), Dengler (1990, pg. 265), Ellerie (1993, pg. 91-92).

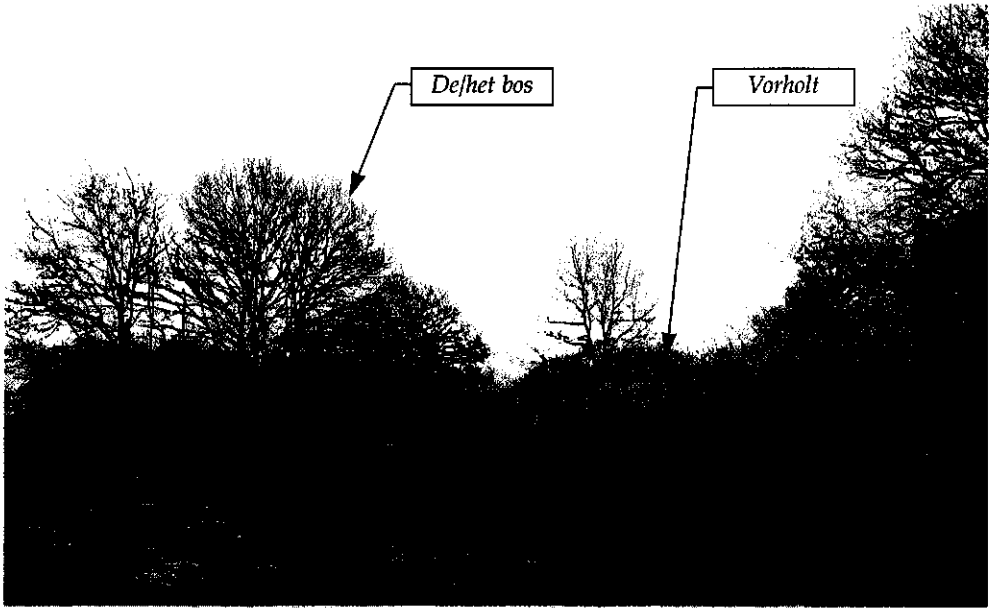


Foto 4.4.3. Een parkachtig landschap in het begraasde Borkener Paradise, Duitsland. Links achter staat een groepje bomen bij elkaar, een bos bomen. Rechts op de voorgrond is de mantelvegetatie van een bosschage zichtbaar (zie ook foto 4.4.2.) Deze mantel ligt vóór de bosschage en werd daarom vóórhout genoemd (foto F.W.M. Vera).

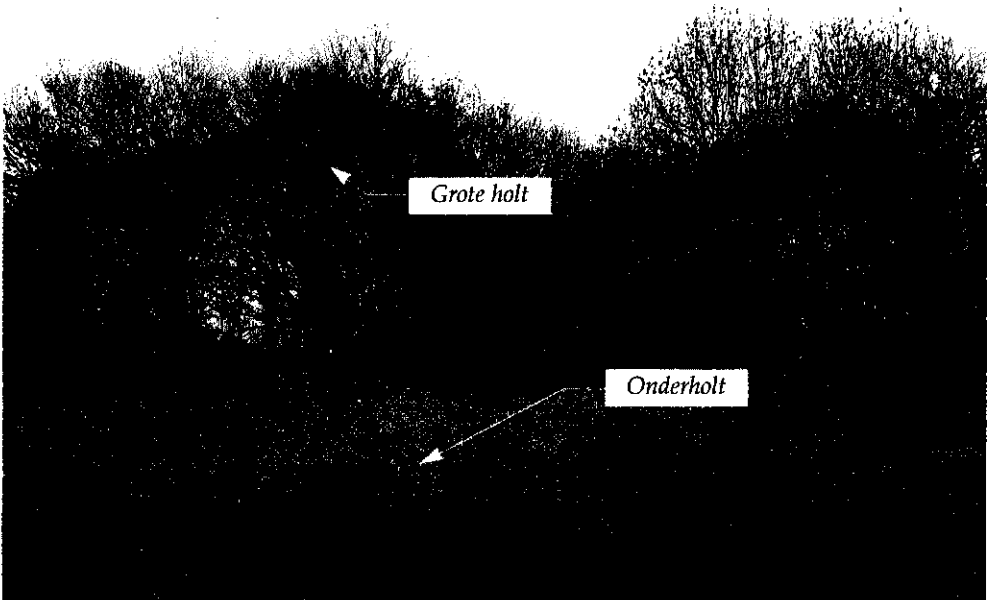


Foto 4.4.4. Een vóóraanzicht van een bosschage met een mantel- en zoomvegetatie, het "voorhout", van (bloeiende) sleedoorn en de al uitgelopen meidoorn in het Borkener Paradise, Duitsland. Vanuit deze positie kan het "voorhout" ten opzichte van de bomen ook als "onderhout" worden gezien. De bomen zijn in dit beeld het dan het "grote holt", het "Oberholz" of het timmerhout ("timber") (foto F.W.M. Vera).

#### 4.5. Wat was een "silva"?

Na de uiteenzetting over de begrippen "Wald", "Busch" en "Holtz" en aanverwante, rijst de vraag hoe het begrip "silva" zich ten opzicht daarvan verhoudt. Tegenwoordig wordt het met "bos" vertaald, d.w.z. een beperkte én een uitgestrekte oppervlakte met bomen. Zoals we in hoofdstuk 2 lazen, beriepen Gradmann (1901) en Cermak (1910) zich op teksten van de Romeinen Caesar en Tacitus, om aan te tonen dat grote, toen nog onbewoonde, niet-in-cultuur gebrachte gebieden in midden en west Europa grote aaneengesloten bossen waren. Zij deden dat op grond van het feit dat de Romeinen deze gebieden als "Silva ...." aanduidden. Ook het begrip "silva" in Middeleeuwse teksten wordt als uitgestrekt gesloten bos vertaald, waarmee zou zijn aangegeven dat de gebieden die in deze teksten als zodanig werden aangeduid uit uitgestrekte bossen bestonden (zie o.a. Kaspers, 1957, pg. 30, 31, 89; Rubner, 1960, pg. 37; Schubart, 1966, pg. 18; Buis, 1993, pg. 36-37; Mantel, 1990, pg. 36, 335).

Volgens Caesar kon een licht uitgeruste wandelaar het "Silva Hercynia" in 9 dagen doorkruisen. Op grond van het feit dat het "Silva Hercynia" zich volgens Caesar in die tijd uitstrekte over heel Zuid Duitsland en langs de Donau tot in Roemenië, kunnen we ons afvragen of het een aaneengesloten oerwoud is geweest. Caesar schreef ook dat in het "Silva Hercynia" oerrunderen (*Bos primigenius*) leefden, die door de bewoners van het "Silva Hercynia" in valkuilen werden gevangen (Caesar, boek I, pg. 145-146). Indien er oerrunderen leefden, betekent het dat er graslanden waren, omdat het oerrund, net als zijn gedomesticeerde nakomeling het huisrund, een typische graseter moet zijn geweest. Een meer open landschap met graslanden is als leefgebied van de wilde vorm van het huisrund waarschijnlijker dan een aaneengesloten bos.

Tacitus schreef in 98 na Chr. over Germania: "Terra, etsi aliquanto specie differt, in universum tamen aut silvis horrida aut paludibus foeda", hetgeen in de Nederlandstalige en Duitstalige literatuur wordt vertaald als: "Dat land is in 't algemeen verschrikkelijk door wouden en akelige moerassen (Blink, 1929, pg.174; Wehage, 1930; Mantel, 1990, pg. 53). Het kan echter ook worden vertaald als: "het land ziet er op allerlei plaatsen zeer verschillend uit, maar is in het algemeen bedekt met stekelige bossen (dan wel met stekelige bomen, dan wel met stekelige bosschages) en ongezonde moerassen". "Horrida kan namelijk ook de betekenis van stekeling hebben. In connectie met "silva" en "dumis" kan "horrida" betekenen: stekelig struikgewas of stekelige bosschage (Muller en Renkema, 1995, pg. 408). Met stekelige bossen, dan wel stekelige bosschages kunnen in dat geval alleen doornstruiken zijn bedoeld, aangezien er van nature in Europa geen doornige bomen voorkomen, uitgezonderd de wilde peer (*Pyrus pyraeaster*)<sup>137</sup>. De wilde peer en de in

137. In Nederlandse en Duitse vertalingen van de latijnse tekst (zie Cermak, 1910; Blink, 1929, pg. 174; Wehage, 1930; Mantel, 1990, pg. 53) werd deze zinsnede weergegeven als respectievelijk "dat land [Germania] is in 't algemeen verschrikkelijk door wouden en akelige moerassen" (Blink, 1929, pg. 174) en "Die Beschaffenheit des Landes ist zwar sehr unterschiedlich, aber im allgemeinen ist es bedeckt mit schrecklichen Wäldern oder abscheulichen Sümpfen..." (Mantel, 1990, pg. 53). Het begrip "horrida" werd vertaald met verschrikkelijk. In vertalingen in het Engels is "silvis horrida" vertaald als "bristling forests" (zie Mattingly, 1986, pg. 104). In de Nederlandse vertaling van "Landscape and Memory" werd deze frase eveneens vertaald met stekelige bossen (Schama, 1995, pg. 89, 620). "Horrida" betekent stekelig, borstelig en huiveringwekkend (Muller en →

Europa inheemse doornige struiken kunnen niet in gesloten bossen groeien (Ellenberg, 1986, pg. 94-95; zie hoofdstuk 2). Zij zijn daarentegen zeer algemeen in parkachtige, begaasde landschappen en gedijen daar goed (zie ook verderop in dit hoofdstuk). Verder schreef Tacitus over het land van de Chatti in Germania dat het "Silva Hercynia" dat daar lag, minder open was dan andere delen van Germania. Met andere woorden, Germania behoefde ten tijde van de Romeinen geen gebied te zijn geweest dat door donkere oewouden was bedekt. Het begrip "silva" kan in de Romeinse tijd betrekking hebben gehad op een landschap dat bestond uit een mozaïek van bosschages met graslanden, waar de bomen uit doornstruwelen opkwamen. In een dergelijk landschap is het voor te stellen dat een groot Romeins leger in een hinderlaag liep en werd vernietigd, zoals in Germania de Romein Quintilius Varus in 9 n. Chr. overkwam, tijdens zijn veldtocht tegen de Germanen (zie Grant, 1973, pg. 61-89; Schama, 1995, pg. 101-106).

Tussen de tijd dat het begrip "silva" voor gebieden in midden en west Europa door de Romeinen werd gebruikt en de teksten uit de Middeleeuwen waarin het verscheen zitten vele eeuwen, waarover niets of nauwelijks iets bekend is over de betekenis van in het Latijn opgeschreven begrippen. Het Latijn was in de Middeleeuwen een kunstmatige taal, waarin alledaagse begrippen uit levende talen werden omgezet (pers. med. Blok). Middeleeuwse teksten met zinnen als "silvae vel forestes nostrae" (Kaspers, 1957, pg. 26, 30; Buis, 1993, pg. 37), geven aan dat "silva" onze "forestes" betekende; dus "silvae = "forestes nostrae" (pers. med. Blok).

Gebieden die de Romeinen een "silva" noemden, werden door de Franken tot "forestes" verklaard. Gezien hetgeen eerder in dit hoofdstuk is opgemerkt over de aard van de gebieden die tot "forestis" werden uitgeroepen, duidt dat erop dat binnen hetgeen in de Middeleeuwen als "silva" werd aangeduid graslanden aanwezig waren. Als voorbeeld kan het "Silva Arduenna" dienen. Dat strekte zich uit in het gebied tussen Rijn, Maas en Moezel. Het werd in de 7<sup>de</sup> eeuw tot "forestis" verklaard ("foreste nostra nuncupante Arduinna") (Kaspers, 1957, pg. 93). In de periode van 743-747 werd het in oorkonden afwisselend als "foresta nostra Ardinna" en "silva nostra Arduenna aangeduid (Kaspers, 1957, pg. 26). Zoals we eerder vaststelden was het rooien van bomen in een "forestis" conform het "ius forestis" zonder uitdrukkelijke toestemming van de koning verboden. Er werd alleen toestemming voor gegeven om kolonisten een veld (een akker) te laten maken om gewassen te telen en te voorzien in de eigen behoefte aan bouwhout (zie Kaspers, 1957, pg. 93-96). Niettemin werd een "forestis" in gebruik genomen om te voorzien in de eigen behoefte aan weide voor het vee, zonder dat melding werd gemaakt van het rooien van bomen om weiden te maken. Dat duidt erop dat er van nature gras-

Renkema, 1995, pg. 408). "Huiveringwekkend" is evenals "verschrikkelijk" in het Latijn "horribilis". "Horrida" en "horribilis" kunnen beide dus "huiveringwekkend" betekenen. In het geval van "horrida" gaat om huiveren van de kou, dus kippevel krijgen (haren overeind, dus stekeltjes). In samenhang met "silva" en "dumis" betekent "horrida" tegenwoordig "borstelig" of "stekelig". Daarom kan "silvis horrida" mijns inziens ook stekelige bosschages betekend hebben. De betekenis van stekelig voor "horrida" komt tot uitdrukking in de plantesoort *Genista horrida* die o.a. in Zuid Frankrijk voorkomt. Het is een bremssoort waarvoor als kenmerk voor de determinatie wordt opgegeven dat deze zeer stekelig is (Bonnier en Layens, 1974, pg. 70). De Nederlandse en Duitse vertaling van de tekst is dan een mogelijke, maar niet de enig mogelijke vertaling. Aan deze frase van Tacitus kan dus niet worden ontleend dat de ongerepte gebieden in midden en noordwest Europa uit dichte, gesloten bossen of oerwouden bestonden.

landen waren. Ook een duidelijke aanwijzing daarvoor is dat ten tijde van de Romeinen als ook toen de Merovingiërs het "Silva Arduenna" in de 7<sup>de</sup> eeuw tot "forestis" verklaarden in het gebied nog oerrunderen voorkwamen (Lebreton, 1990, pg. 29-37). Gezien het feit dat een "silva" een "forestis" werd en een "forestis" ondermeer een "Wald" was en er allerlei gegevens zijn die er op duiden dat een "Wald" uit een mozaïek van graslanden en bosschages bestond, is het waarschijnlijk dat een "silva" de wildernis betrof die uit een dergelijk landschap bestond.

Nadere gegevens over de structuur en het functioneren van de vegetatie in de wildernissen, met name relatie tot de veeweide, kunnen wellicht uit de bepalingen worden gedistilleerd die in de Middeleeuwen werden opgesteld door de koningen en de landsheren op grond van het "ius forestis" voor het gebruik van de tot "forestis" verklaarde wildernissen en door gebruiksgenootschappen, zogenaamde marken. Voor de wijze waarop de structuur van het gebruik ontstond verwijs ik naar bijlage 1. Hierna ga ik in op deze gebruiksbepalingen, om te bezien of daaruit gegevens over de structuur en het functioneren van de vegetatie in relatie tot de veeweide kunnen worden afgeleid.

#### 4.6. De gebruiksbepalingen voor de wildernis

In de wildernis werden varkens en ander vee geweid en hout en honing gewonnen<sup>138</sup>. De varkens verbleven enkele weken tot ongeveer 4 maanden "buiten", d.w.z. in de niet-in-cultuur gebrachte wildernis (Hesmer en Schroeder, 1963, pg. 104; Ten Cate, 1972, pg. 130, 206). Ze werden gemest op eikels van eiken en vruchten van wilde appel, wilde peer, zoete kers, meelbes, pruimen van de sleedoorn, rozenbottels, en hazelnoten. Deze vruchten werden *mast* genoemd. Eikels vormden de belangrijkste mast<sup>139</sup>. Ze werden ook geraapt om de varkens mee op stal te voeren (Hesmer, 1958, pg. 391, 412; Tendron, 1983, pg. 23; Buis, 1985, pg. 181, 209). De varkensweide of varkensdrift heette in het Nederlands "aecker", "eycker", "eckel", "akeren", "ekeren" of "aten" (Habets, 1891, pg. 306, 358; Buis, 1985, pg. 47, 431; Elerie, 1993, pg. 89; Tack *et al.*, 1993, pg. 181); in het Duits "Acker", "Ecker(ich)", "Geäcker", "Ackeret", "Acherum" (Hilf, 1938, pg. 133); in het Engels "pannage" (Rackham, 1980, pg. 119) en in het Frans "le panage" (Tendron, 1983, pg. 22). Een eikel heette in het Nederlands "acker" of "aker". Alle eikels tezamen, de mast, werd ook "acker" genoemd (Hilf, 1938, pg. 134; Ten Cate, 1972, pg. 115, 129). Van het woord "akeren" is het woord "akker" afgeleid. In Middeleeuwse teksten is een "akker" een plaats met bomen waar wordt geakerd, dus waar eiken en wilde fruitbomen staan en waar de varkens naar toe gaan om vet te worden op de mast; dus om gemast, gemest te worden. Analooq aan de begrippen "Wald" en "Holt" is het begrip "Acker" dus een pars pro toto. Het begrip "acker" is geworden tot de aanduiding wildernis waar zich de bomen met de "Ackers", de "Ackerbomen",

138. Grossmann (1927, pg. 14-24), Hilf (1938, pg. 136), Reed (1954, pg. 28-29), Kaspers, 1957, pg. 19; Hesmer en Schroeder (1963, pg. 103), Schubart (1966, pg. 10, 143-144), Streitz (1967, pg. 36, 42), Buis (1985, pg. 183), Mantel (1990, pg. 151), Tack *et al.* (1993, pg. 19).

139. Endres (1888, pg. 49), Hilf (1938, pg. 132-138), Nietsch (1938, pg. 111-112), Hesmer en Schroeder (1963, pg. 104, 128, 279), Schubart (1966, pg. 33, 111), Ten Cate (1972, pg. 9, 75), Duby (1968, pg. 8), Slicher van Bath (1987, pg. 52), Mantel (1990, pg. 97), Tack *et al.* (1993, pg. 174).



bevinden<sup>140</sup>. Dat deel van de wildernis was de "Acker". Net als het "Holt" en "bosch" lag een "akker" dus in het "forestis", in het "Wald" (zie foto 4.6.1.).



Foto 4.6.1. Novemberscene uit een Frans getijdenboek uit de 16<sup>de</sup> eeuw, waarin varkens in de/het bos worden geakerd (foto ontleend aan Ten Cate, 1972, pg. 126). Één van de varkenshoeders slaat met een stok de eikels (akers) uit een eik (akerboom). Daar waar in het niet-in-cultuur gebrachte werd geakerd, of geackerd, dat heette de "acker". Daar stonden de "vruchtbare bomen" die de mast leverden, met name de eik. De varkens pellen de eikels (Ten Cate, 1972, pg. 267-268). Het ondiep omwoelen van de bodem, zoals de varkens dat deden tijdens het akeren, heette "ackeren". Zij zochten daarbij naar wormen, insecten, slakken en ander dierlijk voedsel, waarmee zij hun dieet van eikels aanvulden<sup>141</sup>. Zonder deze eiwitrijke "Erdmast" of "Wuhl", dus alleen op een dieet van eikels, werden de varkens ziek, wees de ervaring uit<sup>142</sup>.

140. Een routebeschrijving uit 1289 luidde: "...etliche Äcker, so daselbst vor Wobeck bey einem Boemlehen Busche belegen..." (Schubart, 1966, pg. 182). Met "Äcker" wordt hier bedoeld een plaats waar varkens geakerd worden, dus eiken groeien. Deze betekenis had "Äcker" van de Middeleeuwen tot en met de 18<sup>de</sup> eeuw, de tijd dat de varkensmast een belangrijke rol speelde. Daarnaast had het begrip "acker" ook de betekenis van "mast", d.w.z. de productie aan eikels van de eiken. Voordat de varkens het bos in gingen werd "den Acker" bezichtigd om te bezien of "...derselbige busche follen acker habe..." (Hilf, 1938, pg. 134); dus of de/het bos een volle mast, d.w.z. veel eikels bevatte (Ten Cate, 1972, pg. 129). Ten behoeve van de varkensmast moesten bomen op de "akker" worden gespaard. Zo bepaalde de stad Goslar in de Harz in Duitsland in 1543 dat "...und sollen und wollen auf jedem Acker neben dem Bau und Nutzholz zwölf Hegereis über die, die beredt stehun, und hegen lassen" (Schubart, 1966, pg. 191). Een bepaling uit 1710 stelt dat "...laubholz stehun bleiben, auf dem Acker 32 stück" (Bühler, 1922, pg. 301). In een placcaat uit het Kwartier van Zutphen uit 1741 staat dat "syne schaapen geen schade aan enig akkerhout komen brengen" (Buis, 1985, pg. 353). Met "Acker" werd dus bedoeld daar waar acker- of akkerbomen, de mastbomen, de eiken en het wilde fruit, staan. Een bezitter van het recht op akeren heette een "Ackerman" (Schubart, 1966, pg. 76; Ten Cate, 1972, pg. 131; Janssen en Van de Westeringh, 1983, pg. 39). De Acker was ook een maat voor met bomen begroeide gebieden waar werd geakerd. Het was ook een maat voor veen, waar turf werd gewonnen (Cotta, 1965, pg. 136, 341; Ligtendag, 1995, pg. 224, 225, 227, 229, →

Het belang van het akeren blijkt verder uit het feit dat in Middeleeuwse oorkonden uit Nederland, Engeland en Duitsland de grootte van gebieden werd uitgedrukt in het aantal varkens dat er kon worden geakerd (Herrmann, 1915; Ten Cate, 1972, pg. 72; Rackham, 1980, pg. 122; Buis, 1993, pg. 30-33; Stamper, 1988). Ten behoeve van de varkensmast werden ook jonge eiken op enkele meters hoogte gekopt. Deze eiken vormden daardoor laag aan de stam een brede kroon en brachten al jong een relatief groot aantal eikels voort (Flörcke, 1976, pg. 86; Pott, 1983b; Pott en Hüppe, 1990, pg. 30-31). Het akeren werd per gemeenschap uitgeoefend (Meyer, 1931, pg. 294). Iedere inwoner van een nederzetting had varkens om in de eigen behoefte aan vlees (vooral spek) te voorzien; niet alleen dus diegene die akkers bewerkten, maar ook handwerkslieden, zoals de smid en alle inwoners van de steden<sup>151</sup>. Behalve het gebruik van bomen en het akeren was ook het ontginnen van de wildernis aan bepalingen onderhevig. Ontginnen hield in: het rooien van bomen en struiken om een veld te maken voor het telen van gewassen. Dat was in een "forestis" niet toegestaan zonder de uitdrukkelijke toestemming van de landsheer. In de marken stond het aanvankelijk iedere markegenoot vrij bomen of struiken te rooien om een veld voor het telen van gewassen te maken. Op den duur mocht dat niet meer zonder de uitdrukkelijke toestemming van de markevergadering (Kaspers, 1957, pg. 236; Hesmer, 1958, pg. 87; Streitz, 1967, pg. 37; Mantel, 1990, pg. 61-62). Een kolonist in een "forestis" moest na de ontginning aan de lands- of grondheer een belasting, "agrarium", betalen. Als "agrarium" gold in de tijd van de Franken een quotum van de oogst. Zoals eerder is opgemerkt heette dat een "Medem" of "Rottzehnt". Het werd door de "forestarii" geïnd als "Holzkorn", "Forstkorn" of "Wildbannkorn" (Kaspers, 1957, pg. 236).

Vanwege de expliciete bescherming van de vruchtbare bomen door de landsheer, werden deze in de Duits sprekende delen van Europa ook "Herrenholz" of "hovetbome" genoemd [bomen van het hof, de "curtis", dus eigendom van de landsheer] (Hilf, 1938, pg. 168; Musall, 1969, pg. 97 en zie Sloet, 1913, pg. 141; Hausrath, 1982, pg. 347). Daar tegenover stond het zogenaamde "herrenlose" hout, ook "malae", "unfruchtbar holtz", onechte ("uneholtz"; "Unholtz"), nutteloze ("unnützes"; "unnütliches"), dode, dorre of onschadelijke hout, ("douf-fholtz", of "duisholt") genaamd. Daarmee werden struiken, niet-vruchtbare en dode bomen aangeduid. Deze vormden de categorie bomen en struiken die zonder de speciale toestemming van het geding door de geërfden voor de eigen nood-

151. Zo was er in de 14<sup>de</sup> en 15<sup>de</sup> eeuw in de stad Göttingen geen burgerhuis te vinden, waar geen schuur of stal aanwezig was. Nog in 1749 hadden de burgers van deze stad grote belangstelling voor de varkensmast (Schubart, 1968, pg. 68, 111). Steden als Bern en Zürich vaardigden bepalingen uit over de varkensstallen in de stad (Meyer, 1931, pg. 441). Uit een verordening uit de 15<sup>de</sup> eeuw die het slaan van eikels uit bomen verbood, blijkt dat in Utrecht zelfs op de kerkhoven werd geakerd (Ten Cate, 1972, pg. 115). De abt van het klooster bij Deutz (in de buurt van Keulen) in het gebied van de Nederrijn in Duitsland liet varkens uit Velp en zelfs uit Rhenen in Utrecht (Nederland) komen (Weimann, 1911, pg. 91-92, geciteerd door Hesmer, 1958, pg. 390). Deze Nederlandse steden behoorden tot de goederen van dit klooster (Gaasbeek *et al.*, 1991, pg. 28). De raad van de stad Dortmund klaagde in 1635 dat het eikenbos dat vroeger 2.000 tot 3.000 varkens voedde, in dat jaar nog hoogstens 200 van voedsel kon voorzien (Hesmer, 1958, pg. 97). Zie verder Endres (1888, pg. 80), Meyer (1931, pg. 304, 393, 441), Hesmer (1958, pg. 390), Schubart (1966, pg. 111), Streitz (1967, pg. 68), Ten Cate (1972, pg. 9, 115, 132).

druft als brandhout mocht worden gebruikt<sup>152</sup>. Als zodanig staan in oorkonden vermeld: haagbeuk, berk, els, linde, wilg, kornoelje, esdoorn, Spaanse aak, wilg, iep, zilverpopulier, hazelaar, ratelpopulier meidoorn en doornen in het algemeen (Endres, 1888, pg. 99; Bühler, 1922, pg. 416; Rubner, 1960, pg. 50-51; Musall, 1969, pg. 97; Mantel, 1990, pg. 185, 326). In Frankrijk onderscheidde men "bois vif" en "mort-bois". Het "mort-bois" mocht voor de eigen nooddruft vrij worden verzameld. Het "bois vif" waren de vruchtdragende bomen, zoals de eik, maar ook niet-vruchtbare soorten, zoals haagbeuk, ratelpopulier, esdoorn en berk die niet vrij mochten worden gebruikt. Tot het "mort-bois" rekende men ook bepaalde soorten "levend hout", namelijk het herenloze hout, zoals wilg, doornen, kornoelje, els, jeneverbes en vlier (Rubner, 1960, pg. 50). In Engeland onderscheidde men vanaf de 12<sup>de</sup> en 13<sup>de</sup> eeuw de bomen als "highwood" (hoge hout) van de struiken, het "underwood" (onderhout). Het "highwood" behoorden aan de lands- of grondheer en mochten alleen na uitdrukkelijke toestemming van de land- of grondheer worden gerooid (Hart, 1966, pg. 25; Flower, 1977, pg. 14-15; Tubbs, 1988, pg. 67)<sup>153</sup>. Het onderhout mocht meestal door de geërfden vrij worden verzameld als brandhout (Rackham, 1980, pg. 134, 175). Vanaf het midden van de 15<sup>de</sup> eeuw hanteerde men een tweedeling van "timber" en "wood" of "underwood". Met "timber" duidde men de bomen aan, omdat die het timmerhout leverden. Als zodanig noemt men eik, es, en tamme kastanje. Als "wood" worden de struiken aangeduid die brand- en geriefhout leverden. Daartoe behoorden hazelaar, Spaanse aak, hulst, en doornen (Hart, 1966, pg. xx; Rackham, 1974; 1980, pg. 174, 181). Alhoewel een geërfde recht had om in een "forestis" in de eigen nooddruft aan bouwhout te voorzien moest hij de noodzaak ervan wel aantonen (Endres, 1888, pg. 99; Reed, 1954, pg. 33; Kaspers, 1957, pg. 95, 126, 185, 204-205, 214, 232). Als hij dat had aangetoond en hem toestemming was verleend voor het rooien van een boom, dan wees een bosambtenaar, een vorster hem die aan met de zogenaamde deelbijl, waarmee hij de betreffende een boom merkte (Vanselow, 1926, pg. 21; Hesmer en Schroeder, 1963, pg. 145; Mantel, 1990, pg. 329; Buis, 1993, pg. 189)<sup>154</sup>. In de vrije markten was het rooien van vruchtbare bomen eveneens zonder uitdrukkelijke toestemming verboden. Die toestemming kreeg een markegenoot op de markevergadering. Ook in de marke had iedere geërfde het recht op zoveel bouwhout als dat hij nodig had om in de eigen nooddruft te voorzien (Endres, 1888,

152. Een wijsdom uit 1310 vermeldt daarover: "Alle ander holze [anders dan eiken- en beuken] in den welden, welches daz ist, daz mag ein iglicher geniessen zu siner notdorft one laube, wer aber buwen wolde in dem lande, der sal einem amptman das holze heischen, sine notdorft unde nit me" (Endres, 1888, pg. 41). Zie verder: Endres (1888, pg. 36), Sloet (1913, pg. 138, 144), Kasper (1957, pg. 108-109, 124, 239), Schubart (1966, pg. 33), Mantel (1990, pg. 185, 325-326).

153. In de 13<sup>de</sup> eeuw werden bomen nog weer eens onderscheiden in wel of niet geschikt voor timmerhout. Als een boom geschikt was voor bouwhout dan duidde men hem aan met "quercus" ("Quercus apta ad meremium"), was hij alleen geschikt voor brandhout dan sprake men van een "robur" ("robur ad focum"). De aanduidingen quercus en robur hadden dus niet per sé betrekking op eiken (Hart, 1966, pg. 21; Rackham, 1980, pg. 182).

154. In een wijsdom uit 1663 staat dat als iemand wilde bouwen: "...sollen aus befehl des markemeisters [de waldgraf] der waldbereiter und förster dieselbige bäu besichtigen und erkennen, wasz und wieviel holz darzu vonnoeten, doch der mark unschädlich..." (Endres, 1888, pg. 43). →

teerde hakhout verschenen de eerste bepalingen die de veeweide regelden. Zij behelsten het tijdelijk afsluiten van vers gehouwen hakhout voor de veeweide, om te voorkomen dat het vee de jonge loten, de opslag, afbeet. Juist de wens, of de noodzaak de weer uitlopende stobbe van bomen en struiken tegen vraat door vee te beschermen was blijkens deze bepalingen, naast het opvoeren van de houtproductie, de belangrijkste reden om over te gaan op het concentreren van stobben in percelen (Bühler, 1922, pg. 259; Mantel, 1990, pg. 326-329, 331)<sup>173</sup>. Ook in de marken ging men om deze reden over op perceelsgewijze, gereglementeerd hakhout<sup>174</sup>. Omstreeks die tijd verschenen in het laagland van midden en west Europa ook bepalingen over het sparen van een bepaald aantal loten bij de houw. Deze zogenaamde overstaanders liet men tot bomen uitgroeien<sup>175</sup>. Het feit dat hakhout met overstaande bomen kon voorzien in de mast voor de varkens en de levering van constructie- en brandhout, zou er toe hebben bijgedragen dat deze vorm van exploitatie in de loop van de 15<sup>de</sup>, 16<sup>de</sup> eeuw en 17<sup>de</sup> eeuw sterk opkwam en in de 18<sup>de</sup> eeuw haar hoogtepunt bereikte<sup>176</sup>.

Het hakhout duidde men in het Latijn aan met "subboscus", "silva cedua" en "silva caedera" (afgeleid van "caedere", hakken of houwen), "silva minuta" (struik, klein of laag hout) en "silva resehari" (slag- of hakhout); in het Duits met "Nederwald", "underholt", "Geholz", "Gehölze", "Busch", "Buschholtz", "Schlag-

173. Koning Hendrik III van Engeland vaardigde in 1237 voor de Forest of Dean een bevel uit, waarin staat: "to take care that in the season when underwood should be cut, it should be so cut to grow again (revenire) and that no damage should befall the coppice (coepicia) ... and places so assigned shall be well and sufficiently enclosed so that no beasts shall enter to browse there" (Hart, 1966, pg. 29-30).

De eerste Württembergse "Landesordnung" uit 1495 verordeneerde dat vlaksgewijs houwen van het hout noodzakelijk was voor de bescherming van het hakhoutbos tegen vee. De verordening schreef dan ook voor dat overal "eine Hege der Haue" moest worden doorgevoerd en verbod op straffe van een hoge geldboete vee in de beschermd "Haue" te drijven (Bühler, 1922, pg. 259; Mantel, 1990, pg. 328). De Tweede Württembergse "Landesordnung" uit 1515 en de Derde uit 1521 bevelen zelfs dat aangifte moest worden gedaan van hakhout dat niet was beschermd tegen vee en daardoor werd verwoest. In de Vijfde uit 1536 werd als oorzaak van de slechte toestand waarin hakhoutbossen verkeerden het ongeordende hakken en de veedrift aangemerkt (Bühler, 1922, pg. 259). Zeer expliciet is de eerste voor de Spessart in midden Duitsland uitgevaardigde "Forstordnung" uit 1666, waarin staat: "Nachdeme man auch befindet, daß das unordentlich plätzige hauen, so in den Wäldern hin und wider geschicht, Schaden bringet, dann solche Örter und Plätze zu keiner Heeg gebracht werden können, auch der Wind desto ehender einbrechen, und Schaden thun kan, derentwegen dann ordentliche Gehäw und Schläge angefangen werden müssen ..." (Vanselow, 1926, pg. 24).

174. Zo staat bijvoorbeeld over de Lavesumer en Lünzumer marken in het prins-bisdom Münster in een bericht uit 1568 te lezen: "Item Dweil ider Holtrichter vnd Erfexen vernemen vnd spuren dat die Marcke Je lenger Je mer mit den dechlichen Houwen verwoestet, wollen Sie vor guet ansehen vnd raitesten achten, dat ein ort von der Marcken nemptlich die Westersidt den wegh benut von Sanct Annen Bergh langs den Berbergh den wilgrims pat gnant na der Hulsemer Marcken thein iar mit houwen drifte vnd hoide gefriet, damit die vpslagh desto beter sinen wabdom muchte hebben." (Hesmer en Schroeder, 1963, pg. 151).

175. Zie o.a. Woolsey en Greeley (1920, pg. 489-490), Vanselow (1926, pg. 27), Hess (1937), Reed (1954, pg. 37), Rubner (1960, pg. 36-43), Tubbs (1964), Flower (1977, pg. 24), Rackham (1980, pg. 136), Buis (1985, pg. 127, 631-632), Mantel (1990, pg. 336).

176. Bühler (1922, pg. 599), Vanselow (1926, pg. 23-24), Hesmer (1958, pg. 390), Rubner (1960, pg. 40, 44, 263, 301 e.v.), Hart (1966, pg. 100, 106), Streitz (1967, pg. 37, 39), Flower (1977, pg. 24), Buis (1985, pg. 636), Dengler (1990, pg. 291), Mantel (1990, pg. 331, 336-338, 393).

holz", "Schlagwald", "Strauch", "Strauchwerk" en "Berg"; in het Nederlands met "underbusch", "holt", "houw", "bossch", "struijk", "rys", "onderholt"; in het Engels met "holt", "underwood", "brushwood" en in het Frans o.a. met "bois de renaissance"<sup>177</sup>. De naamgeving van het hakhout is ontleend aan zowel de groeivorm van het hout, als wel de wijze waarop men het won. De benoeming lijkt dus net als bij de begrippen "Wald", "Holtz", "silva" en "Acker" te zijn ontleend aan het gebruik, zodat de namen een utilitaire oorsprong hebben.

De kapcycli van het hakhout waren aanvankelijk kort, namelijk 3 tot 9 jaar (Rackham, 1980, pg. 137; Buis, 1985, pg. 208; Mantel, 1990, pg. 337, 393). Het vermogen tot hergroei zal daarom bij alle soorten loofbomen (dus ook bij de beuk) en struiken behouden zijn gebleven en daardoor zullen ze zonder veel gevaar voor afsterven van de stobben vele eeuwen achter elkaar kunnen zijn gehakt. Na elke houtoogst behoefde er dus ook geen enkele zorg aan de verjonging te worden besteed. Men moest alleen voorkomen dat het vee de jonge loten van de stobben vrat. Dat verklaart waarom in markeboeken en costuymen een overvloed aan bepalingen staan die gaan over het "in vrede leggen" van hakhout, dus het afsluiten van hakhout voor veeweide, maar nauwelijks bepalingen die duiden op verdere of aanvullende maatregelen (zie Buis, 1985, pg. 113). Als zodanig worden het vervangen van afgestorven stobben, het zogenaamde inboeten, en het bezaaien genoemd (Hesmer, 1958, pg. 326; Mantel, 1980, pg. 125-130, 345)<sup>178</sup>. Het inboeten was door het aanplanten van jonge bomen. Berichten daarover zijn bekend uit de 17<sup>de</sup> eeuw uit Vlaanderen en Engeland (Flower, 1977, pg. 28; 1980, pg. 159-160; Tack *et al.*, 1993, pg. 103).

Behalve door het in vrede te leggen, beschermden men het hakhout tegen het vee door er greppels om heen te graven en aarden wallen op te werpen, waarop men dode of levende struiken plantte, zoals mei- en sleedoorn<sup>179</sup>. Op het Europese vasteland stelde men het daarnaast op den duur ook verplicht het vee door een

177. Sloet (1911, pg. 28-29), Hausrath (1928), Trier (1952, pg. 24, 44-45, 51, 96, 148, 152), Kaspers (1957, pg. 171), Hart (1966, pg. 23-25), Schubart (1966, pg. 189), Rackham (1975, pg. 24; 1980, pg. 118), Flower (1977, pg. 26), Buis (1985, pg. 40, 67, 110-111, 350), Meiggs (1989), Mantel (1990, pg. 335), Tack *et al.* (1993, pg. 26, 96, 97).

178. Een probleem bij de interpretatie van bronnen die Mantel (1980) opgeeft is dat Mantel geen onderscheid maakt tussen bezaaiing van vlaksgewijze gevelde bossen met schaduw-verdragende soorten als zilverden, fijnspar en beuk in de bergen en hakhout van loofbomen in het laagland of lager gelegen gebieden in bergachtige streken. De zekerheid dat het om laagland gaat is er alleen als een licht-behoefte soort als de eik wordt genoemd.

179. Een boswal heette "heijm" (= heim, hein, heining) en ook dijk. Zo spreekt een bericht uit 1483 uit Vlaanderen van: het bos "was rond omme gaande bedijckt" (Tack *et al.*, 1993, pg. 211). Het omgeven van percelen met dode of levende (doorn)struiken heette "af-", "uit-" of "omtuinen" en "af-" of "beheijmen" (Buis, 1985, pg. 110, 619, 621, 623 en 625; Tack *et al.*, 1993, pg. 143). Een levende omtuining was een heg (Buis, 1985, pg. 621, 623). In Zwitserland moest het jonge hout met "Hag und Graben" worden beschermd (Grossmann, 1927, pg. 30; Buis, 1985, pg. 623). In Duitsland sprak men van "betuinen", "beheinen", "hegen", "hainen", "bezaunen" en "begraben" (Hesmer en Schroeder, 1963, pg. 207). Het afsluiten voor het vee werd in het Nederlands "geviet" en "in vrede leggen" genoemd (Buis, 1985, pg. 108, 167) en in het Duits "befriedigung", "befrechting" of "Zuschlagung" (Hesmer en Schroeder, 1963, pg. 150-153, 207, 208). In Engeland sprak men van "fencing" en "enclosing" (Hart, 1966, pg. 29, 30, 85, 90, 95; Rackham, 1980, pg. 159-160). Zie verder: Grossmann (1927, pg. 30), Hesmer en Schroeder (1963, pg. 152, 207), Hart (1966, pg. 85, 95), Rackham (1980, pg. 6, 158), Buis (1985, pg. 619-625), Tack *et al.* (1993, pg. 143, 211).

herder te laten hoeden<sup>180</sup>. De percelen waar de herder het vee uit moest houden werden met merktekens aangeduid (Grossmann, 1927, pg. 30; Mantel, 1990, pg. 327). Naast deze bepalingen verschenen er vanaf de 13<sup>de</sup> eeuw bepalingen over het aanplanten van jonge boompjes, meestal eiken. Vaak was een geërfde verplicht één of enkele eiken aan te planten als hij een eik toegewezen had gekregen om te rooien<sup>181</sup>. In de 15<sup>de</sup> en 16<sup>de</sup> eeuw verschijnen bepalingen voor het beschermen van kwekerijen voor jonge boompjes, de zogenaamde kampen, die men vanaf die tijd aanlegde<sup>182</sup>. De jonge boompjes die werden aangeplant moesten tegen het vee worden beschermd door ze in doornstruwelen te planten, met doornstruiken in hetzelfde plantgat te zetten, of ze met doornen te omwikkelen. Deze maatregelen paste men tot in de 18<sup>de</sup> eeuw toe<sup>183</sup>.

Alle bepalingen die in het laagland van west en midden Europa vanaf de 13<sup>de</sup> tot en met de 18<sup>de</sup> eeuw zijn uitgevaardigd over veeweide hadden geenszins tot doel de veeweide in het algemeen te reguleren. Er staat zelfs duidelijk dat de inrichting van het hakhout zo moest gebeuren dat het de veeweide van de gerechtigden zo min mogelijk hinderde<sup>184</sup>. Dat bleef zo tot in de 19<sup>de</sup> eeuw<sup>185</sup>. Slechts in een enkel geval werd de veeweide volledig verboden, zoals bijvoorbeeld in de hakhoutbossen van de stad Zürich die in 1376 en 1477 helemaal voor de veeweide werden gesloten (Grossmann, 1927, pg. 20; Meyer, 1931, pg. 304). In Nederland verbood men in het Rheder- en Worthreder bos voor 40 respectievelijk 60 jaar de veeweide, evenals de houtkap en strooiselwinning. Dat wijst erop dat er sowieso al niet veel meer van het hakhout over was (Buis, 1993, pg. 108). Het betrof dus vrijwel zeker een uiterste poging om door overexploitatie vernield hakhout zich te laten herstellen.

Ten behoeve van de bescherming van hakhout werd in de loop der tijd één diersoort vrijwel overal in west en midden Europa in de loop van de 16<sup>de</sup> eeuw aan

- 
180. Endres (1888, pg. 141), Grossmann (1927, pg. 25), Sloet (1911, pg. 462; 1913, pg. 396), Reed (1954, pg. 43), Hesmer (1958, pg. 454), Mantel (1990, pg. 96, 327).
181. Bühler (1922, pg. 258-263), Grossmann (1927, pg. 114), Meyer (1941, pg. 297), Hesmer (1958, pg. 81, 101-106, 333), Hesmer en Schroeder (1963, pg. 170, 201, 209), Schubart (1966, pg. 76 e.v.), Streitz (1967, pg. 39), Buis (1985, pg. 13, 15, 89, 280 e.v.), Mantel (1990, pg. 341 e.v.).
182. Zie: Hesmer (1958, pg. 102, 333), Hesmer en Schroeder (1963, pg. 197 e.v.), Buis (1985, pg. 282, 326-327; 1993, pg. 109), Mantel (1990, pg. 343).
183. Zie: Grossmann (1927, pg. 113-114), Meyer (1941, pg. 125), Rodenwaldt (1951), Hesmer (1958, pg. 101, 104-105), Hesmer en Schroeder (1963, pg. 107, 158, 197, 207 e.v.), Schubart (1966, pg. 76), Flörcke (1967, pg. 45), Streitz (1967, pg. 53), Koop (1981, pg. 10), Buis (1985, pg. 280 e.v.).
184. Een voorbeeld is de eerste "Forstordnung" voor de Spessart uit 1666, waarin stond dat "So sollen demnach unsere Forstbeamte über solcher Ordnung dergestalt halten, daß dieselbe Gehäwe [het hakhout] also angestellt werden, damit es der Wildbahn und männiglich angebrachter Huet und Trifft, so viel möglich unschädlich seh." (Vanselow, 1926, pg. 24). Zie verder: Endres (1888, pg. 91), Hausrath (1898, pg. 101), Bühler (1922, pg. 612), Vanselow (1926, pg. 24, 145), Hesmer en Schroeder (1963, pg. 152), Mantel (1980, pg. 194, 195, 214). Over de duur en de omvang van de beperking voor de veeweide werd door de geërfden geklaagd en zij haalden omheiningen neer (Hausrath, 1945, pg. 208-209; Hart, 1966, pg. 125, 145, 186, 291-292; Flower, 1977, pg. 110). Daarnaast werden soms tientallen jaren lang bittere processen gevoerd, zoals door de stad Michelstadt in het Odenwaldt die van 1756 tot 1814 procedeerde tegen de graven van Erbach-Erbach over het weiderecht van haar inwoners in de "forestes" van deze landsheer (Rodenwaldt, 1951).
185. Cotta (1865) stelde in zijn beroemde boek "Anweisung zum Waldbau", een klassieker in de bosbouwliteratuur, waarvan de eerste druk in 1816 en de laatste in 1865 verscheen (Dengler, 1990, pg. 16): "Die Hutungen dürfen nicht ohne Noth erschwert oder gar durch die Schläge abgeschnitten werden." (Cotta, 1865, pg. 13-14).

bepkeringen of zelfs aan een totaal weideverbod onderworpen. Dat was de geit. De reden was dat de geit in het hakhout het *vooral* op knoppen, bladeren en jong loten had voorzien<sup>186</sup>. Na de geit legde men het schaap de meeste beperkingen op (Endres, 1888, pg. 113; Mantel, 1980, pg. 134; Buis, 1985, pg. 130, 353). Vaak werd het schaap als geit behandeld (Mantel, 1990, pg. 97). Als reden gold dat ze de grasmat vernielden, omdat ze het gras erg kort afbeten (Grossmann, 1927, pg. 78). In veel gevallen werd het aantal schapen dat mocht worden gehouden in verordeningen vastgelegd (Mantel, 1990, pg. 439). Door de opkomst van een handelseconomie en de lakenindustrie in de 16<sup>de</sup> eeuw ontstond een grote vraag naar schapenwol, waardoor het aantal schapen niettemin sterk toenam en navenant hun effect op de begroeiing (Mantel, 1990, pg. 439; Bieleman, 1992, pg. 80, 84).

Uit veel berichten uit Nederland, Duitsland en Zwitserland blijkt dat, ondanks alle regelingen, er overmatig of illegaal hakken en houwen en illegale weide plaatsvond waardoor op den duur bomen en struiken verdwenen. Het houwen van brandhout veroorzaakte de grootste verwoesting van de bossen (zie bijlage 3)<sup>187</sup>. Berichten over schade door vee uit het laagland van midden en west Europa betreffen vrijwel altijd het afbijten van uit de stobben opslaande telgen in het hakhout. Slechts zelden maken historische bronnen uit deze regio melding van het vernielen van zaailingen door vee<sup>188</sup>. Als ze er zijn, dan dateren ze uit de 18<sup>de</sup> eeuw en daarna<sup>189</sup>. Een indirecte vorm van schade die de veeweide veroorzaakte, was dat herders brand stichtten en bomen ringden om zo het areaal grasland voor het

186. Endres (1888, pg. 97), Vanselow (1926, pg. 74), Grossmann (1927, pg. 25-27, 77-78), Meyer (1931, pg. 25, 382; 1941, pg. 106), Hausrath (1945, pg. 209), Reed (1954, pg. 43), Hesmer (1958, pg. 454), Hesmer en Schroeder (1963, pg. 150), Hart (1966, pg. 115), Streitz (1967, pg. 38), Addison (1981, pg. 18), Mantel (1990, pg. 96-97).

187. In het hertogdom Gelre in Nederland verscheen in 1663 een placcaat (verordening) tegen het "houwen en stelen van hout" (Buis, 1993, pg. 85). In het prins-bisdom van Münster werd in 1560 al melding gemaakt van een "Edikt gegen Holzverwüstung". Er verscheen er vervolgens één in 1613 die behalve op het landsheerlijke "Holz" ook van toepassing was op de marken. Het feit dat dergelijke verordeningen in de 17<sup>de</sup> en in de 18<sup>de</sup> eeuw gemiddeld elke 10 jaar werden uitgevaardigd, toont volgens Hesmer en Schroeder (1963) aan hoezeer ze zonder uitwerking waren (Hesmer en Schroeder, 1963, pg. 117). Veelbetekenend is de lange lijst van historische berichten die zij geven over de verwoestingen op de marken en foreesten in het laagland van Nedersaksen, westelijk van de Weser en in de zogenaamde Münster Bocht (zie Hesmer en Schroeder, 1963, pg. 128-141 en bijlage 2). Zie verder: Bühler (1922, pg. 259), Vanselow, 1926, pg. 24; Meyer, 1931, pg. 406-407; Hesmer en Schroeder (1963, pg. 117, 128-141), Hart (1966, pg. 73), Streitz (1967, pg. 37), Buis (1985, pg. 106, 128-129; 1993, pg. 85, 106), Mantel (1990, pg. 331, 337, 393, 424-425).

188. Zie Bühler (1922, pg. 259), Hesmer en Schroeder (1963, pg. 151-154), Hart (1966, pg. 79), Rackham (1980, pg. 159-160), Buis (1985, pg. 128, 129), Mantel (1990, pg. 326).

189. Zie Cotta (1865, pg. 83-84), Landolt (1866, pg. 152, 152-155, 431-435), Gayer (1886, pg. 13), Vanselow (1926, pg. 226), Grossmann (1927, pg. 39), Hesmer en Schroeder (1963, pg. 152-153).

grazende vee te vergroten (Mantel, 1990, pg. 95; Buis, 1993, pg. 83; Tack *et al.*, 1993, pg. 213)<sup>190</sup>. De veeweide werd in het laagland van midden en west Europa in bepalingen uit de 13<sup>de</sup> eeuw (de oudste), tot en met die uit de 18<sup>de</sup> eeuw dus **niet** geregeld omdat deze bedreigend was voor de kiemplanten van bomen in een zich verjongend bos, maar omdat het vee de jonge spruiten op stobben van percelen hakhout vernielde. Men beschermde dus de vegetatieve, niet de generatieve verjonging van hout. De vraag is of de generatieve verjonging geen bescherming tegen het vee behoefde, en zo ja, waarom niet?

#### 4.9. Kiemplanten van bomen in struwelen

In de 13<sup>de</sup> tot en met de 17<sup>de</sup> eeuw verkochten landsheren uit "forestes" en "Forests" veel zogenaamd onderhout als brandhout aan ijzer- en glassmelters om er de ovens mee te stoken. In de oudste overeenkomsten staat als voorwaarde dat bij het houwen daarvan kiemplanten en jonge bomen (in het Nederlands "heesters"; in het Duits "Heister" en in het Engels "lez Saplings") die in het onderhout stonden, niet mochten worden geveld<sup>191</sup>. De oudste benamingen uit de 13<sup>de</sup>, 14<sup>de</sup> en 15<sup>de</sup> eeuw voor dit onderhout zijn in het Duits "fürholze"<sup>192</sup>, "vorholt", "vorholtz", "strübchen", "strauch" en "onderholt" en "busch"; in het Nederlands "strubben", "boes", "bosch", "onderbusch", "onderboss" en "onderholt"; in het Engels "bush", "scrub", "shrub", "shrubbery" en "underwood" en in het Frans "petit taille et

190. Op het opzettelijk brand stichten door herders stonden strenge lijfstraffen. Zo staat bijvoorbeeld in de "Waldordnung" van Waldeck uit 1516: "Item nachdem durch die koler hirten and ander von waid and reut wegen prändt geschehen, dadurch die wälde sehr erösigt und verderbt werden, soll dasselbig hinfüro bey Augen ausstechen verboten seyn, und wer darüber betreten oder erfaren würdt, on gnade die Herrschafft gestrafft..." (Mantel, 1980, pg. 220). In de koninklijke Pruisische "Forst- Jagd- und Grenzordnung" uit 1738 staat: "Da auch Unsern Privat- und gemeinen Holzungen sowohl, als auf der Leibeigenhörigen Höfen, Aeckern und Wiesen die Bäume abgeschälet oder geringelt, die Aeste abgehauen und sonst auf andere Art beschädet, desgleichen der Junge Aufschlag durch angelegtes Feuer ruiniret worden; als verordnen Wir hiemit alles Ernstes, daß die Schäfer und Hirten niemalen eine Axt, Beil oder Feuerzeug bei sich führen ... sollen ..." (Hesmer en Schroeder, 1963, pg. 150).

191. Zie: Hausrath (1945, pg. 28-29), Hart (1966, pg. 22-29, 51), Wartena (1968), Rackham (1975, pg. 27), Flower (1977, pg. 26), Buis (1985, pg. 304-305). Het onderhout werd in het Nederlands aangeduid als "onderbusch", "onderholt" en "strubben", in het Duits als "underholz", "underholt", "Unterholz", "Erdholtz" en in het Engels als "underwood", "scrub", "thicket" en "brushwood" (Bühler, 1922, pg. 551, 599, 602; Hausrath, 1928; 1945, pg. 347; Hart, 1966, pg. 29, 73; Streitz, 1967, pg. 52; Musall, 1969, pg. 186; Buis, 1985, pg. 110-111; Dengler, 1990, pg. 265). Tegenover het onderhout werd het bovenhout geplaatst. In het Duits sprak men dan van het "grote holt", "Oberholz", "Heisterholz" en "hovetbome" (Hausrath, 1928, pg. 347; Hilf, 1938, pg. 168). De aanduiding "hovet" komt in het markeboek van de mark van Rekken (Borculo) uit 1613 voor in de zin van "gehoveden lande", hetgeen betekende: het land dat tot het hof, de curtis, behoort (Sloet, 1913, pg. 141). Een "hovetbome" betekende dus een boom die toebehoort aan het hof van de koning, de curtis, herenhout dus. Als zodanig werden "vruchtbare" bomen aangeduid.

192. Zo staat in een vergunning die in 1332 werd verleend aan iemand, om materiaal voor een afrastering rond zijn eigendom op te richten. De tekst luidt: "Wäre das N.N. an den hegen synes guets nit so vil funde, dass er syn guet gefaden [met een omheining omgeven] möchte, so mag er [het daarvoor benodigde hout] in dem fürholze und in den strübchen vor Riederholz suchen und nemen." (Trier, 1952, pg. 116).



bordure", "bois", "bocage" en "buisson"<sup>193</sup>. Vrijwel al deze benamingen kunnen als omschrijvingen van mantel- en zoomvegetaties worden gelezen en zijn ook als zodanig bekend (zie ook Trier, 1952, pg. 97, 115, 116). Het meest aansprekende voorbeeld daarvan is de benaming van "vorholt" (voorhout) (zie foto 4.4.3. en 4.9.2.).

Per oppervlakte eenheid moest bij het hakken een bepaald aantal heesters, dus jonge bomen, worden gespaard. Een "forestarius" of "vorster" wees ze aan en tekende (merkte) ze<sup>194</sup>. Het ging daarbij om de zogenaamde edele, "vruchtbare", of voor de bouw dienende bomen. Het betrof de jonge bomen die tot "vruchtbare" bomen en "timmerhout" moesten uitgroeien. Naast wilde fruitbomen waren dat vooral eiken (zie foto 4.9.1. en 4.9.2.). De aanwijzing gebeurde op basis van het "ius forestis", het "Waldrecht" en de "Forest Law"<sup>195</sup>. De jonge bomen werden in de Duitse taal, omdat ze op grond van het "Waldrecht" werden gespaard, door de eeuwen heen tot in de 18<sup>de</sup> eeuw "Waldrechter" genoemd (Dengler, 1935, pg. 507; 1990, pg. 291). Dat bij het houwen van het onder- of voorhout de kiemplanten van bomen die daarin stonden beschermd moesten worden, duidt erop dat daarin verjonging van bomen plaatsvond<sup>196</sup>. In de vroegste bepalingen over het hakken van

---

193. Sloet (1911, pg. 28-29, 133), Hausrath (1928), Trier (1952, pg. 24-25, 27, 87, 96, 97, 99, 115, 116; 1963, pg. 35, 166), Hart (1966, pg. 22-23, 26), Mantel (1968), Rackham (1980, pg. 137; 1993, pg. 62), Buis (1985, pg. 110-111).

194. In de rekeningen uit de 15<sup>de</sup> eeuw over de verkoop van rijshout in het Nederrijkswoud tussen Nijmegen en Kleef staat dat de koper van het onderhout: "honderd heisters dair men die ut den ganzen slach bi den tekenmeystern utnemen sal." (Wartena, 1968; Buis, 1985, pg. 305). In 1595 werd bij de verkoop van onderhout in de New Forest vastgelegd dat "great trees" en "trees fit for timber" en "saplinge of oak apt and fit to be timber" gereserveerd waren voor de Kroon (Tubbs, 1964, pg. 96).

In de Forest of Dean werd in 1615 in een verkoopcontract bepaald dat alle "green and quick timber trees of oak" waren gereserveerd voor de koning en moesten worden gemerkt met "known fashionable sign or mark." De kopers van het onderhout, ijzersmelters, moesten op elke acre (0,4 ha) 6 of tenminste 5 van de beste eiken of andere edele bomen ("principle trees") merken, zodat deze "seed and replenish the ground." (Hart, 1966, pg. 95)

195. Een wijsdom uit 1342 schreef voor: "...dat die selve vorster ... geweest haven ain dem heister uff der statt, dair sey zo rechte unser beyder waltrecht wisen soelen." (Kaspers, 1957, pg. 166). De waldgraaf van het Nederrijkswoud tussen Nijmegen en Kleef in het hertogdom Gelre stelde in rekeningen over de verkoop van stukken rijshout [hakhout] tussen 1417-1418 dat: "Men sal die alde heisteren laten stain ende van den besten jonge wail werder opmaken na waltrecht" of "die alde heisteren als die jonge heister sal ... laten stain ende van den besten jonge dair des neet wail werden upmaken na waltrecht." In plaats van "na waltrecht" kwam ook voor "na alder gewoenten" (Wartena, 1968, pg. 36, 38; Buis, 1985, pg. 304). Nog in de Mainzer Forstordnung uit 1744 werd vastgelegd dat: "...gesunde Eichen zu Wald-Recht stehen lassen... von denen zu Waldrecht stehen gelassenen Eichen und Buchen....." (Vanselow, 1926, pg. 222; zie bijlage 4, paragrafen 10, 12 en 16 van de Mainzer Forstordnung). In 1593 heette het dat: "..., it was underwood that was cut and timber trees were left standing." (Flower, 1977, pg. 111). Zie verder Hausrath (1945, pg. 28-29), Tubbs (1964), Hart (1966, pg. 96, 100, 106), Flower (1977, pg. 24), Mantel (1990, pg. 336), Tack *et al.* (1993, pg. 100).

196. Een routebeschrijving uit 1289 luidt: "...etliche Äcker, so daselbst vor Wobeck bey einem Boemlehren Busche belegen..." (Schubart, 1966, pg. 182). Zoals we al eerder lazen werd met "Acker" een plaats met vooral eiken aangeduid. In hoofdstuk 2 lazen we al dat eiken zich uitstekend verjongen in doornenstruwelen. Klaarblijkelijk waren bosjes/struiken zonder bomen opvallend genoeg om er een route mee aan te geven. In de 13<sup>de</sup> eeuw liet de Engelse koning in de Forest of Dean vele duizenden acres [1 acre = 0,4 ha] onderhout ("underwood") weghakken en als brandhout verkopen om verbindingspaden en -wegen door de Forest aan te leggen. Daarnaast liet hij de bestaande routes verbreden door ter weerszijden onderhout te laten weghalen, om →

onder- of voorhout worden doornen, hazelaar en hulst het meest als zodanig genoemd<sup>197</sup>. Met name doornen (mei- en sleedoorn) vormden een geliefd brandhout (Rackham, 1980, pg. 352, 353; Tack *et al.*, 1993, pg. 129). De kopers van het brandhout werden verplicht na het hakken de gespaarde kiemplanten en de stobben van de afgehouden struiken tegen de vraat van het vee te beschermen. Ze moesten erom heen een greppel graven, een aarden wal opwerpen en daarop een heining zetten, meestal van doornen (Meyer, 1941, pg. 115; Hart, 1966, pg. 62, 63, 79, 85, 90, 95, 104, 184; Flower, 1977, pg. 28)<sup>198</sup>.

Vermeldingen van het opkomen van kiemplanten van bomen in doornstruwelen staan vermeld in historische bronnen uit heel midden en west Europa<sup>199</sup>. De oudste is al genoemd, namelijk de vermelding van de Romein Tacitus in 98 na Chr. dat Germania er op allerlei plaatsen zeer verschillend uitziet, maar is in het algemeen bedekt met stekelig hout (dan wel met stekelige bomen, dan wel met stekelige bosschages) en ongezonde moerassen. Oorkonden uit de Middeleeuwen geven aan dat doornen toen een zeer vertrouwd beeld waren in het laagland van midden en west Europa (Hilf, 1938, pg. 119-120; Hesmer en Schroeder, 1963, pg. 50; Hadfield, 1974; Rackham, 1980, pg. 7, 118-119, 293, 352; Hausrath, 1982, pg. 16)<sup>200</sup>. Volgens Rackham (1980) behoren doornen ("spineta") in Middeleeuwse oorkonden uit Engeland tot de meest genoemde soorten in de "silva's" (Rackham, 1980, pg. 119, 352-353). Rackham (1980, pg. 173) concludeerde uit zijn onderzoek naar de historie van bossen in Engeland dat meidoorn- en hulststruwelen een natuurlijk en essentieel verschijnsel waren in bosweiden en dat nieuwe eiken in hun midden opgroei-

---

zodoende de veiligheid van de reizigers te vergroten (zie Hart, 1966, pg. 22-23). In de jaren daarna wordt bepaald dat de kiemplanten en jonge bomen die daarin stonden, moesten worden gespaard (Hart, 1966, pg. 30, 79; Tubbs, 1964, pg. 96).

197. Zie Hausrath (1898, pg. 44; 1928), Meyer (1941, pg. 76), Tubbs (1964; 1986, pg. 154), Hart (1966, pg. 29-30, 46-47, 128, 180-181, 308 e.v.), Schubart (1966, pg. 21, 89-93), Streitz (1967, pg. 52), Flower (1977, pg. 27, 63, 73).
198. "and places so assigned shall be well and sufficiently enclosed so that no beasts shall enter to browse there" (Hart, 1966, pg. 30). In een tekst uit 1572 over de Forest of Dean staat: "The underwood together with the lopping and shredding of all those trees which heretofore have been used to be lopped and shred, growing in Maylescote bottom and Bucholemore coppice in the Forest of Dean, are meet to be sold this year to the oresmith in the same Forest. No timber-trees nor saplings of oak likely to prove to be timber, to be fallen by colour [germerkt] hereof. And the spring [hergroei] reserved." (Hart, 1966, pg. 79). In 1595 werd in de New Forest het recht op het hakken van hout verleend voor drie stukken, twee van 40 acres en één van 30, waarbij in de overeenkomst werd vastgelegd dat: "great trees" en "trees fit for timber" en alle "saplinge of oak apt and fit to be timber" gereserveerd bleven voor de Kroon (Tubbs, 1964, pg. 96).
199. Zie Woolsey en Greeley (1920, pg. 72), Meyer (1931, pg. 417-418; 1941, pg. 105, 115), Hesmer en Schroeder (1963, pg. 10105), Hart (1966, pg. 276, 298), Rackham (1975, pg. 27, 1980, pg. 173), Addison (1981, pg. 95), Hausrath, 1982, pg. 31).
200. Hesmer en Schroeder (1963) merkten naar aanleiding van hun onderzoek aan historische bronnen van de noorduitse laagvlakte op: "Ferner treten in den Akten noch mehrfach Angaben über Sträucher auf, insbesondere über Dornsträucher ("Weißdorn", "Schwarzdorn", "Hagedorn", "Schlehe", meist jedoch einfach nur "Dorn"), ferner über "Faulbaum" und Brombeeren, die nicht weiter von Interesse sind." (Hesmer en Schroeder, 1963, pg. 50). Deze opmerking illustreert ook hoezeer doornen in het historische onderzoek naar het gebruik van bossen van ondergeschikt, of zelfs van geen belang werden geacht en daarom bij het speurwerk in archieven zullen zijn veronachtzaamd (zie ook Landolt, 1866, pg. 148).

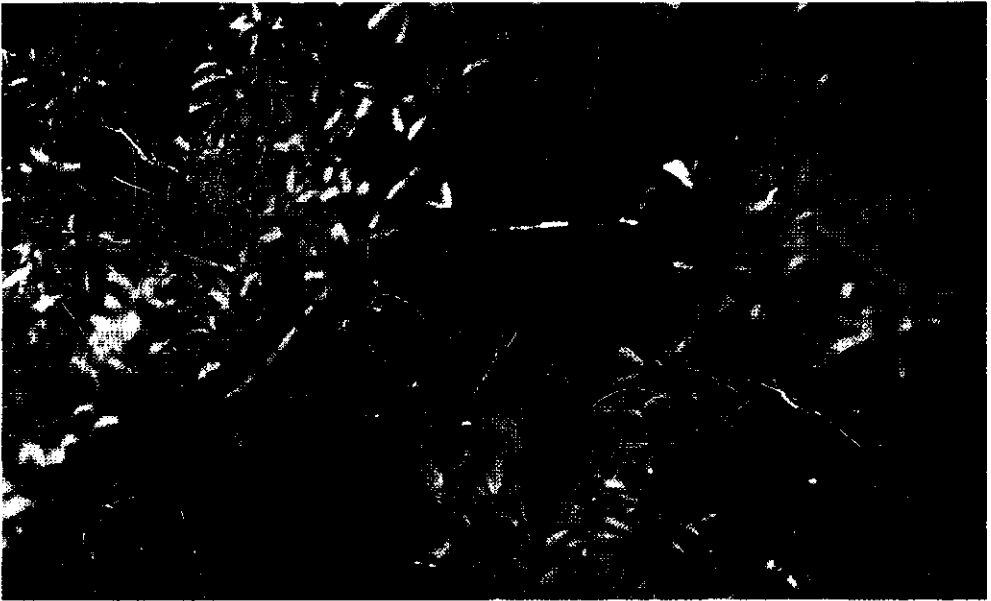


Foto 4.9.1. Kiemplant van eik in struweel van sleedoorn in het Borkener Paradise, Duitsland. Bij het houwen van de "doornen" als brandhout, werd op basis van het "ius forestis" bepaald dat een bepaald aantal van deze in de struwelen opkomende jonge bomen, heesters genaamd, moest worden gespaard om tot mastboom te kunnen opgroeien (foto F.W.M. Vera).



Foto 4.9.2. Uit een struweel van sleedoorn (het "voorhout") opkomende jonge eik. Zo'n boom werd "Waldrechter" genoemd, omdat hij door het "Waldrecht" was beschermd en daarom niet tegelijk met het voorhout ten behoeve van de voorziening in brandhout mocht worden afgehouden (foto F.W.M. Vera).

den, beschermd tegen de vraat van het vee. Doornen werden in Engeland daarom ook wel als "nursery crop" voor bomen aangeduid (Addison, 1981, pg. 95). In de New Forest luidt een oud gezegde: "the thorn is mother to the oak (Penistan, 1974, pg. 105). Men hechte daar zelfs zo'n belang aan doornen en hulst voor de verjonging van bomen, dat volgens een statuut uit 1768 het beschadigen van doornen en hulst in de New Forest werd bestraft met 3 maanden dwangarbeid, waarbij elke maand werd begonnen met een aantal zweepslagen (Rackham, 1980, pg. 173).

Doornstruiken en jeneverbessen breiden zich in begraasd grasland uit. Doornen werden als lastige onkruiden beschouwd die bestreden moesten worden. Sleedoorn en jeneverbess staan in veel delen van Europa nog steeds als weide-onkruiden te boek (Grossmann, 1927, pg. 113-114; Ellenberg, 1986, pg. 43). Zij belemmerden de veeweide en namen de plaats in van meer waardevolle soorten hout (Hobe, 1805, pg. 125; Landolt, 1886, pg. 148; Vanselow, 1926, pg. 223)<sup>201</sup>. Ze werden verwijderd, omdat dit ten koste ging van de oppervlakte weide<sup>202</sup>.

Ten behoeve van de verjonging werden vanaf de 14<sup>de</sup> eeuw jonge eiken aangeplant. Om ze tegen het vee en het wild te beschermen werden ze met doornen omwikkeld of tezamen met doornstruiken in één plantgat gezet. Ook plantte men jonge bomen in een doornstruik<sup>203</sup>. In feite imiteerde men daarmee het proces van verjonging van bomen in doornstruwelen<sup>204</sup>. Dat men eiken ging aanplanten, houdt

201. Hobe (1805) stelde in een pleidooi voor de verdeling van de marken en een verbetering van de weide door de grasgroei te bevorderen de retorische vraag: "...denn wo ist eine Gemeinheit, die nicht mit alten bemooften Maulwurfshaufen, Wacholderstauden, Dornen und dergl. angefüllt, und so beschaffen wäre, daß am Ende die Hude ganz darauf wegfallen oder immer elenderes Vieh darauf nur erhalten werden kann; die münsterischen, paderbornischen, märkischen, clevischen Gegenden, so wie auch die lünerburgischen, hannöverischen und andere Länder geben hiervoor noch traurige Beweise." (Hobe, 1805, pg. 124).

202. In de mark van Bronsbergen en Wichmond in Gelderland werd in 1753 bepaald dat: "De bouwlieden van den erven en landeryen aan de gemeente liggende zullen gehouden zijn elk tegen zijn land de doornestruyken op de gemeente uit te roeyen en te removeren, en wel sorge dragen, dat deselve niet wederom komen uit de spruyten en op te wassen, by poene dat diegene, welk sulx binnen een jaar tiids niet mogten gedaan hebben, na verloop van dien, en vervolgens zo duk en menigmaal enige doornestruyken op de gemeente sullen bevonden worden, vervallen zullen zijn in de boete van enen daalder, ten profyte van de markt te verbeuren." (Sloet, 1913, pg. 360). Een verordening uit 1755 uit Zwitserland luidde: "Wie nun kein Wald, mit und neben welchem die Trift und Weyd besser bestehen kann, als eben mit dem Eichwald, bevorab wann ein solcher von allem Buchgewächs und Gestäud wohl gesaubert ist: ..." (Meyer, 1931, pg. 400). Hobe (1805) gaf met de woorden "...denn, wo Dornen stehen, kann kein Vieh weiden." aan dat als de diegene die gerechtigde was het hout te hakken de doornen niet verwijderde, de gemeenschap ("der Communität") dat op eigen initiatief mocht doen (Hobe, 1805, pg. 175). Zie verder: Hobe (1805, pg. 124-125), Gradmann (1901), Bernátsky (1905), Grossmann 1927, pg. 113-114, Nietsch, 1939, pg. 156; Hausrath (1928 ; 1945, pg. 212-213; ), Hilf (1938, pg. 10), Meyer (1931, pg. 400; 1941, pg. 105-106), Hesmer (1958, pg. 104-105), Hesmer en Schroeder (1963, pg. 207), Schubart (1966, pg. 82; Musall, 1969, pg. 138, 173).

203. Grossmann (1927, pg. 113, 114), Meyer (1941, pg. 115, 125), Rodenwaldt (1951), Hesmer (1958, pg. 101, 104-105), Hesmer en Schroeder (1963, pg. 158, 197, 207 e.v.), Schubart (1966, pg. 76), Flörcke (1967, pg. 45), Streitz (1967, pg. 53), Buis 1985, pg. 280 e.v.; Pott en Hüppe, 1991, pg. 85, 107).

204. Nordon, die in de New Forest het hakhout inventariseerde schreef in 1609 in zijn verslag onder de kop: "To raise timber in open forests, parkes, chases and wastes without incopping" ["open" betekende: vrij toegankelijk voor vee en wilde dieren] "Everye keeper in fforeste parke or chase, as also officers within his Majesty's Mannors upon wastes, are to be enjoined to caste acornes and ashe keyes into the straglinge and dispersed bushes: which (as experience proveth) will grow up, sheltered by the bushes, unto suche perfection as shall yelde times to come, good supplie of →

zeer waarschijnlijk verband met het feit dat men vond dat de doornstruwelen waarin de verjonging spontaan plaatsvond, teveel kostbare weidegrond in beslag namen. Niettemin werden ze als essentieel beschouwd voor de bescherming van de kiemplanten en de jonge bomen tegen het vee en het wild (Mantel, 1980, pg. 366)<sup>205</sup>. In de 18<sup>de</sup> eeuw werden meidoorns en sleedoorns in "kampen" gekweekt om te kunnen worden gebruikt voor de bescherming van aangeplante jonge bomen in bosweiden (Schubart, 1966, pg. 193; Pott en Hüppe, 1991, pg. 73). In een aantal gebieden in Duitsland plantte men de jonge eiken op relatief grote afstand van elkaar om zo goede masteiken te krijgen, d.w.z. eiken met grote kronen die daardoor veel eikels konden voortbrengen (Hesmer, 1958, pg. 390; Pott, 1984).

Behalve over eiken zijn er ook historische berichten over het opgroeien van andere soorten bomen in doornstruwelen op begraasde gemeenschappelijke gronden. Bühler (1922, pg. 416) refereerde naar Petrus de Crescentiis die in 1305 schreef dat appel, kastanje, peer en andere vruchtdragende bomen moesten worden bevrijd van doornen en dat als mooie, voor bouwhout geschikte bomen door doornen werden onderdrukt, deze laatste moesten worden uitgeroeid. In de ooibossen langs de Rijn bij Speyer kwamen volgens een beschrijving uit 1599/1560 o.a. voor: "Dornenhorst mit Obst- und Eichbäumen" (Musall, 1969, pg. 95). In Epping Forest waren bij een velling van bomen in 1562 op ca. 35 ha 618 wilde appels ("crabtrees") en meidoornen inbegrepen (Rackham, 1980, pg. 353). In de Forest of Dean kwamen veel wilde appels tezamen met doornen voor (Hart, 1966, pg. 80, 209, 276)<sup>206</sup>. Ook iepen en essen groeiden in doornstruwelen op (zie Tubbs, 1964; Flower, 1977, pg. 24).

Behalve de bepalingen waarin staat dat de kiemplanten en jonge bomen moesten blijven staan, zijn er ook berichten over het uitdunnen van struwelen om jonge eiken licht te verschaffen, zodat ze beter konden opgroeien<sup>207</sup>. De reden daarvoor

timber." (Flower, 1980, pg. 312). Volgens Nordon kon dit door de bosopzichters worden gedaan gedurende hun rondgang (Flower, 1977, pg. 28).

In 1553 werd in Münsterland bepaald dat doornen moesten worden gespaard om daarin jonge eiken te planten: "Zum Vierten sollen die Dornen soviel muglich beschont werden, die Telgen dar Innen zu Potten vnd zu befridige." (Hesmer en Schroeder, 1963, pg. 170). Zie verder: Puster (1924), Grossmann (1927, pg. 113-114), Rodenwaldt (1951), Hesmer en Schroeder (1963, pg. 107, 170, 207), Flower (1977, pg. 28; 1980, pg. 312), Koop (1981, pg. 19).

205. In een verordening uit 1590 staat: "...desgleichen sollen auch Eichelns gesehet und gepflantz und die Dorn in den Waidgängen nit gentzlich abgehauwen werden, damit die junge bäum desto baß [buitengewoon, beter] uffwachsen und zu krefften kommen mögen." (Mantel, 1980, pg. 366).

206. In een inventarisatie uit 1633 staat: "The hazels, the crabtrees, the birches, the maples, hawthorns and hollies, growing there in great abundance ..." (Hart, 1966, pg. 276).

207. In een notitie uit 1779 uit Zwitserland staat: "Im Lentzhard in den Eychen Einschlag habe observiert, daß das vile Gestrüpp den jungen Eychen im wachsen hinderlich ist, deswegen ... vorzustellen, ob Sie nicht ratsam finden, diesen Einschlag von dem Gestrüpp säubern zu lassen (Meyer, 1931, pg. 417-418). Volgens Rackham (1980) komen berichten over de verzorging van eiken in doornstruwelen, in de vorm van opsnoeien en uitdunnen in de 14<sup>de</sup> eeuw regelmatig. Als voorbeeld noemt hij een tekst uit 1362-1363 die luidt: "60s [shilling] from *shragg'* & *paryng* young oaks, together with [sales of] thorns in various places on the woodbanks etc." Met "shraggyng" wordt zijns inziens duidelijk opsnoeien [sleunen] bedoeld en met "paryng" [in het latijn mandura (opschonen) zou volgens hem een dergelijk betekenis hebben gehad (Rackham, 1980, pg. 159). "Mudare" betekent reinigen (Muller en Renkema (1995, pg. 586) en zal het verwijderen van niet geschikte jonge bomen, dus uitdunnen hebben betekend. Zie verder: Woolsey en Greeley (1920, pg. 72), Bühler (1922, pg. 416-417), Meyer (1931, pg. 417-418; 1941, pg. 105, 115), Hesmer (1958, pg. 105, 455), Hesmer en Schroeder (1963, pg. 104-105), Schubart (1966, pg. 112).

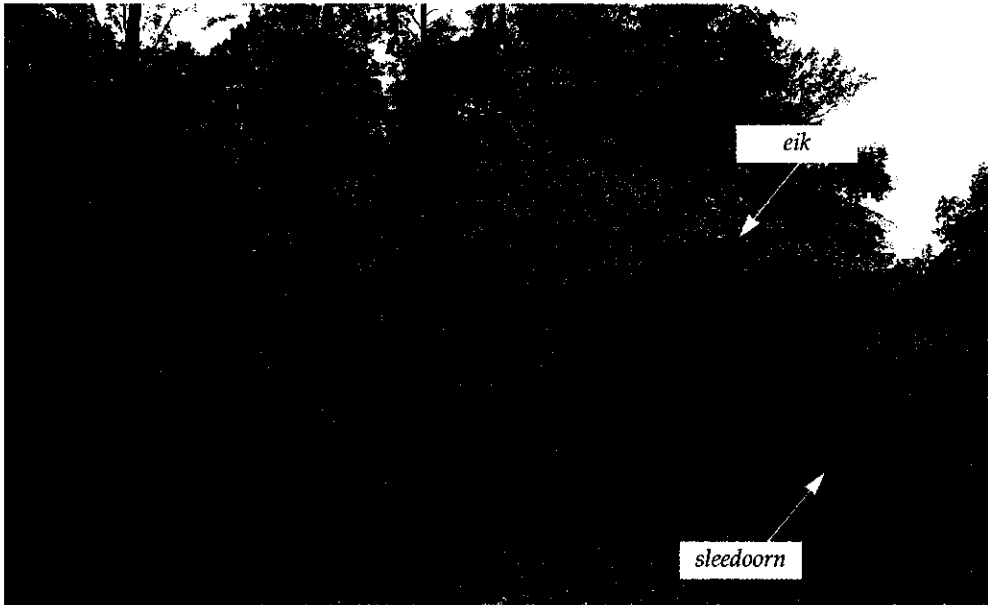


Foto 4.10.2. Uit sleedoornstruweel opkomende jonge eiken aan de rand van een bosschage in de New Forest, Engeland (foto F.W.M. Vera).

zomer- en wintereik (*Taxus baccata*), lijsterbes (*Sorbus aucuparia*) en meelbes (*S. aria*) vestigen (Peterken en Tubbs, 1965). De jonge bomen en de hulst groeien samen de hoogte in. De hulst dient daarbij als beschermster ("nurse") tegen de vraat van paarden, runderen en herten. Na ca. 40 jaar groeit de hulst niet meer verder de hoogte in, maar de bomen wel. Eiken of andere soorten bomen die zich als eersten in de randen van het nog beginnende hulststruweel hebben gevestigd, komen zo uiteindelijk in het centrale deel boven het struweel uit. Zodoende ontstaat de vorm van een hoed. Veel plaatsen in de New Forest hebben namen als "Hats" en "Holm" (Tubbs, 1986, pg. 154). Na 80 tot 100 jaar vormen de bomen in het hulststruweel een gesloten kronendak (Peterken en Tubbs, 1965). De bomen moeten zich in de eerste 20 jaar nadat de hulst is opgekomen in de hulst vestigen, omdat kolonisatie daarna onmogelijk wordt vanwege de schaduw die het eenmaal gesloten hulststruweel werpt. De volgende gelegenheid voor vestiging van bomen doet zich dan pas weer voor als het hulststruweel na 2 tot 300 jaar degenereert (Tubbs, 1986, pg. 154). De vestiging van bomen in het hulststruweel slaagt lang niet altijd. Dat blijkt uit de inventarisaties, waarin regelmatig melding wordt gemaakt van boomloze of vrijwel boomloze "holms" (Hart, 1966, pg. 308-311; Flower, 1977, pg. 141).

Terwijl men naar de oorzaak van het falen van verjonging van bossen in de New Forest in het bos zocht, vond daarbuiten in de mantels en de zomen van de "Ornamental woods" en in het open veld, dus buiten het bos, wel verjonging plaats, met name van de eik (Peterken en Tubbs, 1965; Tubbs, 1988, pg. 153-157). Uit de breedte van de jaarringen en de vorm van de oudste generatie bomen uit de begraasde bossen blijkt dat de verjonging ver teruggaat en dat zij allemaal in relatief open, zeer lichte omstandigheden zijn opgegroeid (Peterken en Tubbs, 1965; Flower, pg. 88-89; 1980). Dat wijst er mijns inziens op dat deze bossen zijn ontstaan in slee-



Foto 4.10.3. De oudste generatie bomen van ca. 300 jaar oud in Bradley Wood in de New Forest. Merk op hoe bij veel bomen laag aan de stam dikke takken zitten. Een struiketage ontbreekt geheel. Ten gevolge van het selectief vellen van eiken ten behoeve van de scheepsbouw is beuk sterk gaan domineren in deze oudste van de "Ornamental Woods" (Flower, 1980) (foto H. Koop).

doorn- of hulstruwelen (zie foto 4.10.3.). De verjonging van bomen in struwelen verklaart hoe verjonging van bomen kon doorgaan bij zeer hoge dichtheden aan vee en wild. De kiemplanten werden immers door de doornstruwelen die als rasters fungeerden, beschermd tegen herten en vee. De rand van het bos kon zich uitbreiden doordat de sleedoorn zich met ondergrondse wortelstokken in het grasland uitbreidt. De sleedoorn kan dat doen met een snelheid van 0,3 á 0,5 tot 1 meter per jaar. Een kiemplant van de sleedoorn kan in 10 jaar tijd uitgroeien tot een horst van van 0,1 tot 0,5 ha en daarmee gedurende zo'n periode in grasland de aanzet geven voor een bosschage van een dergelijk formaat (Hard, 1975; 1976, pg. 186; Wolf, 1984; Wilmanns, 1989; Schreiber, 1993). Zijn de bomen boven het struweel uitgegroeid, dan verdwijnt de sleedoorn op den duur, alsmede andere doornstruiken, omdat ze licht-behoefstig zijn (Puster, 1924; Watt, 1924; 1934b; Ekstam en Sjørgen, 1973; Ellenberg, 1986, pg. 95; Tubbs, 1987; 1988, pg. 157).

Aan de hand van de omvang van de "Ornamental Woods" in de New Forest kan een beeld worden gekregen van de oppervlakte van de bosschages die zo ontstaan. In historische bronnen waarin staat hoe groot de bosschages met doornen waren waarin eiken opgroeiden, varieert de omvang van de grootste van 250 à 300 tot bijna 500 ha (Hart, 1966, pg. 301; Flower, 1977, pg. 68-71, 86, 112). Na verloop van tijd desintergreren de kernen van de bosschages, doordat daar de oudste bomen staan die het eerste sterven. Behalve veroudering kunnen daaraan ook droge zomers bijdragen, zoals in de New Forest is vastgesteld (zie Flower, 1980; Koop, 1989, pg. 108, 110, pers. waarn.). Verjonging in de gaten die daardoor in het kronendak vallen blijft uit als gevolg van de aanwezigheid van hoge dichtheden aan grote her-



Foto 4.10.4. Afgestorven beuk in Anses Wood in de New Forest. De boom heeft het uiterlijk van een in openheid opgegroeide boom. Jonge bomen en een struiketage ontbreken volledig (foto F.W.M. Vera).



Foto 4.10.5. Degerenerend centrum van de bosschage Denny Wood in de New Forest. De bomen zijn ca. 300 jaar oud. Door het (nog) ontbreken van doornstruwelen zijn ten gevolge van begrazing (nog) geen kiemplanten van bomen opgekomen. Wel is daardoor een soortenrijk grasland ontstaan (Koop, 1989, pg. 110; foto H. Koop).



bivoren, zoals de situatie in de "Ornamental Woods" aantoont. Ten gevolge van de vraat door met name paard en rund ontstaat grasland dat, naarmate meer bomen in het centrum van de bosschage sterven in omvang toeneemt. Doordat gaten met elkaar versmelten, neemt de oppervlakte grasland sterk toe (pers. med. Koop). Ook storm kan bijdrage aan het groter worden van de oppervlakte grasland. Als de lichtomstandigheden gunstig zijn kunnen zich weer sleedoorn-, meidoorn-, of hulststruiken vestigen, waarna het proces van verjonging van bomen weer op gang komt.

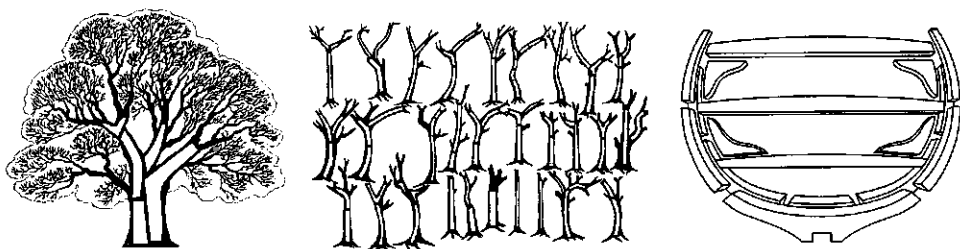
Verjonging van bomen in doornstruwelen laat zich in archieven van de Forests' in Engeland terug vervolgen tot in de 16<sup>de</sup> en 17<sup>de</sup> eeuw. Daarin wordt vaak gesproken van struwelen met doornen en hulst, waarin jonge eiken, beuken en andere soorten bomen bescherming genoten en opgroeiden<sup>215</sup>. Behalve in sleedoorn en hulst vindt in de New Forest verjonging van bomen ook plaats in heidestruiken en struwelen van gaspeldoorn (Fenton, 1948; Shaw, 1974, pers. waarn.).

Uit de hiervoor genoemde bronnen blijkt ook dat er volop verjonging van eiken en andere soorten bomen plaatsvond, terwijl grote aantallen bomen werden geveld voor de bouw van schepen, (Flower, 1980; Rackham, 1980, pg. 187, 293). Figuur 4.10.2. toont hoe uit eiken de verschillende onderdelen voor de bouw van schepen werden gehaald. De toenmalige schepen bestonden uit veel ronde onderdelen die eiken leverden die in relatief open omstandigheden waren opgegroeid. Foto 4.10.6. laat deze vormen zien bij een replica van het Nederlandse schip de Batavia. Voor de bouw van dergelijke schepen werden kromgegroeide, dikke takken gebruikt voor de spanten (knieën genoemd).

Dergelijke takken zitten vooral aan bomen met grote laag aan de stam beginnende kronen, zoals masteiken (Flower, 1977, pg. 46; zie foto 4.11.1.). Men was dus niet alleen, of juist niet in lange rechte stammen geïnteresseerd. Zowel Engeland als Nederland importeerden veel zulk eikenhout ten behoeve van de scheepsbouw uit Duitsland (Rodenwaldt, 1951; Hesmer, 1958, pg. 84; Holmes, 1975; Buis, 1985, pg. 513; Perlin, 1991, pg. 160). Het kromme eikenhout werd tezamen met de rechte stammen waaruit de planken werden gezaagd en dennenstammen die dienden voor het maken van masten, met enorme houtvloten onder Nederlandse vlag over de Mainz en de Rijn naar Nederland aangevoerd (Endres, 1888, pg. 157; Buis, 1985, pg. 879) (zie foto 4.10.7. en 4.10.8.). De vloten hadden een lengte van 300 meter, een breedte van 50 meter en een diepgang van 2,20 meter. Ruim 550 mensen navigeer-

---

215. In een inventarisatie uit 1585 van de New Forest staat: "...set with oak, holmes [hulststruweel] and thorne; set with ash, holmes and thorne; thornes, holmes and oaks (Flower, 1977, pg. 143). In een inventarisatie van de Forest of Dean uit 1680 staat te lezen: "The other parts of the Forest as well inclosed as uninclosed [d.w.z. wel of niet afgesloten voor veeweide] consists of hills bare of wood and places called Lawnes in which nevertheless there are good store of bushes and cover convenient for the growth and shelter of young timber-trees, and where within the memory of man have been store of great oaks and as good timber as in other parts of the Forest ..." (Hart, 1966, pg. 298). Zo vond een commissie in 1683 op grond van een inventarisatie dat van het onderhout in de Forest of Dean elk jaar 8.000 "cords", elk ter waarde van 8 s. gehakt konden worden: "it being in many places so thick and high as to hinder the growth of young oaks (Hart, 1966, pg. 181). Dergelijke berichten verschenen over de Forest of Dean in de 17<sup>de</sup>, 18<sup>de</sup> en 19<sup>de</sup> eeuw aan toe (Hart, 1966, pg. 62-63, 73, 79, 85, 90, 95, 100, 104, 106, 178, 180-182, 184, 186, 192, 209, 273, 308-309, 311). Ze verder voor de Forests' in Engeland: Tubbs (1964), Flower (1977, pg. 21, 28, 63-65), Rackham (1980, pg. 187, 293), Addison (1981, pg. 85).



*Figuur 4.10.2. Illustratie van hoe uit in open ruimte opgegroeide eiken, alsmede uit allerlei krom gegroeide bomen de verschillende onderdelen voor de schepen werden gehaald. Tot de belangrijkste onderdelen die met name uit de in open ruimte opgegroeide eiken werden gehaald, waren de zogenaamde knieën, de spanten van het schip (naar Stagg, 1987, pg. 24 en Miedema en Gevers, 1990, pg. 57).*

den het gevaarte dat met behulp van spaden op de stroom werd gehouden naar de stad Dordrecht, waar de vlotten werden afgemeerd<sup>216</sup> (zie foto 4.10.8.). Het hout werd ter plaatse, of in Amsterdam of de Zaanstreek voor de scheepsbouw gebruikt. Een deel ervan werd in Dordrecht verkocht aan Engeland en daarnaar vervoerd (Mantel, 1990, pg. 272).

Het beeld dat het vellen van bomen voor de scheepsbouw alle Forests' ver-



*Foto 4.10.6. De bouw van een replica van het 17<sup>de</sup> eeuwse Nederlandse koopvaardijship de "Batavia" in Lelystad, Nederland (foto F.W.M. Vera).*

216. Buis(1985, pg. 506), Van Prooije, 1990; 1992a; 1992b; 1992c), Mantel(1990, pg. 272, 279), Perlin (1991, pg. 160), Van Wijk en Allebas (1995, pg. 37-59).



Foto 4.10.7. "Het afkomen van een houtvlot, op den Rhyne, een uur boven de stad Bonn" (gravure uit 1783). Transport van hout in de vorm van een onder Nederlandse vlag voerend vlot in de 18<sup>de</sup> eeuw op de Rijn in Duitsland. De mannen in de bootjes op de voorgrond peilen de diepte van de rivier. Op de kopeinden van het vlot staan honderden mensen te wrikken om het vlot op de stroom te houden (foto archief van Dordrecht).

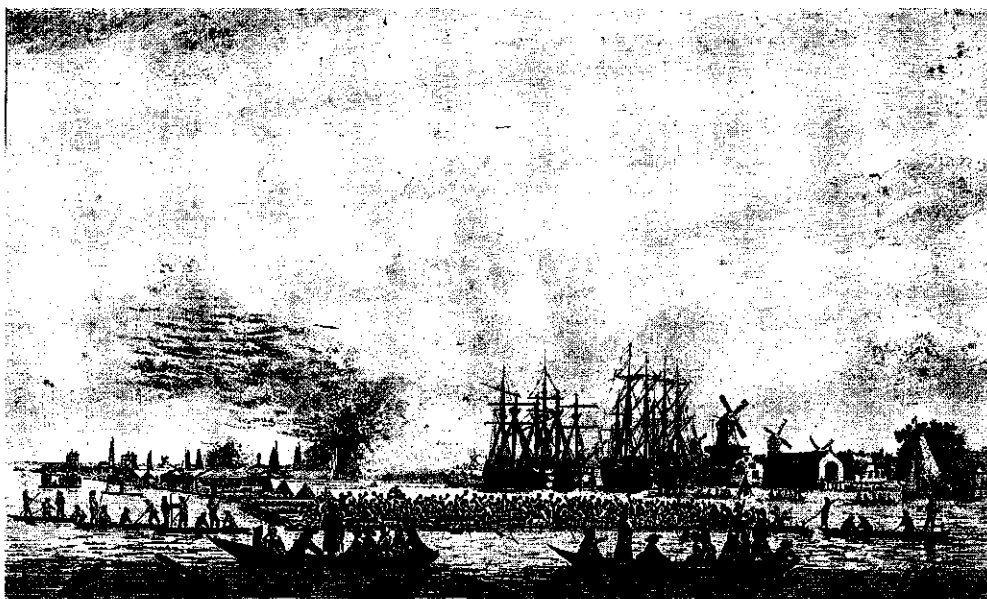


Foto 4.10.8. Aankomst van een houtvlot in Dordrecht. Daar werd het vlot gesloopt en het hout verwerkt tot schepen of verder vervoerd naar bijvoorbeeld Amsterdam of Engeland (foto archief van Dordrecht).



*Foto 4.11.2. Hakhout met overstaanders, zogenaamd middenbos in de Ardennen, Frankrijk. De overstaande bomen zijn voornamelijk eiken, de struiken voornamelijk hazelaar. De oorspronkelijk aanwezige mantelvegetatie van doornstruiken, hazelaar en jonge bomen heeft zich, mede ten gevolge van vegetatieve vermeerdering als reactie op het afhouden, ontwikkeld tot een struiketage die "onderhout" wordt genoemd. Er boven wordt een beperkt aantal overstaanders (het "grote hout") gehandhaafd, daar anders ten gevolge van schaduw het hakhout sterk achteruit zou gaan (foto F.W.M. Vera).*

hout (Hart, 1966, pg. 168). Ook uit Duitstalige gebieden zijn dergelijke berichten bekend (Hausrath, 1982, pg. 30-32; Mantel, 1980, pg. 337-339)<sup>220</sup>. Vanit een oogpunt van brandout-voorziening laat zich verklaren waarom het voor de varkensmast streng beschermde "vruchtbare hout", zoals de eikenbomen ook als "schadelijk hout" ("schedlich Holz") werden aangeduid en het onderhout als "onschedlich" (Endres, 1888, pg. 36; Gradmann, 1901, pg. 442; Hilf, 1938, pg. 133). Het is dan ook niet verwonderlijk dat uit de historische bronnen blijkt dat in de 16<sup>de</sup> en 17<sup>de</sup> eeuw, toen het hakhout met overstaanders opkwam, bossen overheersten die arm waren aan overstaande bomen. Dat veranderde in de 18<sup>de</sup> eeuw, waarover meer in de volgende paragraaf.

220. Al in 1531 werd een "Waldordnung" uitgevaardigd waarin staat: "Item nachdem in den Schlägen viel Hegereiser und etliche Bäum aufgezogen werden, die doch nicht mehr nutz sind, allein die Schläg dämpfen und das Junge Holz verderben..." Daarop werd bepaald dat nog maar 10 heesters gespaard moesten blijven bij elke hak en dat vooral de breedkronige bomen moesten worden geveld, behalve als het grensbomen waren. De foreestverordening van Neuburg uit 1577 bepaalde dat, omdat het onderhout vanwege het dichte bovenhout niet meer goed groeide, per Jauchert maar 3 tot 4 grote eiken en beuken ("geschlachte Eicken und Buchen"), 5 tot 6 middelgrote bomen voor bouw- en timmerhout en 6 tot 8 "lassreitell" moesten blijven staan. Dergelijke bepalingen werden ook elders in foreestverordeningen opgenomen (Hausrath, 1982, pg. 31).

Wat de plaats van de te sparen heesters of loten betreft was er aanvankelijk geen sprake van een echte regeling. Er kwam een "forestarius" die de te handhaven jonge bomen in het te houwen onderhoud één voor één merkte (zie Kaspers, 1957, pg. 166; Hart, 1966, pg. 95; Wartena, 1968; Buis, 1985, pg. 305). Niet alle jonge bomen moesten blijven staan. Dat houdt in dat behalve struiken, ook jonge bomen werden afgehouden. De stobben van deze bomen liepen weer uit en konden de volgende keer met de andere loten als hakhout worden afgehakt. Zodoende zijn alle soorten bomen die van oudsher werden gespaard, zoals ek, beuk, berk, es en linde mijns inziens op den duur ook deel gaan uitmaken van het hakhout<sup>221</sup>. Alle soorten bomen verjongden zich immers in dergelijke, als hakhout in exploitatie genomen struwelen, zoals we in dit hoofdstuk en in hoofdstuk 2 hebben kunnen vaststellen. Vervolgens kon verjonging van de overstaanders, behalve door het handhaven van heesters ook plaatsvinden door op een stobbe van een eik of een andere soort boom één loot te laten staan<sup>222</sup>. Die loot werd in het Nederlands "spaaertelg", in het Duits "Labreiser" en in het Engels "staddle" of "waver" genoemd<sup>223</sup>. Uit bepalingen blijkt dat men bij het aanwijzen van de te sparen telgen zich richtte op de aanwezige bomen (Hausrath, 1982, pg. 32; Mantel, 1980, pg. 396-401). Vanaf de 17<sup>de</sup> eeuw worden ook jonge bomen aangeplant. Dat heet inboeten (Flower, 1977, pg. 28; Rackham, 1980, pg. 159-160; Tack *et al.*, 1993, pg. 103). Spontane verjonging uit zaad vond in hakhout ook plaats, alhoewel ik daarover in de literatuur relatief weinig gegevens heb aangetroffen. Verjonging uit zaad van bijvoorbeeld eik is in hakhout mogelijk, maar dan alleen bij een korte rotatiecyclus (Rackham, 1980, pg. 297; zie Mantel, 1980, pg. 345, 389)<sup>224</sup>. Bij een langere cyclus ontstaat door sluiting van de pruiken op de stobben te lang te veel schaduw, waardoor de kiemplanten sterven. Zo sluiten de kronen van hakhout van hazelaar zich al in het 4<sup>de</sup> jaar en zijn in het 6<sup>de</sup> jaar licht-behoefte soorten planten vrijwel verdwenen. Jonge kiemplanten van eiken overleven enige jaren in de schaduw, maar moeten door de nieuwe houw weer in het licht komen te staan, anders sterven ze (Forbes, 1902; Rackham, 1980, pg. 80, 296-297). Bij korte cycli van 3 tot 9 jaar, zoals die in de Middeleeuwen gebruikelijk waren (Rackham, 1980, pg. 137; Buis, 1985, pg. 208; Mantel, 1990, pg. 337, 339), komen de kiemplanten "op tijd" weer in het licht te staan en kunnen dan door-groeien. Op deze wijze krijgen zij de gelegenheid om tot boven de struiken in het hakhout uit te groeien. Verjonging door afleggers is ook mogelijk geweest, aangezien alle soorten loofbomen daartoe de potentie hebben (Koop, 1987; Watkins, 1990, pg. 92). Berichten daarover in historische bronnen heb ik in de door mij geraadpleegde publicaties niet aangetroffen. Al met al zijn er maar weinig berichten over maatregelen voor de verjonging van hakhout, anders dan het overhouden van

221. Zie bijv. Cotta (1865, pg. 120-127), Trier (1952, pg. 62, 81, 90), Schubart (1966, pg. 106, 169), Evans (1992), Mantel (1990, pg. 333), Watkins (1990, pg. 82).

222. Zo werd in een verkoopcontract in 1484 voorgeschreven: "...unde schal laten stan hovetbome und lathrise, als eine gemeine wonheit ist." (Hausrath, 1982, pg. 29). Met "hovetbome" wordt bedoeld een boom die aan het hof, de curtis toebehoorde, dus het "herenhout" oftewel de boom die op grond van het "Waltrecht" was beschermd.

223. Bühler (1922, pg. 301 e.v.), Rubner (1960, pg. 40), Tubbs (1964), Flower (1977, pg. 24), Rackham (1980, pg. 147-148), Hausrath (1982, pg. 31), Buis (1985, pg. 127, 365), Mantel (1990, pg. 336, 338).

224. Zo staat in de "Bamberger Forstodnung" te lezen dat de stobbe niet hoger dan een schoen mag worden gehakt zodat kiemplanten niet te veel gehinderd worden in het opgroeien (Mantel, 1980, pg. 345).

Kiemplanten van de beuk kunnen zich op bepaalde bodems jarenlang onder een vrijwel gesloten kronendak handhaven (Kraft, 1894; Bühler, 1918, pg. 443; Vanselow, 1949, pg. 31; Dengler, 1990, pg. 64-67; Korpel, 1995, pg. 9). Zowel pas gekiemde als de al jaren onder het kronendak vegeterende kiemplanten groeien zonder problemen op als ze meer licht krijgen nadat de oude beuken boven hen zijn verwijderd (Bühler, 1918, pg. 443; Woolsey en Greeley, 1920, pg. 76; Vanselow, 1949, pg. 77; Leibundgut, 1981, pg. 18; Mayer, 1992, pg. 317-318). Dat gebeurde als men stammen in het stakenbos oogstte. Omstreeks 1740 ging men er in Hessen toe over dit proces systematisch door te voeren (Bühler, 1922, pg. 302-303; Schubart, 1966, pg. 100-103 en 125-127; Mantel, 1990, pg. 357). Men dunde het kronendak uit, door in een regelmatig patroon een deel van de staken uit het bos te vellen, waardoor de kiemplanten van de beuken in de gelegenheid kwamen op te groeien. Naarmate de jonge beuken verder opgroeiden, verwijderde men vervolgens successievelijk steeds meer oude beuken, totdat op het laatst alle staken waren geruimd en over de hele oppervlakte een nieuwe generatie beuken stond (Vanselow, 1926, pg. 76; Mantel, 1990, pg. 357). Deze wijze van oogstend verjongen staat gedetailleerd beschreven in de "Hanau-Münzenberger Forstordnung" uit 1736 (Bühler, 1922, pg. 303; Hausrath, 1945, pg. 64; Mantel, 1990, pg. 357). Die werd letterlijk overgenomen in de "Mainzer Forstordnung" die in 1744 verscheen (zie Vanselow, 1926, pg. 222 e.v. en bijlage 3). In deze verordening worden de vanouds op grond van het "Waldrecht" gespaarde eiken nog "vruchtbare" bomen genoemd, terwijl de beuken in het stakenbos onder de eiken als zaadbomen werden aangeduid. De "Mainzer Forstordnung" vormde dus in feite een voortzetting van de al eeuwen toegepaste wijze van (hakhout)exploitatie. Dat blijkt uit het feit dat men nog van veeweide in het stakenbos uitging volgens de voor het hakhout van oudsher geldende regel dat een verjongd perceel weer voor de veeweide moest worden opengesteld als de "opslag" (in dit geval dus uit zaad) boven het bereik van de bekken van het vee was uitgegroeid (zie bijlage 3). In 1774 volgde op de "Forstordnung" de "General-Verordnung", waarin werd bepaald dat wanneer de verjonging uit zaad het hoofddoel was er helemaal geen vee meer in het bos mocht worden geweid<sup>230</sup>. Dit vormde in het laagland van midden en west Europa een breuk met het verleden. Deze verordening bepaalde ook dat de omloop van het bos moest worden verlengd van 80 naar 140 jaar. Bij een dergelijke omloop is er sprake van een boombos, zoals dat tegenwoordig als opgaand productiebos bekend is. Dat type bos, waarbij de verjonging van de bomen in het bos moest plaatsvinden, ontstond mijns inziens in het laagland van midden en west Europa dus pas in de tweede helft van de 18<sup>de</sup> eeuw (Schubart, 1966, pg. 100-101). De verjonging van de bomen uit zaad werd in het laagland van midden en west Europa in relatie tot de veeweide toen het probleem, zoals het in de vigerende theorie is geformuleerd. Omdat het vee de kiemplanten in het bos vertrapte en afvrat en men de verjonging van bomen in het bos nastreefde, belemmerde het vee de verjonging van bomen en daarmee van het bos. Dat was niet het geval

230. In artikel 4. van de "General-Verordnung" voor de Spessart uit 1774 staat: "Wäre sogleich nach völlig ausgehauen und gesäuberten Schlägen auf die Wiederaufbringung eines ordentlichen Anflugs ein Hauptaugenmerck zu richten, die genaueste Heege anzulegen, alles Eintreiben des Viehes, Grasen Mähen, und überhaupt was einem Schläge nur schädlich fallen könne, schärfstens zu untersagen ..." (Vanselow, 1926, pg. 222 e.v. en bijlage 4).

indien de verjonging van bomen, zoals van oudsher het geval was geweest, **buiten** het bos in doornstruwelen in het grasland en in de mantel- en zoomvegetaties van bosschages in bosweiden plaatsvond.

In het begin van de 19<sup>de</sup> eeuw kwamen hakhout en boombos naast elkaar voor, waarbij het hakhout vegetatief en het boombos generatief werd verjongd. Voor het hakhout ging men nog steeds uit van de vanouds gehanteerde vuistregel dat een verjongend perceel voor de veeweide kon worden opengesteld als de loten boven het bereik van de bekken van het vee waren uitgegroeid. In uit zaad zich verjongende percelen mocht in het geheel geen veeweide meer plaatsvinden. De reden daarvoor was dat uit zaad opgegroeide loten, zelfs als ze hoger zijn dan tot waar de bekken van het vee kunnen reiken, nog steeds niet veilig zijn. Uit zaad opgroeide loten zijn dan nog zo dun dat de dieren ze met gemak kunnen omduwen om bij de top van de telg te kunnen komen om die af te bijten. Vanaf het midden van de 19<sup>de</sup> eeuw klonk dan ook vanuit de bosbouw steeds meer het geluid dat veeweide in bossen de verjonging onmogelijk maakte en daarom helemaal moest worden beëindigd<sup>231</sup>. De bosweide werd toen als de grootste vijand van het bos beschouwd (Landolt (1866, pg. 152)<sup>232</sup>.

De sterke afwijzing van bosbouwers van de veeweide in het bos heeft 2 verklaringen. De eerste is het verschil in groei van kiemplanten ten opzichte van de loten op een stobbe van een bepaalde boomsoort (zie Cotta, 1865, pg. 84-85). De tweede is dat de kiemplanten in het bos niet meer, zoals altijd het geval was geweest, door doornstruwelen werden beschermd.

Een loot op een stobbe bereikt de eerste jaren van de groei een veel grotere hoogte en dikte dan de spruit van een kiemplant. Zaailingen van zomer- en wintereik bereiken in het eerste jaar een hoogte van respectievelijk 20 cm en 16 cm, terwijl een loot op een stobbe van een eik ruim 2 meter, dus tenminste 10x hoger wordt en al

---

231. Over de duur van het afsluiten van het hakhout hanteerde Cotta, zoals hij zelf schreef, de algemene regel: "das Holz muß dem Maule des Viehes entwachsen sein." (Cotta, 1865, pg. 84).

Voor verjonging uit zaad meende hij daarentegen dat daarvoor de regels vanuit de bosbouwwetenschap richting gevend moesten zijn en niet wat van ouds gangbaar was. Hij schreef daarover: "Die Viehutungen bestehen in den meisten Waldungen gesetzlich oder vertragsmäßig, Zeit und Art der Schonungen sind also gewöhnlich schon dadurch bestimmt; hier ist aber nicht die Rede von dem, was Gesetze und Verträge bestimmen, sondern von der Schonungszeit, welche durch die Grundsätze der Forstwissenschaft geboten wird." (Cotta, 1865, pg. 84). In opgaand bos (door Cotta "Hochwaldungen" genoemd) van beuken, zilverdennen, haagbeuken en eiken mochten bezaaide percelen volgens Cotta gemiddeld niet beneden de 20 jaar en bos van iepen, essen en esdoorns niet beneden de 15 jaar weer voor het vee worden opengesteld. Zo'n lange periode van afsluiting zou men volgens hem niet kunnen realiseren, omdat het recht van de geërfden om in de eigen behoefte aan veeweide te voorzien een veel kortere periode voorschreef (Cotta, 1865, pg. 84-85). Zie verder Landolt (1866, pg. 49-52, 152-155, 199, 314, 390, 431-435), Gayer (1886, pg. 12-13), Bühler (1922, pg. 611), Vanselow (1926, pg. 145), Grossmann (1927, pg. 30-31, 33, 35, 38-40, 108), Meyer (1941, pg. 102-103), Schubart (1966, pg. 96), Mantel (1990, pg. 91, 182).

232. De Zwitser Landolt (1866) meende dat de weiderechten een verbetering van de bosbouw onmogelijk maakte (Landolt, 1866, pg. 49-52). Landolt ging verder dan Cotta (1865) door alle huisdieren zonder meer als schadelijk voor het bos te beschouwen (Landolt, 1866, pg. 152-155, 431-435). Hij pleitte dan ook voor de afschaffing van het weiderecht (Landolt, 1866, pg. 49-52). Het aflossen van rechten op het weiden van vee kon volgens hem gebeuren door stukken grond die geschikt zijn voor het maken van weiden van de rest van het "Wald" af te scheiden en daar weiden van te maken (Landolt, 1866, pg. 51). Hij stelde indertijd dus een ruimtelijke scheiding van functies voor.

2,5 cm dik is. Zoals uit figuur 4.13.1. blijkt, bereikt een kiemplant een dergelijke hoogte pas na 6 á 7 jaar (Turbang, 1954; Trier, 1963, pg. 179; Watkins, 1990, pg. 89; Rackham, 1993, pg. 65). Het duurt dus veel langer om kiemplanten tot boven het bereik van de bekken van het vee te laten uitkomen, dan de loten op een stobbe. Een handleiding uit Engeland uit 1609 over het telen van eiken stelde dat een met eikels ingezaaid perceel tenminste 20 jaar voor veeweide moest worden afgesloten om de spruiten buiten gevaar voor het vee te laten groeien, terwijl daarvoor bij hakhout maar 7 tot 9 jaar vereist was (Flower, 1977, pg. 28)<sup>233</sup>. Uit figuur 4.13.1. blijkt dat kiemplanten van de eik na 20 jaar tussen de 5 en 7 meter hoog zijn. De figuren 4.13.1. en 4.13.2. geven aan hoe groot het verschil in groei is tussen kiemplanten en loten op een stoel. Zoals figuur 4.13.2. weergeeft, is de hoogtegroei van een loot op een stobbe de eerste jaren veel sterker dan bij een kiemplant. Door een veel grotere hoogte (en dikte)groei, loopt een loot op een stobbe sterk uit op een kiemplant. Dat verklaart waarom Cotta (1865) stelde dat bij verjonging uit zaad de oude stelregel van dat de loten boven de bekken van het vee moesten zijn uitgegroeid niet meer voldeed<sup>234</sup>. De kiemplanten konden in die periode immers niet buiten de gevarenzone van het vee uitgroeien, terwijl ze niet door doornstruiken werden beschermd. Het verklaart ook waarom in de 16<sup>de</sup> en voorgaande eeuwen het hakhout volgens deze aloude stelregel maar 3 tot 5 jaar voor het vee werd afgesloten (zie Streitz, 1967, pg. 39; Mantel, 1980, pg. 135; Hausrath, 1982, pg. 207; Buis, 1985, pg. 50; 1993, pg. 108). In z'n relatief korte tijd bereiken de loten op een stobbe een zodanige hoogte en dikte dat ze geen gevaar meer te duchten hebben van het vee. Schade door veeweide aan kiemplanten werd in het laagland van midden en west Europa daarom pas echt actueel nadat het boombos als productiewijze van hout uit het hakhout was ontstaan. Schade aan kiemplanten door vee in een zich verjongend boombos werd in het laagland blijkens schriftelijke bronnen pas in de 18<sup>de</sup> eeuw als een probleem voor de generatieve verjonging van het bos beschouwd, nadat deze productiewijze alom werd geïntroduceerd. Vrijwel alle bepalingen van daarvoor over het regelen van veeweide in relatie tot verjonging van bos hebben daarom alleen betrekking op de vegetatieve verjonging in hakhout.

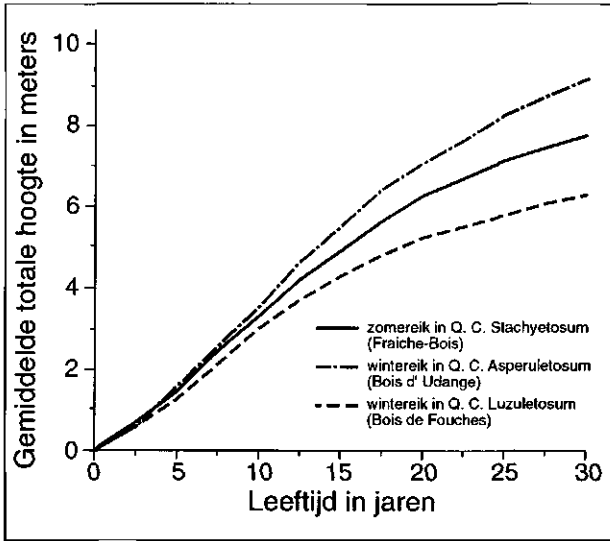
#### 4.13. De ontwikkeling van "natuurlijke" verjonging

In de 19<sup>de</sup> eeuw kwam uit de hiervoor besproken verjongingstechniek voor het boombos de zogenaamde *schermkap* voort (zie bijlage 6). Deze techniek bestaat er

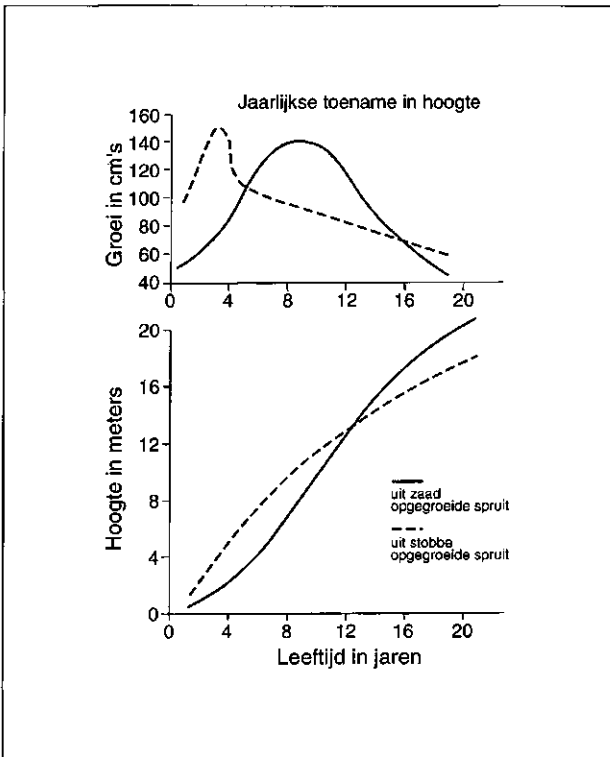
233. Het ervaringsfeit dat voor het opgroeien van eiken uit zaad een veel langere periode van afsluiten voor de veeweide nodig was leidde in de tweede helft van de 17<sup>de</sup> eeuw in Engeland tot het uitvaardigen van een serie wetten voor de afzonderlijke Forests', de zogenaamde Enclosure Acts, die bepaalden dat delen van de Forests' permanent voor de veeweide dienden te worden afgesloten om daar eiken uit zaad te kunnen laten opgroeien (Hart, 1966, pg. 169; Darby, 1970; Rackham, 1980, pg. 185; Putman, 1986, pg. 18; Tubbs, 1988, pg. 71, 76; Perlin, 1991, pg. 217). Vanwege het protest van de geërfden die de afrasteringen vernielden en hun vee in de ingezaaide delen van de Forests' stuurden, konden deze wetten uiteindelijk niet worden uitgevoerd (Hart, 1966, pg. 125, 145, 199, 209; Tubbs, 1988, pg. 74-75).

234. Cotta schreef daarover: "Die Servitute. In einem Walde, dessen Schläge die Hutungsberechtigten im sechsten Jahre des Holzalters mit dem Viehe behüten dürfen, ist in vielen Fällen der Niederwald rätlicher als der Hochwald, es sei denn, daß man die Schläge mit großen Stämmen bepflanzen wollte." (Cotta, 1865, pg. 113, paragraaf 111).





Figuur 4.13.1.  
 Hoogtegroei van kiemplanten van zomereik en wintereik in verschillende typen bos in Frankrijk (naar Turbang, 1954, pg. 104).



Figuur 4.13.2.  
 Groeicurve van zwarte els (*Alnus glutinosa*) op een goede groeiplaats. Duidelijk is te zien dat de opslag uit een stobbe, dus de vegetatieve verjonging, in de eerste jaren veel sneller groeit dan de opslag uit zaad, dus de generatieve verjonging (naar Mayer, 1992, pg. 198).

kort gezegd uit dat d.m.v. dunningen met tussenpozen van enkele jaren tot een decennium, steeds grotere gaten in het kronendak van een bos worden gemaakt. Naarmate het kronendak ijler wordt, groeien de zaailingen van de overstaande bomen steeds verder op. De naam schermkap dankt de techniek aan het feit dat na elke velling de overblijvende bomen zodanig verspreid staan dat ze een scherm

vormen. Als uiteindelijk de laatste velling, de ruiming, heeft plaatsgevonden, is alleen een "open vlakte" over met een nieuwe opgroeiende generatie bomen.

Met de schermkap lukte het uitstekend om de beuk in een beukenbos te verjongen. Het lukte echter niet daarmee de eik in een eikenbos of in een bos dat uit eiken en beuken bestond te verjongen. Pas na een aanpassing in de zin dat het kronendak van het eikenbos veel verder werd uitgedund dan bij de verjonging van de beuk gebruikelijk was, slaagde men erin ook de eik met deze techniek te regenereren<sup>235</sup>. Daarbij was nog altijd veel menselijk ingrijpen nodig, zoals bijvoorbeeld het bestrijden van andere soorten bomen, zoals de linde, de iep en de beuk, die anders de eik wegconcurrerden<sup>236</sup>. Verwarrend is dat deze techniek, evenals het uitstoeven van stobben in hakhout "natuurlijke" verjonging wordt genoemd<sup>237</sup>. Nu hakhout als vorm van exploitatie in de bosbouw sinds de 19<sup>de</sup> eeuw niet of nauwelijks meer wordt uitgeoefend, wordt "natuurlijke" verjonging gedefinieerd als: *een verjonging met kiemplanten die opkomen uit zaad dat door de bomen die het kronendak vormen is uitgezaaid* (Bühler, 1922, pg. 257; Dengler, 1990, pg. 47). Maatregelen als bodembewerking of bestrijding van ongewenste kruiden, struiken en bomen maken deel uit van de "natuurlijke" verjonging. Cotta (1865) maakte een onderscheid tussen de door menselijk ingrijpen bewerkstelligde "kunstmatige" en "natuurlijke verjonging" enerzijds en de verjonging zoals die zonder enig menselijk toedoen in de wildernis zou plaatsvinden anderzijds<sup>238</sup>. Dat noemt hij "Holzwildwuchse". Na Cotta (1865) maakt men dat onderscheid tussen "natuurlijke" verjonging en de "van nature in de wildernis optredende" verjonging niet meer. Beide vormen van verjonging duidt men met "natuurlijke verjonging" aan<sup>239</sup>. Dat is uiterst verwarrend, omdat het suggereert immers dat de "natuurlijke verjonging

235. Zie Bühler (1922, pg. 310, 312, 331), Vanselow (1926, pg. 63, 87-88), Hausrath (1945, pg. 76), Krahl-Urban (1959, pg. 146 en zie bijlage 5).

236. Zie Bühler (1922, pg. 218, 295 e.v.), Vanselow (1926, pg. 27), Tangermann (1932), Hess (1937), Turbang (1954), Hesmer (1958, pg. 261), Krahl-Urban (1959, pg. 214), Nüßlein (1978), Klepac (1981), Evans (1982), Tendron (1983, pg. 57-63), Rauš (1986), Dengler (1990, pg. 274).

237. Zie Cotta (1865, pg. 2), Landolt (1866, pg. 197), Gayer (1866, pg. 32, 43, 68), Bühler (1922, pg. 257), Vanselow (1949, pg. 17), Dengler (1990, pg. 47).

238. Cotta schreef daarover: "Bei dem Waldbau ist es nicht notwendig, wie bei dem Feldbau, daß man allezeit vorher säen oder pflanzen muß, um zu ernten; sondern es läßt sich die Ernte auch so betreiben, daß der Wiederwuchs des Holzes eine natürliche Folge davon wird, indem man durch richtige Bewirtschaftung die an vorhandenem Holze in Thätigkeit schon begriffen Naturkräfte nach seinen Zwecken so leitet und durch Hinwegräumung der Hindernisse so unterstützt, daß der Wiederwuchs durch die freie Wirkung der Natur erfolgt. Diese Art der Holzerziehung nannte man früher die *n a t ü r l i c h e H o l z z u c h t*." Hier stellte man die kunstliche zur Seite und verstand darunter den Holzanbau durch Ausstreuung des Samens von Menschenhänden und durch Pflanzung sowohl mit Wurzeln als ohne Wurzeln (durch Stecklinge) und durch Ableger. Die *n a t u r l i c h e* und die *k u n s t l i c h e* Holzzucht standen sonach den *H o l z w i l d w a c h s e* gegenüber wo Holz ohne alles menschliches Zuthun wächst, mithin auch solches, das unseren Zwecken oder unserem Nutzen nicht entspricht." (Cotta, 1865, pg. 2). Opmerkelijk daarbij is dat Cotta stelde dat de wijze van verjongen en opgroeien van bomen in de wildernis niet beantwoordt aan de doelen die men stelt aan het gebruik van hout. M.a.w. de "natuurlijke" verjonging doet dat wel. Het is dus een louter uit een oogpunt van nut en gebruik voortgekomen techniek.

239. Zo schreef Vanselow (1949) in zijn boek "Theorie und Praxis der natürlichen Verjüngung im Wirtschaftswald" over verjonging in het bos: "Ist diese Lebensgemeinschaft naturgemäß und befindet sich in ungestörter Entwicklung, im biologischen Gleichgewicht, so ist die natürliche Verjüngung eines solchen Waldes eine Selbstverständlichkeit, genau so, wie der Wald sich →

ging" een proces is dat zich voltrekt in de vrije natuur<sup>240</sup>. Dat is dus niet het geval.

De oorzaak van het aanvankelijke falen van de "natuurlijke" verjonging van de eik met behulp van de schermkap is de grotere lichtbehoefte van de eik in vergelijking met bijvoorbeeld de beuk (Vanselow, 1926, pg. 63, 87-88; Krahl-Urban, 1959, pg. 146). Onder een scherm waar beuken goed opgroeien krijgen jonge eiken te weinig licht om dat te kunnen doen. Een gedetailleerde beschrijving van deze techniek van "natuurlijke" verjonging met alle problemen die dat voor de verjonging van de eik opleverde staat vermeld in bijlage 5.

De lichtbehoefte van de eik is ook de oorzaak dat deze, in tegenstelling tot de meer schaduw-verdragende beuk, niet met behulp van de zogenaamde plenterkap in een eikenbos of in een bos waarin eik met beuk gemengd voorkomen kan worden verjongd (Bühler, 1922, pg. 566; Boden, 1931; Seeger, 1938; Dengler, 1990, pg. 294). Ook dit is een vorm van "natuurlijke" verjonging van bos die in de 19<sup>de</sup> werd ontwikkeld. Hij ontstond uit het her en der weghakken van één of enkele bomen, waardoor een gaten in het kronendak ontstaan, waarin vervolgens spontaan jonge bomen opgroeien uit zaad van soorten uit de omgeving van het gat. De plenterkap is een techniek die wordt gebruikt om bossen die uit schaduw-verdragende boomsoorten als beuk, fijnspar (Picea abies) en zilverden (Abies alba) bestaan te verjongen. Een meer uitgebreide uiteenzetting over deze techniek staat in bijlage 6.

Uit een combinatie van de scherm- en plenterkap werd de femelkap ontwikkeld. Ook met deze techniek kunnen beukenbossen zonder problemen worden verjongd, maar, eikenbossen of bossen van eik en bijvoorbeeld beuk niet. De eik heeft bij deze techniek ook veel extra hulp nodig, omdat de kiemplanten zich anders niet kunnen

Jahrtausende lang als Urwald erhalten und verjüngt hat." (Vanselow, 1949, pg. 17). Zie verder in Landolt (1866, pg. 197), Gayler (1886, pg. 32, 43, 45, 68), Forbes (1902), Morosow (1928, pg. 71), Vanselow (1949, pg. 17), Dengler (1990, pg. 47).

240. Zo noemde Forbes (1902) natuurlijke verjonging (natural regeneration): "Simply the germination of the seeds which fall from mature trees, and their development into saplings and trees (Forbes, 1902, pg. 239). Verderop in zijn artikel zegt hij: "Where natural regeneration is entirely left to Nature, as in the case of large forests or waste land ungrazed by domestic animals,..." (Forbes, 1902, pg. 243). Op diezelfde pagina schreef hij ook: "South America has many large tracts covered by virgin coniferæ forests holding undisputed possession of the soil. All these, and many others existing in various parts of the world, are entirely the result of natural regeneration,..." (Forbes, 1902, pg. 243). Nog weer verder in de publicatie staat vervolgens: "...and that millions of seedlings should be allowed to perish, year after year, in our woods, for want of a little assistance. To leave everything to natural regeneration would undoubtedly be a mistake,..." (Forbes, 1902, pg. 245). In het eerste citaat omschreef Forbes de natuurlijke verjonging, zoals die in de strikt bosbouwkundige betekenis *sensu* Bühler (1922, pg. 257) en Dengler (1990, pg. 47) wordt gebruikt. In het tweede citaat maakte hij duidelijk een onderscheid tussen natuurlijke verjonging in de natuur, waarbij hij bovendien aangeeft dat die situatie ontstaat door uitsluiting van vee en natuurlijke verjonging die niet in de natuur plaatsvindt. In het derde citaat staat natuurlijke verjonging voor verjonging in de ongerepte natuur terwijl in het vierde citaat natuurlijke verjonging staat voor spontane verjonging, d.w.z. verjonging zonder menselijk ingrijpen. Al met al heeft natuurlijke verjonging in dit artikel 3 verschillende betekenissen die door elkaar heen worden gebruikt, waardoor de suggestie wordt gewekt als zou de natuurlijke verjonging in bosbouwkundige betekenis, dus *sensu* Bühler (1922, pg. 257) en Dengler (1990, pg. 47) het equivalent zijn van verjonging in de vrije natuur, hetgeen dus niet het geval is. Ook Harmer (1994a) merkte op dat het gebruik van het begrip "natuurlijke verjonging" in feite niet betekent wat het suggereert.

handhaven ten opzichte van meer schaduw-verdragende soorten als de beuk. Een uitgebreide weergave van deze techniek staat in bijlage 7.

De ontwikkeling van de "natuurlijke" verjonging toont aan dat de eik veel menselijke hulp nodig heeft om zich in bossen te kunnen verjongen. Zonder die hulp is dat voor de eik onmogelijk. Uit de ontwikkeling van het boombos uit het hakhout via stakenbos is ook gebleken dat de hazelaar zich niet in een boombos kan handhaven, vanwege de schaduw die het gesloten kronendak werpt (Schubart, 1966, pg. 168)<sup>241</sup>. De hazelaar die eeuwenlang talrijk aanwezig was geweest in de struiketage van het middenbos of als hakhout verdween, terwijl volgens de vigerende theorie deze soort een struiklaag zou hebben gevormd in het oorspronkelijk in midden en west Europa aanwezige natuurlijke bos.

#### 4.14. Veeweide en de verwoesting van het bos

Auteurs uit de 20<sup>ste</sup> eeuw stellen op grond van de vigerende theorie dat de oorspronkelijke begroeiing in het laagland van midden en west Europa een gesloten bos was. Op grond daarvan stellen zij dat alle maatregelen die vanaf de 13<sup>de</sup> eeuw verschenen om de veeweide te regelen op één lijn met die welke in de 19<sup>de</sup> eeuw werden afgekondigd om de kiemplanten in een boombos te beschermen. Zij zouden **allemaal** tot doel hadden zaailingen in het opgaande bos te beschermen<sup>242</sup>. Op deze wijze extrapoleren zij de generatieve verjonging van gesloten bossen door zaailingen naar de Middeleeuwen toe. Dat doet men ook met het boombos zelf, met als conclusie dat in de nog ongerepte delen van Europa die tot "forestes" werden uitgeroepen en waar de veeweide in de loop der tijden werd geregeld, oorspronkelijk gesloten bossen waren. Zo stelde Bühler (1922) bijvoorbeeld: "Die Verwüstung" der Wälder ist am zahlreichen Orten im Mittelalter verboten gewesen. Da diese Verwüstung durch das Weidevieh geschah, wurde allenthalben die Waldweide geregelt." (Bühler, 1922, pg. 300). Als additionele aanwijzing voor de hiervoor genoemde hypothese ziet men de bepalingen voor het handhaven van vruchtbare bomen die tot in de vroege Middeleeuwen teruggaan. Zij worden de facto beschouwd als een maatregel voor verjonging in de vorm van de schermkap. De maatregelen voor de veeweide waren volgens deze opvatting additioneel en dienden om de zaailingen in het gesloten bos te beschermen<sup>243</sup>.

Zoals we in dit hoofdstuk hebben kunnen vaststellen hebben de bepalingen van

---

241. In 1759 werd daarover met betrekking tot het bos van de stad Göttingen opgemerkt: "Häselnholtz findet sich auf dem Walde genug, das Haseholtz vergeht aber von selbst, wenn der Hey 16-18 Jahre alt wird und Büche und anders hartes Holtz die Haselbüsche überwächst, wodurch denn kommt, daß z. Zt., wenn ein Strich Holtz haubar ist, gar kein Haselholtz mehr darauf zu befinden ist" (Schubart, 1966, pg. 168).

242. Zie Bühler (1922, pg. 258, 300, 301, 339), Vanselow (1926, pg. 7, 26, 59, 64; 1949, pg. 17, 79), Grossmann (1927, pg. 108, 116), Meyer (1931, pg. 345, 386, 442), Hausrath (1982, pg. 33, 206-209), Hesmer (1958, pg. 90, 454), Streitz (1967, pg. 53-54, 68-69), Hesmer en Schroeder (1963, pg. 151-153), Mantel (1980, pg. 91-92, 116), Buis (1985, pg. 40, 51, 105, 113, 179, 273).

243. Zie: Bühler (1922, pg. 301, 309), Vanselow (1926, pg. 26, 59, 79), Meyer (1931, pg. 345, 386, 442), Hess (1937), Hausrath (1945, pg. 33, 206-209), Hesmer (1958, pg. 90, 260, 454), Rubner (1960, pg. 38), Hesmer en Schroeder (1963, pg. 152-153, 173), Schubart (1966, pg. 15), Streitz (1967, pg. 53-54, 68-69, 155), Buis (1985, pg. 40, 51, 105, 113, 179), Dengler (1990, pg. 291).

voor 1700, waarop men zich baseert, **allemaal** betrekking op het beschermen van pas gehouwen hakhout en daarnaast op het beschermen van kwekerijen voor jonge boompjes, de zogenaamde kampen. Alleen de bepalingen over de veeweide van ca. na 1700 hebben betrekking op verjonging van bomen d.m.v. zaailingen in een bos.

Ook beschouwt men het lukraak hakken van hout, dat in de loop van de 15<sup>de</sup> eeuw door bepalingen werd verboden, als een vorm van exploitatie die analoog is aan het plenteren en daarom automatisch tot "opslag", tot verjonging van bomen heeft geleid (zie Vanselow, 1926, pg. 58). Zoals we eerder constateerden werd met "opslag" het uitstoelen van de stobben bedoeld en niet het opkomen van kiemplanten. Het her en der hakken van hout betrof het hakken van de loten op stobben die verspreid in het "Wald" stonden. Het links en rechts hakken van hout waarvan in de vroegste bepalingen over de veeweide sprake van is, had mijns inziens betrekking op het lukraak houwen van loten van stobben in de wildernis. De her en der verspreid staande uitstoelende stobben waren een gemakkelijke prooi voor het aanvankelijk vrij in het "Wald" rondlopende vee. De opslag kon daarom niet effectief worden beschermd tegen de vraat aan de jonge loten. Zoals we in de vroegste bepalingen over de veeweide lazen, was juist het effectief kunnen beschermen van uitstoelende stobben tegen vee één van de belangrijkste redenen om het hakken van loten op stobben te reglementeren in de vorm van het percelleren van hakhout en het periodiek voor de veeweide afsluiten met heiningen en aarden wallen. Alleen zo was een effectieve bescherming van de jonge loten tegen het vee mogelijk. Zo ontstond, zoals we eerder constateerden, het "moderne" hakhout.

Zoals we eerder vaststelden, beschouwde men in de 19<sup>de</sup> en 20<sup>ste</sup> eeuw de veeweide als de factor die de bossen had verwoest. Dat is begrijpelijk als men de verhalen in ogenschouw neemt die in die tijd de ronde deden over veeweide (Mantel, 1990, pg. 425). De toename van de bevolking en een toename van de behoefte aan brandhout en weidegrond leidden tot een enorme druk op hakhout en bosweiden. Volgens schriftelijke bronnen had overal in het laagland van midden en west Europa kreupelhout, grasland, heide, brem, jeneverbessen doornstruiken en stuifzand de plaats ingenomen van de oorspronkelijk aanwezige bossen<sup>244</sup>. De foto's

---

244. Één van deze berichten dateert uit 1839 en gaat over de toestand van het Graafschap Mark in Duistland. Het bericht is van Pfeil en luidt: "Durch unregelmäßige Benutzung, ganz vorzüglich aber durch Mangel an Schonung, da die Markegenossen überall gemeinschaftlich hüteten und keine Einschonungen duldeten, waren schon in der Zeit, als Friedrich d. Gr. die Regierung antrat, die Gegend von Holz entblößt und die kahlen Berge brachten wenig mehr als einige verkrüppelte Sträucher, Heidekraut und Ginster. Ein starkes Streurechen und Plaggenhauen, um den sehr vernachlässigten Ackerbau zu erhalten, brachte den noch bestandenen Boden sehr herunter. Nicht weniger waren auch die Communalforsten verwüstet, da auch hier dieselben Uebel stattfanden und besonders nordwärts der Ruhr, wo die weiderechtigkeiten größtentheils nicht dem Grundbesitzer, sondern Fremden zugehörten, gar keine Schonung statt fand." (Hesmer, 1958, pg. 93-94). Een statistiek uit 1843 toont aan dat toen op de Veluwe 11.000 ha aan stuifzanden aanwezig was (Van der Woud, 1987, pg. 214). Zie verder: Hobe (1805, pg. 14, 28-29, 74-112, 124), Landolt (1886, pg. 152, 431-435), Gayer (1886, pg. 13), Bühler (1922, pg. 264, 300, 610), Vanselow (1926, pg. 23), Grossmann (1927, pg. 83), Hausrath (1945, pg. 208-209, 257-259, 291), Rodenwaldt (1951), Reed (1954, pg. 81, 92, 94), Hesmer (1958, pg. 56, 57, 77, 91 e.v.), Hesmer en Schroeder (1963, pg. 102, 130-133), Streitz (1967, pg. 38, 75, 156), Holmes, 1975; Tendron (1983, pg. 9, 26), Buis (1985, pg. 63-64, 173, 286, 369 e.v., 521), Mantel (1990, pg. 424-425, 439).



Foto 4.14.1. Koeien op de heide in Drenthe, Nederland. Op die rond de boerderij na, zijn bomen en struiken ten gevolge van overexploitatie vrijwel helemaal verdwenen, waardoor uitgestrekte heidevelden zijn ontstaan (foto Drents museum).

4.14.1. en 4.14.2. geven een beeld van deze verwoesting. Dat men veeweide voor de verwoesting verantwoordelijk hield is niet verwonderlijk als men de veedichtheden en biomassa in ogeschouw neemt die in de literatuur staan vermeld. Zo liepen in 1784 in Pruisen op 100 ha bos 19 paarden, 53 stuks rundvee en 215 schapen rond [319 kg/ha] (Mantel, 1990, pg. 425)<sup>245</sup>. Een oorkonde uit 1664 meldt dat in het Forêt de Fontainebleau door de gerechtigden uit 2.154 huishoudens uit 17 gemeenschappen in totaal 10.381 runderen en 6.367 varkens in het ca. 14.000 ha grote gebied werden geweid [259 kg/ha] (Tendron, 1983, pg. 23). Bovendien mochten de gerechtigden er ook eikels en beukenootjes en andere vruchten verzamelen en strooisel winnen. Toen de berechtiging in het Bramwald in Duitsland in 1870 eindigde, liepen daar op 1800 ha, 1.700 stuks rundvee, 3.880 stuks varkens en 17.500 schapen [719 kg/ha] (Krahl-Urban, 1959, pg. 21). In een bepaald terrein in Hessen in Duitsland ter grootte van 2.409 ha liepen in de 19<sup>de</sup> eeuw 15.100 schapen [250 kg/ha] (Gothe, 1949) en in een gebied in het westen van Zwitserland werden 135 koeien en 155 paarden op 250 ha geweid [344 kg/ha] (Meyer, 1941, pg. 125). Bovendien vond er naast de gerechtigde ook ongerechtigde, dus illegale weide plaats. De werkelijke dichtheden waren dus hoger dan wat uit officiële cijfers naar

245. De aantallen dieren zijn omgerekend naar kilogrammen biomassa/ha, waarbij de volgende gewichten zijn gehanteerd: 1 schaap 40 kg; 1 koe 350 kg; 1 paard 250 kg; 1 varken 70 kg (mond. med. S.E. van Wieren). De varkens zijn bij de vergelijking buiten beschouwing gelaten, aangezien zij slechts enkele weken tot 4 maanden in het woud werden geakerd. Het overige vee liep daar aanvankelijk het hele jaar door (Hesmer en Schroeder, 1963, pg. 104; Ten Cate, 1972, pg. 130, 206).



Foto 4.14.2. Woestijnvorming in Nederland, Drenthe, ten gevolge van roofbouw. Tegenwoordig worden deze door niet-duurzaam gebruik van de natuur ontstane stuifzanden natuurgebieden genoemd (foto F.W.M Vera).

voren komt (Hesmer, 1958, pg. 391; Peters, 1992), maar zelfs de geopperde cijfers zijn zéér hoog voor een "bos" situatie.

Door ontwikkelingen in de landbouw, zoals de teelt van klaver, de veredeling en vermeerdering van bepaalde grassoorten en het op grote schaal introduceren van de aardappel, kwam in de 18<sup>de</sup> en 19<sup>de</sup> eeuw een einde aan de veeweide in de niet-in-cultuur gebrachte gronden. Zonder die doorbraak in de landbouw en de druk van al diegene die zich voor de houtvoorziening verantwoordelijk voelden, was dat niet gebeurd, omdat het tot veeweide gerechtigd zijn eeuwigdurend was. Ten gevolge van de veranderingen in de landbouw konden meer stuks vee op een kleiner areaal worden gehouden<sup>246</sup>. De teelt van het veevoer in de vorm van grasland en aardappelen maakte meer stalvoeding mogelijk dan tot dan toe gebruikelijk was. Met aardappels konden meer mensen met een bepaalde oppervlakte worden gevoed dan met varkens die op de eikels werden gemast. Bovendien

246. Hobe (1805) schetste uitgebreid de voordelen van de verbouw van klaver voor het vee. Over diegenen die nog steeds de oude wijze van veeweide beoefenden schamperde hij: "Bey allen Vortheilen, welche ich aus der Landwirtschaft zog, und wenn ich auf dem Gute geblieben wäre, noch mehr hätte ziehen können, jemehr durch ordentliche Eintheilung und herumdüngen die Ländereyen in Stand gekommen wären, stutzen doch nur meine Nachbarn, und ausser einigen Wenigen blieben sie den ihrer alten schlechten Wirtschaft, kehrten sich an keinen Kleebau, trieben ihr Vieh in's Holz, auf magere ausgehungerte Felder. Denn wenn das Land 5 Jahr genutzt worden, dann bleibt es wieder liegen, und treibt oft nur mageres Gras, die sogenannte Hudeblume..." (Hobe, 1805, pg. 134).

konden ook de varkens met aardappels worden gevoerd. De opbrengsten konden nog weer worden verhoogd door de invoering van de kunstmest. Ten gevolge van al deze ontwikkelingen ontstond een alternatief voor de bosweide, zodat de beëindiging van de berechtiging in de bossen kon worden gerealiseerd<sup>247</sup>.

Deze nieuwe wijze van intensieve landbouw werd in de 18<sup>de</sup> gepropageerd door de fysiocraten die vonden dat grond de primaire productiefactor, landbouw de enige vorm van productie en boeren de enige productieve bevolkingsgroep waren (Buis, 1985, pg. 520-521, 590; Van der Woud, 1987, pg. 536). Zij beijverden zich voor het opheffen van de beperkingen die van oudsher door de landsheren [de overheid] op basis van het "ius forestis" aan de landbouw werd opgelegd, zoals het verbod op het rooien van bomen. Hun motto was "laissez faire et laissez passer." Zij bepleitten het opheffen van de marken en het verdelen van de gemeenschappelijke gronden onder de leden van de markgenootschappen. Dat zou de productie van de landbouw ten goede komen, omdat elke individuele boer zich tot het uiterste zou inspannen om het maximale uit de grond te halen. Hij had dan immers zelf profijt van zijn inspanningen en niet, zoals in het geval van gemeenschappelijk eigendom, de andere gerechtigde gebruikers.

De opheffing van het gemeenschappelijk eigendom en de verdeling van de gemeenschappelijke gronden kreeg in de loop van de 18<sup>de</sup> en 19<sup>de</sup> eeuw zijn beslag (Hobe, 1805, pg. 113; Grossmann, 1927, pg. 29; Buis, 1985, pg. 389, 520-521, 590; Mantel, 1990, pg. 179, 182). Daarbij vond ook de scheiding van functies plaats tussen weide en houtteelt, waar tegenwoordig nog steeds sprake van is. Bepaalde gronden kregen als functie de weide en andere de functie van houtproductie. Op die scheiding was destijds vanuit de bosbouw al enige tijd sterk aangedrongen<sup>248</sup>. Bosweiden en hakhout werden zodoende enerzijds omgezet in graslanden en open akkerland voor de teelt van hakvruchten en granen en anderzijds tot gesloten bossen. Waar voorheen de varkens op de vruchten van akerbomen werden geakerd, namelijk op de "acker", werden de akerbomen, de eiken, gerooïd (zie foto 4.13.3.) waarna vervolgens aardappelen, hakvruchten, als varkensvoer geteeld; op de "acker" dus. Op deze wijze veranderde de "acker" van een stuk niet-in-cultuur gebrachte wildernis met "vruchtbare" bomen in het open veld met hakvruchten van tegenwoordig<sup>249</sup>.

247. Zie: Hobe (1805, pg. 87, 106-107, 118-119, 126-130, 134-137), Hermann (1915), Grossmann (1927, pg. 33), Meyer (1931, pg. 349, 439), Rodenwaldt (1951), Schubart (1966, pg. 69, 100), Streitz, 1967, pg. 55, 69 e.v.), Musall (1969, pg. 176-181), Buis (1985, pg. 775; 1993, pg. 151, 181), Slicher van Bath (1987, pg. 31), Mantel (1990, pg. 68, 90, 182, 433), Bieleman (1992, pg. 130).

248. Zie Grossmann (1927, pg. 31, 33, 35, 40, 101, 108; Vanselow (1926, pg. 145), Meyer (1941, pg. 103), Hesmer (1958, pg. 85, 135, 159-160, 391), Schubart (1966, pg. 96), Buis (1985, pg. 391-392, 404, 409, 413, 418, 603), Mantel (1990, pg. 65, 91).

249. Meyer (1931) riep over de opkomst van de aardappel uit: "...tatsächlich ist der Eichwald der Erdäpfeln gewichen! Der einheimische Baum einem exotischen Kraut!" (Meyer, 1931, pg. 439). Zie verder Hobe (1805, pg. 100-107), Vanselow, (1926, pg. 40, 109, 148), Meyer (1931, pg. 362, 439), Hesmer (1958, pg. 327), Schubart (1966, pg. 100), Streitz (1967, pg. 30, 48), Buis (1985, pg. 391, 404, 604; 1993, pg. 150), Dengler (1990, pg. 299), Mantel (1990, pg. 91, 368, 378, 434-435 e.v.), Jahn (1991, pg. 386).





Foto 4.14.3. Het rooien van de "akerbomen" op de "acker", nadat de eiken en andere "vruchtbare" bomen hun betekenis voor de varkensmast hadden verloren ten gevolge van de opkomst van de aardappel. Nadien werden er op de "acker" hakoruchten verbouwd (illustratie van Andrews, 1853, ontleend aan Darby, 1970, pg. 201).

#### 4.15. Conclusies en synthese

In dit hoofdstuk wordt stil gestaan bij het gebruik van de wildernis vanaf de Vroege Middeleeuwen, de veranderingen die daardoor zijn opgetreden in de wildernis en de begrippen die daarbij door de mens werden gehanteerd. Bezien is hoe het gebruik is veranderd en hoe in samenhang daarmee begrippen een andere betekenis hebben gekregen. De belangrijkste bevindingen en de toelichting daarbij worden hierna gepresenteerd.

- Uit de betekenis van de begrippen *silva*", "forest", "forêt", "Forst", "Wald", "woud", "bos", "Busch", "wood" in de context waarin deze begrippen in de Middeleeuwen worden gebruikt blijkt dat ze toen niet de betekenis hadden van gesloten bos was.

Het gemeenschappelijke van al deze begrippen is het in gebruik nemen van de wildernis. Het waar was het "forestis" (Duits: "Forst"; Frans: "forêt"; Engels: "forest" en Nederlands: "foreest", "voorst" en "vorst") en het "Wald". Het "forestis" was een juridisch begrip om aan te geven dat op het "Wald" rechten van de koning van toepassing waren die samenhangen met het gebruik. Het "Wald" was het niet-in-cultuur gebrachte dat tot "forestis" werd verklaard. Het "forestis" omvatte behalve "Wald" ook water. Het "Wald" was het niet-in-cultuur gebrachte land dat behalve bossen ook uit boomloze hoogvenen en graslanden bestond. Het "Wald" was dus geen bos in de moderne betekenis van het woord. De/het bossch (Duits:

“der Busch”; Engels “bush”), het hout (Saksisch/Duits: “holt”, Holt”, “Holtz”; Frans: “bois”; en Engels: “wood”) en de “weide” (Saksisch/Duits “waydt”) maakten deel van uit van het “Wald”, dat uit een parkachtig, begraasd landschap bestond van bosschages, graslanden en venen. Het hout kwam uit de bosschages en de “weide” (het loof, de eikels, het gras en de kruiden) uit het grasland en de bosschages.

Bij begrippen als “holt” en “acker” werd het gebruik richtinggevend voor de benaming. Het *waar* en *wat men daar bemachtigt* werden synoniem. Zo haalde men het “holt” in het “holt” en werden de varkens gemest op de “akers” of op de “ackers” (dus op de eikels) op de “acker”, d.w.z. de plaats waar de “akerbomen”, de eiken groeiden. Het mesten van de varkens heette “ackeren” of “akeren” en dat gebeurde in het “forestis” of het “Wald”.

- Al deze begrippen hadden betrekking op de ongecultiveerde wildernis die blijkens het totale palet aan gebruik dat plaatsvond bestond uit een mozaïek van uit graslanden, struwelen, bomen en bosschages.

Uit de wildernis (het “forestis”, “het Wald”) werd o.a. brand- bouw- en geriefhout gehaald, er werd turf en metalen gewonnen, vee geweid, voederloof gesneden, honing gewonnen en er werden varkens geakerd. Het gebruik viel onder het “ius forestis”, ook het “woudrecht” of “waltrecht” genoemd, en werd vastgelegd in allerlei regelingen. De oorsprong van het begrip forestis is juridisch. Het diende om de rechten van de koning te regelen. Met het “forestis”-begrip verband houdende begrippen kregen tevens een juridische betekenis, omdat ze ook betrekking hadden op de wildernis die door de koning tot zijn “forestis” was verklaard. Bepaalde vormen van gebruik van de wildernis kon de koning op grond van het forestis zijn van de wildernis tot zijn privilege verklaren. Dat gebeurde bijvoorbeeld met de jacht op bepaalde diersoorten, die daardoor het koninklijke jachtwild werden, zoals bijvoorbeeld het edelhert, de wisent en het oerrund.

- De oudste regelingen voor de veeweide in de wildernis van voor 1300 hadden betrekking op het verlenen van toestemming voor het gebruik van de wildernis en de betalingsregelingen daarbij. Zij regelden niets over het in stand houden van de wildernis.

De regelingen van voor 1300 hadden alleen betrekking op het akeren van varkens. Van regelingen voor het weiden van runderen, schapen, paarden, geiten en schapen was toen nog geen sprake. Deze regelingen geven geen enkele aanwijzing over het eventueel optreden van een retrogressieve successie van oorspronkelijk aanwezig bos tot grasland en heide.

- De regelingen over de veeweide van na 1300 tot rond 1800 gaan allemaal over het beschermen van de vegetatieve vermeerdering, de opslag op de stobben van afgehouden struiken en bomen, en de gespaarde jonge bomen, die **buiten** het bos in doornstruwelen opgroeiden.

De regelingen voor bijvoorbeeld het rundvee hadden betrekking op doornstruwelen, waarin kiemplanten van bomen opkwamen, die in gebruik werden genomen

als hakhout. In de oudste regelingen worden die struwelen aangeduid met begrippen als "voorhout", "onderhout", "onderbusch" en "nederwilt". Deze begrippen geven aan dat het om mantelvegetaties van bosschages ging. Aanvankelijk worden jonge bomen die door het hakhout zijn komen vrij te staan nog als zodanig genoemd.

- Uit de teksten van de regelingen blijkt dat de verjonging van bomen zich voltrekt met begrazing en dat niet werd gereguleerd ten behoeve van de generatieve verjonging, maar slechts ten behoeve van de vegetatieve verjonging.

De historische gegevens tonen aan dat in de laatste wildernissen in het laagland van midden en west Europa, de "forestes", het proces van de generatieve verjonging van bomen plaatsvond in doornstruwelen. De schriftelijke bronnen tonen bovendien aan, dat deze wijze van generatieve verjonging de hele historie door plaatsvond in aanwezigheid van zelfs zeer hoge dichtheden aan grote herbivoren. De kiemplanten van bomen en struiken waren van nature zeer goed beschermd door doornstruiken. Zij konden opgroeien bij een biomassa per ha aan herbivoren die tot 40 keer hoger was dan die welke tegenwoordig op grond van de vigerende theorie over bossen voor een succesvolle verjonging van bomen noodzakelijk worden geacht.

- Het vee werd pas bedreigend, nadat de mens door het hakken van doornstruwelen ten behoeve van het winnen van brandhout, de kiemplanten aan de bekken van de grote herbivoren blootstelde.

Het verdwijnen van bomen en struiken is een gevolg geweest van het houwen van doornstruiken als hakhout en het onvoldoende beschermen van daardoor vrijgekomen jonge bomen. Deze vorm van exploitatie heeft in combinatie met de exorbitant hoge veedichtheden in de 18<sup>de</sup> en 19<sup>de</sup> eeuw geleid tot het over grote oppervlakten verdwijnen van bomen en struiken. De verwoesting van de oorspronkelijk aanwezige vegetatie is dus in eerste instantie het gevolg geweest van overexploitatie en rooibouw door de mens.

- Een veranderde vraag naar hout leidde in de 18<sup>de</sup> eeuw tot de ontwikkeling van het boombos waarin de verjonging van bomen in het bos zelf werd nagestreefd. Grote oppervlakten aanéengesloten boombos zijn dan ook pas na 1700 tot ontwikkeling gekomen.

De veranderde manier van houtproductie was een reactie op een verandering in de vraag naar hout. Men wilde dikker hout, waarvoor dikkere, dus oudere stammen nodig waren. Deze verandering in de vraag initieerde vervolgens langere omlopen van stammen. Als gevolg daarvan ontstond het stakenbos en vervolgens daaruit het moderne boombos. Beide typen werden dus in feite uit de hakhoutcultuur ontwikkeld. Omdat bij de langere omlopen de vegetatieve vermeerdering uit de stobbe in ieder geval bij de beuk niet meer mogelijk was, leidde dat tot het verjongen van het gehakte hout door het aanplanten van jonge bomen. Het boombos dat werd ontwikkeld, waar de verjonging van bomen in het bos plaatsvindt, is geen analogie van de natuurlijke vegetatie en wordt dan ook ten onrechte in de vigerende theorie als

referentie voor de oorspronkelijke vegetatie in het laagland van midden een west Europa gebruikt.

- Veeweide bleek schadelijk voor het boombos, omdat het vee de kiemplanten van de bomen in het bos vernielde en daarmee de verjonging in het bos onmogelijk maakte. Omdat het boombos als referentie voor de natuurlijke vegetatie werd beschouwd, achtte men de veeweide schadelijk voor het in stand houden van het oorspronkelijk aanwezige bos.

Het boombos was een vegetatie die in principe werd ontwikkeld, zonder dat grote herbivoren aanwezig waren. De veronderstelde analogie van deze vegetatie met de oorspronkelijke natuurlijke vegetatie leidde tot de conclusie dat grote herbivoren ook in de oorspronkelijke vegetatie geen rol van betekenis speelden. Met deze cirkelredenering werd in feite de basis gelegd voor de cirkelredeneringen in de theorieën over successie en de van nature aanwezige vegetatie.

- Uit de bepalingen voor de veeweide van voor, respectievelijk na 1800 laten zich de verschillen in wijze van verjonging van bos afleiden. Voor 1800 is de bescherming met name gericht op de vegetatieve verjonging en na 1800 op de generatieve verjonging in het bos.

In de bepalingen van vóór 1800 staat dat de veeweide 3 tot 6 jaar verboden was om de verjonging te laten plaatsvinden, terwijl na 1800 het verbod 15 tot 20 jaar zou moeten duren, hetgeen met de vanouds geldende rechten op veeweide niet onhaalbaar werd geacht. Nadat de techniek van de "natuurlijke verjonging" was ontwikkeld, stuurde men vanuit de bosbouw steeds meer aan op een scheiding van hout en weide. Die kon pas na 1800 worden gerealiseerd door veranderingen in de landbouw, waardoor er een alternatief voor de bosweide ontstond. Die veranderingen waren de introductie van klaver en de aardappel als veevoer.

Samenvattend kan worden gesteld dat de argumenten die plantengeografen en -ecologen als Moss, Tansley en Watt en de palynoloog Iversen ontleen aan de bosbouw en historische teksten, namelijk dat daaruit blijkt, dat veeweide vanouds als een bedreiging voor het oorspronkelijk aanwezige bos werd beschouwd, onjuist zijn. Deze interpretatie van de schriftelijke bronnen is louter gebaseerd op een extrapolatie van de gevolgen van veeweide op een vorm van bos en een techniek om dat type bos te vervangen, die pas in de 18<sup>de</sup> eeuw werd ontwikkeld. Deze techniek, noch het type bos dat werd verjongd, waren analogieën van de vegetatie en de verjonging van bomen zoals die aanwezig waren ten tijde van het uitvaardigen van de eerste regelingen voor de veeweide. Ook het beeld dat zij uit deze bronnen ontleen, als was er toen sprake van in beweiding genomen bossen die men wilde behouden, is dus niet in overeenstemming met de historische gegevens en daarom niet juist. Uit de historische gegevens valt evenmin af te leiden dat door beweiding met vee het bos verdwijnt. Wel blijkt daar uit, dat door beweiding met vee boschages ontstaan. Aan deze gegevens kunnen dus geen argumenten voor de theorie van de retrogressieve successie worden ontleend en evenmin kunnen daaraan argumenten worden ontleend voor de theorie dat de oorspronkelijke begroeiing een gesloten bos was.

## 5. Spontane successie in bosreservaten in het laagland van west en midden Europa

### 5.1. Inleiding

In dit hoofdstuk wil ik de vraag beantwoorden: kunnen zomer- en wintereik en hazelaar zich handhaven in een zich spontaan ontwikkelend gesloten bos in afwezigheid van grote herbivoren als rund en paard? Voor de beantwoording daarvan kijk ik naar de secundaire successie in bosreservaten in west en midden Europa, waar beweiding door vee heeft plaatsgevonden, maar waar deze en andere vormen van menselijk ingrijpen zijn beëindigd. Zoals in het vorige hoofdstuk naar voren is gekomen kwamen in heel midden en west Europa bosweiden voor. De in dit hoofdstuk behandelde gebieden vormden voordat zij tot reservaat werden uitgeroepen daarvan de laatste restanten. Ze liggen over heel Europa verspreid en op allerlei verschillende soorten bodems (zie bijlage 11). Zij kunnen daarom mijns inziens als representatief worden beschouwd voor de voormalige bosweiden in het studiegebied. Conform de theorieën over successie zouden de bossen in deze bosreservaten zich via secundaire successie ontwikkelen tot natuurlijke bossen<sup>250</sup>. Als deze theorieën juist zijn zouden alle in de bosreservaten voorkomende inheemse soorten bomen zich spontaan verjongen. Het gaat daarbij om de soorten waarvan op basis van pollenonderzoek vaststaat dat ze zich na de laatste ijstijd zonder menselijk toedoen in het Europese laagland vestigden en millennia lang handhaafden. Voorbeelden daarvan zijn: zomer- en wintereik (*Quercus robur* en *Q. petraea*), zomer- en winterlinde (*Tilia platyphyllos* en *T. cordata*), de verschillende soorten iepen (*Ulmus* spp.), gewone esdoorn (*Acer pseudoplatanus*), es (*Fraxinus excelsior*), beuk (*Fagus sylvatica*), haagbeuk (*Carpinus betulus*), berk (*Betula* spp.), populier (*Populus* spp.), wilg (*Salix* spp.), lijsterbes (*Sorbus aucuparia*) en hazelaar (*Corylus avellana*)<sup>251</sup>.

De toestand waarheen deze bossen zich ontwikkelen, wordt de Potentieel Natuurlijke Vegetatie (PNV) genoemd (Tüxen, 1956). Onder de PNV wordt verstaan: de vegetatie die onder de heersende abiotische omstandigheden ontstaat als het eindstadium van de successie, nadat de menselijke invloed is beëindigd. Deze vegetatie is de climax-vegetatie, zoals Tansley (1935) en Watt (1947) die definieerden. Aan een dergelijke ontwikkeling ontleende Watt zijn "gap-phase" model voor de verjonging van de climax. De PNV is hetzelfde als de vegetatie die geacht wordt aanwezig te zijn geweest vóór het menselijk ingrijpen, indien menselijk ingrijpen niet tot onomkeerbare veranderingen heeft geleid (Tüxen, 1956, pg. 5, 15). Deze

250. Zie o.a. Doing-Kraft (1958), Dietrich et al. (1970, pg. 8), Lödl et al. (1979), Genbler (1980), Lemée (1985; 1987), Koop (1982), Falinski (1986, pg. vii; 1988), Broekmeyer en Vos (1990), Broekmeyer et al. (1993).

251. Zie o.a.: Lüdi (1934), Firbas (1949, pg. 50-51), Meusel (1951/52), Iversen (1960; 1973, pg. 65-70, 105, 108), Glavač (1968), Trautmann (1969), Janssen (1974, pg. 57), Grime (1979, pg. 152), Zimmermann (1982), Ellenberg (1986, pg. 75-76), Jahn (1991, pg. 411 e.v.).

vegetatie wordt de Reëel Natuurlijke Vegetatie (RNV) genoemd (Tüxen, 1956, pg. 5). De PNV is hetzelfde als de RNV, wanneer door toedoen van de mens geen onomkeerbare verstoringen van de bodem hebben plaatsgevonden, of geen klimaatsverandering zijn opgetreden en niet door menselijk toedoen nieuwe soorten ten tonele zijn verschenen. Menselijk ingrijpen kan tot irreversibele veranderingen hebben geleid, zodat een andere climax-vegetatie ontstaat. De PNV is dus niet vanzelfsprekend gelijk aan de RNV. Wel gaat men er vanuit dat, waar op grond van klimatologische en edaphische omstandigheden bomen kunnen groeien, de PNV bos is. In dat geval staat de vegetatiestructuur vast, maar is er onzekerheid over de te verwachten vegetatiesamenstelling.

In de hierna volgende paragrafen behandel ik de spontane ontwikkelingen in verschillende bosreservaten afzonderlijk. Ligging en abiotische kenmerken van deze reservaten staan kort weergegeven in bijlage 11. In het onderzoek dat naar deze spontane ontwikkelingen werd uitgevoerd zoek ik naar gegevens over de wijze waarop de verschillende soorten bomen en struiken zich gedragen. Gezien de probleemstelling van dit onderzoek gaat mijn belangstelling vooral uit naar de zomer- en de wintereik en de hazelaar.

Voor zover er gegevens zijn over de historie van de reservaten, betrek ik die bij mijn onderzoek. Aangezien echter niet van alle reservaten in dezelfde mate gegevens voorhanden zijn, vertoont dit onderdeel in dit hoofdstuk een zekere mate van onevenwichtigheid. In een enkel geval geef ik gegevens van reservaten geclusterd weer, omdat ze ook zo door de onderzoeker(s) in de publicatie zijn gepresenteerd. Opsplitsing is in dat geval niet mogelijk.

## **5.2. La Tillaie en Le Gros-Fouteau in het Forêt de Fontainebleau, Frankrijk**

### *5.2.1. Korte kenschets en geschiedenis van de reservaten*

La Tillaie en Le Gros-Fouteau zijn biologische reservaten in het Forêt de Fontainebleau bij Parijs in Frankrijk. Zij werden tussen 1853 en 1861 ingesteld. La Tillaie is 36 ha en Le Gros Fouteau 21 ha groot. Beide gebieden zijn strikte reservaten. Sinds de stichting hebben er geen menselijke ingrepen meer in de vegetatie plaats gevonden (Tendron, 1983, pg. 37). Ze behoren tot de oudste natuurreservaten van Europa (Koop, 1989, pg. 77). De eiken die er voorkomen zijn wintereiken.

Beide reservaten zijn onderdeel van het Forêt de Fontainebleau, een voormalig "forestis" (Tendron, 1983, pg. 21). Omwonende geërfd en akkerden in het gebied tot in de 19<sup>de</sup> eeuw varkens, weidden er rundvee, raapten eikels en wonnen strooisel. Volgens een opgave uit 1664 liepen toen op een oppervlakte van ca. 14.000 ha 6.367 varkens en 10.381 runderen (Tendron, 1983, pg. 22). Een inventarisatie uit 1716 meldt dat het gebied toen in een deplorabele toestand verkeerde. Het bestond voor de helft uit heide met jeneverbessen en verspreid staande berken en slecht gedijende jonge aanplant. Er was nog maar 847 ha opgaand bos aanwezig met aftakelende bomen. De later ingestelde reservaten maakten daar deel van uit (zie Tendron, 1983, pg. 6, 29-27).

Vanaf 1720 zijn in het Forêt de Fontainebleau systematisch bomen aangeplant. In 1786 werd de grove den (*Pinus sylvestris*) geïntroduceerd. Tot aan 1830 beplante men in totaal 5.000 tot 6.000 ha. Tussen 1831 en 1847 ruimde men oude bomen op en plantte nog eens 6.000 ha in met grove dennen (Tendron, 1983, pg. 28-29). Tegen

deze maatregel rees destijds verzet van romantische schilders en toeristen. Dat leidde tot het instellen van de zogenaamde "reserves artistiques" in 1853 en 1861. De huidige reservaten La Tillaie en Le Gros Fouteau behoorden daartoe (Tendron, 1983, pg. 32-33, 37)<sup>252</sup>.

Historische teksten bevatten aanwijzingen al dat vóór het uitroepen van La Tillaie tot "reserve artistique", in het boscomplex waar La Tillaie en Le Gros Fouteau lagen, geen ingrepen meer plaatsvonden. In een tekst uit 1750 wordt dit complex namelijk als een "reserve" aangeduid (Domet, 1873, geciteerd door Lemée, 1987). Het ging daarbij om een oppervlakte van 600 tot 750 ha. Dat is vrijwel de hele oppervlakte die blijkens de inventarisatie uit 1716 nog met opgaande bomen was bezet. "Reserves" werden in de 16<sup>de</sup> en 17<sup>de</sup> eeuw bij wet ingesteld om in geval van nood over bouwhout te kunnen beschikken (Woolsey en Greeley, 1920, pg. 223, 488-489)<sup>253</sup>. Het laatste bericht over het vellen van bomen in La Tillaie voor timmerhout dateert uit 1372/73 (Grand-Mesnil, 1982, geciteerd door Lemée, 1987). Teksten uit 1664 en 1716 geven aan dat in La Tillaie en Le Gros-Fouteau voornamelijk beuk groeide en in mindere mate eik, haagbeuk en linde. De bomen waren 150 tot 250 en 200 tot 350 jaar oud. In de 17<sup>de</sup> eeuw bevatte het gebied dus een voorraad bomen die zich er voor leende om als "reserve" te worden aangewezen. Onder deze bomen stonden blijkens de bronnen jonge beuken, haagbeuken en lindes, wat aangeeft dat verjonging van deze soorten plaatsvond (Van Baren en Hilgen, 1984, bijlage 5; Lemée, 1987, pg. 333; Koop, 1989, pg. 75-76). Nog een aanwijzing voor het handhaven van bomen als "reserve" in La Tillaie en Le Gros Fouteau is dat uit jaarringen van bomen uit Le Gros-Fouteau en het aangrenzende bos blijkt dat de wintereiken in beide reservaten zeer oud zijn. De oudste dateert uit van 1520 (zie tabel 5.2.1.). De vestiging van de oudste beuken gaat terug tot het begin van de 17<sup>de</sup> eeuw (Lemée, 1987; Koop, 1989, pg. 77). Dat er voor het instellen van de reservaten al geen menselijke ingrepen meer plaatsvonden, kan ook worden opgemaakt uit de ver-

---

252. Oude eiken met afgestorven toppen in het Forêt de Fontainebleau in een entourage van heide, jeneverbessen en zandverstuivingen met verspreid voorkomende enorme rotsblokken vormden de inspiratie voor de romantics en schilder Jean Jaques Rousseau en andere romantische schilders uit wat bekend staat als de school van Barbizon (Reed, 1954, pg. 101; Tendron, 1983, pg. 30). Zij beijverden zich om de schoonheid van het landschap in het Forêt te bewaren. Zij verzetten zich daarom tegen maatregelen die toen werden genomen om het bos te verjongen, zoals het vellen van de oude, door de bosbouwers als afgedaan beschouwde eiken en het aanplanten van jonge bomen, meestal grove dennen (Tendron, 1983, pg. 28). De inspanningen van de kunstenaars hebben ertoe geleid dat 624 ha in 1853 werd uitgeroepen tot zogenaamde "reserves artistique". In 1861 werd bij decreet de oppervlakte daarvan uitgebreid tot 1097 ha (Tendron, 1983, pg. 35).

253. In 1549 werd in Frankrijk verordeneerd dat op de gemeenschappelijk gebruikte gronden over  $\frac{1}{3}$  van de oppervlakte in hakhout met overstaanders de bomen moesten worden gespaard om in geval van nood over bouwhout te kunnen beschikken; een strategische reserve dus (Woolsey en Greeley, 1920, pg. 223, 488-489). In dergelijke stukken kan dus op den duur sprake zijn geweest van een soort boombos, waaronder geen of nauwelijks meer hakhout voorkwam als gevolg van de schaduw van de overstaanders. In 1561 werd bepaald dat ook in alle koninklijke foreesten "reserves" moesten worden aangelegd. De oppervlakte werd daarbij teruggebracht van  $\frac{1}{3}$  naar  $\frac{1}{4}$ . Nadat deze bepaling in 1580 door koning Hendrik III was ingetrokken, werd hij in 1669 opnieuw opgenomen in de ordonantie die door Lodewijk de XIV werd uitgevaardigd. Daarin stond dat op gronden die gemeenschappelijk werden gebruikt of in eigendom waren van de kerk bomen in reserve moesten worden gehouden. De reserve moest een apart stuk zijn, zodat een inspecteur gemakkelijk kon vaststellen of aan de bepaling in de wet werd voldaan (Woolsey en Greeley, 1920, pg. 223, 488-489; Reed, 1954, pg. 41).

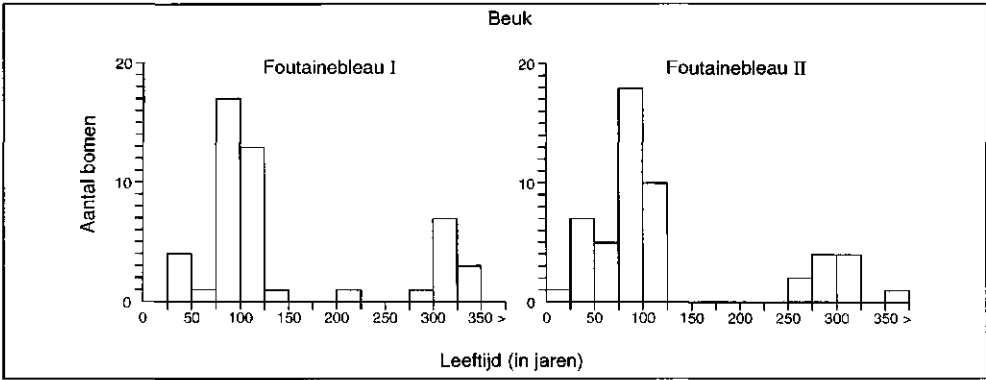
5.2.1. *Diameter van de leeftijd en het jaar van vestiging van grote eiken in het reservaat Le Gros-Fonteau en het aangrenzende bos (naar Lemée, 1987, tabel 1).*

Jaar van velling	Leeftijd in jaren aan de basis (ca. 30 cm hoog)	Jaar van vestiging
1971-72	ca. 470	1399
1896	463	1520
1896	452	1520
1896	452	1520
1896	446	1526
1967	425	1542
1971-72	402	1570
1971-72	390	1582
1980	388	1594
1971-72	386	1586
1971-72	386	1586
1952-53	378	1575
1967	377	1590
1971-72	377	1595
1971-72	375	1597
1967	370	1597
1971-72	357	1615
1971-72	354	1618
1971-72	352	1620
1971-72	342	1630
1967	342	1625
1971-72	340	1631
1971-72	334	1638
1971-72	305	1667
1971-72	304	1668
1967	300	1667
1971-72	296	1676
1967	276	1696
1971-72	230	1742

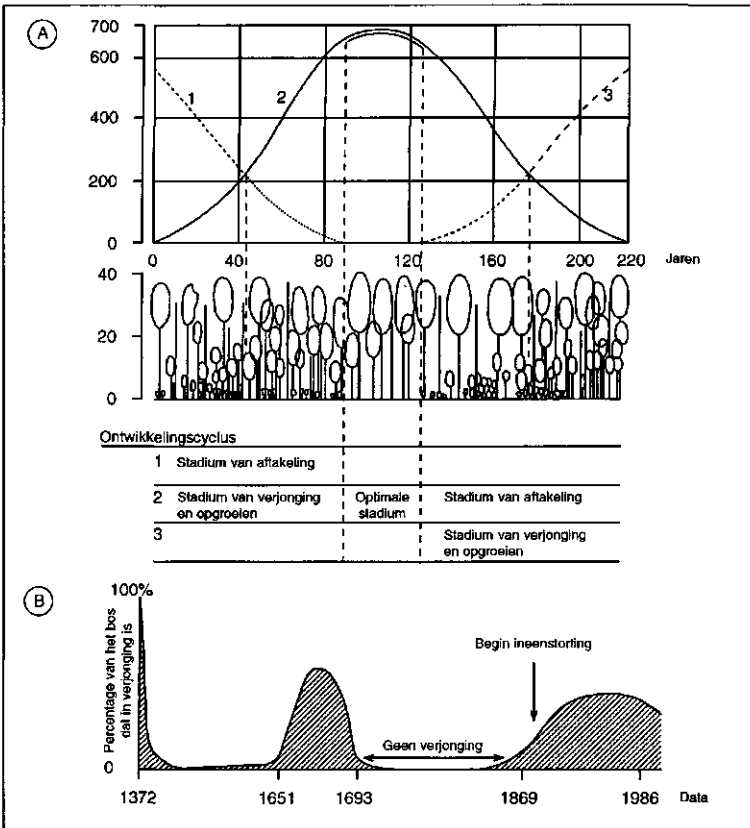
jonging die aanwezig was. Toen in 1853 de reservaten werden ingesteld, kwamen in La Tillaie veel kiemplanten voor van haagbeuk, beuk en eik, variërend in de leeftijd van 1 tot 30 jaar. Verder stonden er jonge bomen van 100 jaar en ouder, naast sterk aftakelende overstaanders van eik en beuk en plekken waar overstaanders ontbraken. In het gebied kwamen ook nog enkele haagbeuken voor van 100 tot 300 jaar oud (Van Baren en Hilgen, 1984, bijlage 5). Gezien de hoge dichtheid aan vee in de 17<sup>de</sup> eeuw en het feit dat er in La Tillaie en Le Gros-Fouteau verjonging van beuk, haagbeuk en linde heeft plaatsgevonden, is het zeer waarschijnlijk dat beide reservaten in de periode dat ze als "reserve" functioneerden niet meer werden beweide.

Zoals ik al noemde heeft onderzoek aan jaarringen aangetoond dat de eiken in de reservaten La Tillaie en Le Gros-Fouteau en in de directe omgeving ervan dateren van rond 1500. Tabel 5.2.1. geeft aan dat de vestiging van de eiken op twee na teruggaat tot de periode 1520-1696. Één niet genoemde eik dateerde uit 1399. Die stierf in





Figuur 5.2.1. Verdeling van de bomen per leeftijdsklasse op een tweetal monsterplaatsen (I en II) in La Tillaie in het Forêt de Fontainebleau, Frankrijk. De leeftijd van de bomen is vastgesteld aan de hand van jaarringen in boorkernen (naar Koop, 1989, pg. 78).



Figuur 5.2.2. Model van de cyclische ontwikkeling in ongerepte beukenbossen in Slowakije (A) volgens Korpel (1982; 1987). De ontwikkelingscycli (1-3) herhalen zich en overlappen elkaar. Zij komen tot uitdrukking in een zich veranderende structuur in het bos. B toont het model zoals het is gemodificeerd door Koop (1986) voor de spontane successie in het bosreservaat La Tillaie in het Forêt de Fontainebleau, Frankrijk (naar Koop, 1989, pg. 91).

1869 (Domet, 1873, geciteerd door Lemée, 1987). Onderzoek aan jaarringen van beuken in een tweetal kernvlaktes door Koop toont aan dat, zoals figuur 5.2.1. illustreert, de beuk zich met een duidelijke onderbreking heeft verjongd. De oudste generatie dateert in de ene kernvlakte uit de periode 1651-1693. In de daarop

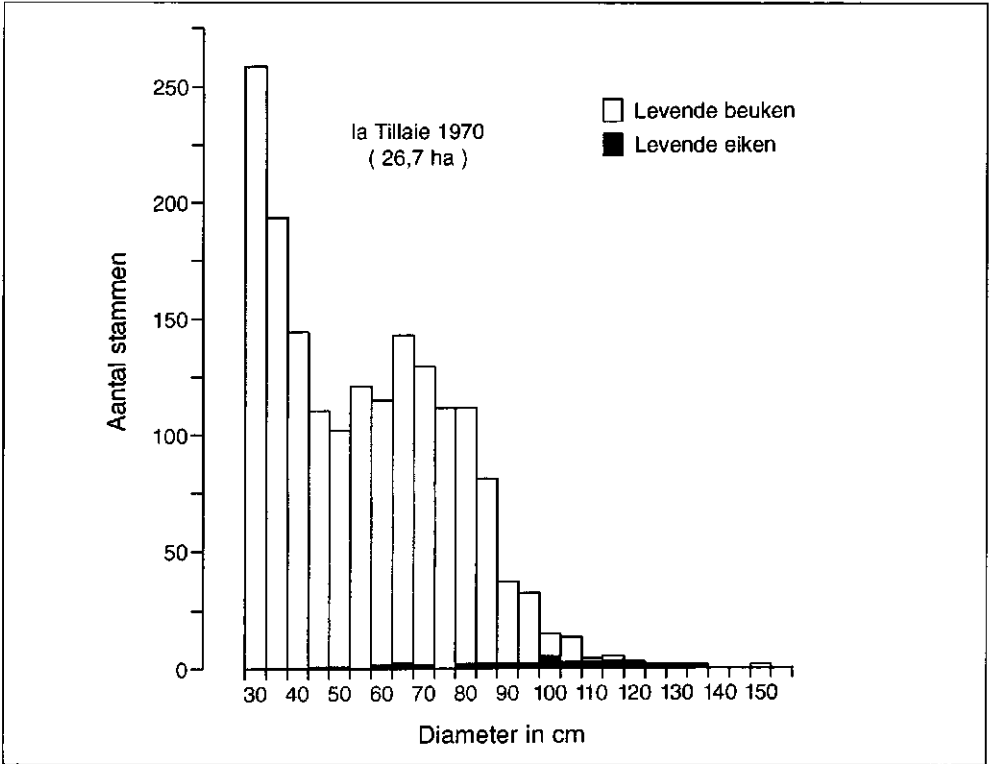
volgende periode vestigen zich geen bomen. Die periode duurt tot 1851. Daarna vestigen zich tot aan 1950 vrijwel continu opnieuw bomen. In de andere kernvlakte tekenen zich dezelfde twee verjongingsgolven af. De vroegste duurde van 1609-1723, waarna tot 1869 geen vestiging van bomen meer plaatsvond. Na 1869 vestigde zich vrijwel continu een generatie tot aan 1963. Voor de perioden in beide kernvlakten van respectievelijk na 1950 en 1963 staan geen bomen meer weergegeven. De bomen uit die tijd waren dunner dan 10 cm, de doorsnede die als ondergrens voor de bemonstering gold (Koop, 1989, pg. 78).

De onderbrekingen in de verjonging zijn volgens Koop (1989, pg. 90-91) ontstaan, doordat na de vellingen in 1374/75 een verjongingsgolf optrad, waaruit zich in eerste instantie een min of meer gelijkjarige opstand ontwikkelde. Volgens hem kwamen de bomen die zich na de vellingen vestigden, analoog aan de wijze waarop beuken-oerwouden zich verjongen (zie Korpel, 1982) min of meer gelijk in de kracht van hun leven ("optimal stage"). Figuur 5.2.2. geeft de overeenkomst tussen de successie in beuken-oerwouden en die in La Tillaie na de vellingen in 1374/75 weer. Zoals de figuur ook aangeeft vond in La Tillaie in de fase waarin de bomen uit de verjongingsgolf volledig volgroeid waren, analoog aan de beuken-oerwouden, onder het gesloten kronendak geen enkele regeneratie plaats vanwege de diepe schaduw van het gesloten kronendak. Door de gelijkjarigheid kwamen alle bomen ook min of meer gelijktijdig aan hun fysiologische einde, waardoor het bos, eveneens analoog aan de beuken-oerwouden, vrij massaal ineenstortte. Dat leidde in de 17<sup>de</sup> eeuw tot de tweede verjongingsgolf die zich tot een duur van 50 jaar beperkte. Deze heeft de oudste generatie beuken in het huidige reservaat opgeleverd. Hetzelfde proces is zichtbaar in de tweede bemonstering (Koop, 1989, pg. 90-91). Deze gegevens bevestigen wat in de historische bronnen staat en wat uit de resultaten van het onderzoek aan de jaarringen van de eiken blijkt. Gezien de leeftijd van de eiken en de beuken blijkt namelijk dat de eiken jonge beuken opgroeiden; dus dat beuken zich onder de eiken verjongden. De meeste eiken dateren immers, zoals tabel 5.2.1. aangeeft, van vóór 1609 en 1651, de geboortedata van de oudste beuken uit de monsters van Koop (1989).

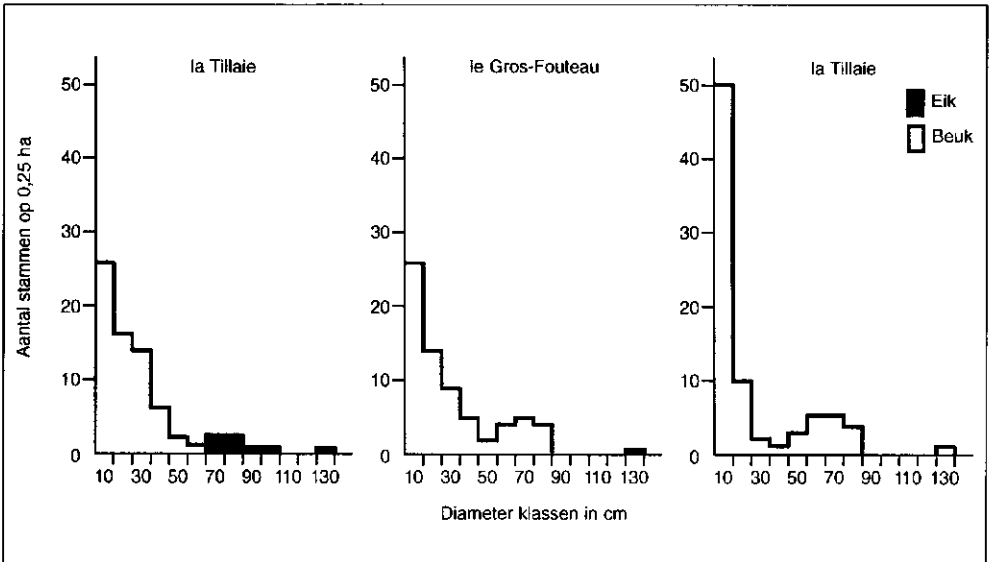
### 5.2.2. Actuele situatie

Tegenwoordig bestaat La Tillaie evenals Le Gros-Fouteau vrijwel uit puur beukenbos. In beide reservaten komt de beuk, zoals uit figuur 5.2.3. en 5.2.4. blijkt, in vrijwel alle diameterklassen voor. De wintereik is daarentegen vrijwel uitsluitend in de grotere klassen vertegenwoordigd. Wintereiken komen alleen lokaal, in groepen voor. Verder groeien in de reservaten es, Spaanse aak, berk en lijsterbes (Lemée, 1978; 1985; 1987). Berk en lijsterbes blijven beperkt tot de pioniersfase in gaten in het kronendak en groeien niet uit tot volwassen bomen (pers. med. Koop). Alleen in La Tillaie staan (nog) twee grote zomerlinden (pers. med. Koop).

In beide reservaten neemt het aantal oude eiken gestaag af. In La Tillaie stonden in 1902 nog 3,13 eiken per ha, tegen 1,38 per ha in 1986. Dat is een gemiddelde jaarlijkse sterfte van 0,97%. In Le Gros-Fouteau bedroeg het aantal respectievelijk 23,8 eiken per ha in 1902 tegen 7,9 eiken per ha in 1986. Dat is een gemiddelde jaarlijkse sterfte van 1,31% (Lemée, 1987). Één van de oorzaken van het verdwijnen van de eiken is dat de beuken boven hen uitgroeien (zie figuur 5.2.5.). De overtopte eiken



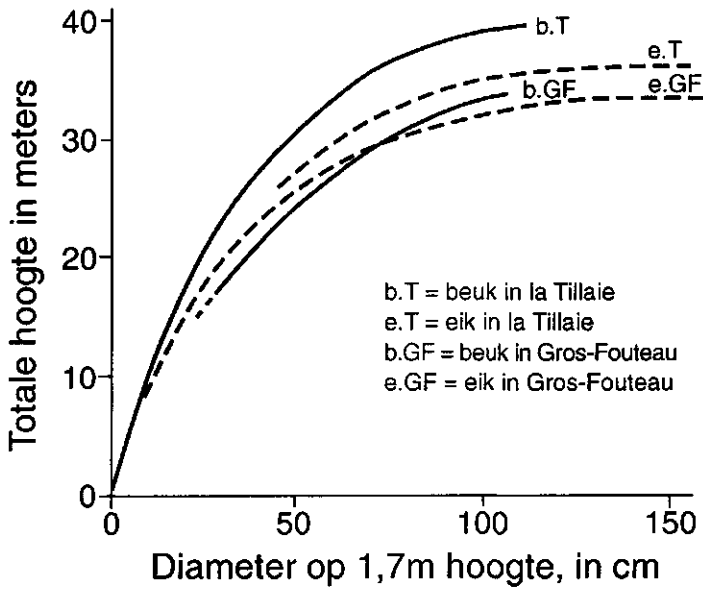
Figuur 5.2.3. Verdeling van wintereiken en beuken in diameterklassen van 5 cm in het hele reservaat La Tillaie (naar Lemée, 1978, pg. 86).



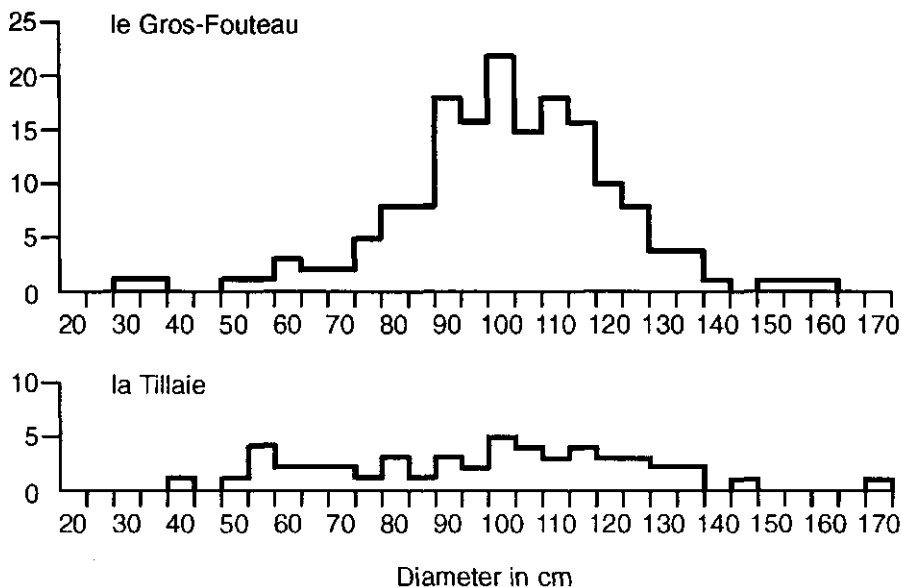
Figuur 5.2.4. Verdeling van wintereiken en beuken in diameterklassen van 10 cm op een bemonsterde oppervlakte van 0,25 ha in bos met een gesloten kronendak in La Tillaie en Le Gros Fouteau (naar Lemée, 1978, pg. 85).



Foto 5.2.1. Afstervende wintereik in La Tillaie en veel verjonging van voornamelijk de beuk die het gat in het kronendak opvult (foto H. Koop).



Figuur 5.2.5. Het verband tussen de hoogte en de diameter van de wintereik en de beuk in de bosreservaten La Tillaie en Le Gros Fouteau (naar Lemée, 1966, pg. 307).



Figuur 5.2.6. De verdeling in diameterklassen per 20 cm van de wintereik in La Tillaie en Le Gros-Fouteau (naar Lemée, 1987, pg. 338).

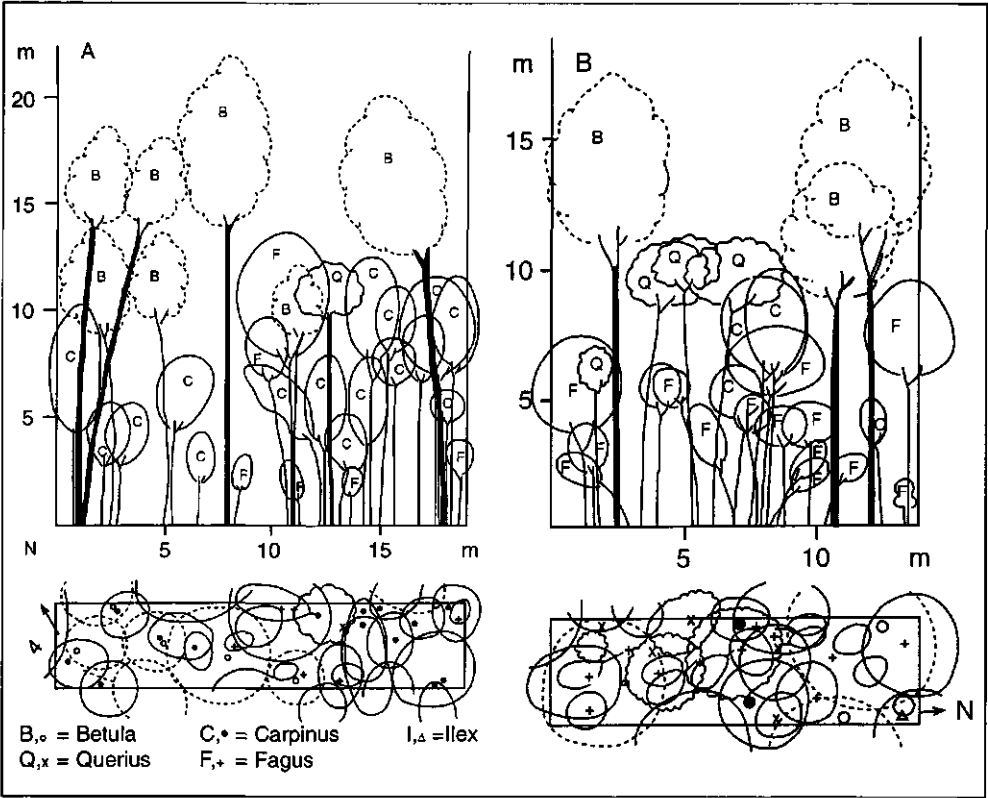
sterven vervolgens. Een andere oorzaak is, zoals figuur 5.2.6. aangeeft, dat een aankomende generatie eiken vrijwel helemaal ontbreekt (Lemée, 1978, pg. 85, 86; 1987; Koop, 1989, pg. 78). Jonge eiken kwamen slechts sporadisch voor en dan vrijwel alleen als geïsoleerde exemplaren. Volgens Lemée (1987) is dat niet te wijten aan een gebrek aan eikels. In goede mastjaren was predatie op eikels volgens hem verwaarloosbaar klein, alhoewel er door de jaren heen grote verschillen optraden. Wel was de sterfte onder de zaailingen groot. Zaailingen overleefden het langst in grote openingen in het kronendak, maar volgens de gegevens uit tabel 5.2.2. niet langer dan 5 jaar. Onderzoek door Lemée wees echter uit dat in een aantal gevallen jonge eiken met een hogere leeftijd in gaten in het kronendak voorkwamen. In La Tillaie vond hij ca. 150 jonge eiken in 43 openingen en in Le Gros-Fouteau 31 jonge eiken in 13 openingen. Het ging in vrijwel alle gevallen om geïsoleerde, zwaar door herten aangevreten exemplaren. In plaats van de gebruikelijke 5 meter, waren ze slechts 80 cm hoog. In 5 voormalige gaten in het kronendak stonden zelfs meerdere, grotere jonge eiken bij elkaar. Uit de architectuur van de bomen in de gaten leidde Lemée af dat deze gaten oorspronkelijk 500 tot 700 m<sup>2</sup> (0,05 tot 0,07 ha) groot waren geweest (Lemée, 1985; 1987). Van 3 gaten in Gros-Fouteau, waarvan de architectuuroptnamen staan weergegeven in de figuren 5.2.7., 5.2.8., en 5.2.9., reconstrueerde Lemée (1987) het verloop van de verjonging. Uit deze reconstructie blijkt dat berken zich als eerste vestigden, tezamen met een enkele eik; 16 jaar later verschenen gedurende een periode van 6 jaar opnieuw eiken, tezamen met beuken en haagbeuken (Lemée, 1985; 1987). Nog eens 14 jaar later stonden in de gaten tezamen, omgerekend per 0,01 ha nog 57 eiken, 52 haagbeuken en 23 beuken. Van de eiken waren 19 jaar later gemiddeld 7,3 exemplaren per 0,01 ha over; een afname van 80% (Lemée, 1987).

Tabel 5.2.2. De ontwikkeling van kiemplanten de winterseik na de mast van 1982 in aantallen per m<sup>2</sup>, onder een drietal verschillende omstandigheden (naar Lemée, 1987, tabel 4).

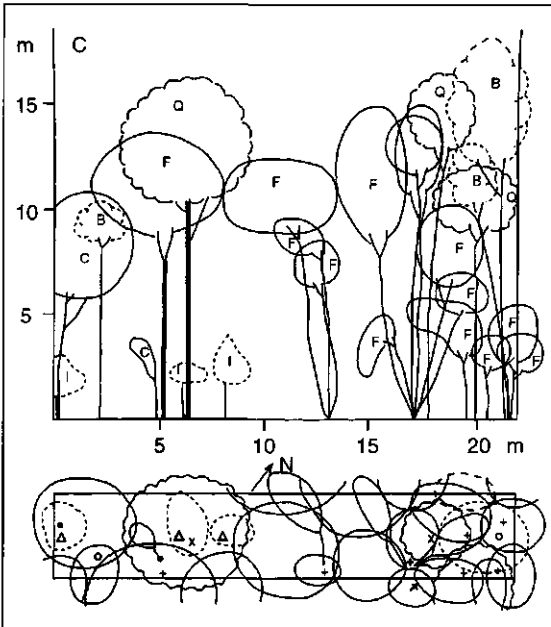
Plaats van waarnemen	Tijdstip van waarnemen				
	17-6-'83	9-9-'83	6-6-'84	8-6-'85	19-9-'86
<b>Situatie 1</b>					
aantal kiemplanten	98,00	80,45	0,00		
aantal verdwenen kiemplanten		17,55	98,00		
percentage overlevenden t.o.v. beginsituatie	100%	82%	0%		
<b>Situatie 2</b>					
aantal kiemplanten	11,35	18,15	2,15	1,20	
aantal verdwenen kiemplanten		3,20	9,20	10,15	11,35
percentage overlevenden t.o.v. beginsituatie	100%	92%	15,7%	10,8%	0%
<b>Situatie 3</b>					
aantal kiemplanten	17,75	17,25	7,00	6,75	2,25
aantal verdwenen kiemplanten		0,50	10,75	11,00	15,50
percentage overlevenden t.o.v. beginsituatie	100%	97%	39%	13%	13%

De sterfte trad vooral op onder de kleinste exemplaren. Bij de nog overgebleven eiken reikten de beuken tot vlak onder of ter hoogte van de kronen van de hoogste eiken, zoals de figuren 5.2.7., 5.2.8. en 5.2.9. illustreren. De groeisnelheid van de beuk groter is dan die van de eik (Lemée, 1985). De beuken zullen, zoals figuur 5.2.5. aangeeft, in beide reservaten boven de eiken uitgroeien, waardoor de jonge beuken de eiken in de grote gaten op den duur alsnog zullen wegconcurreren (Lemée, 1987). Uit de figuren 5.2.7. en 5.2.8. blijkt ook dat haagbeuken de hoogte van de eiken hebben bereikt.

Wat de grootte van de gaten in het kronendak betreft, blijkt uit een frequentieverdeling van de oppervlakte dat gaten van een omvang, waarin Lemée (1985) de vestiging van eiken vaststelde, nl. 500-700 m<sup>2</sup> (0,05 tot 0,07 ha), nauwelijks voorkomen (zie figuur 5.2.10.) Van 320 gaten die werden gevonden, waren er slechts 8 groter dan 0,03 ha (Lemée, 1985). Stormen die in 1967 en 1990 optraden, leidden wel tot een toename van de oppervlakte aan gaten in het kronendak (zie figuur 5.2.11.), maar evenmin tot vestiging van de eik. In stormgaten kwamen wel kiemplanten van de eik op, maar die werden al spoedig verdrongen door snel groeiende jonge beuken die al vóór de storm als kiemplant onder het nog intacte kronendak aanwezig waren (Lemée *et al.*, 1992; pers. med. Koop). Op grond van deze gegevens moeten we concluderen dat er nauwelijks tot geen mogelijkheden zijn voor de eik om zich te vestigen. Dat verklaart de gestage afname van eiken die, zoals we hiervoor opmerkten, in beide reservaten is vastgesteld.

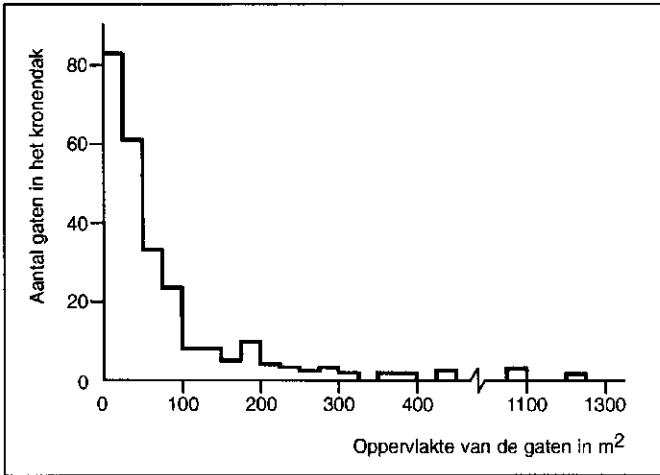


Figuren 5.2.7. en 5.2.8. Voor bijschrift, zie figuur 5.2.9.

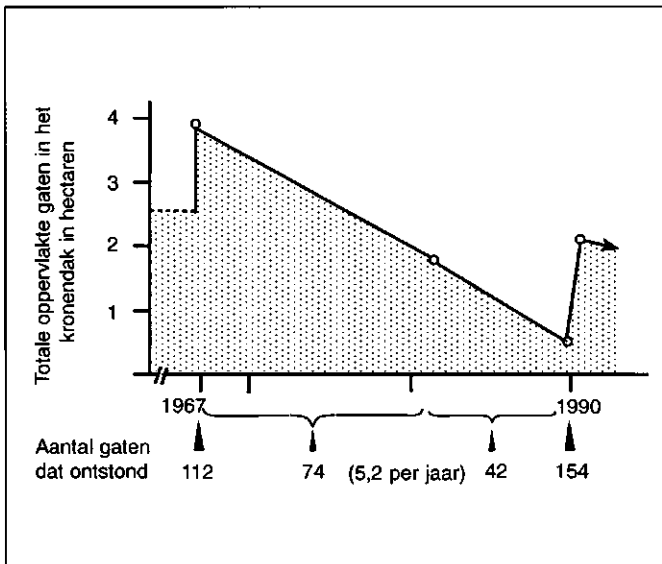


Figuur 5.2.9.

De figuren 5.2.7., 5.2.8. en 5.2.9. geven de architectuur weer van de verjonging van bomen in een drietal gaten in het kronendak in Le Gros Fouteau (naar Lemée, 1985, pg. 6,7 en 8).



Figuur 5.2.10.  
Verdeling van de oppervlakten van de gaten die in het kronendak in het reservaat La Tillaie ontstonden in de periode 1980-81 (gaten groter dan 5 m<sup>2</sup>) (naar Lemée, 1986, pg. 172).

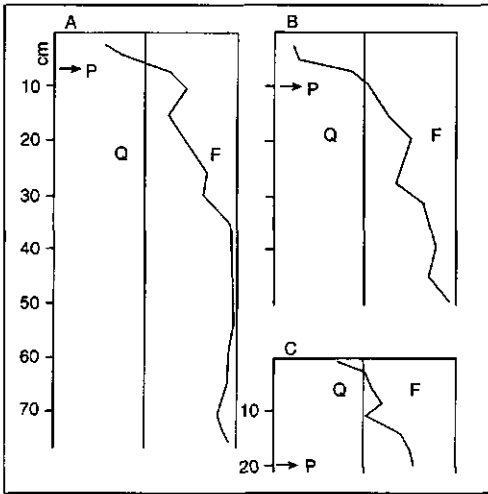


Figuur 5.2.11.  
Het verloop van de totale oppervlakte aan gaten in het kronendak in het bos van La Tillaie (naar Lemée, et al., 1992, pg. 988).

Het progressief verdringen van eiken door beuken in La Tillaie en Le Gros-Fouteau vindt blijkens pollenkorrelfrequenties uit een podzolbodem (zie figuur 5.2.12.) pas sinds enkele eeuwen plaats (Guillet en Robin, 1972, geciteerd door Lemée, 1987). Omdat uit de moderne pollenregen in beide reservaten blijkt dat de eik daarin oververtegenwoordigd is (Lemée, 1987), duidt de sterkere daling van de relatieve frequentie van het pollen van de eik in figuur 5.12.12. op een sterkere afname van de eik ten opzichte van de beuk, dan de relatieve pollenfrequenties aangeven.

Wat de verandering in soortensamenstelling in het "forestis" als geheel betreft, blijkt uit pollendiagrammen van verschillende plekken in het Forêt de Fontaine-





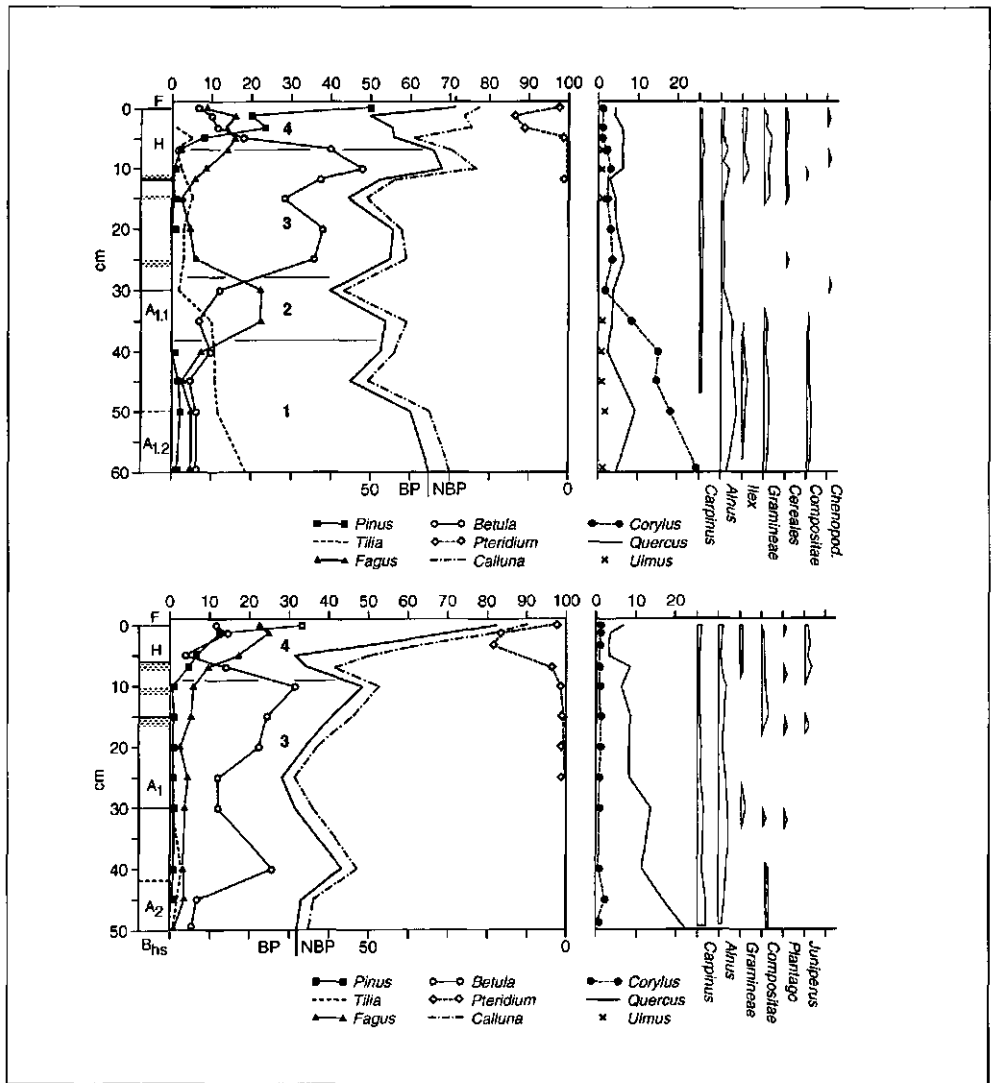
Figuur 5.2.12.

Het verloop van de relatieve frequenties van pollenkorrels van eik (Q) en beuk (F) ten opzichte van elkaar in 3 bodemprofielen in de reservaten La Tillaie en Le Gros Fouteau.

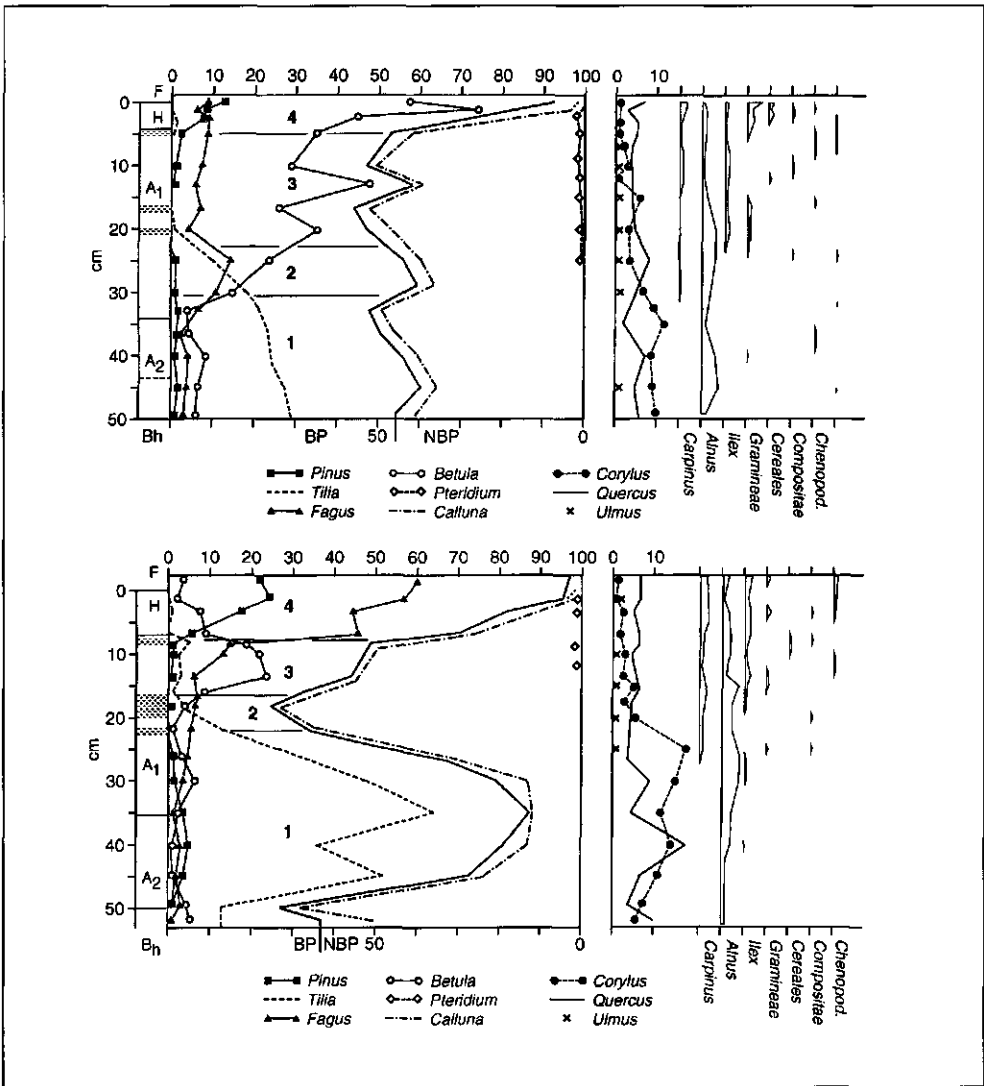
De totale pollensom van beide soorten is op 100% gesteld. De verticale lijn door de figuur is de 50% waarde. Figuur A: "podzol humique forestier" in La Tillaie (naar Guillet en Robin); figuur B: "podzol humo-ferrugineux" op een plek, grenzend aan Le Gros Fouteau; figuur C: "sol podzolique" (bovenste deel) in Le Gros Fouteau; P→: het moment dat pollenkorrels van grove den (*Pinus sylvestris*) verschijnen, hetgeen na de introductie van deze soort in het begin van de 19<sup>de</sup> eeuw markeert (naar Lemée, 1987, pg. 334).

bleau, dat in het Subboreaal (5.000-2.500 BP) behalve de al behandelde eik, de beuk en de haagbeuk, ook de linde en de hazelaar aanwezig waren (zie de figuren 5.2.13. en 5.2.14.). Het percentage pollenkorrels van de linde is op enkele monsterplaatsen zelfs hoger dan dat van de eik. De linde en de hazelaar ontbreken nu vrijwel helemaal. Op dit moment staan er nog 2 bomen van de zomerlinde in La Tillaie (pers. med. Koop). De linde verdwijnt uit het pollendiagram in het Subatlanticum (2.500 BP-heden).

Geconcludeerd kan worden dat La Tillaie en Le Gros-Fouteau reservaten zijn waarin eiken staan die dateren uit de 16<sup>de</sup> en de 17<sup>de</sup> eeuw. Sindsdien heeft geen verjonging van eiken meer plaatsgevonden. Alles wijst er verder op dat beide reservaten sinds de 16<sup>de</sup> eeuw als "reserve" zijn beheerd en ook niet meer werden beweid. Dat houdt in dat in de periode van vóór dat La Tillaie en Le Gros-Fouteau in het midden van de 19<sup>de</sup> eeuw tot reservaat werden uitgeroepen al geen bomen zijn geveld. Het beheer van "niets doen" gaat in dat geval veel verder terug dan het midden van de 19<sup>de</sup> eeuw. Uit de historische bronnen en uit onderzoek aan jaar-ringen blijkt dat beuken, haagbeuken en lindes zich vanaf de 16<sup>de</sup> eeuw hebben verjongd. Op den duur is de beuk steeds meer gaan domineren en heeft uiteindelijk de eik vrijwel verdrongen. Dit proces gaat nog steeds door. Zelfs in de grootste gaten die door storm in het kronendak van het bos ontstaan, vindt geen verjonging van de (winter)eik plaats. Uiteindelijk zal bij de spontane ontwikkelingen de (winter)eik daarom op relatief korte termijn volledig uit het bos verdwijnen.



Figuur 5.2.13. Pollendiagrammen met boompollen (BP) en niet-boompollen van grassen, kruiden en heide (NBP) van een heidebodem (bovenste figuur) en een bodem in een kaplakte in een jonge podzolbodem (onderste figuur). In het linker deel van de figuur staat op de horizontale as het relatieve percentage pollenkorrels weergegeven. Voor de boompollen (BP) staat de schaal bovenaan en loopt van links (0%) naar rechts (100%). Op de onderste schaalverdeling staat het percentage weergegeven van niet-boompollen (NBP), lopend van rechts (0%) naar links (100%). De lijnen BP en NBP geven de totale pollensom van respectievelijk boompollen (BP) en niet-boompollen (NBP) weer. In het rechter deel van de figuur staan enkele soorten bomen en struiken als hazelaar en jeneverbes weergegeven en zijn niet-boompollen uitgesplitst naar o.a. grassen (Gramineae) en granen (Cereales). Op de verticale as van de figuur staat links de diepte weergegeven waarop de monsters in de bodem genomen zijn. De nummering 1, 2, 3 en 4 correspondeert met de verschillende perioden in de prehistorie waaruit de monsters dateren en die in tabel 1.1. staan weergegeven. Deze perioden zijn: 1 Subboreaal (te beginnen bij 4.500 BP; zie tabel 1.1.); 2 Subatlanticum tot aan de overgang van de brons- naar de ijzertijd; 3 Keltische periode tot aan het begin van de 18de eeuw, wanneer de grove den (Pinus) wordt geïntroduceerd en 4 de moderne tijd.



Figuren 5.2.14. Pollendiagrammen van respectievelijk een berkenbos op een "podzol humo-ferrugineux" (bovenste) en een beukenbos (onderste) in de nabijheid van dit berkenbos op eenzelfde bodem. Voor de legenda, zie figuur 5.2.13. (naar Lemée, 1981, pg. 194-196).

### 5.3. Het Neuenburger Urwald, Duitsland

#### 5.3.1. Korte kenschets en geschiedenis van het reservaat

Het Neuenburger Urwald ligt in Noordwest Duitsland in de deelstaat Niedersachsen. Het is een voormalige bosweide. Het werd in 1870 tot reservaat verklaard door Graaf Nikolaus Friedrich Peter von Oldenburg, de grondheer die het gebied bezat. Zijn motief om het tot reservaat te verklaren was de schoonheid van de enorme

eiken die in een parkachtige landschap voorkwamen. De graaf liet zich daarbij leiden door de ideeën van romantische kunstenaars in Duitsland, die waren verenigd in de zogenaamde "Hainbunde". De "Hain" zou het heilige eikenwoud van de oude Germanen zijn geweest (Koop, 1981, pg. 11). Het Hasbrucher Urwald, dat ik hierna behandel, verklaarde de graaf tegelijk met het Neuenburger Urwald om dezelfde reden tot reservaat. Beide reservaten zijn in Duitsland de oudste in hun soort. Voor een uitgebreide beschrijving verwijs ik naar Koop (1981). Aan zijn publicatie ontleen ik de hierna volgende gegevens, tenzij anders staat vermeld.

Het Neuenburger Urwald bevindt zich ten zuiden van Wilhelmshafen. Het is ca. 25 ha groot. Tegenwoordig is het een onderdeel van een natuurbosreservaat van ca. 100 ha. Op zijn beurt maakt dat deel uit van het Neuenburger Holz, dat 627 ha beslaat. Het Neuenburger Holz is een voormalige marke, waar werd geweid, geakerd en brand- en timmerhout werd gewonnen. Zoals in veel marken in midden en west Europa, was een geërfde die een boom rooide verplicht enkele jonge eikjes aan te planten en ze met doornen te omwikkelen om ze tegen vraat door vee te beschermen (Koop, 1981, pg. 5).

In de 17<sup>de</sup> eeuw bestond het Holz voornamelijk uit eiken. In 1667 en in 1690 bepaalde de landsheer dat er bomen moesten worden aangeplant<sup>254</sup>. In een beschrijving uit 1779 (geciteerd en vertaald door Koop, 1981, pg. 103) staat dat in het grootste deel van het Neuenburger Holz oude, afstervende eiken stonden, waarvan vele hol waren en aan het wegroten waren. Als struikgewas (onderhout) kwamen toen veel doornen, hulst en elzen voor. Het bericht meldt ook dat vroeger een groot aantal "Weidekämpen" (openingen in het bos) aanwezig waren. Ze werden ook "Deelen" genoemd. Ze waren toegewezen aan de geërfden (Koop, 1981, pg. 103). De kämpen waren omgeven met een aarden wal en een heining. Gezien de aanduiding "Wiesen" zullen deze "Wiesenkämpen" tegen vee omheinde hooilanden zijn geweest. Wellicht had men dergelijke hooilanden uitgegeven om de rest van het gebied vrij te krijgen van strooiselwinning; een gebruik dat als zeer schadelijk voor het bos geldt<sup>255</sup>. Een beschrijving uit 1780 (geciteerd en vertaald door Koop, 1981, pg. 103) vermeldt dat de "grosse Schaar", waarvan het huidige reservaat een onderdeel is, begroeid was met eiken van allerlei formaat en dat daar tussendoor veel 12 tot 18 jaar oude, geplante jonge eiken stonden. Verder kwamen er enkele geknotte beuken en haagbeuken voor en er groeiden doornen, hulst en hazelaar.

Aan het einde van de 18<sup>de</sup> eeuw weidden geërfden uit 3 aanliggende dorpen in het Neuenburger Holz in totaal 234 paarden, 961 stuks hoornvee, 660 varkens en 1.282 ganzen (Otto 1780, geciteerd door Pott en Hüppe, 1991, pg. 81). Dat grote aantal dieren zou tot een ruïnering van het onderhout hebben geleid (Nitzschke, 1932, pg. 12). Gemeten naar de toenmalige oppervlakte van het Neuenburger Holz, namelijk ca. 630 ha (vgl. Koop, 1981, pg. 2 en 8), was er sprake van een hoge beweidingdruk. Als ook de "Wiesenkämpen" na het hooien werden beweide, bedroeg de biomassa aan paarden en koeien 627 kg per ha.

Vanaf 1780 is geprobeerd de weiderechten in te perken door een beweiding-

254. De Deense koning Christian V, de toenmalige landsheer, verordeneerde in 1667 dat:

"Hesterkämpen angelegt werden, aus denen heranwachsenden Hester dann in den Wald verpflanzt und mit Dornen geschützt werden sollen ..." (Pott en Hüppe, 1991, pg. 84).

255. Endres (1888, pg. 53), Vanselow (1926, pg. 19, 80, 145), Endres (1929a; 1929b), Gothe (1949), Rodenwaldt (1951), Hesmer (1958, pg. 85), Streitz (1967, pg. 69), Mantel (1990, pg. 102, 104).

periode in te stellen en te bepalen dat het vee door een herder moest worden begeleid. Het rundvee mocht alleen van zonsopgang tot zonsondergang in de bosweide worden gedreven (Koop, 1981, pg. 104). Daarentegen mochten paarden tot 1883 dag en nacht in het Neuenburger Holz verblijven. Daarna moesten ook zij worden gehoed (Koop, 1981, pg.104). Voor de weide afgesloten delen werden voor de herder(s) met bundels stro gemarkeerd. In 1852 graasden in het gebied 330 stuks rundvee, 50 paarden en 20 ganzen. Na 1883 werd er alleen nog rundvee geweid. Het aantal daarvan fluctueerde van 1883 tot 1893 tussen 104 en 145 dieren (Koop, 1981, pg. 105). Onderstaande tabel 5.3.1. geeft het verloop van de aantallen stuks vee weer.

Tabel 5.3.1. Verloop van de aantallen stuks vee in het Neuenburger Holz in de 18<sup>de</sup> eeuw en van 1852 t/m 1893 (naar Koop, 1981, pg. 104).

Het jaar	Runderen	Paarden	Ganzen
18e eeuw	961	234	1287
1852	330	50	20
1862	210	50	20
1872	197	50	0
1882	169	0	0
1883	119	0	0
1884	111	0	0
1885	110	0	0
1886	129	0	0
1887	125	0	0
1888	117	0	0
1889	120	0	0
1890	104	0	0
1891	131	0	0
1892	145	0	0
1893	131	0	0

In 1870 werd de "grosse Schaar" tot reservaat uitgeroepen. De geërfden mochten sindsdien geen bomen meer rooien, maar alleen nog dood hout verzamelen en vee weiden (Koop, 1981, pg. 11). Het was toen een parkachtig landschap, waarin groepsgewijze imposante knoestige eiken en beuken voorkwamen, die werden afgewisseld door weiden waarin stekelig struweel opkwam (Focke, 1871, geciteerd door Koop, 1981, pg. 11)<sup>256</sup>. Het recht op veeweide bestaat nog steeds, maar wordt volgens Koop sinds 1930 niet meer uitgeoefend (Koop, 1981, pg. 6). Voordien kwa-

256. De botanicus Focke (1871) uit Bremen beschreef het Neuenburger Urwald als volgt: "Mächtige, knurige Eichen und dicht belaubte Buchen, die bald in Gruppen zusammengedrängt sind, bald auch grössere grüne rasenflächen freilassen. Das weidende Vieh lässt nur stacheliges Gebüsch aufkommen, ... Der erste Eindruck, den man beim Eintritt in dem Urwald empfängt ist keineswegs der einer grossen Wildheit, vielmehr wird man zuerst an schöne Parkszenen erinnert ... Vorherrschend ist im allgemeinen die Eiche an einzelnen Stellen aber auch die Rotbuche." (Focke, 1871, pg. 313, geciteerd door Koop, 1981, pg. 11).

men volgens Nitzschke nog af en toe runderen in het gebied voor (Nitzschke, 1932, pg. 13).

Na de sterke afname van de beweiding en tenslotte het beëindigen ervan kwamen voornamelijk jonge haagbeuken en beuken op. Jonge eiken ontbraken helemaal (Nietsch, 1927; Nitzschke, 1932). Hulst (*Ilex aquifolium*), slee- en meidoorn (*Prunus spinosa* en *Crataegus spp.*) waren aanvankelijk nog algemeen aanwezig en de hazelaar vormden nog dichte opstanden (Wehage, 1930; Nitzschke (1932, pg. 18-19). Deze soorten zijn volgens Nitzschke typische begeleiders van de eik. Hij trof geen eiken aan in de leeftijdsklasse van 10 tot 50 jaar. Van de eik verschenen wel kiemplanten, maar die verdwenen na 3 tot 4 jaar weer. De weiden in het reservaat groeiden dicht met beuken (Nietsch, 1927; 1939, pg. 97). Foto 5.3.1. geeft daarvan een beeld. De beuk daarentegen was volgens Nitzschke in alle jaarklassen vertegenwoordigd. Beuken overgroeiden uiteindelijk de grote eiken, die daardoor afstierven. Het zogenaamde oerwoud veranderde volgens hem zodoende in een zuiver beukenbos (Nitzschke, 1932, pg. 14, 16, 19-20, 24, 28-30).

In 1933 werden in het Neuenburger Urwald beuken gekapt om oude eiken vrij te stellen. Dat gebeurde om het karakter van de bosweide veilig te stellen. In de winter van 1949-50 velde men over de helft van de oppervlakte van het toenmalige reservaat voornamelijk beuken, ten behoeve van brandhout (Koop, 1981, pg. 12; Pott en Hüppe, 1991, pg. 85). Het deel van de "grosse Schaar" waar dit gebeurde behoort tegenwoordig niet meer tot het reservaat (Koop, 1981, pg. 12). In 1968-1970 werden nogmaals 50 grote beuken in het reservaat gekapt om oude eiken vrij te stellen, onder het motto: "Der Eichenmörder muss beseitigt werden." (med. van de toenmalige Förster Meinrenken, geciteerd door Koop, 1981, pg. 12). Ook wilde men daarmee het beeld van de oorspronkelijke bosweide als cultuurmonument behouden. Met dat doel plantte men ook jonge eiken aan.

### 5.3.2. Actuele situatie

Tegenwoordig bestaat het Neuenburger Urwald uit een gesloten bos, met als typen het Wintereiken-Beukenbos (*Fago-Quercetum*), het Gierstgras-Beukenbos (*Milio-Fagetum*) en het Eiken-Haagbeukenbos (*Stellario-Carpinetum*) (Koop, 1981, pg. 17-31, 39; Pott en Hüppe, 1991, pg. 80, 90-92). De eiken die er groeien zijn zomereiken.

Het hele reservaat heeft voor een groot deel een rijke ondergroei van hulst. Op enkele plaatsen staan markante knobbomen en bomen die door het snijden van voederloof de vorm van kandelaars gekregen hadden, de zogenaamde gekandelbaarbeerde bomen. De laatste zijn voornamelijk haagbeuken. De nog aanwezige oude eiken vallen op door hun enorme omvang en hun vorm. Ze zijn 25 tot 30 meter hoog en hebben een brede kroon die laag aan de stam begint. Dat duidt erop dat ze in open omstandigheden zijn opgegroeid (Pott en Hüppe, 1991, pg. 80, 86, 89, 90). De beuk domineert in het reservaat en de weinige eiken die aanwezig zijn, worden overgroeid door beuken. Ze zijn gedeeltelijk afgestorven (Koop, 1981, pg. 17, 23). Onder de boomlaag bevindt zich een struiklaag van hulst (Koop, 1981, pg. 17-21, 23). In een deel van het bos komt een ijle boomlaag van eiken voor, waaronder zich een tweede boomtage van haagbeuk en beuk bevindt. In gaten in het kronendak treedt verjonging op van beuk, hulst, lijsterbes en haagbeuk. In het Eiken-Haagbeukenbos komen hulst en beuk het minst op de voorgrond. Daar verjongen zich voornamelijk lijsterbes en haagbeuk. Waar daarentegen de kiemplanten van de



Foto 5.3.1. De bosweide het Neuenburger Urwald in 1919 na een sterke vermindering van de beweiding. Onder zomereiken is een weelderige opslag van beuk te zien (foto Nitzschke, uit Nitzschke, 1932, afb. 34a).

beuk talrijk zijn, verdringen deze op den duur de lijsterbes en de haagbeuk. In het hele reservaat verschijnen steeds meer jonge beuken. De beuk neemt a.h.w. succesievelijk het hele bos over. In het Eiken-Haagbeukenbos verloopt dit proces langzamer dan in de beide andere typen bos. In het Wintereiken-Beukenbos heeft deze ontwikkeling er toe geleid dat daar al sprake is van een puur beukenbos, terwijl in het Gierstgras-Beukenbos de beuk overal de struiketage vormt (Koop, 1981, pg. 18-21, 23, 30-31; pers. med. Koop).

Verjonging van eik ontbreekt zo goed als helemaal. Koop (1981) vond in zijn transecten één jonge eik van ruim 1 meter hoog op een grote open plek. Hazelaar en sleedoorn trof hij helemaal niet aan (Koop, 1981, pg. 31, pers. med. Koop). Uit groepen jonge bomen, historische bronnen en een reconstructie van de verjonging in de voorafgaande eeuw, leidde Koop (1981) de afname per ha af van de aantallen eiken. De resultaten staan in tabel 5.3.2. weergegeven. Uit deze tabel blijkt dat het aandeel van de eik van 1780 tot in de tachtiger jaren van deze eeuw met bijna 75% afnam en dat de els verdween. (Koop, 1981, pg. 31, 52; 1982). De jaarlijkse sterfte onder de eiken heeft een orde van grootte die gelijk is als in het Forêt de Fontainebleau. De spaarzaam in het Neuenburger Urwald voorkomende jonge eiken zijn allemaal sterk aangetast door vraat van en het vegen door het wild. Veel jonge beuken weten zich daarentegen onder het gesloten kronendak te handhaven. Op het ontstaan van

Tabel 5.3.2. Reconstructie van het verloop van de toe- of afname van het aantal bomen per ha in het Neuenburger Urwald, gebaseerd op historische gegevens en lijken van bomen in verjongingseenheden. Per kolom is het aantal ook uitgedrukt in het percentage van het totaal (naar Koop, 1981, pg. 53).

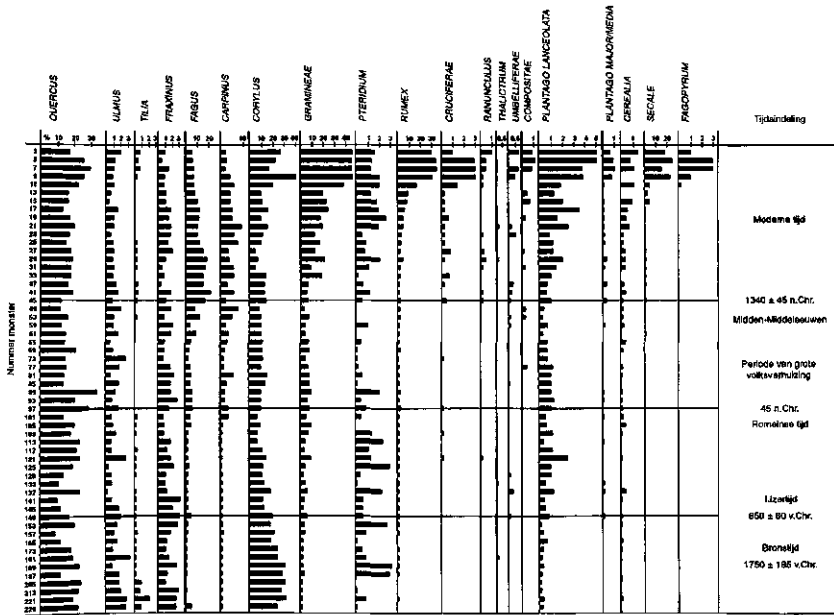
Soort boom	Data Otto (1780)		Reconstructie van de situatie 100 jaar geleden		Huidig aantal stammen		Jaarlijkse toe- of afname
Zomereik	122	(91%)	100	(60%)	20	(26%)	-0,9%
Haagbeuk	9	(7%)	66	(40%)	31	(39%)	+0,6%
Beuk	+		+		27	(35%)	+1,3%
Zwarte els	3	(2%)	-				-0,5%
Totaal	134	(100%)	166	(100%)	78	(100%)	-0,3%

een gat in het kronendak boven hen reageren ze met een snelle groei de hoogte in (Koop, 1981, pg. 18-19, 34-37). Het aandeel beuk in de boomlaag is toegenomen. Deze tendens zet zich voort, blijkt uit heropnamen van de transecten in 1980, 1985, 1990, en 1995 (Koop, 1981, pg. 51; pers. med. Koop).

Uit een pollendiagram uit het Lengener Moor, ten westen van het Neuenburger Holz, (zie figuur 5.3.1.) blijkt dat *Quercus*, sinds het begin van het diagram, de bronstijd, vrij constant met een percentage van 20 tot 30% in de regionale pollenregen vertegenwoordigd is. Van alle soorten bomen bereikt de eik zelfs het hoogste percentage. Daarnaast is het pollen van de es relatief talrijk vertegenwoordigd. Het pollen van de beuk verschijnt pas in de ijzertijd. Het relatieve percentage bereikt nooit het niveau de eik (Pott en Hüppe, 1991, pg. 83). Opvallend is het betrekkelijk hoge percentage van de hazelaar. Het is het hoogst in de bronstijd. Zoals we in hoofdstuk 3 constateerden, duidt dat op open omstandigheden. Het percentage grassen neemt na de Middeleeuwen sterk toe. Dat zal een gevolg zijn geweest van het steeds meer open worden van het landschap (O'Connell, 1986, geciteerd door Pott en Hüppe, 1991, pg. 82).

Samenvattend kan worden geconcludeerd dat de eik en de hazelaar zich in het Neuenburger Urwald niet verjongen in het gesloten bos en dat de aanwezige eiken, hazelaars en mei- en sleedoorns zijn of worden weggeconcurrereerd door beuk en haagbeuk. Niettemin blijkt uit de gegevens met betrekking tot de prehistorie en de historie dat in de regio waarin het Neuenburger Urwald ligt van oudsher eiken voorkomen. In historische tijden, toen het een bosweide was, kwam de eik ook veelvuldig voor. In historische tijden kan de aanwezigheid van de eik aan menselijk handelen te danken zijn geweest; er werden immers jonge eiken aangeplant. Niettegenstaande dat gegeven is het opvallend dat, nadat de veeweide is gestaakt er geen enkele verjonging van de eik meer is opgetreden, terwijl er allerlei aanwijzingen zijn dat in de periode dat er werd geweid wel verjonging plaatsvond.





Figuur 5.3.1. Pollendiagram van het Lengeler veen bij Spolsen, Duitsland (gewijzigd door Pott en Hüppe, 1991, naar O'Connell, 1968; ontleend aan Pott en Hüppe, 1991, pg. 82).

## 5.4. Het Hasbrucher Urwald, Duitsland

### 5.4.1. Korte kenschets en geschiedenis van het reservaat

Het Hasbrucher Urwald ligt halverwege tussen de steden Bremen en Oldenburg. Het bestaat uit twee delen, het "Heu" van 6,1 ha en de "Gruppenbührer Seite" van 9,4 ha. Het "Urwald" is tegenwoordig onderdeel van een veel groter natuurbosreservaat van ca. 150 ha. Op zijn beurt maakt dat deel uit van het veel grotere boscomplex, het Hasbruch, dat een oppervlakte van 650 ha beslaat (Koop, 1981, pg. 1-2; pers. med. Koop). De eiken in het Hasbrucher Urwald zijn zomereiken.

In 1578 werden er ettelijke duizenden varkens gemast. Dat wijst op de aanwezigheid van een groot aantal eiken<sup>257</sup>. In 1667 rapporteerde men aan de landsheer dat het totale Hasbruch open was en er daarom vele honderdduizenden bomen konden worden aangeplant. In 1705 werd dat nogmaals vermeld (Pott en Hüppe, 1991, pg. 73). In 1767 werd ca. 100 ha van het Hasbruch ontgonnen. De grootte nam af tot 750 ha (vgl. Koop, 1981, pg. 3 en 9; Pott en Hüppe, 1991, pg. 73). In de resterende bosweide liepen in 1779 1.312 koeien, 397 paarden, 240 schapen en 502

257. In 1578 werd over het Hasbruch gezegd: "Das Aste-Bruch [=Hasbruch] ... Vor zweien Jahren ist die gemeine Sage gewesen, das etliche Tausend Schweine uff dem aft-Bruche vett geworden." (Pott en Hüppe, 1991, pg. 73).

varkens (Pott en Hüppe, 1991, pg. 73). Ook hier was dus, net als in het Neuenburger Urwald, sprake van een relatief hoge veedichtheid. Aan grazers (paarden en runderen) bedroeg deze 745 kg/ha. In 1780 stonden in de Heu en de Gruppenbührer Seite voornamelijk eiken die allemaal zouden zijn aangeplant (Otto, 1780, geciteerd door Koop, 1981, pg. 103-104). Het aanplanten van jonge eiken met doornstruiken werd in het Hasbruch naar alle waarschijnlijkheid veelvuldig toegepast, getuige een bericht uit 1794 dat vermeldt dat er "Kämpfe" waren om meidoorns en sleedoorns op te kweken. Een bosbedrijfsplan uit 1889 vermeldt dat de geërfden altijd de plicht hadden de voor veeweide afgesloten delen van het Hasbruch te omheinen. Het hout en de doornen die daarvoor nodig waren kregen ze gratis van de bosbeambten (vorsters) (Koop, 1981, pg. 105).

De Heu en de Gruppenbührer Seite werden in 1870 tot reservaat uitgeroepen (Pott en Hüppe, 1991, pg. 73-74). De laatste beweiding vond in 1882 plaats (Koop, 1981, pg. 6, 11, 105). De Heu en de Gruppenbührer Seite werden toen beschreven als begroeid met alleenstaande of in groepen voorkomende eiken die ouder waren dan 150 jaar, met verder 40- tot 50-jarige elzen en knot-haagbeuken en één Amerikaanse eik. Sindsdien is vrijwel geen boom meer geveld of aangeplant (Koop, 1981, pg. 6). Na het beëindigen van de veeweide kwamen in het Hasbrucher Urwald, net als in het Neuenburger Urwald, alleen nog haagbeuken en beuken op. Verjonging van eik ontbrak toen helemaal. De aanwezige weiden groeiden dicht met beuken (Nietsch, 1927; 1939, pg. 97). Het gebied veranderde daardoor allengs van een open bosweide in een gesloten bos.

#### 5.4.2. Actuele situatie

In het tegenwoordige Hasbrucher Urwald komen geen graslanden meer voor. Het bestaat uit Gierstgras-Beukenbos (*Milio-Fagetum*) en Eiken-Haagbeukenbos (*Stellario-Carpinetum*), met een hoge boometage van zomereiken. Daaronder staat een tweede etage van haagbeuken, waaronder steeds meer beuken opkomen (Koop, 1981, pg. 33 en pers. med. Koop). Onder deze tweede is nog weer een derde etage van beuken opgekomen. Bijna overal komt hultst in de struiklaag voor. In de natste delen staan enkele eiken, waaronder elzen en haagbeuken zijn opgekomen. Ook daar wint de beuk steeds meer terrein. In een deel ervan komen onder de haagbeuken veel meidoornstruiken (*Crataegus laevigata*) voor. Afgezien van struiken en van beuk, vindt daar geen verjonging van boomsoorten plaats. Met name de opkomende beuken verhinderen dat (Koop, 1981, pg. 33, 34, 38 en pers. med. Koop).

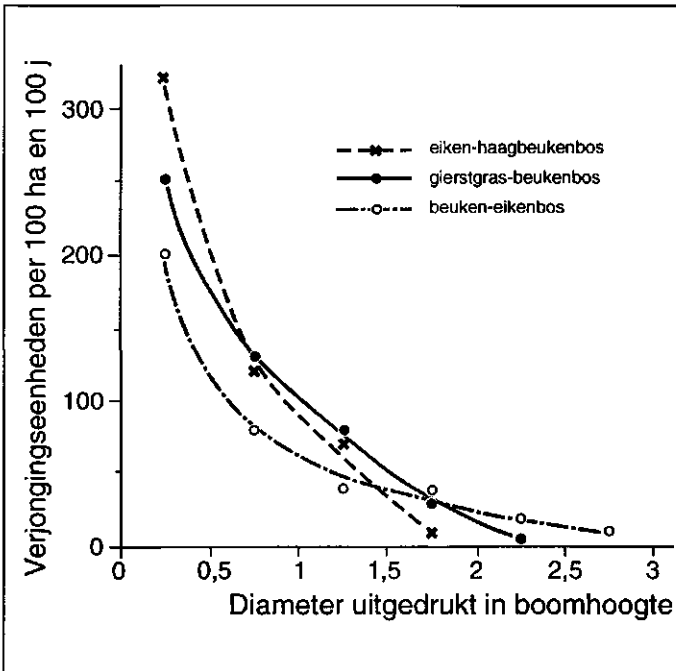
De enorme omvang van de oude eiken in het Hasbrucher Urwald laat zien dat ze in een open landschap zijn opgegroeid. Ze zijn 25 tot 30 meter hoog en hebben brede kronen (Pott en Hüppe, 1991, pg. 90). Koop heeft sinds 1978 in zijn transecten in het bos geen enkele jonge eik aangetroffen en daarbuiten slechts één boompje van 1,5 meter hoog dat in 1995 ten gevolge van het vegen van wild stierf (pers. med. Koop). Jonge beuken weten zich onder het gesloten kronendak daarentegen in weerwil van het vegen door wild te handhaven. Deze vóórverjonging reageert snel met een sterke groei de hoogte in als er een gat in het kronendak ontstaat (Koop, 1981, pg. 18-19, 34-37).

Samenvattend blijkt dat ook in dichtheid het aandeel van de eik sterk terugloopt en het aandeel beuk nog steeds toeneemt (Koop, 1981, pg. 31, 51-52; 1982). Deze

tendens zette zich voort tot in 1995 toen de laatste heropnamen in de permanente transecten werden gemaakt (pers. med. Koop).

#### 5.4.3. Gaten in het kronendak in het Hasbrucher en Neuenburger Urwald

Aan de hand van boomlijken en de diameter van de verjongingseenheden bepaalde Koop (1981) per bostype de verdeling en de omvang van gaten die de afgelopen 100 jaar in het kronendak van het Neuenburger Urwald en het Hasbrucher Urwald zijn ontstaan. Als maat voor de grootte van de gaten gebruikte hij de verhouding tussen de diameter van de open plekken en de maximale hoogte van de bomen die aan de rand van de gaten stonden. De hoogte van deze bomen bedroeg 30 meter (zie Koop, 1981, pg. 52). Figuur 5.4.1. geeft de frequentie weer waarin de gaten van de te onderscheiden omvang voorkwamen. Verjongingsvlakten groter dan 2 tot 3 maal de maximale boomhoogte (ca. 0,2 tot 0,3 ha) kwamen slechts in een lage frequentie voor (Koop, 1981, pg. 50-52; 1982). De gemiddelde waarde blijft kleiner dan 0,5 maal de boomhoogte [= 175 m<sup>2</sup> = 0,018 ha]. Afzonderlijke gaten kunnen door met elkaar te versmelten tot grotere leiden. Zo ontstaan uit meerdere één-boomgaten verjongingseenheden die een langgerekte vorm hebben (Koop, 1981, pg. 52). In deze grotere gaten vestigen zich pioniers als berk en lijsterbes en ook de zomereik. Deze laatste wordt in de loop der tijd door de beide andere soorten in hoogtegroei voorbijgestreefd (Koop, 1982). In het Eiken-Haagbeukenbos bereikten de open plekken maximaal een diameter van 1 tot 1,2 maal de maximale boomhoogte [= 30 tot 45 meter = een opp. van 700-1.600 m<sup>2</sup> = 0,07-0,16ha]; in het Gierstgras-Beukenbos 1,2 tot 2 maal de boomhoogte [= 45 tot 60 meter = een opp. van 1.600-2.800 m<sup>2</sup> = 0,16-0,28 ha] en in het Beuken-Eikenbos 2 tot 22 maal de boomhoogte [= 60 tot 75 meter



Figuur 5.4.1. Frequentieverdeling van de omvang van de verjongingseenheden, uitgedrukt als meervoud van de boomhoogte van belendende bomen, op 100 ha over een periode van 100 jaar in het Neuenburger en Hasbrucher Urwald (naar Koop, 1981, pg. 52).

= een opp. van 2.800-4.400 m<sup>2</sup> = 0,28-0,44 ha] (Koop, 1981, pg. 50-52; 1982). De omvang van deze gaten en de frequentieverdeling stemt overeen met die in La Tillaie in het Forêt de Fontainebleau, zoals die in figuur 5.2.10. staan weergegeven (zie Lemée *et al.*, 1992). De omvang van deze gaten komt ook overeen met die welke zijn vastgesteld in loofbossen in de gematigde klimaatzone in het oosten van de Verenigde Staten en Japan (zie Bormann en Likens, 1979a, pg. 132; Runkle, 1982; Abe *et al.*, 1995; Tanouchi en Yamamoto, 1995). De maximale grootte ligt daar tussen de 0,1 ha en 0,15 ha (Runkle, 1982); een oppervlakte die in La Tillaie na de storm van 1967 werd vastgesteld (Lemée *et al.*, 1992).

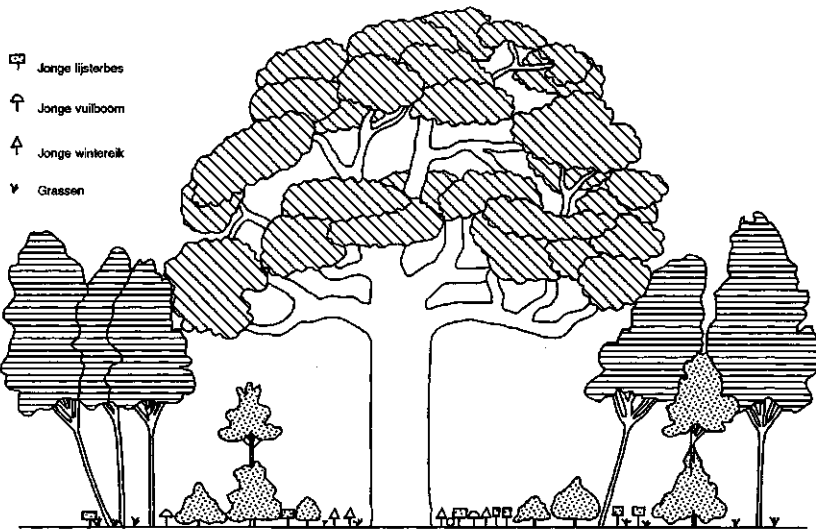
Uit de hiervoor gepresenteerde gegevens kan worden geconcludeerd dat de gaten die in Europese bossen in het kronendak ontstaan representatief zijn voor die welke in bossen in gematigde klimaatomstandigheden op het noordelijk halfrond worden gevormd. Op grond van de ontwikkelingen in zowel La Tillaie als in het Neuenburger Urwald en het Hasbrucher Urwald moet worden geconcludeerd dat van zomer- en wintereik in dergelijke "normale" gaten in het kronendak wel kiemplanten verschijnen die ook tot jonge bomen kunnen opgroeien, maar er uiteindelijk niet in slagen zich daarin definitief te vestigen.

### 5.5. Sababurg in het Reinhardswald, Duitsland

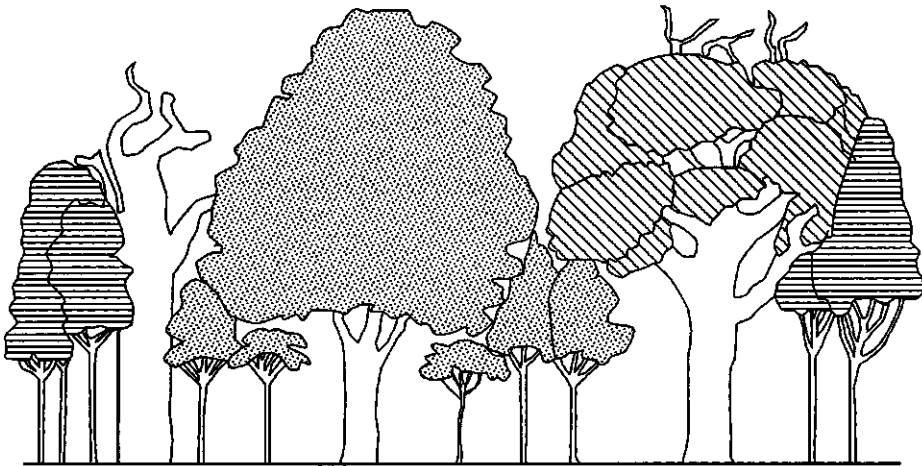
Het reservaat Sababurg in Duitsland werd in 1907 gesticht. Het is onderdeel van het Reinhardswald. Dat ligt ten noorden van de stad Kassel en is 27.000 ha groot. Het reservaat zelf beslaat 92 ha (Swart, 1953; Flörcke, 1967, pg. 3, 47). De eiken die er voorkomen zijn wintereik en moseik (*Quercus cerris*). Het gebied is vernoemd naar het slot Sababurg dat door de landsheer bij het Reinhardswald werd gebouwd. Ter verdediging was het slot in de 16<sup>de</sup> eeuw omgeven door dichte hagen van doornstruweel die destijds in het Duits "Hecken" werden genoemd. Die struwelen zouden de gebr. Grimm hebben geïnspireerd tot het schrijven van het sprookje van Doornroosje (Flörcke, 1967, pg. 38-39).

De bewoners van de nederzettingen aan de rand van het Reinhardswald waren van oudsher gerechtigd brand- en timmerhout uit het "Wald" te halen en er varkens te akeren en runderen, paarden en schapen te weiden (Flörcke, 1967, pg. 35). Volgens een reglement uit 1748 dreven zij in de 16<sup>de</sup> en 17<sup>de</sup> eeuw jaarlijks 6.000 stuks rundvee, 3.000 paarden, 20.000 schapen en 6.000 varkens in het "Wald" (Flörcke, 1967, pg. 42-43; Anon., 1978). Aan grazers is dat een dichtheid van 107 kg per ha.

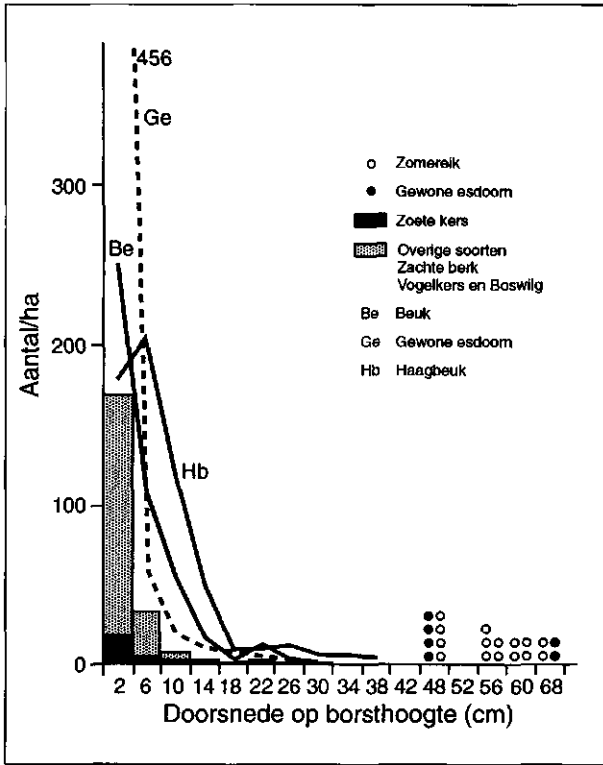
De aangrenzende stad Hofgeismar akerte in goede mastjaren zelfs 20.000 varkens in het Reinhardswald (Flörcke, 1967, pg. 42-43). In het reglement uit 1748 staat ook dat 1/3 van de oppervlakte voor de veeweide moest worden afgesloten (Flörcke, 1967, pg. 43). Voor het grootvee werd destijds de zogenaamde "Blumenhute" ingesteld. Dat hield in dat de beweiding in het "Wald" werd beperkt tot de periode van 1 mei tot eind augustus; de periode dat de bloemen bloeien, vandaar de naam "Blumenhute". Het weiden moest onder begeleiding van een herder gebeuren. Schapen en varkens mochten in de herfst en in de winter in het Reinhardswald worden gebracht (Anon., 1978). Zoals op zoveel plaatsen werden jonge eiken in kampen gekweekt en waren geërfden die een boom als bouwhout toegewezen hadden gekregen verplicht na het rooien van de boom een bepaald aantal jonge



Figuur 5.5.1. Onder een oude masteik, een wintereik (kroon schuin gearceerd) in het reservaat Sababurg, Duitsland, zijn op een gedeeltelijk met gras begroeide bodem spontaan jonge berken (horizontaal gearceerde kroon) en jonge beuken (gestippelde kroon) opgekomen. Verder staan er kiemplanten van lijsterbes, vuilboom, en wintereik onder de oude eik (Naar Flörcke, 1976, pg. 107).



Figuur 5.5.2. Gemengd Eiken-Beukenbos (de kroon van eik is schuin gearceerd, die van beuk gestippeld en die van berk horizontaal gearceerd). Één afgebeelde eik, namelijk links tussen de berken en beuken, is afgestorven. De jonge beuken en berken zijn 12 tot 15 jaar oud. Kiemplanten van bomen ontbreken helemaal. De bodem is bedekt met een dikke laag bladstrooisel (naar Flörcke, 1967, pg. 56).



Figuur 5.7.2.

De verdeling van de doorsneden van zomereik, gewone esdoorn, haagbeuk, beuk en zoete kers (*Prunus avium*) en overige soorten, waaronder zachte berk (*Betula pendula*), vogelkers (*Prunus padus*) en boswilg (*Salix caprea*) per ha in klassen van 4 cm (naar Jahn en Raben, 1982, pg. 725).

ha. Het onderzoek werd gedaan aan permanente kwadraten in en buiten voor wild uitgerasterde delen van het bos. Alle reservaten zijn tot ongeveer 1850 á 1870 als hakhout met overstaanders geëxploiteerd. Ze worden niet meer beweid. Voor een gedetailleerde omschrijving van het onderzoeksgebied verwijs ik naar Wolf (1982; 1988). De gegevens die hierna worden gepresenteerd zijn aan deze beide publicaties ontleend, tenzij anders vermeld.

### 5.8.2. Actuele situatie

Op het Rehsol na liggen alle proefgebieden onder een vrijwel gesloten kronendak. De kroonbedekking varieert van 80-100%. De bedekking van het Rehsol bedraagt 67%. In het Kottenforst bestaat het bos uit een bovenste boometage (hoogte 21-30 meter) van zomereik, beuk, haagbeuk en winterlinde; een middenlaag (hoogte 17-18 meter) van zomereik, haagbeuk en winterlinde (de beuk ontbreekt) en een onderste laag (hoogte 5-12 meter) van beuk, haagbeuk en winterlinde (de zomereik ontbreekt). In het Chorbusch komt de beuk niet voor. De bovenste boometage (24 meter hoog) wordt gevormd door zomer- en wintereik en zowel de middelste (hoogte 13-15 meter) als de laagste etage (6-7 meter) bestaan uit haagbeuk en winterlinde. In de Geldenberg bestaat de hoogste boomlaag (24 meter hoogte) uit wintereik en beuk en de middelste (hoogte 17 meter) uit beuk. Een lagere etage van bomen ontbreekt. De bovenste etage van bomen in het Rehsol (hoogte 19-24 meter) wordt gevormd door zomer- en wintereik, beuk en haagbeuk, de middelste (hoogte

14-15 meter) door vrijwel alleen beuk. Slechts af en toe komt haagbeuk voor. Ook hier is geen onderste boometage aanwezig. In de Geldenberg en het Rehsol ontbreekt de winterlinde. Plantensociologisch worden de bossen in het Kottenforst en het Chorbush als Eiken-Haagbeukenbos (*Stellaria-Carpinetum*) en in de Geldenberg en het Rehsol als Wintereiken-Beukenbos (*Fago-Quercetum*) getypeerd. In het proefgebied werden de proefvlakken deels uitgerasterd tegen ree (*Capreolus capreolus*), damhert (*Dama dama*), wild zwijn (*Sus scrofa*) en konijn (*Oryctolagus cuniculus*).

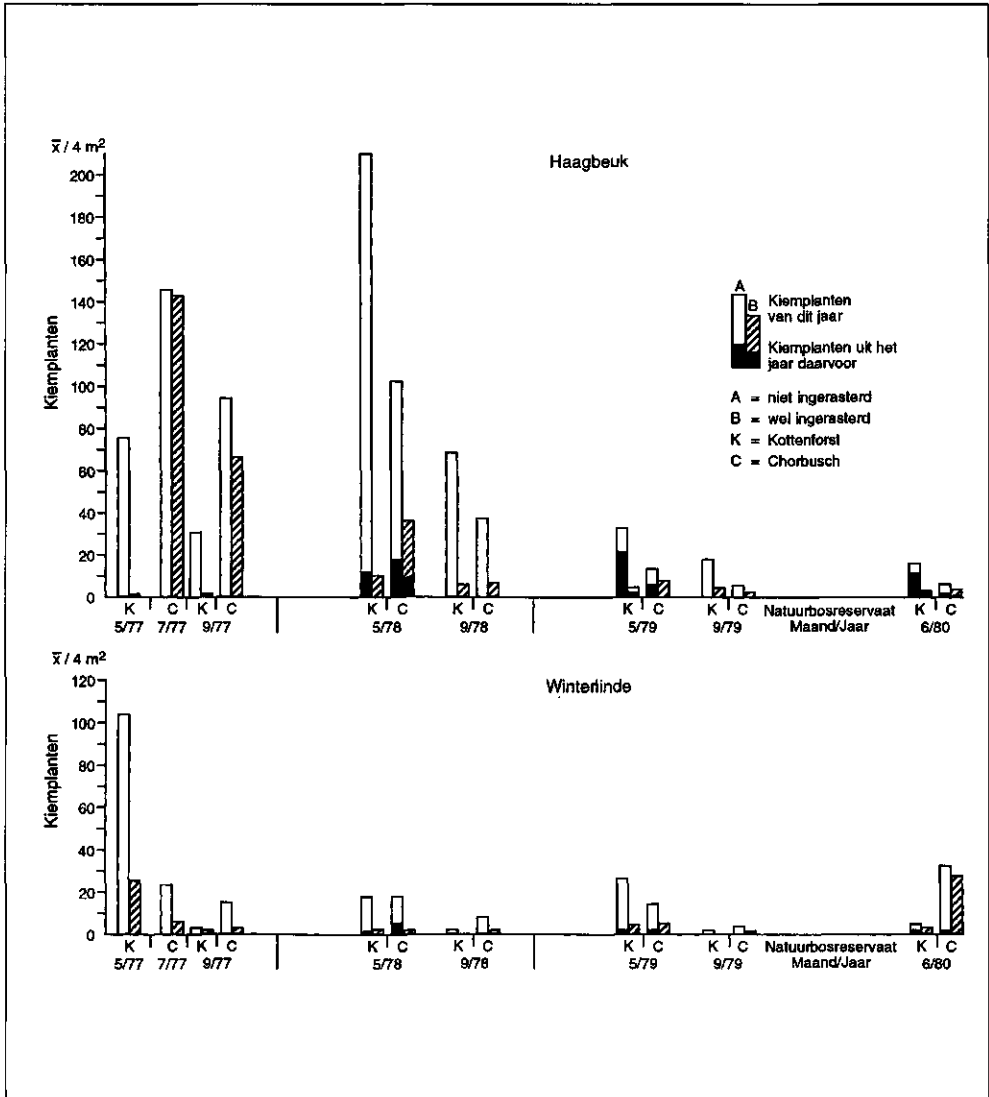
De aantallen kiemplanten in de niet-ingerasterde (A) en de wel ingerasterde (B) proefvakken staan in tabel 5.8.1. weergegeven. De zaailingen in 1977 waren afkomstig van een volle mast [= tot 200 eikels per m<sup>2</sup> (Dengler, 1990, pg. 63)] in 1976. In het tijdvak 1977-1980 werden vrijwel geen eikels geproduceerd, waardoor geen nieuwe kiemplanten verschenen. De periode 1977-1980 toont in feite de ontwikkeling van het cohort zaailingen van de eik na de volle mast in 1976.

Uit tabel 5.8.1. blijkt een snelle afname van het aantal kiemplanten. De hoogste aantallen werden in 1977 bereikt, waarna de aantallen in de daarop

Tabel 5.8.1. Aantallen kiemplanten per 100 m<sup>2</sup> in een Zomereiken-Haagbeukenbos en een Eiken-Beukenbos buiten (A) en binnen (B) rasters in de proefvakken (naar Wolf, 1982, pg. 480).

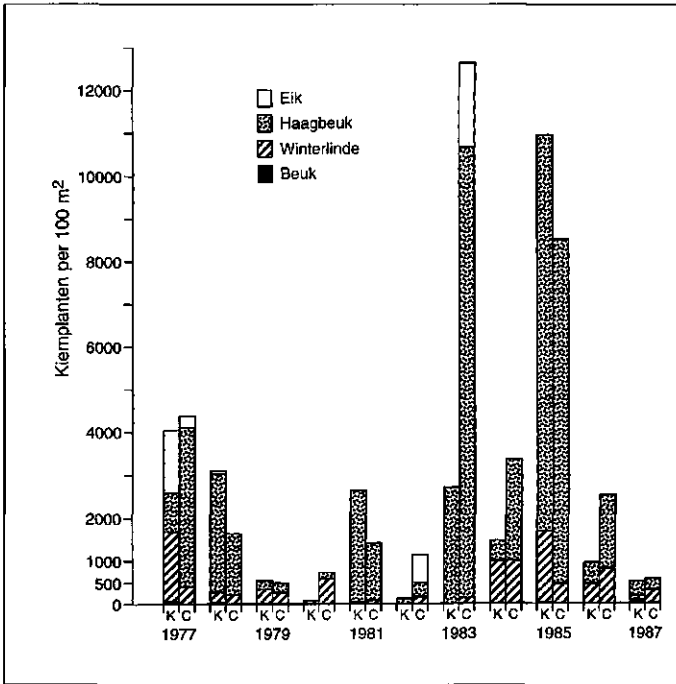
Boomsort	Tijdstip monster	Zomereiken-Haagbeukenbos				Eiken-Beukenbos			
		Kottenforst		Chorbush		Geldenberg		Rehsol	
		A	B	A	B	A	B	A	B
Zomereik <sup>1</sup>	1977/9	2.297 <sup>1</sup>	2.312 <sup>1</sup>	4.32 <sup>12</sup>	132 <sup>12</sup>	92	4.727 <sup>2</sup>	31 <sup>2</sup>	5.471 <sup>2</sup>
Wintereik <sup>2</sup>	1978/5	4	0	2	0	4	0	4	4
	1979/5	0	0	0	0	0	1	3	0
	1980/6	0	5	0	0	0	1	0	0
Beuk	1977/5,7	56	52	1	0	14	227	1	7
	1978/5	37	20	0	0	2	0	0	5
	1979/5	0	2	0	0	23	0	16	7
	1980/6	13	2	0	0	0	2	46	44
Haagbeuk	1977/5,7	1.910	30	3.685	3.607	0	0	0	0
	1978/5	5.303	267	2.155	665	0	0	172	90
	1979/5	275	30	180	180	0	0	1	17
	1980/6	92	2	115	105	0	0	0	2
Winterlinde	1977/5,7	2.620	652	612	160	0	0	0	0
	1978/5	442	70	335	57	0	0	0	0
	1979/6	617	107	295	227	0	0	0	0
	1980/6	85	60	775	542	0	0	0	0

volgende jaren sterk terugvallen. In tegenstelling tot de eik, produceerden de haagbeuk en de winterlinde elk jaar vruchten, hetgeen jaarlijks kiemplanten opleverde, zoals figuur 5.8.1. aangeeft. Het verschil tussen ingerasterde en niet-ingerasterde proefvakken is met name in het Wintereiken-Beukenbos groot. In het niet-ingerasterde deel werden vrijwel alle eikels gepreedeerd voordat ze kiemden. In het Eiken-Haagbeukenbos waren wel kiemplanten van de eik aanwezig, maar was de haagbeuk met 30.000-50.000 kiemplanten per ha veruit het talrijkst, zoals figuur 5.8.2. duidelijk aangeeft.

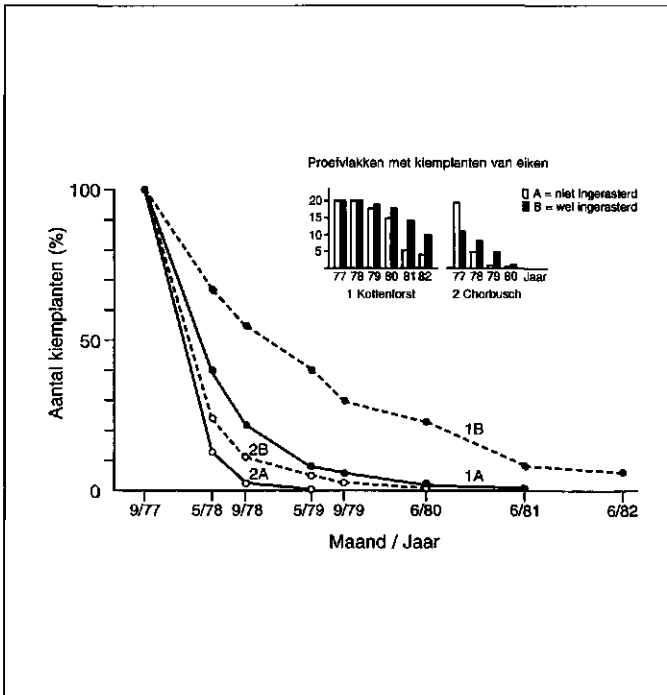


Figuur 5.8.1. De aantallen gekiemde haagbeuken en winterlinden in een Eiken-Haagbeukenbos en de mate waarin ze het eerste levensjaar overleven buiten (A) en binnen (B) een raster in de proefvakken (naar Wolf, 1988, pg. 169).





Figuur 5.8.2. Het aantal opgekomen kiemplanten van zomer- en wintereik, winterlinde, beuk en haagbeuk per 100m<sup>2</sup> in de boswachterijen Kottenhorst (K) en Chorbusch (C) gedurende een periode van 11 jaar. De waarden zijn de gemiddelden van niet en wel ingerasterde proefvelden (n=40) (naar Wolf, 1988, pg. 169).



Figuur 5.8.3. De procentuele overleving van de kiemplanten van zomer- en wintereik die na het mastjaar 1976 opkwamen in niet- (A) en in wel- (B) ingerasterde proefvelden in de boswachterijen Kottenforst (1) en Chorbusch (2). Rechts bovenaan staat het aantal proefvelden waarop de waarneming in het betreffende jaar betrekking had (naar Wolf, 1988, pg. 170).

In het Eiken-Haagbeukenbos in het Kottenforst overleeft binnen het raster een veel hoger percentage zaailingen van de zomereik dan er buiten (zie figuur 5.8.3.). Na 4 jaar is binnen het raster nog 23% en er buiten nog 3% het oorspronkelijke aantal zaailingen over. In het Eiken-Haagbeukenbos in Chorbusch vindt, zoals figuur 5.8.3. aangeeft een veel snellere afname plaats. Waarnemingen in het Eiken-Haagbeukenbos in het Kottenforst en het Chorbusch over een periode van 11 jaar, weergegeven in figuur 5.8.2., geven duidelijk aan dat de aanwezigheid van kiemplanten van de eik samenhangt met het optreden van de masten in 1976 en 1983. Uit deze figuur blijkt duidelijk dat bij een volle mast van de eik in het Chorbusch een aanzienlijk groter aantal kiemplanten van haagbeuk aanwezig is en dat door alle jaren heen de haagbeuk in zowel het Kottenforst als in het Chorbusch met een aanzienlijk aantal kiemplanten vertegenwoordigd is. De winterlinde is in vergelijking met de eik ook sterk vertegenwoordigd. Bovendien komen van deze soorten jaarlijks kiemplanten op, zoals figuur 5.8.1. aangeeft, zodat van beide soorten in jaren dat kiemplanten van de eik ontbreken wel zijn; de haagbeuk met zelfs relatief grote aantallen.

In beide reservaten in het Eiken- Haagbeukenbos ontbraken echter jonge eiken >50 cm. Haagbeuk en winterlinde waren daarentegen wel vertegenwoordigd in de onderste boomlaag (hoogte in het Kottenforst 5-12 meter en in het Chorbusch 6-7 meter), de haagbeuk met 11 en 17 stammen per ha en winterlinde met 63 en 52 stammen per ha in respectievelijk het Kottenforst en het Chorbusch. Dit duidt erop dat van deze beide soorten kiemplanten zich tot bomen ontwikkelen, hetgeen bij de zomer- en wintereik niet het geval is. Van de zomereik verdwijnen alle zaailingen dus weer. Dat wijst erop dat de zomereik wordt verdrongen door haagbeuk en winterlinde. Figuur 5.8.2. vormt een duidelijke indicatie dat de eik vanwege de overmacht aan de winterlinde en de haagbeuk en het succes van beide soorten om tot bomen uit te groeien, bij voorbaat kansloos is. Gezien de andere gegevens geldt dat zelfs bij een volle mast optreedt, zoals in 1976 het geval was.

De vraat van wild werkt blijkbaar ook nadelig voor de eik, aangezien in de niet ingerasterde stukken volgens figuur 5.8.3. in vergelijking met de ingerasterde stukken minder kiemplanten van de eik overleven, maar blijkens figuur 5.8.1. meer van de winterlinde en de haagbeuk. Het uitrasteren van stukken bos tegen wild is dus in het voordeel van de eik. Vraat van wild in het bos werkt dus in het nadeel van de eik. Gezien de afname van het aantal kiemplanten van de eik in de ingerasterde delen van de proefvakken is het niet waarschijnlijk dat het uitrasteren zondermeer leidt tot een succesvolle vestiging van de eik, aangezien binnen de rasters de concurrentie met winterlinde en haagbeuk moet weerstaan.

## **5.9. Het eiken-reservaat Johannser Kogel in het Wienerwald, Oostenrijk**

### *5.9.1. Korte kenschets en geschiedenis van het reservaat*

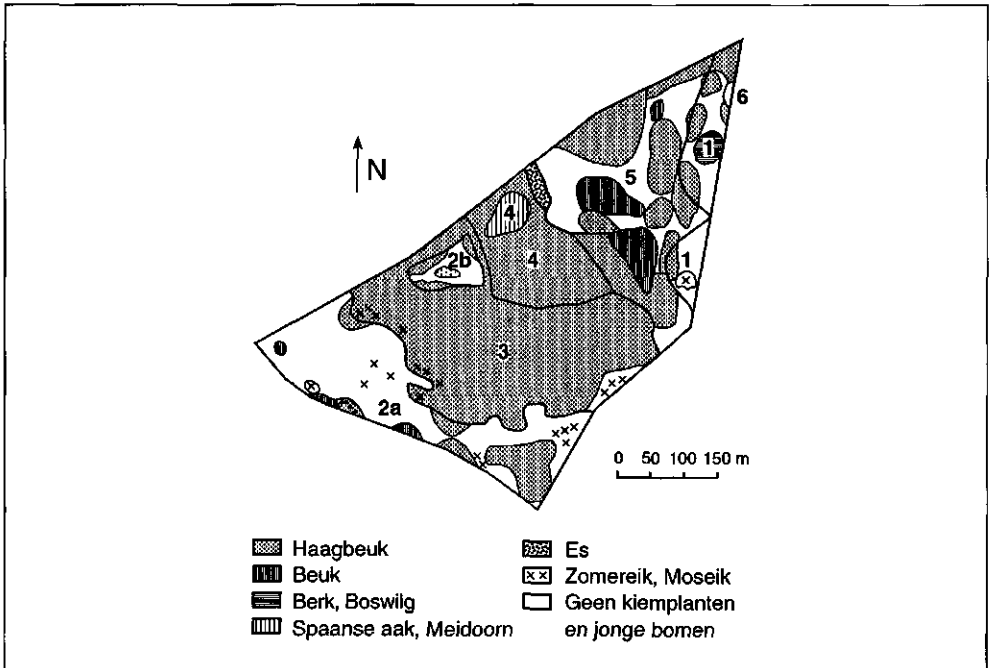
In het eikenreservaat Johannser Kogel in het Lainzer wildpark groeien 200 tot 300 jaar oude wintereiken. Naast deze soort komt daar ook de moseik voor. In het reser-

vaat zag men zich voor een probleem gesteld ten aanzien van de verjonging van de wintereik. Het bos was in een fase beland waarin volgens het verjongingsmodel van Leibundgut (1959; 1978) voor oerwouden verjonging van de wintereik zou hebben moeten optreden. Deze fase wordt, zoals we in hoofdstuk 2 hebben gezien, de "Alterphase", of ook wel de "Terminale phase" genoemd. In het begin van deze fase moet zich theoretisch de verjonging vestigen. De jonge bomen krijgen de gelegenheid op te groeien, doordat het kronendak van het bos ijler wordt ten gevolge van het aftakelen en sterven van bomen. In de "Terminale phase" groeien de kiemplanten op tot jonge bomen, waaruit het toekomstige bos voortkomt. De theoretisch verwachte verjonging vond bij de wintereik in het reservaat Johannser Kogel echter niet plaats (Mayer en Tichy, 1979). Een dergelijk probleem deed zich volgens Mayer en Tichy (1979) ook voor in het eikenreservaat Rohrbrunn in de Spessart.

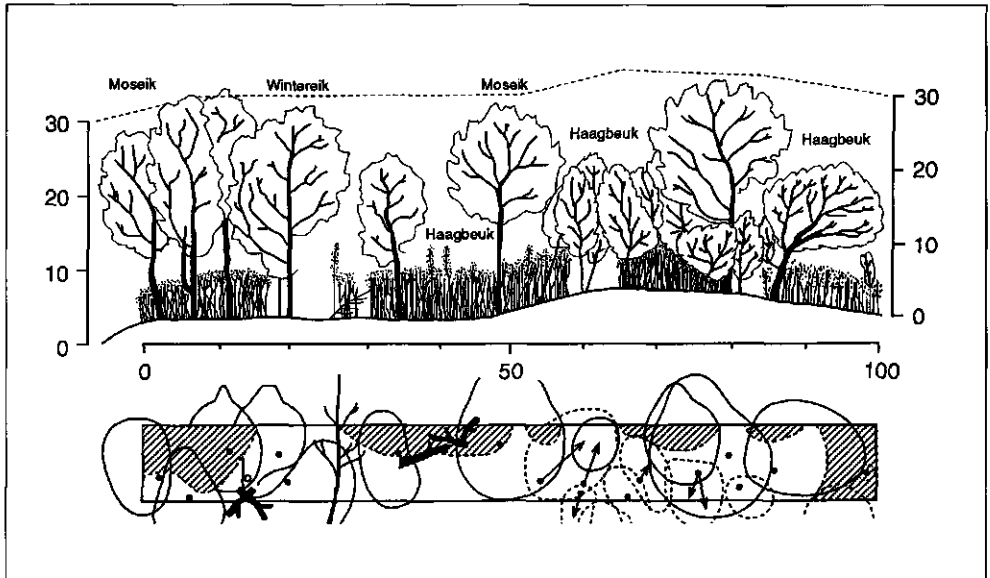
Het onderzoeksgebied ligt in het noordwestelijke deel van het Lainzer wildpark. In een oorkonde uit 1457 wordt al melding gemaakt van de inrichting van een wildpark in deze contreien. Tussen 1711 tot 1740 verwierf de keizerlijke familie een groot deel van het toenmalige wildpark. Keizerin Maria Theresia liet tussen 1772 en 1781 een 22,6 km lange muur om het wildpark heen bouwen. Dat ommuurde gebied werd het exclusieve jachtdomein van het keizerlijke hof. De eiken in het reservaat dateren van voor de bouw van de muur. Aangenomen wordt dat na de voltooiing van de muur de wildstand sterk toenam, namelijk tot 50 stuks per 100 ha. In 1921 werd het wildpark openbaar toegankelijk en in 1941 werd het eikenreservaat gesticht (Tichy, 1978 pg. 6; Mayer en Tichy, 1979). De gegevens die ik hierna presenteer ontleen ik aan Tichy (1978) en Mayer en Tichy (1979), tenzij anders staat vermeld.

### 5.9.2. Actuele situatie

Het onderzoeksgebied bestaat uit Eiken-Haagbeukenbos (*Galio-Carpinetum*) en Beukenbos (*Fagetum*). Het Eiken-Haagbeukenbos beslaat 62% van de oppervlakte en het Beukenbos de resterende 38% (Mayer en Tichy, 1979). De brede kronen van de wintereiken geven aan dat ze in zeer lichte omstandigheden zijn opgegroeid (Mayer en Tichy, 1979). De verdeling van de aspectbepalende bomen over de verschillende dikteklassen staat weergegeven in tabel 5.9.1. Daaruit blijkt dat de wintereik niet of nauwelijks aanwezig is in de laagste dikteklasse, waarin de kiemplanten en de jonge bomen voorkomen en helemaal ontbreekt in de klassen die daarop volgen. Voorzover in het reservaat kiemplanten na het uitrasteren kiemplanten zijn opgekomen, zoals bijvoorbeeld na de masten in 1972 in 1975 en 1976, verdwenen ze vervolgens weer. De haagbeuk komt in de laagste dikteklassen in grote aantallen voor. Beuk en Spaanse aak zijn daarin ook goed vertegenwoordigd. In het Beukenbos komen beuken-zaailingen het meest voor. Figuur 5.9.1. geeft de verdeling van hoogten in een aantal klassen weer van de licht-behoefte wintereik en moseik enerzijds en de schaduw-verdragende haagbeuk en beuk anderzijds. Met deze figuur geven Mayer en Tichy de generatiewisseling in het reservaat weer aan de hand van chronosequenties. Van links boven naar rechts beneden lezend staat het proces weergegeven van de verjonging, dat zij omvormingsfase noemen. Het begint met wat Mayer en Tichy het climax-bos noemen en waarin de eik nog goed vertegenwoordigd is. Daarna moet volgens de theorie de vervanging van de oude bomen, waaronder de eiken, door een nieuwe generatie bomen plaatsvinden. Van links-boven naar rechts-onder lezend blijken in



Figuur 5.9.2. De omvorming in het reservaat Johannser Kogel. De figuur geeft de bedekking weer van jonge bomen met een doorsnede tot 17 cm op borsthoogte. De nummers duiden de verschillende typen bos aan die in tabel 5.9.1. staan weergegeven. De dichtheid aan jonge bomen varieert in het reservaat (naar Mayer en Tichy, 1979, pg. 216).



Figuur 5.9.3. Een doorsnede van een oude opstand van eik (wintereik en moseik) in een Eiken-Haagbeukenbos met een dicht opkomende verjonging van haagbeuk. In het bovenaanzicht is deze verjonging schuin gearceerd. De maten zijn in meters (naar Mayer en Tichy, 1979, pg. 217).

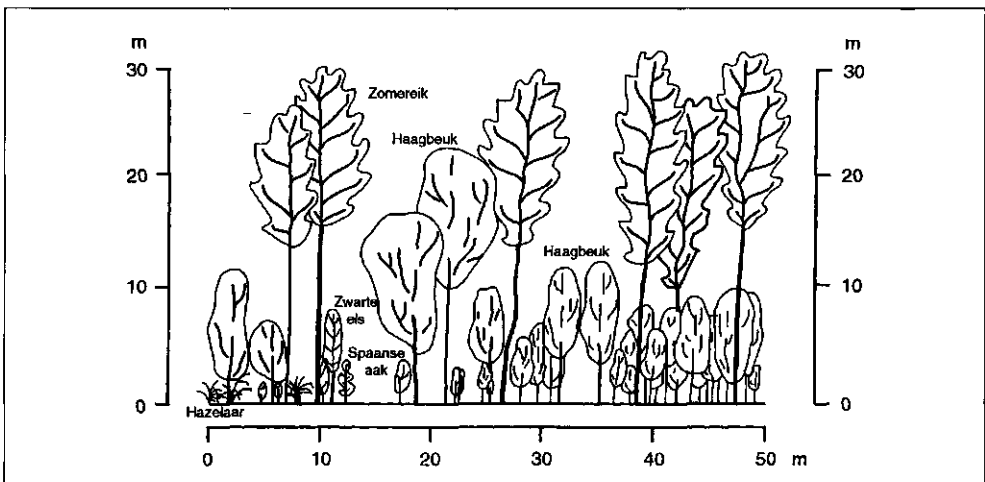
Van de schaduw-verdragende boomsoorten zijn van de haagbeuk in vrijwel het hele reservaat de kiemplanten het meest talrijk in de onderste laag van de vegetatie (tot bijna 10.000 ex. per ha) (zie figuur 5.9.2.). Over de hele oppervlakte van het reservaat gezien, overheerst de haagbeuk in het bos ook de laagste etage van jonge bomen (zie figuur 5.9.3.). In een aantal delen van het reservaat vormt de haagbeuk zelfs 80% tot 99,5% van het totale aantal bomen in deze etage. In een deel van het reservaat neemt de soort 80% van de bomen in middelste etage en in een deel zelfs 80% van de hoogste boometage in.

Uit deze gegevens blijkt dat in het Eiken-Haagbeukenbos de haagbeuk de winter- en moseik verdringt. In het Beukenbos zijn winter- en moseik al vrijwel verdwenen. In de gaten die in dit type bos in het kronendak ontstaan, verjongen zich alleen nog de beuk en de haagbeuk, waarbij de haagbeuk in de grotere gaten domineert. Concluderend kan worden gesteld dat alles erop wijst dat over het geheel gezien de wintereik uit het reservaat verdwijnt en beuk en haagbeuk het gesloten bos zullen gaan domineren.

## 5.10. Het oerwoudreservaat Krakovo, Slovenië

### 5.10.1. Algemene karakteristiek

Mayer en Tichy (1979) noemen het oerwoudreservaat in Krakovo in Oost Slovenië als een voorbeeld waar de eik zich in aanwezigheid van de schaduw verdragende haagbeuk handhaaft. Het reservaat is 40,5 ha groot en ligt dicht bij de grens met Kroatië. De eiken die er voorkomen zijn zomereiken. Het kronendak van het bos is meestal ijl en bestaat voornamelijk uit zomereik. Daaronder komt een middenetage voor die afwisselend dicht en ijl is en voornamelijk uit haagbeuk bestaat. Verder komen in deze etage Spaanse aak, steeliep (*Ulmus laevis*) en zwarte els (*Alnus glutinosa*) voor (zie figuur 5.10.1.). De vegetatie wordt getypeerd als type een Eiken-Haagbeukenbos.



Figuur 5.10.1. Een transect in het Eiken-Haagbeuken bos in het reservaat Krakovo, Slovenië. Opgroeiende jonge zomereiken ontbreken geheel. Haagbeuk komt daarentegen wel op (naar Mayer en Tichy, 1979, pg. 222).

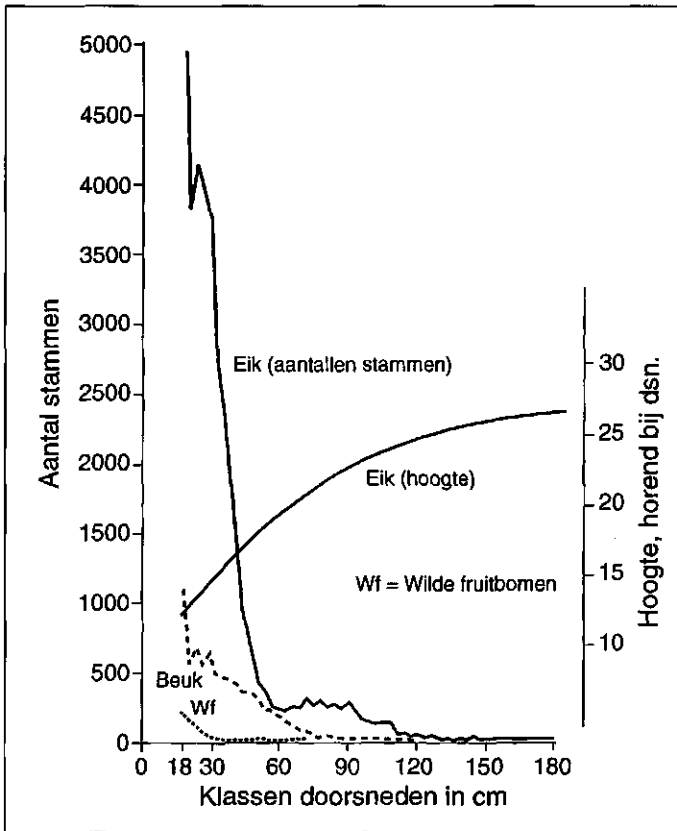
van 120 cm. Eiken en beuken worden volgens de taxatie begeleid door veel wilde fruitbomen, zoals wilde appel, wilde peer en zoete kers. Verder komen linden (welke soort staat niet vermeld) voor en gewone esdoorns en haagbeuken, enkele zeer goed groeiende, langkronige fijnsparren (*Picea abies*), enkele zilverdennen (*Abies alba*) en verder grove dennen en boswilgen. Daarnaast groeit er volgens de taxatie veel hazelaar, meidoorn en jeneverbes (*Juniperus communis*) (Reinhold, 1949; Mayer en Tichy, 1979). Door Reinhold (1949) wordt het bos op grond van deze taxatie als een natuurlijk Eiken-Beukenbos aangemerkt, waarin geen sprake is van het verdringen van de eik door de beuken. Volgens Mayer en Tichy heeft de eik zich er gehandhaafd, ondanks dat in 1787 beuken aanwezig waren. De oorzaak daarvan is volgens hen dat de bodem uit klei bestaat; een bodem die optimaal is voor de zomereik, en er geen late vorsten optreden, waar de beuk slecht tegen kan. Verder komt er volgens hen een aan de betreffende groeiplaats aangepast ras van de zomereik voor.

In 1782 werd in het Unterhölzer Wald één raster ten behoeve van varkens en één raster voor damherten geplaatst. Tijdens de Napoleontische oorlog brachten inwoners uit de omgeving hun huisvee (ca. 6.000 stuks) in het gebied in veiligheid. Over welke oppervlakte dat gebeurde blijkt niet uit de publicaties. Nadien bleef er volgens Reinhold (1949) een weiderecht voor 600 stuks koeien bestaan. Dat heeft volgens hem tot gevolg gehad dat de verjonging van eiken in korte tijd werd vernietigd, terwijl die van de beuk zich plaatselijk handhaafde. Het aantal oude eikenstammen zou door houtwinning zijn teruggebracht tot 5 en plaatselijk tot 40 per ha. Hazelaar, ratelpopulier, boswilg en doornen zouden tegelijkertijd de overhand hebben gekregen. Deze soorten zijn vervolgens in 1830 volledig weggehakt, om plaats te maken voor bezaaiing met fijnspar, grove den en larix (*Larix spp.*). Slechts een restant van 270 ha met 600-jarige eiken en tot 250 jaar oude beuken en enige wilde vruchtbomen is overgebleven. Dat werd is beschermd als wildpark voor damherten en edelherten (*Cervus elaphus*). In de jaren 80 van deze eeuw restte nog 155 ha, waarin 20 tot 40 eiken per ha stonden op een sterk vergraste bodem.

Uit de taxatie uit 1787 heeft Reinhold (1949) op basis van de gegevens over de doorsneden van de bomen de opbouw van de populatie van eik, beuk en wild fruit gereconstrueerd, alsmede de hoogten toenmalige eiken (zie figuur 5.11.1.). Volgens Reinhold is de leeftijdsopbouw van de tot 660 jaar oude eiken gelijkmatig. Reinhold concludeerde uit deze gegevens dat de eik zich in aanwezigheid van de beuk handhaaft en dat het karakter van het nog aanwezige relictbos sterk dat van een natuurbos benadert. Als referentie voor het natuurbos hanteert hij het plenterbos, d.w.z. een ongelijkjarig bos waarin, zoals in hoofdstuk 4 vermeld staat, continu verjonging plaatsvindt in gaten in het kronendak ter grootte van één of enkele bomen die verwijderd worden.

Volgens Kwasnitschka (1965) is het aandeel van de eik in de soortensamenstelling sinds 1787 onveranderd gebleven, namelijk 74,5%. De eiken waren tot 600 jaar oude en hadden een gemiddelde leeftijd ca. 300 jaar. Over een grote oppervlakte is het de eik volgens Kwasnitschka (1965) gelukt een tot 40 jaar en gemiddeld 20 jaar oude natuurlijke verjonging te realiseren. De verjonging begon meestal ringvormig onder de buitenste rand van de kronen en zou zich dan concentrisch uitbreiden. Volgens Kwasnitschka zal op deze wijze op den duur de hele bosbodem bedekt raken met kiemplanten.

Het feit dat ten tijde van de taxatie in 1787 soorten als meidoorn, sleedoorn, jeneverbes en wilde fruitsoorten aanwezig waren duidt erop dat er toen sprake was van een bosweide. Dat geldt ook voor de populatieopbouw van de eik. Zoals we in hoofdstuk 2 en 4 constateerden, komen in de buitenste rand van doornstruwelen verhoudingsgewijze veel jonge eiken op. Het patroon van de concentrische verjonging van



Figuur 5.11.1.

Aan de hand van een taxatie uit 1787 gereconstrueerde populatieopbouw van zomereik, beuk en wilde fruitsoorten als wilde appel, wilde peer en zoete kers (naar Reinhold, 1949, pg. 694).

eiken dat Kwasnitschka beschrijft, vertoont een grote gelijkenis met de verjonging van eiken in zich clonaal uitbreidende doornstruwelen in bosweiden; een proces dat uitgebreid in hoofdstuk 4 als verschijnsel in de New Forest aan de orde is geweest. Ook het grote aantal jonge tot zeer jonge eiken waarvan sprake is in de taxatie kan daarmee worden verklaard. Zoals we in hoofdstuk 2 en 4 vaststelden, komen in de zomen van doornstruwelen veel eiken op. Ten gevolge van de clonale uitbreiding van sleedoorn met behulp van wortelstokken breidt deze zich in grasland concentrisch uit en in het kielzog daarvan de bomen. Blijkens de historische bronnen was er in het Unterhölzer sprake van beweiding, zodat het hiervoor beschreven proces tot de mogelijkheden behoort. Uit de mij beschikbare gegevens wordt niet duidelijk wanneer de veeweide is geëindigd, maar gezien de leeftijd van de jonge eiken die Kwasnitschka opgeeft, zou dat niet veel langer dan 50 jaar geleden moeten zijn geweest, als het tenminste geen aangeplante jonge eiken betreft. De doornstruwelen die klaarblijkelijk ten tijde van de waarneming van Kwasnitschka (1965) ontbraken, maar tijdens de taxatie in 1787 volop aanwezig waren, kunnen zijn verdwenen door schaduw van de opgroeiende jonge eiken; een proces dat, zoals we in hoofdstuk 2 en 4 vaststelden, o.a. door Watt (1934b) in de "commons" in de Chiltern heuvels in Engeland werd geconstateerd. Ze kunnen ook zijn weggehakt; een maatregel die men in de bosbouw in de vorige eeuw toepaste, omdat doornen, zoals we in hoofdstuk 4 lasen, als onkruid werden beschouwd, dat moest worden uitgeroeid. In het Unterhölzer deed men dat in 1830 al eens. Mijns inziens was in

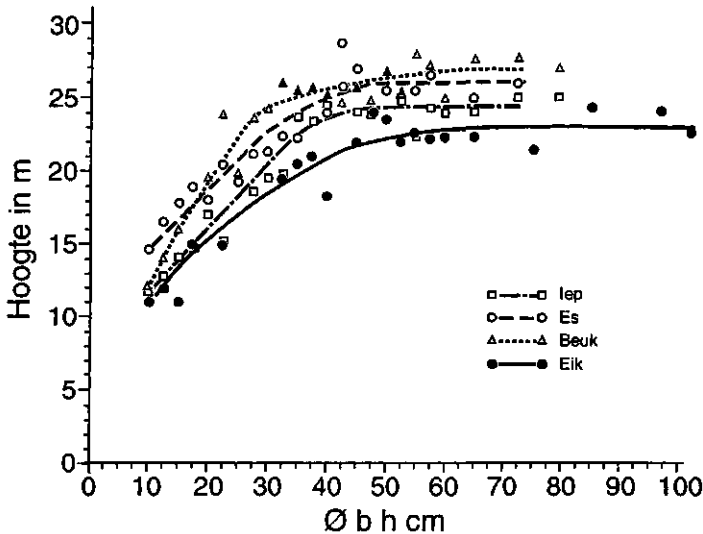


*Foto 5.12.1. Begraasd gebied, grenzend aan het reservaat Dalby Söderskog, waar o.a. zomereik en es zich verjongen in doornstruwelen, bestaande uit mei- en sleedoorn, zoals ook elders in midden en west Europa in bosweiden plaatsvindt. Het uit begrazing genomen reservaat (dat er ook zo uit heeft gezien) doemt rechts op als een gesloten groene muur (Foto F.W.M. Vera).*



*Foto 5.12.2. Het reservaat Dalby Söderskog intern met een afgestorven eik (foto F.W.M. Vera).*





Figuur 5.12.4. Het verband tussen de gemiddelde hoogte en de diameter van de stam op borsthoogte van de belangrijkste boomsoorten in Dalby Söderskog bij een opname uit 1970 (naar Malmer et al., 1987, pg. 22).

Wat in Dalby is waargenomen, is ook in het reservaat Vardsättra in Zuid-Zweden geconstateerd. Ook dit is een voormalige bosweide. Het werd in 1912 tot reservaat uitgeroepen, waarna het weiden van vee werd gestaakt. Het dichte kronendak van bomen dat zich vervolgens ontwikkelde, heeft de hazelaar sterk doen afnemen. Uit opnamen, waarvan de resultaten in tabel 5.12.1. staan, blijkt verder dat de eik zich niet verjongt, terwijl daarentegen de ruwe iep sterk opkomt en de voormalige bosweide zal gaan domineren (Hytteborn, 1986).

Tabel 5.12.1. Het aantal stammen per ha in de verschillende hoogteklassen in het natuurreservaat Vardsättra, Zweden (naar Hytteborn, 1986, pg. 25).

Boomsoort	Hoogteklassen			
	< 0,5 m	0,5 -1,3 m	1,3 -ca. 4 m	> 4 m
Zomereik	0	0	0	4
Es	88.000	2.000	860	247
Ruwe iep	34.000	770	696	374
Gewone esdoorn	5.000	240	54	14
Vogelkers	1.1.00	940	680	65
Ratelpopulier	160	60	12	0
Ruwe berk	0	0	0	34
Lijsterbes	0	4	29	56

## 5.13. Het bos van Białowieza, Polen

### 5.13.1. Korte kenschets van het bos van Białowieza

Het bos van Białowieza en een tweetal reservaten daarin, namelijk Het Nationale Park van Białowieza en het reservaat voor het Thermofiele Eikenbos bij Czerlonka zijn van groot belang voor de probleemstelling van dit onderzoek. Allereerst geef ik een korte kenschets van het bos van Białowieza. Deze is ook van toepassing op beide reservaten, omdat zij tot in het begin van deze eeuw een integraal onderdeel van het bos waren. Waarin de beide reservaten zich van het bos als totaal onderscheiden, komt in de paragrafen aan de orde waarin ik de beide elk apart behandel. Het gaat daarbij vooral om de verjonging van boomsoorten als eik, winterlinde, haagbeuk, ruwe iep en gewone esdoorn bij de spontane ontwikkelingen die sinds enkele decennia in deze reservaten plaatsvinden.

Het bos van Białowieza ligt oostelijk van Warschau, ter weerszijden van de grens tussen Polen en Wit-Rusland en beslaat een oppervlakte van 125.000 ha. Daarvan ligt 58.000 ha in Polen en 67.000 ha in Wit-Rusland (Faliński, 1986, pg. 8). Voor een meer uitgebreide beschrijving van de bodem en andere abiotische kenmerken verwijs ik naar Faliński (1986, pg. 15-35) en naar bijlage 11. De meest dominante bomen in het bos van Białowieza zijn fijnspar, grove den, zwarte els, zachte berk, ratelpopulier, zomereik, haagbeuk, winterlinde, es, schietwilg (*Salix alba*) en kraakwilg (*S. fragilis*). Verder groeien er o.a. vogelkers, ruwe of bergiep, steel- of fladderiep (*Ulmus laevis*), gewone iep (*U. minor*), Noorse esdoorn (*Acer platanoides*), lijsterbes en zilverden (zie Faliński, 1986, pg. 43). De verschillende soorten bomen bereiken in het bos van Białowieza uitzonderlijk grote hoogten. De zilverden wordt tot 55 meter hoog, de grove den, de zomereik, de winterlinde en de es bereiken een hoogte van 40 tot 42 meter en de haagbeuk wordt maximaal 30 hoog. De bomen hebben lange, slanke, takvrije stammen en een smalle kroon (Faliński, 1986, pg. 52). Een etage met echte struiken als sleedoorn, hazelaar en één-en tweestijlige meidoorn ontbreekt in het bos van Białowieza vrijwel helemaal (Lautenschlager, 1917, pg. 65; Faliński, 1986, pg. 401). In het Nationale Park komt de hazelaar op enkele plaatsen voor, zoals in een stormvlakte uit 1984 (pers. med. Koop). Verder ontbreekt in het bos de beuk die in de totnutoe behandelde bosreservaten een vooraanstaande plaats inneemt. De reden daarvan is dat het bos van Białowieza oostelijk van het verspreidingsgebied van deze soort ligt. Andere soorten, buiten de eik, die in de andere ze reservaten aan de orde zijn geweest, zoals de winterlinde, de haagbeuk en de ruwe iep en die evenals de beuk als schaduw-verdragend te boek staan, komen wel in het bos van Białowieza voor. De wintereik komt er spaarzaam voor, hoewel steeds meer eiken als wintereik worden herkend. Beide soorten zijn tot nu toe niet goed onderscheiden (pers. med. Koop). Het bosgebied vormt voor deze soort de oostelijke grens van zijn verspreiding (Faliński, 1986, pg. 18, 20).

Voor de probleemstelling is het bos van Białowieza van groot belang, omdat het, zoals ik in de volgende paragraaf uiteen zal zetten, één van de laatste wildernissen in midden en west Europa was die werd gekoloniseerd door landbouwende mensen, en omdat in de regio waarin het bos ligt de complete Europese fauna van grote herbivoren en carnivoren in heel Europa het langst voorkwam. Tot in de 17<sup>de</sup> eeuw kwamen in Polen het oerrund, de wisent, de eland, het edelhert, het ree, het wilde zwijn, de tarpan, de bever (*Castor fiber*), de wolf (*Canis lupus*), de lynx (*Lynx lynx*) en

de bruine beer (*Ursus arctos*) voor<sup>259</sup>. Deze fauna was sinds het Allerød (11.800 BP) in west en midden Europa aanwezig<sup>260</sup>. Daarnaast blijkt uit pollendiagrammen uit het centrale deel van het bos, waar nu het Nationale Park is gelegen, dat eik, linde en iep sinds het Boreaal (9.000 BP) continu in de vegetatie van dit gebied aanwezig zijn geweest en de haagbeuk sinds het begin van Atlanticum (8.000 BP) (zie figuur 5.13.1.). De hazelaar is vanaf het Boreaal aanwezig; in vergelijking met eik, linde en haagbeuk met hoge relatieve percentages pollenkorrels. Het bos van Białowieża is daarnaast voor dit onderzoek uitermate belangwekkend, omdat veranderingen in het gebied die elders in midden en west Europa in de Middeleeuwen hun beslag kregen, zich hier pas sinds de 16<sup>de</sup> eeuw voltrokken. Toen vestigden zich de eerste kolonisten-landbouwers en werd vee geïntroduceerd. Verder is het gebied belangrijk omdat het één van de weinige gebieden in het laagland van Europa is, waar naast de eik, ook de winterlinde en de haagbeuk van oudsher als bomen voorkomen. Deze soorten zijn niet eerst tot hakhout omgevormd en vervolgens in de 18<sup>de</sup> en 19<sup>de</sup> eeuw bij de omvorming van hakhout tot bos als bomen teruggekeerd, zoals in de rest van het laagland van midden en noordwest Europa gebeurde. Ze waren onafgebroken als bomen aanwezig.

### 5.13.2. De geschiedenis van het bos van Białowieża

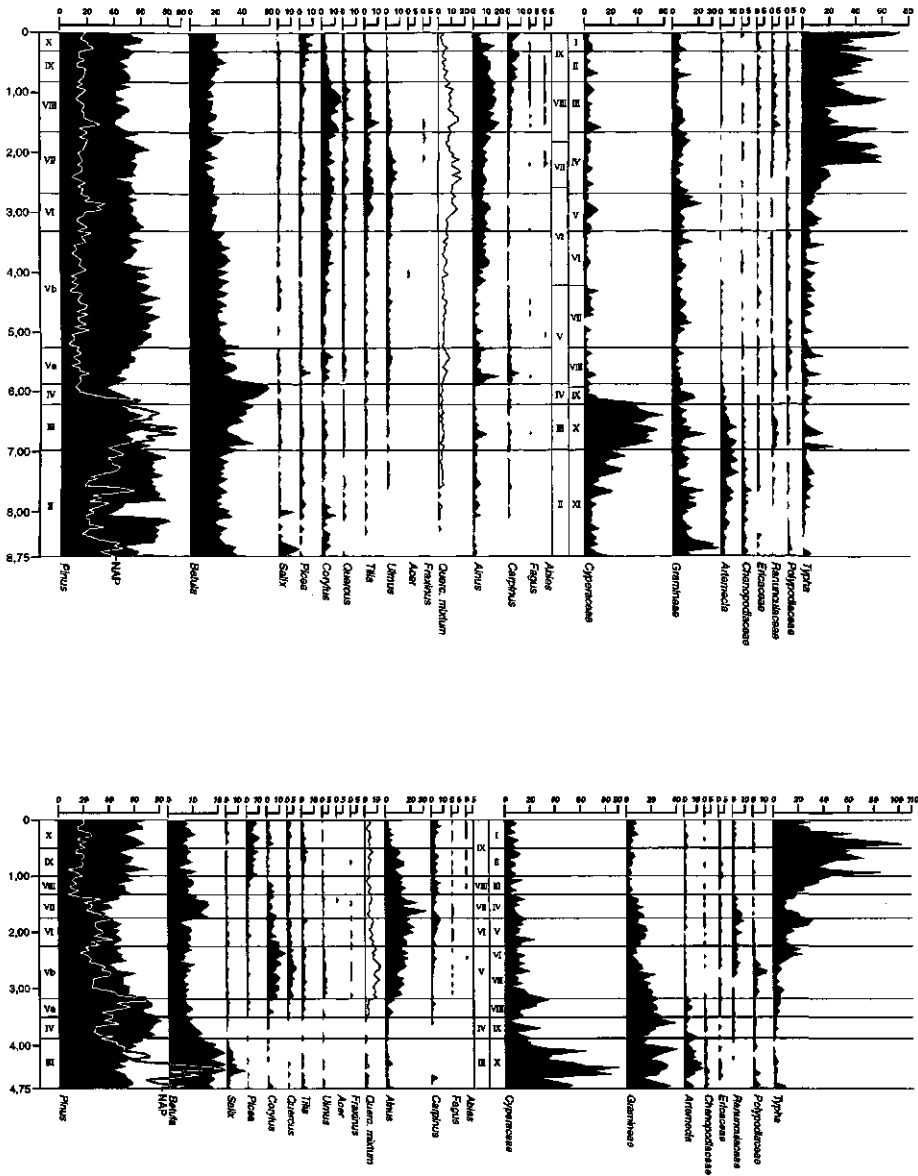
Vanaf de 15<sup>de</sup> eeuw gebruikten de respectievelijke landsheren het gebied van het bos van Białowieża voor de jacht (Derkman en Koop, 1977, pg. 8; Faliński, 1986, pg. 26; Schama, 1995, pg. 48-65). Het was één van de laatste wildernissen in Europa die werd gekoloniseerd. In de 16<sup>de</sup> eeuw verleende de landsheer, de hertog van Litouwen, aan kolonisten het recht op vestiging, ontginning en gebruik van wat nu het bos is. Dat gebeurde conform de regels zoals die voor de "forestes" in midden Europa golden (Hedemann, 1939, pg. 301; De Monté Verloren en Spruit, 1982, pg. 192)<sup>261</sup>. De vestiging bleef beperkt tot de randen (Hedemann, 1939, pg. 305). Behalve dat de kolonisten velden voor graanteelt mochten maken, kregen zij het recht om in het "forestis" hun vee te weiden, hooi, strooisel en hout te winnen. Veeweide en hooiwinning waren in de 16<sup>de</sup> eeuw de meest verbreide vormen van gebruik (Eichwald, 1830, pg. 251).

Conform de geldende wetgeving waren de kolonisten horig aan de landsheer. Die horigheid hield o.a. in dat zij hooi moesten verzamelen om de wisenten te voeren en 14 dagen per jaar als drijver moesten optreden bij de landsheerlijke jacht (Eichwald, 1830, pg. 249). In het "forestis" zelf werden voor het eerst in de 17<sup>de</sup> eeuw nederzettingen gesticht (Derkman en Koop, 1977, pg. 9). Het dorp Białowieża, in het centrum van het tegenwoordige bos, dateert uit 1696 (Faliński, 1986, pg. 370, 372). Ten gevolge van deze en daarop volgende vestigingen en ontginningen nam

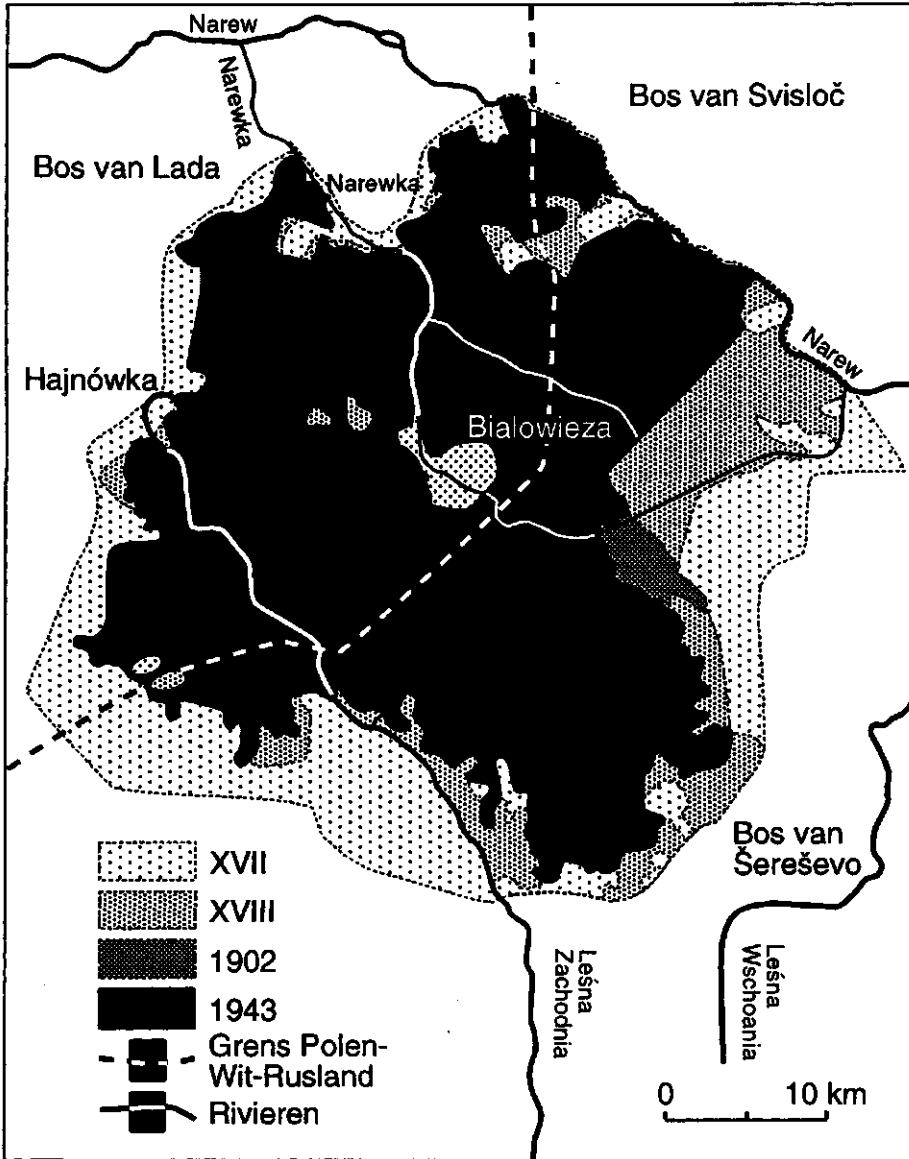
259. Eichwald (1830, pg. 249), Genthe (1918), Hedemann (1939, pg. 310), Pruski (1963), Szafer (1968), Heptner *et al.* (1966, pg. 480, 491-499, 865), Volf (1979), Söffner (1982).

260. Degerbøl (1964), Söffner (1982), Graham (1986), Aaris-Sørensen *et al.* (1990), Current (1991), Housley (1991), Stuart (1991, pg. 477).

261. In Polen is zowel in het Pools als in het Latijn een vertaling verschenen van de Saksenspiegel. Dit is een beschrijving van voornamelijk Oostfaals recht die tussen 1215 en 1235 werd vervaardigd door ridder Eike von Repgau. Het gaf het Oostsaksisch (Oostfaals) landrecht weer (De Monté Verloren en Spruit, 1982, pg. 192).



Figuur 5.13.1. Pollendiagrammen uit 2 venen in het centrum van het Nationale Park Białowieża (naar Dąbrowski, 1959, pg. 237, 238). De indeling in pollenzones is volgens Firbas (zie tabel 1.1.). Het bovenste diagram bestrijkt de tijd die loopt vanaf het Allerød (12.000 BP) tot in de moderne tijd in het Subatlanticum. Het onderste diagram begint met het Jonge Dryas (10.800 BP) en eindigt eeneens in de moderne tijd. Merk op dat de verdeling van de pollenkorrelfrequentie van grassen en kruiden (Niet-Boompollen (NAP)) omgekeerd staat weergegeven ten opzichte van het pollen van de bomen en de struik de hazelaar. In de uiterst linkse kolom staat de som van het niet-boompollen (NAP) weergegeven in vergelijking met die van het pollen van de bomen en de hazelaar.



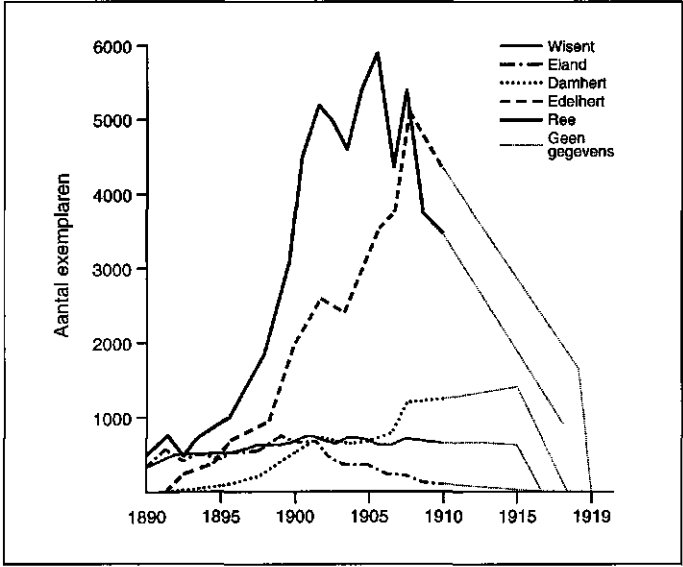
Figuur 5.13.2. De afname van de oppervlakte van het foreest Białowieża ten gevolge van ontginningen in de 17<sup>de</sup> tot en met de 20<sup>ste</sup> eeuw. In die periode verscheen tussen de oudst bekende grens en de tegenwoordige rand van het bos een zone van nederzettingen (naar Falinski, 1986, pg. 28).

de oppervlakte niet-in-cultuur gebrachte wildernis in de loop der eeuwen aanzienlijk af, namelijk met 45% van 1664 km<sup>2</sup> in 1639 tot 1026 m<sup>2</sup> tegenwoordig (Derkman en Koop, 1977, pg. 9; Falinski, 1986, pg. 28). Figuur 5.13.2. toont deze afname.

Litouwen en het voormalige Oost-Pruisen vormden rond 1400 het laatste refugium in Europa van het oerrund (zie Heptner *et al.*, 1966, pg. 480; Szafer, 1968). Volgens Hedemann (1939, pg. 310) leefde het oerrund tot in de 15<sup>de</sup> eeuw in het "forestis" Białowieza zelf. De laatste oerrunderen ter wereld leefden in de 16<sup>de</sup> en de 17<sup>de</sup> eeuw in de wildernis van Jaktorowska, een gebied van 20.000 ha, dat 60 km ten zuidwesten van Warschau lag. Het laatste exemplaar, een koe, stierf daar in 1627 (Szafer, 1968). Een belangrijke oorzaak van het uitsterven van het oerrund zou de voedselconcurrentie door het akeren van varkens en het weiden van paarden en rundvee zijn geweest (Szafer, 1968). Toen het oerrund in de 16<sup>de</sup> eeuw op het punt van uitsterven stond, kwam de wisent nog in een relatief groot areaal voor. Deze rundersoort stierf in de eerste helft van de 17<sup>de</sup> eeuw uit op de steppen van Rusland, in 1762 in Roemenië en in 1793 in Saksen (Heptner *et al.*, 1966, pg. 491-499). Uiteindelijk vormde Polen ook voor deze soort het laatste toevluchtsoord. In 1919 stierf in het bos van Białowieza in het wild het laatste exemplaar. Er leefden toen alleen nog 54 exemplaren in dierentuinen. In 1992 telde het aantal wisenten wereldwijd 3.600 exemplaren. Ruim 600 daarvan leefden in Polen. Behalve in het bos van Białowieza, waarin de wisent in 1952 werd uitgezet, zijn in Polen nog in een viertal andere reservaten wisenten vrij gelaten (Krasinski, 1993).

Het gebruik van de wildernis van Białowieza werd in de 17<sup>de</sup> eeuw als gevolg van de achteruitgang van het forest door de landsheer aan strengere regels onderworpen (Hedemann, 1939, pg. 305). In de 18<sup>de</sup> en de 19<sup>de</sup> eeuw verkochten de respectievelijke landsheren, de Poolse koning en de Russische tsaar, echter veel bomen aan zeevarende naties als Nederland, Engeland en Frankrijk, die er schepen van bouwden (Lautenschlager, 1917, pg. 58; Wiecko, 1963, pg. 347-348). Daarnaast bleef de jacht belangrijk en had grote invloed op de fauna. Omstreeks 1800 werden er zoveel dieren gedood, waaronder veel elanden en wisenten (Derkman en Koop, 1977, pg. 9), dat destijds vrijwel geen grote wilde dieren meer in het gebied voorkwamen (Lautenschlager, 1917, pg. 77). In de 18<sup>de</sup> werd het edelhert uitgeroeid; rond 1800 de bever en in 1861 de bruine beer (Wiecko, 1963, pg. 347-348; Krasinski, 1978). In 1822 leefden er volgens Wiecko nog 722 wisenten en in 1857 898 (Wiecko, 1963, pg. 347). Vervolgens nam het aantal wilde dieren in de periode van 1888-1915 enorm sterk toe. Deze tijd staat bekend als een periode waarin het forest feitelijk als wildpark fungeerde, ten behoeve van de jacht van de Russische tsaar (Falinski, 1988). Doordat grote aantallen dieren werden uitgezet nam de dichtheid van het wild in die tijd ook toe (Falinski, 1986, pg. 28). Figuur 5.13.3. geeft de aantalsontwikkeling weer, zoals die uit schriftelijke bronnen is afgeleid. In 1892 introduceerde men het damhert (Falinski, 1986, pg. 163). Berichten over de aantalsontwikkeling van de wisent in die tijd zijn niet eenduidig. Wiecko (1963) zegt dat er in 1889 nog 80 leefden. Karcev (1903) daarentegen stelt dat er in 1890 nog 400 waren (Karcev, 1903, geciteerd door Falinski, 1986, pg. 163; Wiecko, 1963, pg. 163). Wel staat vast dat omstreeks de eeuwwisseling nog ongeveer 700 wisenten in het bos van Białowieza rondliepen (Falinski, 1986, pg. 163). In 1914 waren 737 wisenten, 59 elanden, 6.778 edelherten, 1.488 damherten, 4.966 reeën en 2.225 wilde zwijnen aanwezig (Escherich, 1918, geciteerd door Peters, 1992, pg. 26). Deze aantallen resul-

teren in een biomassa van 20 kg/ha<sup>262</sup>. Ter vergelijking: de biomassa bedroeg eind tachtiger jaren, begin negentiger jaren in het geëxploiteerde deel van het bos en in het Nationale Park omgerekend respectievelijk gemiddeld 11 kg/ha en 16 kg/ha. In 1919 werd de laatste in het wild levende wisent in de nasleep van de Eerste Wereldoorlog in het bos van Białowieza gedood; een afname met 700 exemplaren in 5 jaar tijds.



*Figuur 5.13.3. Het verloop van de aantallen stuks "wild" vanaf het einde van de 19<sup>de</sup> tot in het begin van de 20<sup>ste</sup> eeuw (naar Krasinski, 1978, pg. 37). In de periode van na 1910 zijn geen tellingen gedaan vanwege de vijandelijkheden in de Eerste Wereldoorlog en de chaotische situatie in de nasleep ervan.*

Rond de eeuwwisseling graasden in het bos van Białowieza ook grote aantallen runderen van daartoe gerechtigde bewoners van nederzettingen aan de rand en in het gebied. Aan de hand van de inkomsten van de tsaar uit de beweiding door deze geërfden berekende Wiecko (1963) dat in 1888 in het bos van Białowieza 6.348 stuks rundvee liepen (Peters, 1992, pg. 26). Volgens Wiecko mochten varkens en schapen vrij, d.w.z. zonder betaling het gebied in worden gestuurd. Het werkelijke aantal stuks vee lag daarom hoger. Voor de periode 1900-1902 schat Wiecko het aantal runderen op 4.500-6.000, op een beweidde oppervlakte van in totaal 28.644 ha (Peters, 1992, pg. 26). Figuur 5.13.4. geeft de beweidde arealen weer in 1902 en in 1964. In dat laatste jaar werd de weide officieel beëindigd. Falinski (1966) haalde Karcev (1903) aan die schreef dat aan het einde van de vorige eeuw 10.000 geregistreerde runderen in het bos graasden (Peters, 1992, pg. 26). Uitgaande van dit aantal en de in figuur 5.13.4. aangegeven beweidde oppervlakte in 1902, is dat een biomassa aan rundvee van 280 kg per ha; een dichtheid die overeenkomt met die in het Forêt de Fontainebleau in de 17<sup>de</sup> eeuw. Zoals we in hoofdstuk 4 opmerkten, bedroeg die 259 kg per ha. Vergeleken met de biomassa in het Neuenburger Urwald (627 kg per ha) en het Hasbrucher Urwald (745 kg per ha) is dat niet extreem hoog, maar ook weer niet zo laag dat ervan kan worden uitgegaan het rundvee geen effect op de vegeta-

262. De gehanteerde gewichten voor de grote hoefdieren zijn: wisent, 400 kg; eland, 200 kg (Jedrzejewska et al., 1994), edelhert, 80 kg; damhert, 55 kg; ree, 20 kg; wild zwijn, 70 kg (mond. med. S.E. van Wieren).



Foto 5.13.1. Het bos in het Nationale Park van Białowieża. Algemeen wordt dit bos als de meest oorspronkelijke vegetatie in het laagland van midden en west Europa beschouwd. Het zou het oorspronkelijk aanwezige oerwoud het dichtst benaderen (foto F.W.M. Vera).

### 5.13.3. Actuele situatie in het Nationale Park Białowieża

In het centrale deel van het huidige boscomplex ligt het Nationale Park van Białowieża. Dit reservaat neemt onder de bosreservaten in midden en west Europa een bijzondere plaats in, omdat het door veel auteurs<sup>263</sup> wordt beschouwd één van de meest ongerepte en daarom als het meest natuurlijke bos in het laagland van Europa (zie foto 5.13.1. en foto 1.1.). Het Nationale Park werd in 1923 ingesteld over een oppervlakte van 4.700 ha (Pigott, 1975; Falinski, 1986, pg. 28). Elke vorm van exploitatie werd er toen beëindigd, waaronder het weiden van vee (Falinski, 1986, pg. 371; 1988; Peters, 1992, pg. 26). Sindsdien is het Nationale Park als een strikt bosreservaat beheerd (Pigott, 1975; Falinski, 1977; Falinski, 1986, pg. 8; 1988).

De vegetatie van het reservaat is zeer gedifferentieerd (zie Falinski, 1986, pg. 119). Bijna 45% van de oppervlakte bestaat uit een continentale vorm van het Linden-Haagbeukenbos, (*Tilio-Carpinetum*) (Pigott, 1975). De belangrijkste soorten daarin zijn haagbeuk, winterlinde, fijnspar, zomereik, Noorse esdoorn, ratelpopulier en ruwe iep (Falinski, 1986, pg. 79-81, 119). Over grote oppervlakten vormt de winterlinde 20% tot 30% van het kronendak en over een beperkt areaal zelfs 50%. De haagbeuk vormt onder bomen van winterlinde, zomereik en fijnspar een vrijwel continu kronendak (Pigott, 1975). Andere typen bos die een aanzienlijk deel van het reservaat beslaan zijn het *Pino-Quercetum*, dat als overgang geldt tussen het loof- en naaldbos, het *Querceto-Piceetum*, dat het karakter heeft van een gemengd loof-naaldbos met naast fijnspar ook zomereik, ratelpopulier en zachte en ruwe berk

263. Pigott (1975), Rackham (1980, pg. 253), Peterken (1981, pg. 4, 305), Falinski (1977; 1986, pg. viii), Leibundgut (1993, pg. 19), Walter en Breckle (1994, pg. 76).



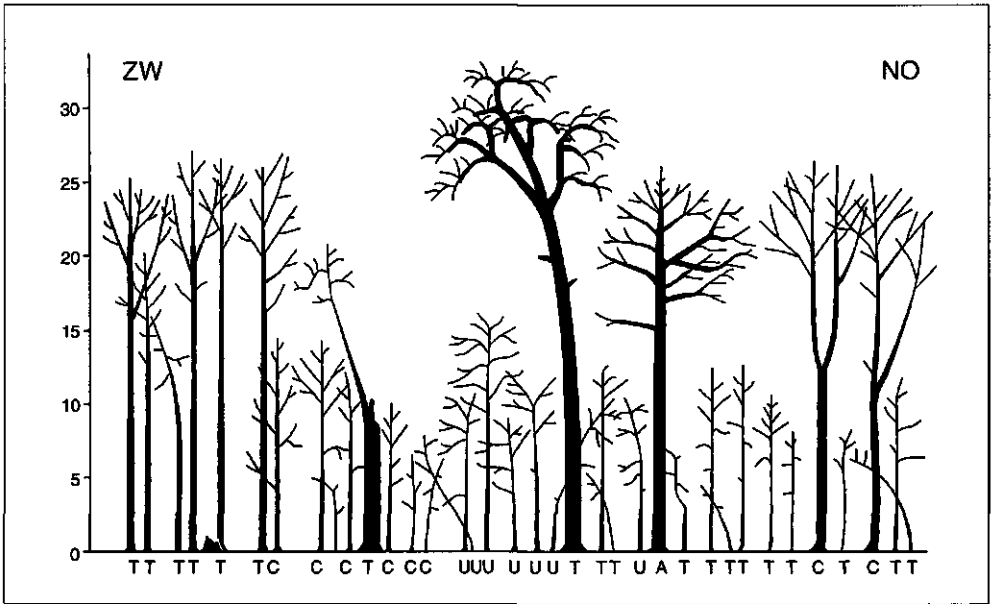
(*Betula pubescens* en *B. pendula*) en het *Peucedano-Pinetum*, waarvan het voorkomen beperkt is tot de zandige habitats. Dit laatste type bos wordt gedomineerd door grove den en fijnspar; de eerste soort komt sterk op na brand en de laatste als brand sinds lang heeft ontbroken of nooit is opgetreden (Falinski, 1986, pg. 89-94).

De loofbomen in het Nationale Park hebben massieve onvertakte cilindrische stammen. De bosbodem is meestal in een diepe schaduw gehuld, met uitzondering van plaatselijk voorkomende gaten in het kronendak. Echte struiken ontbreken in het hele Nationale Park vrijwel helemaal. Slechts verspreid komt sporadisch een exemplaar van kardinaalsmuts en hazelaar voor. Alleen in het zuidelijke, tot 1923 meest beweide deel van het reservaat is in 1984 in een stormvlakte veel hazelaar opgekomen. Deze opslag zou volgens Koop (pers. med.) vooral een vegetatieve oorsprong hebben, d.w.z. betrekking hebben op opslag uit al aanwezige wortelstelsels. In dat geval kunnen deze hazelaars uit de tijd van de beweiding dateren. Wel groeien onder het kronendak van het bos overal kruiden, terwijl op plaatsen waar meer licht tot de bodem doordringt een dichte bedekking van brandnetels aanwezig kan zijn (Pigott, 1975).

Pigott onderzocht in het Nationale Park de verjonging van winterlinde. Volgens hem kwamen in associaties van zomereik, winterlinde en haagbeuk overal onder het gesloten kronendak kiemplanten en staken voor van voornamelijk haagbeuk, winterlinde, ruwe iep en Noorse esdoorn en in mindere mate fijnspar. De kiemplanten van de ruwe iep waren vaak gecorreleerd met dichte begroeiingen van brandnetel, zowel onder het gesloten kronendak, als daar waar gaten in het kronendak aanwezig zijn. Kiemplanten van de zomereik kwamen volgens hem nauwelijks voor, terwijl jonge bomen helemaal ontbraken. Van Noorse esdoorn waren de kiemplanten en jonge bomen solitairen, die van de andere soorten stonden in groepen. Een dergelijke groep bestond vrijwel altijd uit één soort. Kiemplanten en jonge bomen van de winterlinde ontbraken onder oude en jonge lindebomen. Ze stonden onder kronen van haagbeuken die op hun beurt weer groepsgewijze groeiden. Deze structurele relatie van groepen winterlinden onder groepen haagbeuken is volgens Pigott een wijd verbreid verschijnsel in het bos. Jaarringen bij een verjongingsgroep van de winterlinde wijzen uit dat als er een gat in het kronendak ontstaat, enkele exemplaren uit een verjongingsgroep in korte tijd een snelle groei de hoogte in doormaken en zo het gat opvullen (Pigott, 1975). Figuur 5.13.5. geeft dit weer.

Pigott concludeerde dat de vestiging van winterlinde, haagbeuk, gewone esdoorn en ruwe iep dus niet afhankelijk is van het ontstaan van gaten in het kronendak. Daarin vindt weliswaar vestiging plaats, maar deze gaten zijn ook gunstig voor het opkomen van brandnetel, die vervolgens de vestiging van vrijwel alle soorten bomen uitsluit, uitgezonderd de ruwe iep.

In gaten in het kronendak waaronder geen brandnetels staan, kwamen meestal de hoogste dichtheden aan kiemplanten voor. In tegenstelling tot wat onder het kronendak werd waargenomen, groeiden in dat geval meerdere soorten door elkaar heen. Pigott veronderstelde dat de ongelijkmatige verdeling en het groepsgewijze voorkomen van de zaailingen onder het intacte kronendak verband houdt met het wroeten van wilde zwijnen. Zij woelen de minerale bodem bloot die volgens hem daarna als kiembed fungeert. Aanwijzingen daarvoor zag Pigott in het onregelmatig voorkomen van wroetplekken en het onregelmatig voorkomen van de groepen zaailingen die bovendien de omvang hebben van de wroetplekken.



Figuur 5.13.5. De architectuur van een 2 meter breed transect door een verjongingsgroep van ruwe iep en winterlinde. De symbolen zijn: T = *Tilia cordata* (winterlinde); C = *Carpinus betulus* (haagbeuk); U = *Ulmus glabra* (ruwe iep) en A = *Acer platanooides* (Noorse esdoorn). Rechts in de afbeelding staat een groep jonge lindes die zijn opgeschoten nadat een gat in het kronendak is ontstaan. De stobbe van de verdwenen boom bevindt zich in het centrum van de groep (naar Pigott, 1975, pg. 162).

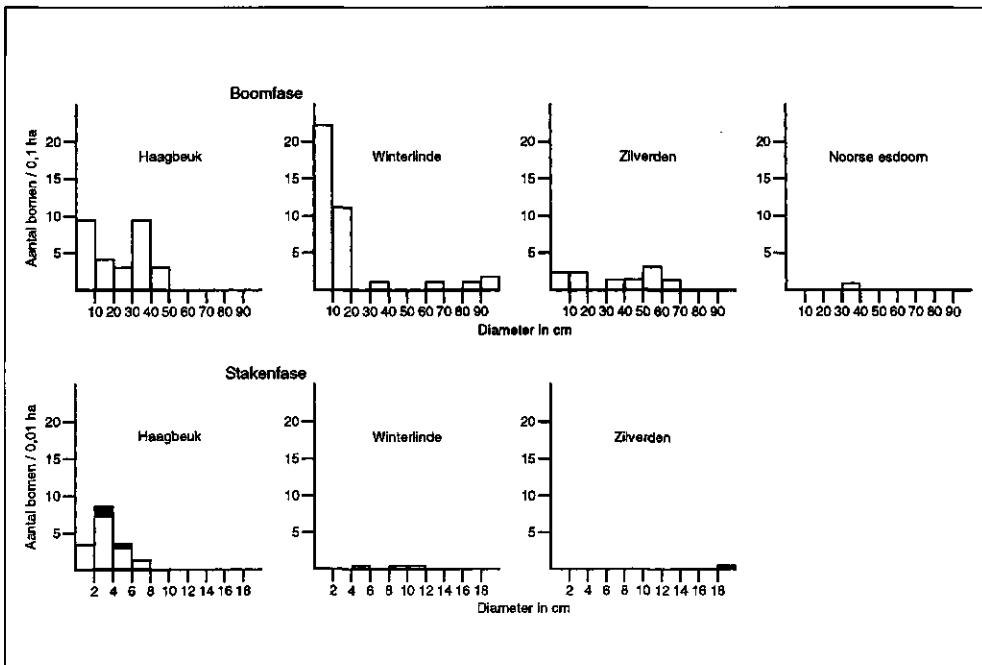
Ten aanzien van de winterlinde concludeerde Pigott dat de grote tolerantie in de jeugd voor schaduw, de grote hoogte en de enorme ouderdom die deze soort kan bereiken, de winterlinde een potentiële dominant van het bos is. De haagbeuk kan daarbij een sub-kroonetape vormen en minder op de voorgrond treden dan tijdens zijn waarnemingen. De plaats van de zomereik is volgens Pigott in het geheel moeilijk in te schatten, omdat daarvan alleen geïsoleerde oude bomen voorkwamen, jonge bomen vrijwel afwezig waren en kiemplanten slechts sporadisch verschenen. Volgens Pigott is er wat de zomereik betreft weinig veranderd sinds Paczoski de situatie van de zomereik in het Nationale Park onderzocht. Ook toen kwam de zomereik slechts spaarzaam voor en ontbraken jonge bomen. Destijds bedroeg de dichtheid van de zomereik 0 tot 5 bomen/ha (zie tabel 5.13.1.). Volgens Paczoski (1930, pg. 565, 570, 571) verdwijnt de eik op de betere gronden ten gevolge door concurrentie van de haagbeuk en handhaaft de eik zich daardoor alleen op de slechtere gronden (Paczoski, 1930, pg. 571).

Derkman en Koop (1977) onderzochten in het Nationale Park de structuur en de verjonging van het bos. De resultaten van de verschillende opnamen staan per door hen bemonsterde proefhectare weergegeven in de figuren 5.13.6., 5.13.7., 5.13.8. en 5.13.9. Uit alle figuren blijkt dat haagbeuk, winterlinde, Noorse esdoorn en fijnspar het talrijkst waren in de kleinere diameterklassen, te weten: in de laagste klassen van de jonge boomfase, in de laagste klassen van de boomfase en in alle klassen van de stakenfase. Dat geeft aan dat zij zich verjongen. Dat geldt ook voor Noorse

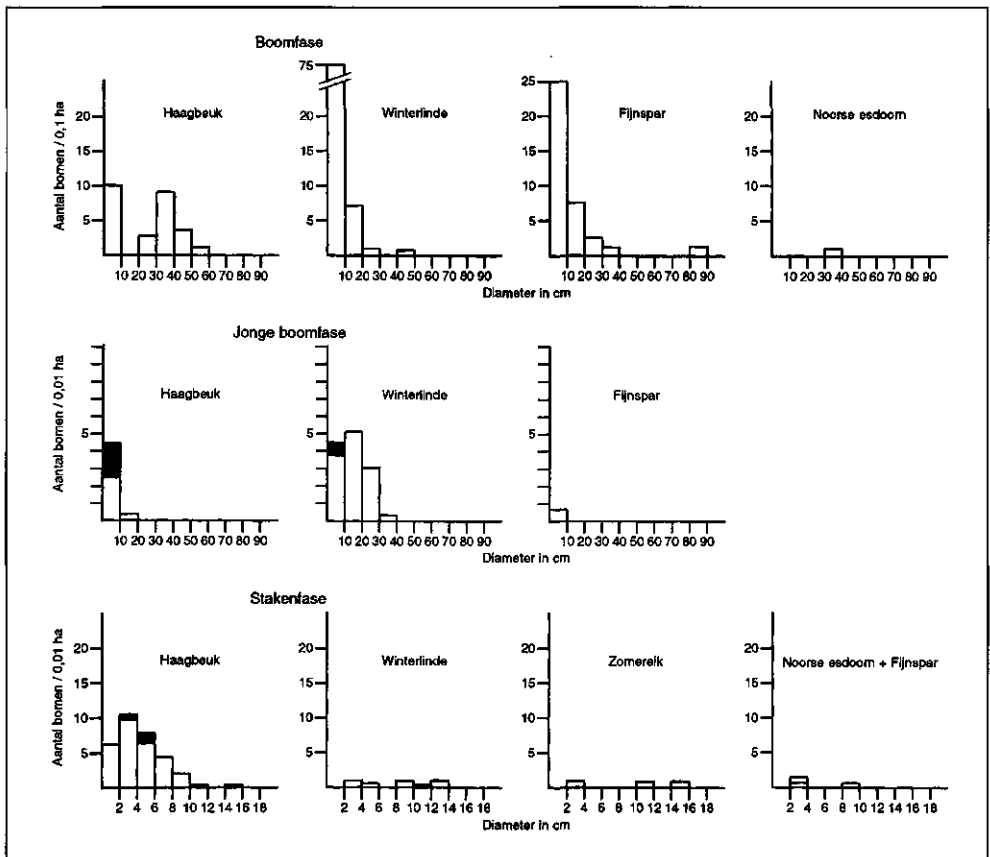
Tabel 5.13.1. De verdeling van de stammen van bomen over verschillende dikteklassen op borsthoogte (Bh) op een proefsectare in 1930 in het Nationale Park van Białowieża in het *Carpinetum pinetosum* (naar Paczoski, 1928; 1930, ontleend aan Walter en Breckle, 1994, pg. 163).

Boomsort	Klassen in doorsnede (cm)							
	10-20	20-30	30-40	40-50	50-60	60-70	70-80	80-90
Zomereik	1	3	5	3	3	1	0	1
Haagbeuk	14	24	66	50	6	1	0	0
Fijnspar	81	29	15	15	13	15	8	1
Grove den	0	0	0	1	0	5	1	1
Ratelpopulier	0	0	0	0	4	0	2	0
Noorse esdoorn	1	2	1	0	0	0	0	0
Ruwe berk	0	1	0	0	2	1	0	0

Verder waren nog 35 hazelaarstruiken aanwezig.

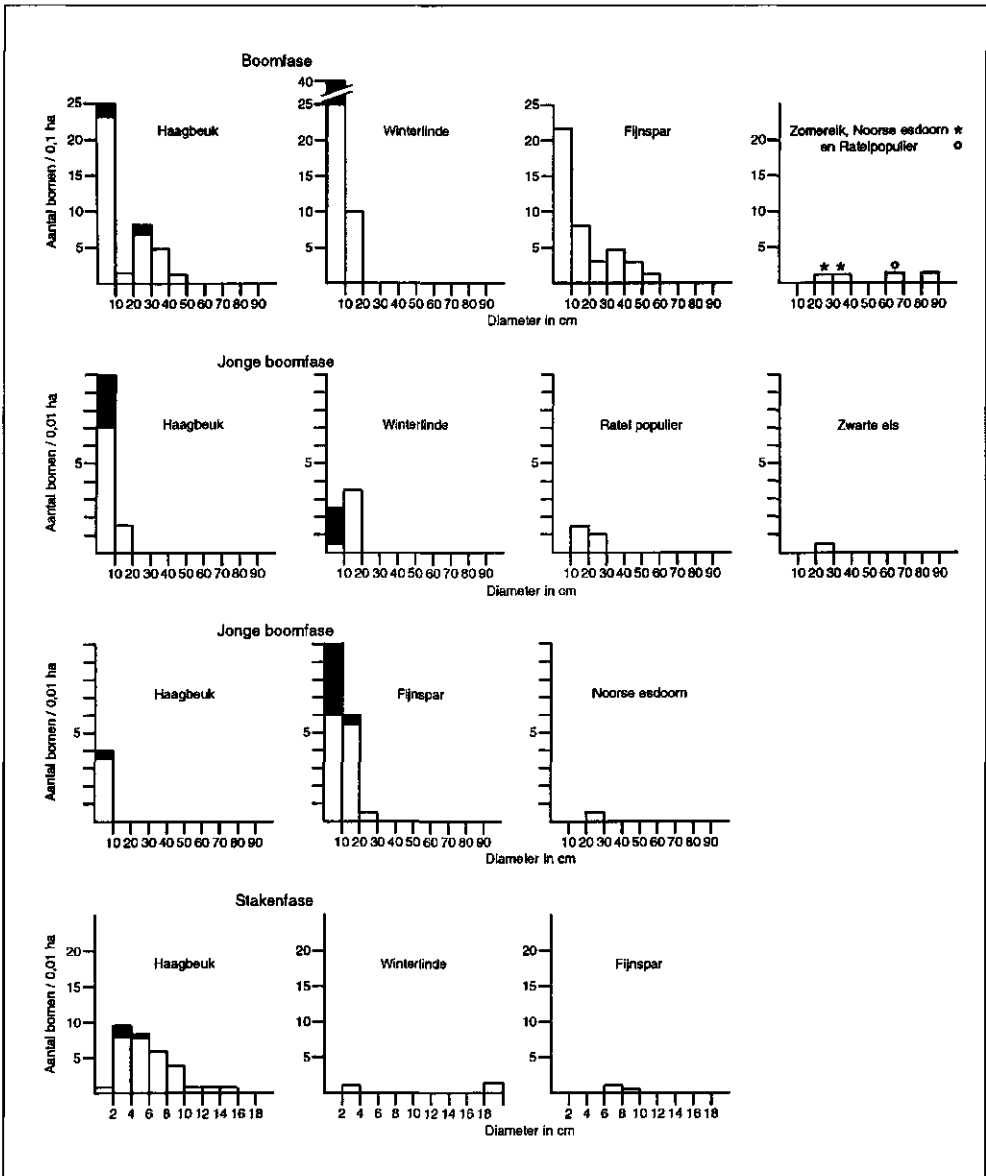


Figuur 5.13.6. De verdeling in dikteklassen in cm van de belangrijkste soorten bomen in het Nationale Park Białowieża in vak 342. Voor de boomfase betreft het een voor alle structuren in het bos representatieve proefsectare, waarbinnen een transect van 100 x 2,5 meter is opgenomen. De resultaten zijn weergegeven in aantallen bomen per 0,1 ha. De jonge boomfase en de stakenfase kunnen als verjonging worden aangemerkt. Zij zijn in proefcirkels van 0,002 ha bemonsterd, waarbij alle bomen > 2 meter zijn opgenomen. De resultaten van deze opnamen zijn weergegeven in aantallen bomen per 0,001 ha. De zwarte blokken betreft dode bomen. Deze toelichting geldt ook voor de figuren 5.13.7., 5.13.8. en 5.13.9. (naar Derkman en Koop, 1977, figuren I4, I5, II4, II5, II6, III4, III5, III6, III7, IV4, IV5 en IV6).



Figuur 5.13.7. De verdeling in dikteklassen van de belangrijkste soorten bomen in het Nationale Park Białowieża, Polen, in vak 369.

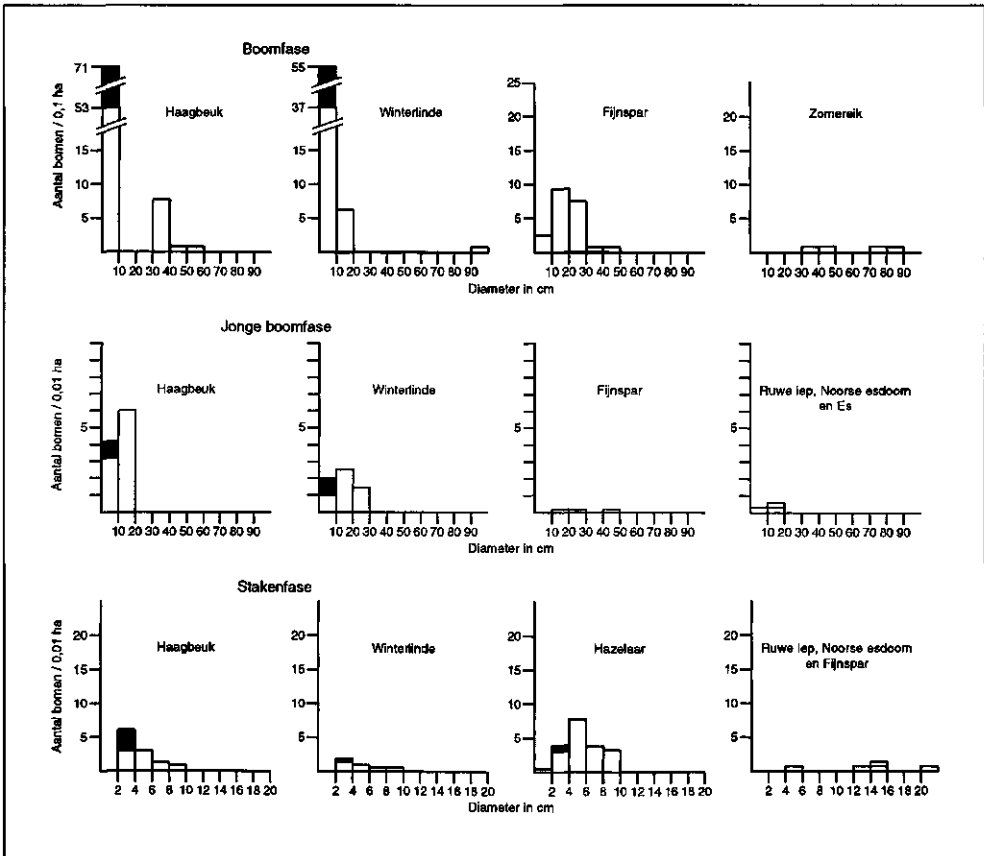
esdoorn, ruwe iep, zilverden en ratelpopulier, die ook in de laagste diameterklassen waren vertegenwoordigd. Veelvuldig troffen Derkman en Koop, net als Pigott, verjongingsgroepen van de ruwe iep aan in horsten van brandnetels (Derkman en Koop, 1977, pg. 24, 27; Koop, 1989, pg. 93). De zomereik ontbrak vrijwel helemaal in de laagste klassen van de verschillende opnamen. Slechts in één opname van een stakenfase vonden Derkman en Koop (1977) 3 zomereiken. Volgens Koop (1989, pg. 93) betrof dit een groter gat in het kronendak. De zomereik zou hier succesvol zijn geweest bij de vestiging, maar tegen de in grote getale in deze fase voorkomende haagbeuk en winterlinde verder kansloos zijn (Koop, 1989, pg. 95). Niettegenstaande deze prognose stonden deze eiken er in 1992 nog goed bij en waren niet overgroeid (pers. med. Koop). In alle proefhectaren troffen Derkman en Koop (1977) wel kiemplanten van zomereik aan (Derkman en Koop, 1977, pg. 27 en bijlagen). Deze dringen blijkbaar niet door tot in de grotere dikteklassen. Ratelpopulier en ruwe berk (*Betula verrucosa* = *pendula*) kwamen voor in een 200-jarige oude kapvlakte van 2 tot 3 ha met een jong bos, naast haagbeuk en winterlinde (Derkman en Koop, 1977, pg. 26-27). Volgens Koop (1989) ontwikkelde zich in de kapvlakte eerst een pioniervegetatie van ratelpopulier, ruwe berk en zomereik,



Figuur 5.13.8. De verdeling in dikteklassen van de belangrijkste soorten bomen in het Nationale Park Białowieża, Polen, in vak 256.

waarin vervolgens haagbeuk en winterlinde zich vestigden. Van de pionierfase resteerde volgens hem nog 1 eik (Koop, 1989, pg. 93).

De resultaten van het onderzoek bevestigen de bevindingen van Pigott (1975) wat betreft de verjonging van winterlinde, haagbeuk, Noorse esdoorn, ruwe iep (in brandnetels) en zomereik (zie Derkman en Koop, 1977, pg. 23-33). Afwijkend is alleen de aanwezigheid van hazelaar in een stakenfase in één van de proefhectaren. Deze hazelaars stonden in een deel van het Nationale Park waar tot 1923 beweiding



Figuur 5.13.9. De verdeling in dikteklassen van de belangrijkste soorten bomen in het Nationale Park Białowieża, Polen, in vak 371.

heeft plaatsgevonden, zodat niet kan worden uitgesloten dat hun aanwezigheid een overblijfsel van de beweiding is.

Bemonsteringen door Koop (1989) van jaarringen van een 8-tal zomereiken in het Nationale Park geven aan dat deze zich in de 17<sup>de</sup>, 18<sup>de</sup> en 19<sup>de</sup> eeuw vestigden. Deze constatering sluit aan bij wat Falinski (1986, pg. 288) uit historische bronnen concludeerde, namelijk dat verjonging van eik tot in het zeer recente verleden heeft plaatsgevonden, omdat in de 19<sup>de</sup> eeuw ook de middelste leeftijdsklassen in het bos talrijk vertegenwoordigd waren. Haagbeuk en met name winterlinde vertoonden een duidelijk hiaat in de verjonging, dat samenvalt met de hoge dichtheden aan wild in de periode 1870-1923 (zie Koop, 1989, pg. 92, 95, 103). Na 1923 verjongde de winterlinde zich vrijwel continu (Koop, 1989, pg. 95). Ook Pigott (1975) trof bij de winterlinde geen enkele boom aan die dateerde uit de periode van 1870 tot 1923. De oorzaak van het ontbreken van verjonging zou het gevolg zijn van een combinatie van exorbitant hoge dichtheden aan vee en wild (pers. med. Koop).

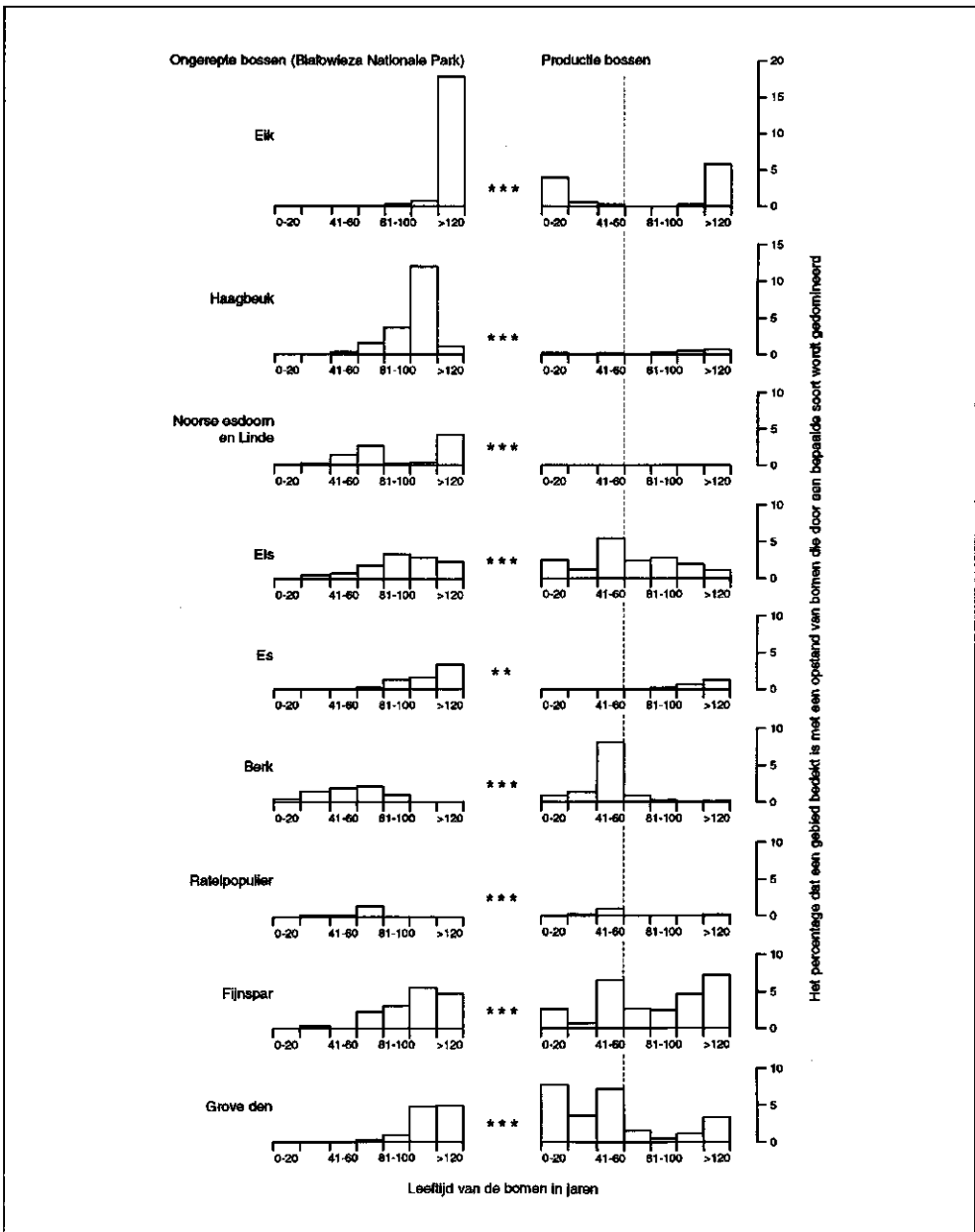
Over de verjonging van de eik in het bos van Białowieża als geheel geeft Falinski (1986) tegenstrijdige berichten. Enerzijds schreef hij dat de wintereik, in tegenstelling tot de zomereik, goed regenereerde en talrijk voorkwam in de ondergroei

van bepaalde reservaten (Falinski, 1986, pg. 61), waarbij niet duidelijk is of hij daarmee alleen op kiemplanten doelde, of op het succesvol opgroeien van kiemplanten tot jonge bomen. Anderzijds zegt hij dat in dergelijke reservaten de eik juist niet regenereert (Falinski, 1986, pg. 88). Ook schreef hij dat verjonging van eik en grove den volledig ontbrak of zeer beperkt was (Falinski, 1986, pg. 228; 1988). Dat zou volgens hem van relatief recente datum zijn, aangezien beide soorten in de middelste en hogere leeftijdsklassen talrijk vertegenwoordigd waren (Falinski, 1986, pg. 228). Wel noemde hij dat in de kruidlaag kiemplanten aanwezig waren (Falinski, 1986, pg. 231). Uit bosbouwkundige inventarisaties van eind jaren 70 en eind jaren 80, waarvan de resultaten in figuur 5.13.10. staan weergegeven, blijkt dat in het Nationale Park Białowieza de eiken alleen in de leeftijdsklassen van boven de 60 jaar en dan voornamelijk in die van boven de 120 jaar aanwezig zijn (Jedrzejewska *et al.*, 1994). Ook haagbeuk en, zoals we eerder vaststelden, de winterlinde komen in deze klassen voor, zij het dat zij in de klassen van boven de 60 jaar veel sterker vertegenwoordigd zijn dan de eik. Deze soorten profiteerden klaarblijkelijk van de afgenomen dichtheid aan wild en vee na 1923; de eik daarentegen niet of nauwelijks. De jongere leeftijdsklassen van de eik zijn volgens figuur 5.13.10. alleen in het bosbouwkundig geëxploiteerde deel van het bos van Białowieza aangetroffen. Hun aanwezigheid daar is te danken aan bosbouwkundige maatregelen ten behoeve van de verjonging van de eik; vooral het aanplanten van jonge bomen (Jedrzejewska *et al.*, 1994, pers med. Koop). Deze en voorgaande gegevens wijzen er allemaal op dat wat in de recente tijd over verjonging van de eik wordt gemeld alleen betrekking heeft op, hetzij verjonging door bosbouwkundige maatregelen, hetzij op het spontaan opkomen van kiemplanten, die vervolgens na enkele jaren weer verdwijnen. Deze constatering staat in schril contrast met de continue aanwezigheid van de eik sinds het Boreaal (9.000 B.P.), zoals uit de pollendiagrammen van het Nationale Park blijkt (zie figuur 5.13.1.). De eik moet dus in staat zijn geweest zich te verjongen. Gezien het voorgaande dringt zich de conclusie op dat in het Nationale Park zich geen moderne analogie ontwikkelt van de van nature in het laagland van Europa aanwezige vegetatie. Twee belangrijke componenten van de prehistorische vegetatie, namelijk eik en hazelaar, lijken te verdwijnen. Klaarblijkelijk ontbreekt de factor, of ontbreken de factoren die deze soorten nodig hebben om zich te handhaven.

#### 5.13.4 Verjonging van eik in het Thermofiele Eikenbos (*Potentillo albae-Quercetum*)

Behalve het Nationale Park zijn de reservaten met het zogenaamde Thermofiele Eikenbos (*Potentillo albae-Quercetum*) van belang voor de probleemstelling van dit onderzoek, omdat de eik daarin veelvuldig voorkomt en deze bossen tot in de zestiger jaren werden begraasd. Tot voor kort kwamen Thermofiele Eikenbossen op verscheidene plaatsen in het bos van Białowieza voor (zie figuur 5.13.11.), maar zijn nu vrijwel helemaal verdwenen. In het reservaat bij Czerlonka is onderzoek gedaan naar de spontane ontwikkeling van dit type bos na het beëindigen van de beweiding. Daaruit bleek dat nadat het vee uit het bos was verdwenen de haagbeuk het bos koloniseerde en allerlei de kenmerkende soorten kruiden verdwenen (Matuszkiewicz, 1977; Falinski, 1986, pg. 201 e.v.; Kwiatkowska en Wyszomirski, 1988; pers. med. Koop). Foto 5.13.2. geeft een beeld van de in het bos opgekomen jonge haagbeuken.

Thermofiele Eikenbossen zijn ijle eikenbossen die vooral in Midden, Oost en



Figuur 5.13.10. De leeftijdsopbouw, weergegeven als het percentage dat een bepaalde soort boom inneemt in een bepaalde leeftijdsklasse binnen een bepaalde opstand in het bos van Białowieża. De linker kolom heeft betrekking op het "oerwoud" in het Nationale Park en de rechter op productiebossen. De productiebossen worden op hun beurt door de verticale stippellijn verdeeld in: links van de lijn de opstanden die een natuurlijke oorsprong zouden hebben en rechts ervan de opstanden waarbij de verjonging vrijwel altijd door aanplant is ontstaan. De verschillen in de structuur van de leeftijdsopbouw zijn weergegeven als \*\*  $P < 0,01$  en \*\*\*  $P < 0,001$ . De leeftijdsopbouw van alle opstanden van bomen in het geëxploiteerde bos is significant verschillend van die in het oerwoud (naar Jędrzejewska et al., 1994, pg. 669).





Foto 5.13.2. Thermofiel Eikenbos (*Potentilla albae-Quercetum*) bij Czerlonka in het Bos van Białowieza, waarin massaal haagbeuk is opgeslagen nadat de beweiding is gestaakt (foto K. Peters).

Zuidoost Europa voorkomen (Matuszkiewicz, 1977; Ellenberg, 1986, pg. 249). Ze bevatten een weelderige vegetatie van kruiden en grassen met veel licht- en warmte minnende soorten die ook in weilanden groeien (Matuszkiewicz, 1977; Ellenberg, 1986, pg. 773; Falinski, 1986, pg. 87, 212). Enkele kenmerkende soorten staan in bijlage 10 genoemd. In het Thermofiele Eikenbos in het bos van Białowieza komen meer soorten vlinderbloemige voor dan waar dan ook in het bos (Derkman en Koop, 1977, pg. 12). Bepaalde soorten kruiden, zoals *Carlina aucasalis* en *Dracocephalum ruyschiana* zijn buiten het Thermofiele Eikenbos nergens in het bos van Białowieza aangetroffen (Falinski, 1986, pg. 87). In zijn algemeenheid is het Thermofiele Eikenbos floristisch gezien de rijkste plantengemeenschap in Polen (Kwiatkowska en Wyszomirski, 1990). Op 512 m<sup>2</sup> zijn 140 soorten vaatplanten aangetroffen (Matuszkiewicz, 1977). De hoofdcomponent onder de kruiden is *Potentilla albae* (Falinski, 1986, pg. 87). Onder de bomen is dat de eik, voornamelijk de zomereik. Doorgaans bestonden maar enkele 100<sup>den</sup> m<sup>2</sup> tot hooguit 1 à 2 ha uit min of meer zuiver eikenbos (Falinski, 1986, pg. 88).

Vragen over de oorsprong van dit type bos hebben tot veel discussie geleid. Een theorie stelt dat het een relict is uit het Boreaal en het Atlanticum (9.000-5.000 BP). Een andere theorie is dat deze bossen zijn ontstaan door menselijk ingrijpen. Volgens Matuszkiewicz (1977) tonen de resultaten van het van pollenonderzoek dat Dąbrowski (1959) uitvoerde in enkele venen in het Nationale Park aan dat in het Boreaal-Atlanticum (9.000-5.000 BP) kruiden aanwezig waren die ook in het Thermofiele Eikenbos voorkomen. Daarom kon niet bij voorbaat worden uitgeslo-

stuk 4 vaststelden, verwijderde men in historische tijden doornstruwelen, omdat waar doornen groeiden geen vee kon weiden (zie Hobe, 1805, pg.124). Hout van slee- en meidoorn brandt zeer goed. Zoals we in hoofdstuk 4 opmerkten was het daarom van oudsher een geliefd brandhout. Omdat het zo goed brandt, zal het gemakkelijk zijn geweest om doornstruweel weg te branden. Eiken zullen een dergelijke vuur vanwege de aard van hun schors hebben kunnen doorstaan. Zoals we in hoofdstuk 4 constateerden werden er door herders branden gesticht in de foreesten en het woud om het areaal grasland voor het vee te vergroten. In het begin van deze eeuw werden in het bos van Białowieza nog branden gesticht om grasland voor het vee te krijgen (Escherich, 1927, pg. 111). Als er in de Thermofiele Eikenbossen sprake is geweest van verjonging van eiken in doornstruwelen en de doornstruwelen zijn weggebrand om de oppervlakte grasland te vergroten, dan zal sindsdien verjonging van eiken in het bijzonder en van bomen in het algemeen hebben ontbroken vanwege het feit dat de kiemplanten van de bomen dan niet meer tegen het vee beschermd zijn en daarom door vertrapping en vraat ten gronde gaan. Jonge bomen die al buiten de gevarezone van het vee, dus boven de bekken van het vee waren uitgegroeid, zullen tot bomen zijn uitgegroeid en de kroonetage van het Thermofiele Eikenbos hebben gevormd. Deze theorie verklaart de aanwezigheid van eiken en van licht-behoefte soorten kruiden, alsmede het ontbreken van verjonging van eiken in dit type bos.

Vanwege de duidelijke correlatie van veeweide en Thermofiele Eikenbossen ligt het voor de hand te veronderstellen dat de aanwezigheid van deze bossen, zoals Matuszkiewicz (1977) veronderstelt, teruggaat tot de stichting van nederzettingen in het bos. De oudste nederzettingen dateren uit de 17<sup>de</sup> eeuw. Deze liggen op plaatsen waar tot voor kort Thermofiele Eikenbossen aanwezig waren (Falinski, 198, pg. 37-372). Figuur 5.13.11. geeft de ligging van dit type bos en de nederzettingen aan.

#### *5.13.5 Benadert het Thermofiele Eikenbos of het Linden-Haagbeukenbos het meest de oorspronkelijke begroeiing?*

Zoals eerder is opgemerkt is de oorsprong van de Thermofiele Eikenbossen een punt van discussie geweest. Indien, zoals Matuszkiewicz (1977) veronderstelt, het gaat om een relict van de prehistorische vegetatie, dan zouden Thermofiele Eikenbossen of een daarmee analoge vegetatie ook direct voorafgaand aan de vestiging van de mens in het foreest aanwezig moeten zijn geweest. Er zijn aanwijzingen dat een dergelijke vegetatie destijds aanwezig was.

Zo stichtte in de 14<sup>de</sup> eeuw de Poolse jager-koning Jagełto in het centrum van het gebied, in Białowieza Stara, een onderkomen voor de jacht, of mogelijk zelfs een klein jachtslot (Falinski, 1986, pg. 26). Indien het gebied één van de laatste ongerepte oerwouden was, zoals algemeen wordt aangenomen, dan zal ten tijde van koning Jagełto het centrale deel zeker nog een gesloten bos zijn geweest. Je kunt je afvragen wat de koning in de 14<sup>de</sup> eeuw bezielde om daar midden in een onderkomen te bouwen. Heeft hij zich een weg door het bos gehakt om in het centrum een grote open plek te maken om daar een gebouw neer te zetten voor de jacht op bijvoorbeeld het oerrund en de wisent? Zij waren in de Middeleeuwen het koninklijke jachtwild bij uitstek (Szafer, 1968; Schama, 1995, pg. 52). In het donkere oerwoud erom heen zullen nauwelijks wilde dieren als het oerrund en de wisent hebben geleefd, omdat het gesloten bos geen biotoop van deze diersoorten is. Het feit dat

de wisent zich tegenwoordig niet of nauwelijks ophoudt in het Nationale Park waar zich het archetype van de oorspronkelijke vegetatie zou ontwikkelen is in die zin veelbetekenend (zie Krasiniski, 1978; Falinski, 1986, pg. 165). Waarom zou een jagerkoning zich allerlei moeite getroosten om kilometers ver het donkere oerwoud in te gaan als daar niets te jagen viel? Een logische verklaring voor het feit dat hij dat wel deed is dat er toentertijd helemaal geen sprake was van een dicht, ontoegankelijk donker oerwoud, maar van een vegetatie analoog aan een bosweide, dus een mozaïek van graslanden en bosschages dat betrekkelijk goed toegankelijk was. De koning zou zich daarin zonder al te veel moeite kilometers ver hebben kunnen begeven, om ver van de bewoonde wereld zich in alle rust te kunnen overgeven aan het genot van de jacht op de grote aantallen wilde dieren die in een dergelijk landschap te verwachten zijn, waaronder de wisent en het oerrund. Een kaart van het forest Białowieza die in 1830 werd gepubliceerd (Eichwald, 1830) toont de contouren van een dergelijk landschap van bosschages en graslanden (zie foto 5.13.3.). De vorm moeten de bosschages te danken hebben gehad aan zich concentrisch uitbreidende doornstruwelen, waarin de verjonging van bomen heeft plaatsgevonden op de wijze die staat beschreven in de hoofdstukken 2 en 4. Een dergelijke oorspronkelijk aanwezige vegetatie verklaart waarom in de 16<sup>de</sup> eeuw de vee-weide en het winnen van hooi in het gebied wijd verbreide activiteiten konden zijn, zoals Eichwald (1830, pg. 249) in historische bronnen constateerde. Het aanwezige parkachtige landschap is dan ontstaan en millennia in stand gebleven door de begrazing van de wilde herbivoren zoals oerrund, tarpan, wild zwijn, aangevuld met het effect op de vegetatie van wisent, ree, edelhert en eland. In dat geval zijn



Foto 5.13.3. Een uitsnede van een kaart van het forest Białowieza die door Eichwald (1830) werd gepubliceerd. De kaart toont dat het forest is opgebouwd uit rondvormige bosschages met daartussen open ruimte, hetgeen vrijwel zeker grasland is geweest (foto, K. Peters).



Foto 5.13.4. Een groep eiken nabij het dorp Białowieza. De kroon is breed en begint laag aan de stam, ten teken dat de bomen in open omstandigheden zijn opgegroeid (foto F.W.M. Vera).

(waren) de Thermofiele Eikenbossen, zoals Matuszkiewicz (1977) suggereert inderdaad relicten uit Boreaal-Atlanticum (9.000-5.000 BP). Dat graslanden behalve voor een gespecialiseerde graseter als het oerrund ook voor de wisent van belang zijn, blijkt uit het feit dat de wisent veelvuldig graast in speciaal voor hen in het bos aangelegde, regelmatige gemaaide weiden (Kraśński, 1978). Het vee waarmee de Thermofiele Eikenbossen worden geassocieerd betekent dan niet dat het Thermofiele Eikenbos een vegetatie is met een antropogene oorsprong, maar dat het vee een moderne analogie van de wilde fauna was en de daarmee verbonden vegetatie een moderne analogie van de oorspronkelijk aanwezige vegetatie.

Er zijn nog meer aanwijzingen voor de aanwezigheid van de Thermofiele Eikenbossen voor de komst van de mens. Zo stichtte de tsaar in de 17<sup>de</sup> eeuw een onderkomen voor de jacht, waarbij in 1696 het huidige dorp Białowieza werd gesticht, midden in de wildernis (zie figuur 5.13.2.). Tot recent was daar ook een Thermofiel Eikenbos aanwezig. Daarvan resteren nog enkele eeuwenoude eiken. Zij hebben een korte stam en een grote, brede kroon, ten teken dat zij in een open landschap zijn opgegroeid (zie foto 5.13.4.). Indien deze vegetatie dateerde van voor de tijd van de mens als veehouder, dan moet de vegetatie, zoals eerder is opgemerkt, door de begrazing van de tot die tijd aanwezige fauna van grote herbivoren in stand zijn gehouden. Die zou ook voor de verjonging van de bomen moeten hebben gezorgd. Als dat zo is, dan verklaart dat niet alleen de aanwezigheid van bepaalde licht-behoefte soorten kruiden in het Thermofiele Eikenbos. Het verklaart ook, zoals uit de pollendiagrammen en de historische bronnen blijkt, dat de eik en hazelaar zich naast linde, haagbeuk en iep duizenden jaren onafgebroken hebben gehandhaafd, niet alleen tot het moment dat de mens zich in de

16<sup>de</sup> en de 17<sup>de</sup> eeuw in het forest vestigde, maar ook daarna tijdens de begrazing met het vee, omdat bij begrazing door vee de verjonging van bomen plaatsvindt, zoals we in hoofdstuk 2 en 4 hebben vastgesteld. Het vee zou in dat geval als een moderne analogie van de wilde fauna hebben gefunctioneerd. Een aanwijzing daarvoor is dat sinds de begrazing door vee is gestaakt en de wilde vormen van het vee, het oerrund en de tarpan zijn uitgestorven, ijle bossen in dichte bossen zijn veranderd en geen verjonging van de eik meer plaatsvindt. Wat de kolonisten in het geval dat Thermofiele Eikenbossen of daarmee analoge vegetaties van nature aanwezig waren na hun vestiging alleen maar behoeften te doen was de van nature aanwezige graslanden met bosschages in gebruik te nemen; de graslanden voor het vee en de bosschages (met eiken) voor het akeren van varkens en het winnen van brand- en bouwhout. De oerrunderen, tarpans, wisenten en edelherten werden verdrongen door het vee dat met zijn begrazing de rol van de wilde fauna overnam. Zoals is opgemerkt zou het proces van de verjonging in doornstruwelen van bomen in het algemeen en eiken in het bijzonder zijn door gegaan. Indien een maatregel als het uitdunnen van eiken in doornstruwelen niet heeft plaatsgevonden, dan kunnen de eiken behalve ver uiteen staand ook kort bij elkaar zijn opgegroeid, hetgeen verklaart waarom tegenwoordig zowel eiken met een breed uitgegroeide kroon als wel met een relatief lange takloze stam in het bos van Białowieza voorkomen.

Nadat het oerrund in de 16<sup>de</sup> eeuw verdween, de wilde herbivoren, zoals uit de historische bronnen blijkt, in de 18<sup>de</sup> en 19<sup>de</sup> vrijwel werden uitgeroeid en de vee-weide over en steeds groter areaal werd verboden, kunnen graslanden in het forest analoog aan het Nationale Park en het Thermofiele Eikenbos zijn gekoloniseerd door haagbeuk, winterlinde en andere schaduw-verdragende soorten bomen. Successievelijk veranderde zo de open bosweide steeds meer in een gesloten bos. Doordat deze schaduw-verdragende soorten bomen relatief dicht op elkaar groeiden, ontstonden de lange, rechte, takloze stammen die nu zo kenmerkend zijn voor de enkele honderden jaren oude bomen in bijvoorbeeld het Nationale Park. Op deze wijze zou in de afgelopen eeuwen een steeds groter areaal van Thermofiel Eikenbos of een daaraan analoog type vegetatie kunnen zijn veranderd in het gesloten Linden-Haagbeukenbos. In dat geval is niet het Thermofiele Eikenbos een door menselijk handelen ontstane vervangingsgemeenschap van het oorspronkelijk aanwezige Linden-Haagbeukenbos, maar het Linden-Haagbeukenbos een door menselijk handelen ontstane vervangingsgemeenschap van het oorspronkelijk aanwezige Eiken-Haagbeukenbos of een daarmee analoge vegetatie. Het menselijk handelen dat daarvoor verantwoordelijk is, is het beëindigen van de begrazing van grote herbivoren als (oer)rund en (tarpan)paard.

Bovenstaande theorie verklaart meer dan de vigerende die stelt dat de oorspronkelijk aanwezige vegetatie een gesloten bos was met als exponent het gesloten Linden-Haagbeukenbos. Het geeft bijvoorbeeld ook een meer logische verklaring over het ontstaan van nederzettingen midden in het gebied. Zo stichtte men in 1696 de nederzetting Białowieza in het centrum van wat volgens de vigerende theorie een gesloten bos en volgens bovenstaande theorie een parkachtig landschap zou zijn geweest. Tot voor kort was in de directe omgeving van het dorp een Thermofiel Eikenbos aanwezig (zie foto 5.13.4.). Indien het Thermofiel Eikenbos of daarmee analoge vegetatie de oorspronkelijke vegetatie is, waren daar dus al wei-

degronden voor het vee aanwezig en behoefde niet eerst een deel van het bos te worden gerooid. Hetzelfde geldt voor andere nederzettingen die in de afgelopen eeuwen werden gesticht in wat nu het bos van Białowieza is.

#### 5.14. Andere bosreservaten in Europa

Ook in andere bosreservaten in west en midden Europa is, evenals in de voorgaande, vastgesteld dat de eik zich er niet of nauwelijks verjongt. Dit is bijvoorbeeld het geval met de zomereik in het oobossenreservaat Lanzhot in Tjechië (36,6 ha) aan de Morava (March). Daarentegen verjongen zomerlinde en winterlinde, es en Spaanse aak zich er wel goed in gaten in het kronendak. Behalve de zomereik verjongt zich daar ook de wilde peer niet (Prusa, 1982; 1985, pg. 50, 51, 70, 73; Den Ouden, 1992, pg. 47-58, 98-99; Bönecke, 1993). Gegevens uit andere oobosreservaten langs de March en verder langs de Rijn en de Elbe tonen aan dat evenmin verjonging van zomereik optreedt en ook niet van soorten als wilde appel en wilde peer, maar wel van Spaanse aak, veldiep (*Ulmus procera*), winterlinde en haagbeuk (zie Dornbusch, 1988; Dister, 1980, pg. 65, 66; 1985; Dister en Drescher, 1987). Zoals in veel andere reservaten, wijt men dit falen aan een (te) hoge wildstand. Het uitrasteren van stukken bos tegen wild acht men daarentegen geen oplossing, omdat op grond van empirie verwacht wordt dat binnen de rasters es en Spaanse aak de jonge eiken verdringen (zie Prusa, 1982; 1985, pg. 73; Den Ouden, 1992, pg. 66; Bönecke, 1993).

Zoals we al in hoofdstuk 4 opmerkten, verjongen zomer- en wintereiken zich ook niet meer in bosweiden in Engeland nadat de begrazing is gestaakt. Dat is o.a. waargenomen in de Mens, Epping Forest, Staverton Park en Berkhamsted Common (Tittensor, 1978, pg. 351-352, 356, 372; Rackham, 1980, pg. 175, 202, 294-296, 326, 327, 356). Volgens Rackham regenereerde de eik in Staverton Park altijd goed bij begrazing, maar hield daar prompt mee op toen de begrazing was gestopt<sup>264</sup>. In Epping Forest groeiden de weiden dicht met beuk en haagbeuk. De beuken groeiden boven de eiken uit, die daarna stierven. Naast de eik liep daar ook de wilde appel in aantal terug door de toegenomen beschaduwing door beuk en haagbeuk. Ten aanzien van de hazelaar stelde Rackham ook vast dat verjonging tegenwoordig uitblijft en hij zag daarin een parallel met het ontbreken van de verjonging van de eik<sup>265</sup>.

264. Rackham merkte daarover ten aanzien van Staverton Park op: "The decline of grazing was followed by a great increase of holly and birch, relatively sensitive trees. But oak, which had regenerated moderately freely under grazing, ceased to do so after grazing ended." (Rackham, 1980, pg. 294). Verder schreef hij: "Oak regenerates embarrassingly well in the less-wooded parts of most wood-pastures." (Rackham, 1980, pg. 295). Over het ontbreken van verjonging van de eik merkte hij verder op: "Since about 1850 something has happened to prevent this turnover [verjonging], but without affecting the ability of oak to reproduce outside woodland. By the 1910 this was a widely-recognized problem, the subject of a classic study by A.S. Watt [1919]." (Rackham, 1980, pg. 296). Datgene wat omstreeks die tijd eindigde was de begrazing in vrijwel alle "commons", doordat de weiderechten werden opgeheven (zie Rackham, 1980, pg. 6).

265. Over het uitblijven van verjonging van de hazelaar merkte Rackham op: "Bearing in mind the parallel case of oak, I hesitate to counsel alarm without having studied the problem in depth, but appearances suggest that the reproduction in hazel is even more problematical than in other heavy-seeded trees." (Rackham, 1980, pg. 210).

## 5.15. Conclusies en synthese

In dit hoofdstuk is de spontane successie in bosreservaten in het laagland van midden en west Europa in beschouwing genomen. Daarbij is met name gekeken of zomer- en wintereik en hazelaar zich in dergelijke gebieden handhaven. De belangrijkste bevindingen en het commentaar daarop worden hierna gepresenteerd.

- In alle onderzochte bosreservaten ontbreken jonge, opkomende generaties eikenbomen.

In alle bosreservaten verschijnen regelmatig kiemplanten van de eik; soms zelfs in grote aantallen. Deze verdwijnen allemaal weer binnen enkele jaren. Het gevolg is dat nog aanwezige oude eiken niet meer worden vervangen en dat door het afsterven van oude eiken het aantal eikenbomen in de reservaten gestaag afneemt. Alles duidt erop dat de kiemplanten van de eik weinig schaduw verdragen en daardoor afsterven. De kiemplanten van andere soorten bomen, zoals winterlinde, haagbeuk, ruwe iep, veldiep, gewone esdoorn, es en beuk blijken beter schaduw te verdragen. Zij zijn onder het kronendak vrijwel permanent aanwezig. Als er een gat in het kronendak ontstaat waardoor de lichtomstandigheden verbeteren profiteren zij daar blijkbaar direct van, aangezien zijn snel de hoogte in groeien.

- De snelheid waarmee de eiken verdwijnen wordt niet door de leeftijd van de eiken bepaald, maar door de tijd die de andere soorten nodig hebben om boven de eiken uit te groeien. Dat gebeurt meestal in een tijdsbestek van minder dan een eeuw.

In tegenstelling tot de eik verjongen soorten als beuk, winterlinde, haagbeuk, gewone esdoorn, es, veldiep en ruwe iep zich wel succesvol in het gesloten bos in gaten in het kronendak. Zij groeien door tot in de kroonetage en overvleugelen daarbij volgroeide eiken, die daardoor afsterven. Het resultaat is een progressief verdringen van de eik door deze soorten. Het gebeurt in alle bosreservaten die overal in het laagland van west en midden Europa op alle soorten bodems liggen. Het is dus een algemeen optredend verschijnsel.

- Uit de historie van de bosreservaten en onderzoek aan jaarringen van de bomen blijkt dat de oude eiken allemaal dateren uit de tijd dat de betreffende reservaten werden beweid.

Er is een duidelijke verband aanwezig tussen het eindigen van de beweiding met typische graseters als rund, paard en schaap en het stagneren van de verjonging van eiken.

- Bij aanwezigheid van herbivoren zoals edelhert, ree, eland en wisent, zijnde niet gespecialiseerde graseters, blijft de verjonging van de eik uit.

Bij hoge dichtheden aan wild, zijnde geen gespecialiseerde graseters, wordt de verjonging van alle boomsoorten in de bosreservaten sterk belemmerd, zoals het uitrasteren van stukken bos en de ontwikkelingen in het bos van Białowieża ge-

Samenvattend blijkt uit de pollenanalyses en de spontane ontwikkelingen in de bosreservaten dat gesloten bossen, zoals die in de bosreservaten aanwezig zijn, niet als moderne analogieën kunnen beschouwd van de prehistorische vegetatie. De resultaten van het onderzoek aan de spontane ontwikkelingen in de bosreservaten tonen aan dat nergens verjonging van zomer- en wintereik plaatsvindt. De eik verdwijnt in één of slechts enkele generaties uit een gesloten bos ten gevolge van het ontbreken van verjonging en het afsterven van oude eiken die overgroeid raken door andere boomsoorten. Voor de hazelaar geldt hetzelfde. De spontane ontwikkelingen in de bosreservaten die als natuurlijke processen worden beschouwd, leiden in geen der onderzochte gevallen tot een situatie die in overeenstemming is met de palynologische feiten, die als enige een aanwijzing geven over hoe de samenstelling van de natuurlijke vegetatie was. Uit de ontwikkelingen in de bosreservaten blijkt dat de eik er niet in slaagt zich zelfs in de grootste gaten in het kronendak succesvol te vestigen. Daarentegen beantwoordt de populatieopbouw in de reservaten geheel aan het beeld dat in de hoofdstukken 2 en 4 is geschetst van grote aantallen jonge eiken die in bosweiden in de zomen van doornstruwelen kiemen en opgroeien. Het voorkomen van doornstruiken, hazelaar en wild fruit in de bosreservaten duidt erop dat dit proces zich in de bosreservaten daadwerkelijk heeft voltrokken. Doordat in de voormalige bosweiden geen beweiding meer plaatsvindt, zullen de eiken daar op den duur verdwijnen. Tabel 5.13.2. vat de conclusies van de spontane successie in de bosreservaten samen.

Tabel 5.13.2. Samenvattende conclusies over het wel of niet verjongen van de belangrijkste soorten bomen in voormalige bosweiden en voormalig hakhout, waar beweiding met grasetende herbivoren als rund en paard is gestaakt en verder een beheer van "niets doen" wordt gevoerd. De betekenis van de tekens is:

- /- = geen verjonging en een afname van het aantal oude bomen;
- /0 = geen verjonging, maar geen afname van het aantal oude bomen;
- + = verjonging en een toename van het aantal bomen;
- ? = geen of onvoldoende gegevens beschikbaar;

n.v.t. = betreffende soort komt niet in het reservaat voor of er is in het onderzoek geen aandacht aan besteed.

	Eik	Beuk	Linde	Haagbeuk	Iep
La Tillaie	-/-	+	n.v.t.	n.v.t.	n.v.t.
Gros-Fouteau	-/-	+	n.v.t.	n.v.t.	n.v.t.
Neuenburger Urwald	-/-	+	n.v.t.	+	n.v.t.
Hasbrucher Urwald	-/-	+	n.v.t.	+	n.v.t.
Sababurg	-/-	+	n.v.t.	n.v.t.	n.v.t.
Rohrberg	-/-	+	n.v.t.	n.v.t.	n.v.t.
Priorteich	-/-	+	n.v.t.	+	n.v.t.
Kottenforst	-/-	n.v.t.	+	+	n.v.t.
Chorbusch	-/-	n.v.t.	+	+	n.v.t.
Geldenberg	-/-	+	n.v.t.	n.v.t.	n.v.t.
Rehsol	-/-	+	n.v.t.	n.v.t.	n.v.t.
Johannser Kogel	-/-	+	n.v.t.	+	n.v.t.
Krakovo	-/?	n.v.t.	n.v.t.	+	n.v.t.
Unterholzer	-/0	?	n.v.t.	n.v.t.	n.v.t.
Dalby	-/-	+	n.v.t.	n.v.t.	+
Vardsatra	-/-	n.v.t.	n.v.t.	n.v.t.	+
Biafowieza N.P.	-/-	n.v.t.	+	+	+
Biafowieza Thermofiel					
Eikenbos	-/0	n.v.t.	n.v.t.	+	n.v.t.



## 6. Vestiging van bomen en struiken in relatie tot licht en begrazing

### 6.1. Inleiding

Het verschil in lichtbehoefte tussen de verschillende soorten bomen wordt door veel auteurs<sup>266</sup> als de belangrijkste factor voor de verjonging, de onderlinge concurrentie en de successie in bossen beschouwd. Op basis daarvan worden boomsoorten onderscheiden in licht-behoefte pionier- en schaduw-verdragende climax-soorten. Deze indeling wordt op grond van modellen van bossuccessie als adequaat beschouwd (Botkin, 1993, pg. 69). Standplaatsfactoren als bodemvochtigheid, temperatuur en type bodem zijn weliswaar van belang voor de verjonging (Dengler, 1990, pg. 24 e.v.; Madsen, 1995), maar worden als ondergeschikt aan het lichtregime beschouwd (Burschel en Schmaltz, 1965a; Röhrig, 1967; Ziegenhagen en Kausch, 1993; 1995; Madsen, 1994; 1995).

De vraag is of en in hoeverre licht een bepalende factor is voor de vestiging van zomereik (*Quercus robur*) en wintereik (*Q. petraea*) en hazelaar (*Corylus avellana*). Beide soorten eiken en de hazelaar worden als licht-behoefte aangemerkt (Ellenberg, 1986, pg. 82; Dengler, 1992, pg. 179). Er komen in een aantal bossen, ondanks predatie en andere factoren die het kiemen van eikels verhinderen, van zomer- en wintereik in ieder geval voldoende kiemplanten op om de moederplanten te kunnen vervangen<sup>267</sup>. Bij het kiemen op zich speelt licht geen rol (Sanderson, 1958, pg. 38; Andersson, 1991). De empirie in de bosbouw wijst uit dat kiemplanten van zomer- en wintereik relatief snel veel licht moeten krijgen om ze te kunnen laten opgroeien<sup>268</sup>. Zoals we in hoofdstuk 4 vaststelden, moeten jonge eiken door het successievelijk vellen van de overstaande moederbomen in 5 tot 10 jaar in het volle daglicht komen te staan, indien men de "natuurlijke" verjonging wil doen slagen<sup>269</sup>. Bij de beuk strekt de duur van de "natuurlijke" verjonging zich uit tot een periode van 30 jaar. Klaarblijkelijk verdraagt de beuk veel meer schaduw dan de

266. Vanselow (1949, pg. 103), Burschel en Huss (1964a), Huss en Stephani (1978), Bormann en Likens (1979a, pg. 106), Sumer en Röhrig (1980), Whitmore (1982; 1989), Swaine en Whitmore (1988), Dengler (1990, pg. 273-298), Mayer (1992, pg. 317-320), Madsen (1995), Peters (1995), Zoller en Haas (1995).

267. Zie Watt (1919), Vanselow (1949, pg. 222), Doing-Kraft en Westhoff (1958), Sanderson (1958, pg. 38), Krahl-Urban (1959, pg. 233), Ovington en McRae (1960), Mellanby (1968), Shaw (1968a; 1968b; 1974), Rackham (1975, pg. 108-109; 1980, pg. 296-297), Mayer en Tichy (1979), Goldsmith en Newbold (1981, pg. 9-21), Tendron (1983, pg. 58), Lemée (1987), Wolf (1982; 1988), Dengler (1990, pg. 58, 63, 273-276), Anderson (1991), Gurnell (1993).

268. Zie Bühler (1922, pg. 312, 331), Vanselow (1926, pg. 63, 86-87; 1949, pg. 131), Tangermann (1932), Hausrath (1945, pg. 75-76), Reed (1954, pg. 84-87), Turbang (1954), Klepac (1981), Tendron (1983, pg. 58 e.v.), Leibundgut (1984b, pg. 86), Rauš (1986), Dengler (1990, pg. 63), Mayer (1992, pg. 345).

269. Bühler (1922, pg. 312, 331), Reed (1954, pg. 84-85), Turbang (1954), Vanselow (1949, pg. 131), Tendron (1983, pg. 59), Mayer (1992, pg. 345).

eik<sup>270</sup>. Zoals de probleemstelling vermeldt en de spontane ontwikkelingen in de bosreservaten bevestigen, verjongen zomer- en wintereik en hazelaar zich niet of nauwelijks in gesloten bossen in gaten in het kronendak, terwijl beuk (*Fagus sylvatica*), haagbeuk (*Carpinus betulus*), winterlinde (*Tilia cordata*), zomerlinde (*T. platyphyllos*), Spaanse aak (*Acer campestre*), Noorse esdoorn (*A. platanoides*) en verschillende soorten iepen (*Ulmus spp.*) dat wel doen.

In dit hoofdstuk onderzoek ik in welke mate de lichtbehoefte, dan wel tolerantie voor schaduw van kiemplanten van zomer- en wintereik, zomer- en winterlinde, beuk, haagbeuk en hazelaar bepalend zijn voor de vestiging van deze soorten in gesloten bossen. Ik kijk daarbij naar de soorten afzonderlijk en ga na wat een reductie van de lichtintensiteit betekent in termen van concurrentie tussen de soorten onderling bij het opgroeien tot boom. Ik behandel o.a. een aantal experimenten waarbij kiemplanten van zomer- en wintereik, beuk, zomer- en winterlinde en hazelaar aan verschillende hoeveelheden daglicht zijn blootgesteld.

In de behandelde experimenten werd de vermindering van het daglicht meestal kunstmatig bewerkstelligd, bijvoorbeeld met netten of jaloezieën. De verminderde hoeveelheden daglicht werden gemeten en weergegeven als een percentage van het volle daglicht in de proefopstelling. Deze methode wordt als de best bruikbare beschouwd voor relatief kortstondige experimenten die reproduceerbaar moeten zijn (Dohrenbusch, 1987). Om de relatieve hoeveelheden daglicht onderling vergelijkbaar te maken, moeten de lichtintensiteiten gelijktijdig in het open veld (100% daglicht) en op de beschaduwde plaatsen worden vastgesteld (Anderson, 1964). Dat is in deze experimenten gebeurd. Het gebruik van deze methode houdt wel in dat de percentages daglicht in proefopstellingen op verschillende plaatsen in Europa niet zonder meer met elkaar kunnen worden vergeleken. Gelijke percentages daglicht op verschillende plaatsen in Europa betekenen namelijk niet dat er sprake is van gelijke hoeveelheden licht. Hoeveelheden licht op verschillende plaatsen in Europa kunnen alleen onderling worden vergeleken aan de hand van gemeten absolute hoeveelheden (Anderson, 1964). Nadere gegevens over de proefopzet van de verschillende experimenten staan verder in bijlage 12 vermeld.

Omdat de meeste experimenten op dit gebied slechts een looptijd van één of enkele jaren hebben, behandel ik in dit hoofdstuk ook door empirie verkregen gegevens uit de bosbouw. Daarnaast kijk ik of de gegevens over de kiemplanten aangrijpingspunten bieden voor de alternatieve hypothese, dus dat de oorspronkelijke vegetatie in het laagland van west en midden Europa een begroeiing was die bestond uit afwisselend graslanden, struwelen en bosschages, waarin grote herbivoren een sturende rol in de successie spelen. Ik zie daarbij of een dergelijke vegetatie zich met de wilde herbivore fauna ook ontwikkeld kan hebben na het eindigen van de ijstijd, toen ten gevolge van de klimaatsverandering bomen vanuit hun refugia in het zuiden en zuidoosten van Europa naar het noorden en noordwesten migreerden.

---

270. Zie Vanselow (1926, pg. 215; 1949, pg. 103, 133, 203), Reed (1954, pg. 86-87), Leibundgut (1984b, pg. 86), Dengler (1990, pg. 275, 278), Mayer (1992, pg. 341).

## 6.2. Zomereik (*Quercus robur*) en wintereik (*Q. petraea*)

### 6.2.1. De reactie van kiemplanten van zomer- en wintereik op verminderde hoeveelheden daglicht

Kiemplanten van zomer- en wintereik die in verschillende experimenten in het eerste groeiseizoen aan verminderde hoeveelheden daglicht bloot werden gesteld, vertoonden een afname van het totale drooggewicht (Ovington en McRae, 1960; Jarvis, 1964; Ziegenhagen en Kausch, 1995). De planten investeerden relatief meer droge stof in de bovengrondse assimilerende delen van de plant, de stengel en de bladeren. Dat ging ten koste van het wortelstelsel. Ten opzichte van de spruit nam het gewicht daarvan af. Deze ontwikkeling manifesteerde zich in een toename van de spruit-wortel verhouding (zie tabel 6.2.1., 6.2.2. en 6.2.3. en figuur 6.2.1. ). Uit figuur 6.2.2. blijkt dat de kiemplanten van de zomereik bij verminderende hoeveelheden daglicht in vergelijking met het volle daglicht, ondanks een verminderde groei van de wortels, daarin een grote hoeveelheid zetmeel investeerden. Zelfs bij de laagste lichtintensiteit was deze hoeveelheid in vergelijking met het volle daglicht nog aanzienlijk. Morfologisch reageerden de kiemplanten met een toename van de specifieke bladoppervlakte (SLA) en de bladoppervlakte gewichtsverhouding (LAR)<sup>271</sup>. Bij een afname van de hoeveelheid daglicht nam ook de gemiddelde hoogte door etiolatie van de stengel toe. Tabel 6.2.3. geeft aan dat bij zeer lage hoeveelheden daglicht de etiolatie niet doorzette, maar een afname op van de gemiddelde hoogte optrad.

Tabel 6.2.1. Effect van een afnemende hoeveelheden daglicht op kiemplanten van wintereik in het eerste groeiseizoen (gewichten zijn drooggewichten) (naar Ovington en McRae, 1960, pg. 552).

Percentage daglicht:	85%	45%	15%	Significantie van verschillen tussen behandelingen
Gewicht van restant eikel (g)	0,73	0,7	0,69	0
Gewicht van bladeren (g)	0,61	0,57	0,51	**
Gewicht van stengel en takken (g)	0,57	1,16	1,06	0
Gewicht van wortels (g)	2,26	1,29	1,1	***
Gewicht van kiemplant (g)	4,27	3,72	3,36	***
Spruit-wortel verhouding	0,52	2,12	1,43	-
Lengte spruit (cm)	12,4	17,5	17,6	***
Hoogte kiemplant (cm)	11,6	16,6	17,1	***
Aantal bladeren	6,8	7,5	6,8	**
Oppervlakte van bladeren (cm <sup>2</sup> )	97,0	120,0	125,0	***

- = niet statistisch getoetst; 0 = niet significant

\* significant  $p < 0,05$ ; \*\* significant  $p < 0,01$ ; \*\*\* significant  $p < 0,001$

De auteurs gaven de wortel-spruitverhouding op. Omwille van de consistentie met de andere gegevens is deze omgerekend naar spruit-wortelverhouding.

271. De specifieke bladoppervlakte (Specific Leaf Area; SLA) is de oppervlakte blad per drooggewicht aan blad, of cm<sup>2</sup> blad per gram blad (cm<sup>2</sup>. g<sup>-1</sup>).

De bladoppervlakte-gewicht verhouding (Leaf Area Ratio; LAR) is de verhouding tussen de bladoppervlakte en het drooggewicht van de hele plant, cm<sup>2</sup> per gram plant (cm<sup>2</sup>. g<sup>-1</sup>).

Over het geheel genomen vertoonden de kiemplanten van de zomer- en wintereik in hun ontwikkeling bij een afnemende hoeveelheid daglicht een beeld dat in het algemeen optreedt bij kiemplanten die aan verminderde hoeveelheden licht worden blootgesteld, namelijk meer investeren in bovengrondse, assimilerende delen, ten

Tabel 6.2.2. Groei van kiemplanten van wintereik in het eerste groeiseizoen bij een afnemende hoeveelheid daglicht. Gewichten zijn drooggewichten (naar Jarvis, 1964, pg. 549).

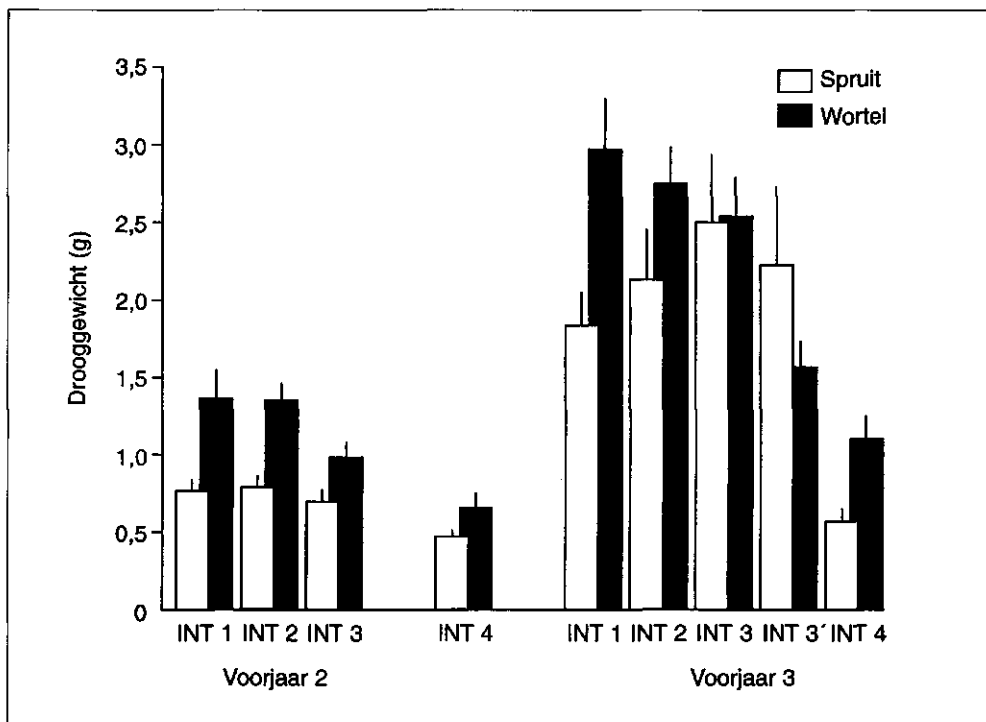
Percentage daglicht:	100%	56%	34%	20%	Significantie-effect van de lichtintensiteit (p < 0,05)
Gewicht cotyledonen bij planten eikel (C1) (mg)	836	836	836	836	–
Gewicht cotyledonen bij oogst (C2) (mg)	110	95	104	95	0
Gewicht wortel (R2) (mg)	1.351	1.197	977	755	*
Gewicht stengel (S2) (mg)	359	412	348	418	0
Gewicht blad (L2) (mg)	449	427	426	423	–
Oppervlakte blad (cm <sup>2</sup> )	60,1	69,9	80,4	91,2	–
R2 + S2 + L2+ = W2 (mg); totale gewicht plant	2.159	2.036	1.751	1.596	*
S2/R2; spruit- wortelverhouding	0,26	0,34	0,36	0,56	*
Hoogte (cm)	11,0	12,8	13,3	15,6	*

Significantie naar de legenda van tabel 6.2.1.

Tabel 6.2.3. Gevolgen van de afname van de hoeveelheid daglicht op de groei van kiemplanten van zomereik in het eerste groeiseizoen. De gewichten zijn drooggewichten (naar Ziegenhagen en Kausch, 1995, pg. 101).

Percentage daglicht	Lengte spruit (cm)	Aantallen bladeren	Totale bladoppervlakte (cm <sup>2</sup> )	Totale drooggewicht spruit (g)	Totale drooggewicht bladeren (g)
100%	13,8 ± 0,73	7,5 ± 0,40	82 ± 7,3	1,45 ± 0,17	0,63 ± 0,06
50%	15,3 ± 0,83	7,0 ± 0,45	112 ± 10,7	1,34 ± 0,10	0,61 ± 0,04
25%	18,8 ± 0,98	6,3 ± 0,30	122 ± 8,7	1,24 ± 0,10	0,53 ± 0,03
10%	15,8 ± 0,95	5,6 ± 0,45	109 ± 8,3	0,78 ± 0,06	0,37 ± 0,03

Data zijn gemiddelden met ± standaarddeviatie.



Figuur 6.2.1. Het effect van afgenomen hoeveelheden daglicht op het drooggewicht van de wortel en de spruit van 1- en 2-jarige kiemplanten van zomereik. De lichtintensiteiten zijn 100% (INT. 1), 50% (INT. 2), 25% INT. 3) en 10% (INT. 4). De intensiteit INT.3' is eveneens 30% daglicht, maar betreft planten die het eerste groeiseizoen bij INT.4 (10% daglicht) en in het tweede groeiseizoen bij INT.3 (25%) opgroeiden (naar Ziegenhagen en Kausch, 1994, pg. 103).

koste van het ondergrondse deel van de plant, het wortelstelsel (zie Brouwer, 1962a; 1962b; Brouwer en Kuiper, 1972, pg. 130-131, 207-211; Bannister, 1976, pg. 81-82; Packham en Harding, 1982, pg. 42).

Dit patroon zette zich in het tweede groeiseizoen bij de kiemplanten van zomer- en wintereik voort, met dien verstande dat bij een geringere hoeveelheid daglicht in versterkte mate een slechtere groei optrad. De tabellen 6.2.4., 6.2.5. en 6.2.6, alsmede figuur 6.2.1. geven dit weer. Ziegenhagen en Kausch (1995) constateerden in het tweede groeiseizoen bij de zomereik dat, zoals tabel 6.2.6. aangeeft, de relatieve groeisnelheid (RGR) van de spruit en de netto-assimilatie snelheid (NAR) bij een verminderde hoeveelheid daglicht hoger lagen dan bij het volle daglicht<sup>272</sup>. Jonge zomereiken vormden in het volle daglicht de grootste hoeveelheid zetmeel in de penwortel, zoals uit figuur 6.2.2. blijkt.

272. De relatieve groeisnelheid (Relative Growth Rate; RGR) is de gewichtstoename aan droge stof per gram drooggewicht van de plant per dag ( $RGR = LAR \times NAR$ ); dus mg plant per gram plant per dag ( $g \cdot g^{-1} \cdot dag^{-1}$ ).

De netto-assimilatiesnelheid (Netto Assimilation Rate; NAR) is het aantal mg plant per  $cm^2$  blad per dag ( $g \cdot cm^{-2} \cdot dag^{-1}$ ).

Tabel 6.2.4. Effect van afnemende hoeveelheden daglicht op kiemplanten van wintereik na 2 groeiseizoenen. Gewichten zijn drooggewichten (naar Ovington en McRae, 1960, pg. 552).

Percentage daglicht:				Significantie van verschillen tussen behandelingen
	85%	45%	15%	
Gewicht van bladeren (g)	0,75	0,79	0,67	*
Gewicht van stengels en takken (g)	0,88	1,35	1,27	***
Gewicht van wortels (g)	3,62	2,80	1,89	***
Gewicht van kiemplanten (g)	5,25	4,94	3,83	—
Spruit-wortel verhouding	0,45	0,76	1,03	***
Lengte spruit (cm)	23,8	29,5	30,3	***
Hoogte kiemplant (cm)	17,2	26,0	27,8	***
Aantal bladeren	13,5	9,8	8,5	***
Oppervlakte van bladeren (cm <sup>2</sup> )	167,0	187,0	169,3	0
Aantal takken	2,4	1,6	1,4	***
Gemiddelde lengte takken (cm)	4,6	5,3	5,7	—

- niet statistisch getoetst
- 0 niet significant
- \* significant  $p < 0,05$
- \*\* significant  $p < 0,01$
- \*\*\* significant  $p < 0,001$

Tabel 6.2.5. De gevolgen van de afname van de hoeveelheid daglicht op de groei van kiemplanten van zomereik na 2 groeiseizoenen. Gewichten zijn drooggewichten. INT 3' zijn kiemplanten die in het eerste groeiseizoen bij 10% en in het tweede groeiseizoen bij 25% daglicht zijn opgegroeid (naar Ziegenhagen en Kausch, 1994, pg. 101).

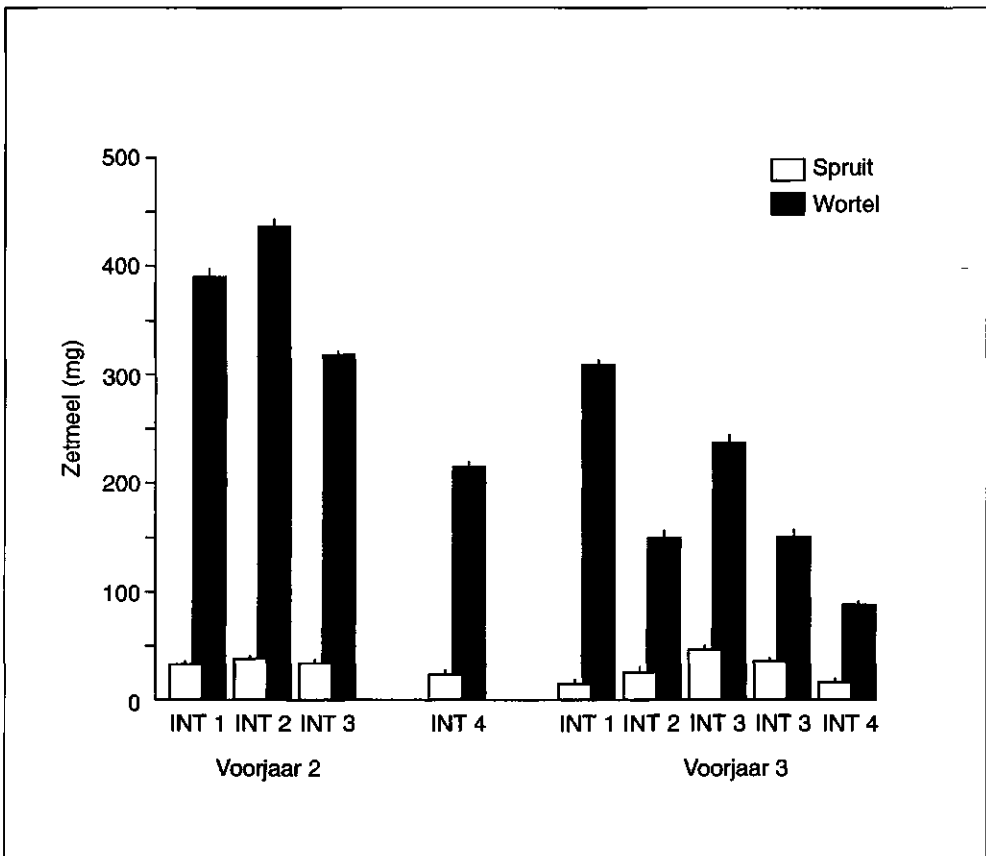
Percentage daglicht	Lengte spruit (cm)	Aantallen bladeren	Totale bladoppervlakte (cm <sup>2</sup> )	Totale drooggewicht spruit (g)	Totale drooggewicht bladeren (g)
100%	46,8 ± 3,0	51,5 ± 5,1	583 ± 57,8	9,74 ± 0,7	4,15 ± 0,46
50%	53,4 ± 3,1	50,2 ± 6,7	830 ± 69,0	15,06 ± 1,4	4,40 ± 0,48
25%	74,3 ± 4,3	48,0 ± 9,5	899 ± 136,4	16,72 ± 1,9	3,75 ± 0,61
10%	40,0 ± 3,3	13,8 ± 1,9	306 ± 44,9	2,91 ± 0,4	1,08 ± 0,16
INT 3'	60,9 ± 4,5	29,3 ± 1,7	737 ± 66,9	9,00 ± 1,0	3,19 ± 0,39

Data zijn gemiddelden met ± standaarddeviatie.

Tabel 6.2.6. Gevolgen van verschillen in hoeveelheden licht (100%-10%) en verandering daarin op relatieve groeisnelheid (RGR), bladoppervlakterelatie (LAR) en netto-assimilatiesnelheid (NAR) bij zomereik na twee groeiseizoenen. INT 3' betreft kiemplanten die het eerste jaar bij 10% en in het tweede jaar bij 25% daglicht zijn opgegroeid (naar Ziegenhagen en Kausch, 1994, pg. 101).

Percentage daglicht	RGR	LAR (dm <sup>2</sup> g <sup>-1</sup> )	NAR (gm <sup>-2</sup> )
100%	0,84 ± 0,02	0,61 ± 0,05	149,2 ± 15,2
50%	0,91 ± 0,01	0,59 ± 0,06	174,0 ± 22,1
25%	0,91 ± 0,01	0,59 ± 0,10	209,5 ± 42,9
10%	0,68 ± 0,05	1,19 ± 0,17	79,7 ± 12,5
INT 3'	0,90 ± 0,01	0,88 ± 0,14	130,1 ± 12,5

Data zijn gemiddelden met ± standaarddeviatie.



Figuur 6.2.2. Het effect van een afnemende hoeveelheden daglicht op de verdeling van zetmeel tussen de wortel en de spruit van 1- en 2-jarige kiemplanten van de zomereik. Voor de lichtintensiteiten zie fig. 6.2.1. (naar Ziegenhagen en Kausch, 1994, pg. 103).

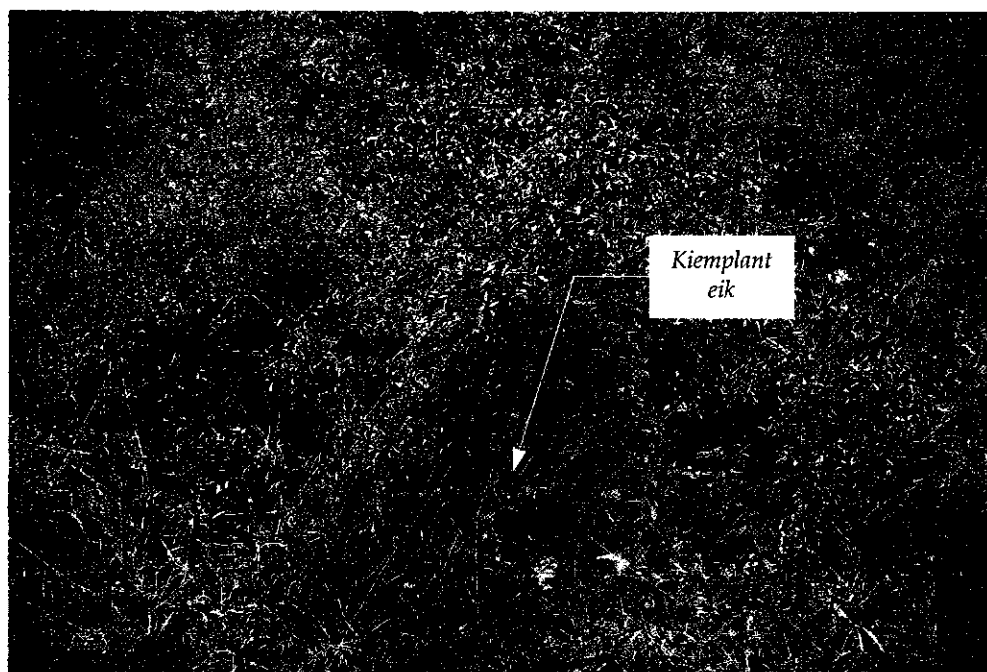


Foto 6.2.2. Kiemplant van eik aan de rand van een struik van een sleedoorn in het Borkener Paradise, Duitsland (foto F.W.M. Vera).

voor de zomen van struwelen en mantelvegetaties van bossen, zoals te zien is op foto 6.2.1. (Chettleburgh, 1952; Bossema, 1979, pg. 35, 45-47, 51, 54, 69). Dat zijn de structuren die in graslanden ontstaan bij begrazing.

Chettleburgh (1952) zag Vlaamse gaaien eikels verstoppen in een gemeenschappelijke weide (een "common"), waarin doornige struiken als de meidoorn stonden. Hij nam waar hoe een Vlaamse gaai in een meidoorn afdaalde en aan de voet daarvan een eikel begroef. Zo'n waarneming verklaart het verschijnsel in bosweiden van eiken die als het ware verstrengeld met een meidoorn opgroeien (pers. waarn. en zie foto 6.2.3.). Daarnaast begraven Vlaamse gaaien de eikels graag op plaatsen waar de bodem los is en ze de eikels gemakkelijk de grond in kunnen duwen (Bossema, 1979, pg. 44, 49).

Wanneer een Vlaamse gaai meerdere eikels bij zich heeft, begraaft hij ze elk afzonderlijk. De afstand tussen twee eikels varieert van 0,2 tot 15 meter, maar is doorgaans 0,5 tot 1 meter (Bossema, 1979, pg. 32). De gaai duwt de eikel de grond in. Gaat hij zo niet diep genoeg, dan hamert de gaai hem verder de grond in. Vervolgens dicht de gaai het gaatje met enkele zijwaartse veegbewegingen van zijn snavel. Vervolgens camoufleert hij het met blaadjes, kluitjes aarde en steentjes (Chettleburgh, 1952; Bossema, 1979, pg. 32, 36-37, 78). Vlaamse gaaien vinden door henzelf begraven eikels weer goed terug. De verticale structuren waarvoor de Vlaamse gaai bij het begraven van de eikels zo'n duidelijke voorkeur aan de dag legt, blijken als bakken te dienen (Bossema, 1979, pg. 57-58). De gaai graaft de eikel op, pelt hem ter plaatse en eet de inhoud op of vliegt met de ongepelde eikel in zijn snavel weg en eet hem ergens anders op. Een gaai vindt daarentegen nooit een eikel





Foto 6.2.3. Op de foto rechts staat een eik die opgroeit in een meidoornstruik in het Borkener Paradise, Duitsland. Links achteraan op de foto is een eik zichtbaar die te midden van een groepje meidoorns opgroeit (foto F.W.M. Vera).

die door een andere gaai in zijn afwezigheid begraven is (Bossema, 1979, pg. 57-58, 62-65). De predatie van eikels door muizen en eekhoorns blijkt door het begraven van eikels aanzienlijk te verminderen<sup>278</sup>. Volgens Bossema vinden muizen slechts bij uitzondering door Vlaamse gaaien verstopte eikels (Bossema, 1979, pg. 78-82). Dat tonen o.a. de grote aantallen kiemplanten van zomer- en wintereiken aan die tot op grote afstand van oude vruchtbare eiken opkomen in open graslanden, verlaten akkers, wegbermen, randen van heggen en zomen van struwelen en bosmantels (zie foto 6.2.2. en Forbes, 1902; Watt, 1919; Mellanby, 1968; Bossema, 1979, pg. 55, 70)<sup>279</sup>. Mellanby (1968) vond in een kapvlakte tot op tenminste 150 meter afstand van de dichtst bij zijnde vruchtdragende zomereik 2.000 kiemplanten van de zomereik per ha en bijna 5.000 per ha op een afstand van 200 meter.

Vlaamse gaaien eten het hele jaar door de eikels die ze hebben verstopt. In de

278. Watt (1919), Shaw (1968b), Bossema (1979, pg. 80-90), Jensen (1985), Nilsson (1985), Lemée (1987).

279. Watt (1919) schreef: "...among the low growing shrubs such as Hawthorn (*Crataegus monogyna*), Blackthorn (*Prunus spinosa*), and Brambles (*Rubus spp.*), among the stems and fronds of bracken (*Pteris aquilina*) or among *Vaccinium myrtillus* and *Calluna vulgaris* there we do find numerous seedlings coming up. Again among grass such as meadow grass, acorns germinate in great numbers - a fact noted by Forbes and also by Warming..." (Watt, 1919, pg. 186). Forbes (1902) die door Watt (1919) werd geciteerd schreef: "A grassy surface, however, seems the natural seed-bed of oak, for very successful examples may often be seen on rough pasture adjoining woods, which, for some reason or other, has been allowed to lie waste, or is only lightly stocked with cattle during the summer" (Forbes, 1902, pg. 256).

periode van april tot en met augustus doen ze dat echter veel minder dan in de rest van het jaar (Bossema, 1979, pg. 16). Juist in die tijd komen de kiemplanten boven de grond uit. In mei verschijnt de spruit en in juni is de kiemplant compleet, d.w.z. dan heeft de eerste bladerkrans zich ontvouwd (Bossema, 1979, pg. 67, 70). Zoals hiervoor is aangegeven, kunnen de kiemplanten zich vanaf dat moment onafhankelijk van de cotyledonen ontwikkelen. Dat is van groot belang voor de kiemplant, aangezien in juni de Vlaamse gaaien met hun jongen op zoek gaan naar de kiemplanten die uit de door hen begraven eikels zijn opgekomen. Als een oudervogel een kiemplant heeft gevonden, pakt hij of zij de stengel met de snavel beet en tilt de plant op. Daarbij komt de eikel boven de grond, of de opgeduwde grond verraadt waar deze onder de grond zit. In dat laatste geval graaft de gaai hem uit. De eikel wordt van de kiemplant af gehaald en gepeld. Vervolgens voert de oudervogel de eikel aan een jong (Bossema, 1968; 1979, pg. 17, 68). De jonge vogels imiteren hun ouders door links en rechts lukraak aan allerlei planten te trekken. In tegenstelling tot hun ouders maken zij daarbij (nog) geen onderscheid tussen soorten (Bossema, 1979, pg. 77). De volwassen Vlaamse gaaien selecteren de kiemplanten op grootte en kleur van de stengel. De kleur moet groen zijn. Die kleur is namelijk kenmerkend voor een kiemplant waar nog een eikel aan vastzit. Oudere kiemplanten zonder eikel, hebben door verhouting van de stengel de groene kleur verloren. Zij worden genegeerd (Bossema, 1979, pg. 71-72, 76). Jonge, groene kiemplanten die uit eikels zijn opgekomen die *niet* door de betreffende Vlaamse gaai zijn verstopt worden *ook* genegeerd. Bossema (1979) stelde dat vast bij vogels die hij voor zijn onderzoek in gevangenschap hield. Die lieten "vreemde" groene kiemplanten met rust. Pas nadat de onderzoekers de gaaien hadden laten zien dat daaraan eikels vastzaten, gingen ze na verloop van tijd zelf "vreemde" kiemplanten op eikels inspecteren door ze op te tillen (Bossema, 1979, pg. 77).

Bossema (1979) constateerde bij veel goed groeiende kiemplanten van eiken op de stengel het litteken dat de beet van de snavel van de Vlaamse gaai op de stengel veroorzaakt door het optillen van de plant (Bossema, 1979, pg. 68-69). De ontwikkeling van de kiemplanten toonde dat zij bij de verdere groei geen hinder hadden ondervonden van het verwijderen van de cotyledonen (Bossema, 1979, pg. 76, 70, 98). Zoals we eerder constateerden was dat ook een bevinding van Sonessen (1994) die bij in het volle daglicht groeiende kiemplanten de cotyledonen verwijderde nadat de eerste bladerkrans voltooid was (zie figuur 6.2.6.). Bij de door Vlaamse gaaien geplante eiken wordt aan de voorwaarden uit het experiment van Sonessen voldaan. De Vlaamse gaaien inspecteren de kiemplanten in mei en juni, wanneer de eerste bladerkrans is ontvouwd en ze verstoppen de eikels juist op open, lichte plaatsen. Kiemplanten kunnen in de groei kunnen worden belemmerd of sterven, als ze worden ontworteld. Dat zou kunnen gebeuren, wanneer ze meerdere keren achter elkaar worden opgetild. Doordat een Vlaamse gaai alleen kiemplanten inspecteert die uit door hemzelf verstopte eikels opkomen, gebeurt dat niet. Een kiemplant wordt dus maar één keer getild. De kans dat de jonge eik daarbij wordt ontworteld is klein, omdat de kiemplanten die in het volle licht groeien direct na het kiemen een zeer uitgebreid wortelstelsel met een lange penwortelvormen<sup>280</sup>. Zo'n

280. Jones (1959), Krahl-Urban (1959, pg. 94), Ovington en McRae (1960), Jarvis (1964), Hoffmann (1967), Newbold en Goldsmith (1981, pg. 28), Harmer (1990), Ziegenhagen en Kausch (1995).

wortelstelsel zorgt voor een goede verankering die voorkomt dat de kiemplant gemakkelijk wordt ontworteld bij de inspectie door een Vlaamse gaai. Tegen het nadeel van de inspectie staat dus het voordeel van opgroeien in zeer lichte omstandigheden. Alleen zeer jonge, dus laat opgekomen kiemplanten worden nog wel eens door een Vlaamse gaai met wortel en al uit de grond getrokken. Uit het feit dat Bossema (1979) in open terrein jonge eiken aantrof, maar niet in het bos, concludeerde hij dat de overlevingskansen voor jonge eiken op de plaats waar gaaien bij voorkeur eikels verstoppen groot is (Bossema, 1979, pg. 98). Dat verklaart mede, zoals verscheidene onderzoekers vaststelden, de succesvolle verjonging van eiken in bosweiden in de zomen van onbeschaduwde struwelen in grasland en mantels van bossen, terwijl de verjonging van eiken in aangrenzende bossen tegelijkertijd ontbreekt<sup>281</sup>. Omdat kiemplanten van zomer- en wintereik vooral in open terreinen worden aangetroffen, zoals verlaten akkers, begraasde en niet (meer) begraasde weilanden, bermen, op verlaten spoorlijnen en in heidevelden, schrijft men aan de eik pioniereigenschappen toe (zie Tansley, 1953, pg. 293-296; Shaw, 1974; Rackham, 1975, pg. 110; 1980, pg. 291; Koop, 1981, pg. 46; Newbold en Goldsmith, 1981, pg. 36). Het vermogen zich in dergelijk open terrein te vestigen, moet gezien het voorgaande echter niet zozeer op het conto van de eik worden bijgeschreven, als wel op dat van de Vlaamse gaai.

Bossema (1979) karakteriseert de relatie tussen eik en Vlaamse gaai terecht als symbiose, aangezien beide soorten profijt hebben van de relatie. De eik voorziet de Vlaamse gaai voor een aanzienlijk deel in zijn voedsel, terwijl de eik van de Vlaamse gaai profiteert, doordat deze de eikels "plant" op plaatsen waar de kiemplanten en jonge bomen goed kunnen groeien. Bovendien selecteert de Vlaamse gaai op gezonde relatief grote eikels, wat tot krachtige kiemplanten leidt (zie Jarvis, 1963). Dat vergroot in combinatie met de verspreiding door de gaaien de kans op het slagen van een vestiging. Verder beperkt het verspreid begraven van de eikels de kans op predatie (Bossema, 1979, pg. 94-111).

Predatie van eikels wordt door verscheidene auteurs (Watt, 1919; Tansley, 1953, pg. 293; Ashby, 1959; Tanton, 1959; Harmer, 1990) als de belangrijkste factor voor het falen van de verjonging van eiken aangemerkt. De relatie tussen de Vlaamse gaai en de beide soorten eiken bewijst dat predatie van zaden niet per se negatief is. Voor de eik is het zelfs een belangrijke voorwaarde voor een succesvolle vestiging (Mellanby, 1968), wellicht belangrijker dan het optreden van een goede mast. Het slagen van de verjonging in bossen is sterk afhankelijk van volle masten, omdat de predatie op de open en bloot op de bosbodem liggende eikels een gemakkelijke prooi voor predatoren zijn. In open landschappen is die directe relatie lang niet zo eenduidig. Zo vond Mellanby (1968) in een bepaald terrein bij een 10 keer geringere productie van eikels 50 keer zoveel kiemplanten van de eik, doordat ten gevolge van het frezen van de grond de omstandigheden voor Vlaamse gaaien om eikels in de grond te verstoppen verbeterd waren. Het aanwezig zijn van Vlaamse gaaien en

---

281. Fenton (1948), Peterken en Tubbs (1965), Rackham (1980, pg. 295-296). Een tweetal opmerkingen van Rackham (1980) illustreren dit. De eerst luidt: "Oaks regenerates embarrassingly well in the less-wooded parts of most wood-pastures"; de tweede luidt: "there are many places where oak regeneration begins only a few feet outside a wood boundery (Rackham, 1980, pg. 295, 296).  
Zie ook verder in hoofdstuk 4.

goede condities om eikels te begraven, zoals die door het frezen ontstonden, blijkt dus meer bepalend te kunnen zijn voor het succesvol opkomen van kiemplanten, dan de productie aan eikels. Het frezen van de bodem kan als een analogie worden beschouwd van het wroeten van (wilde) zwijnen, hetgeen betekent dat onder natuurlijke omstandigheden het wroeten van wilde zwijnen (*Sus scrofa*) in o.a. graslanden faciliterend is voor de Vlaamse gaai. In bosweiden met vee zullen de huisvarkens die werden geakerd faciliterend zijn geweest voor deze vogelsoort en dus voor de verjonging van de eik. Verder ontstaan door de grazende grote herbivoren de graslanden waarin de (wilde) zwijnen kunnen wroeten en de veldzomen en de zomen van doornstruwelen waar Vlaamse gaaien zich sterk toe voelen aangetrokken voor het begraven van eikels.

Jonge eiken die opgroeien in de zomen van mei- en sleedoornstruwelen in begraasde gebieden, lopen het risico te worden afgebeten door grote herbivoren. Beide soorten eiken hebben echter een hoog incasserings- en groot herstelvermogen, dat ze naar alle waarschijnlijkheid danken aan de penwortel waaruit reservestoffen kunnen worden gemobiliseerd (Shaw, 1974). Minder dan een halve meter hoge, zwaar gesnoeide eiken die in het volle daglicht stonden, bleken na onderzoek aan de jaarringen 25 jaar oud te zijn. Enkele jaren met een verminderde graasdruk, zijn voldoende om dergelijke boompjes binnen 2 tot 3 jaar tot boven de snoeilijn van de dieren te laten uitgroeien (Shaw, 1974). Mellanby (1968) constateerde dat in grasland opgekomen kiemplanten van de zomereik vier achtereenvolgende jaren 1 keer per jaar afmaaien doorstonden. Per jaar twee of meer keren afmaaien doodde de kiemplanten in 2 jaar tijd. In de bosbouw gebruikt men het herstelvermogen van de eik door jonge aangeplante eiken na een paar jaar net boven de eerste slapende knop bij de voet af te snijden. In het volgende voorjaar komt daaruit een scheut die vaak in één jaar tijds 1 meter hoog wordt. Negenjarige eiken (welke soort wordt niet vermeld) die 4 jaar na het aanplanten werden teruggesnoeid brachten het daarop volgende groeiseizoen scheuten voort met een gemiddelde hoogte van 70 cm en een maximum van 1,3 meter (Rümelin, 1926). Jonge eiken groeien ten gevolge van zo'n ingreep in een veel kortere tijd boven het gras uit dat licht kan wegnemen, of boven de snoeilijn ("browse"-lijn) van herten of vee (Rümelin, 1926; Frank, 1939; Seeger, 1939). Eiken die in het volle daglicht groeien zijn dus goed tegen vraat bestand (Mellanby, 1968; Shaw, 1974; Rackham, 1980, pg. 297). Het netto-resultaat is dat eiken zich in begraasde half-open landschappen goed verjongen. Predatie van eikels door de Vlaamse gaai en begrazing door grote herbivoren vormen geen belemmering voor de vestiging van de eik. Integendeel, beiden dragen juist sterk bij aan een succesvolle vestiging.

Vlaamse gaaien begraven geen eikels in het loofbos, tenzij er sprake is van een grote open plek (Bossema, 1919, pg. 98). Waar in bosreservaten kiemplanten in gaten in het kronendak opkomen, blijkt altijd een oude, vruchtdragende eik in de directe nabijheid aanwezig te zijn (zie ook hoofdstuk 5). Omdat Vlaamse gaaien plekken met relatief veel licht prefereren, verstoppen ze wel eikels in gaten in het kronendak van bossen van grove den, die al eerder door stormen in open bossen zijn veranderd. Dat blijkt uit het feit dat daarin kiemplanten van eiken opkomen op grote afstand van eikenbomen (Groß, 1933; Kuper, 1994, pg. 64).

### 6.3. De beuk (*Fagus sylvatica*)

#### 6.3.1. De reactie van kiemplanten van beuk op verminderde hoeveelheden daglicht

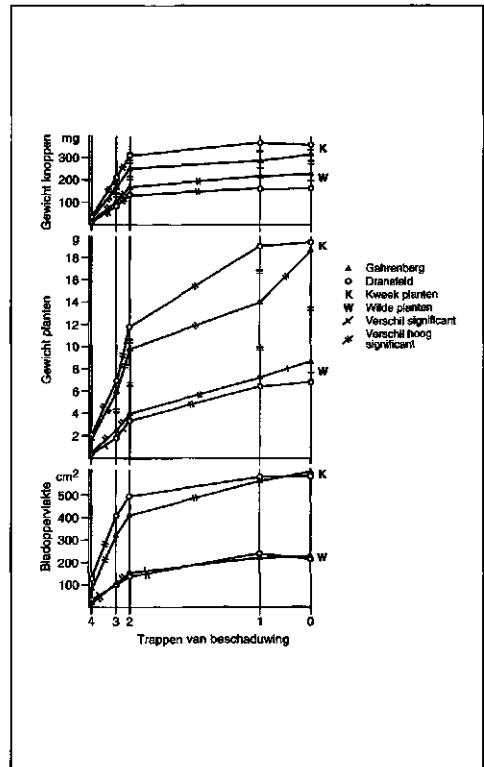
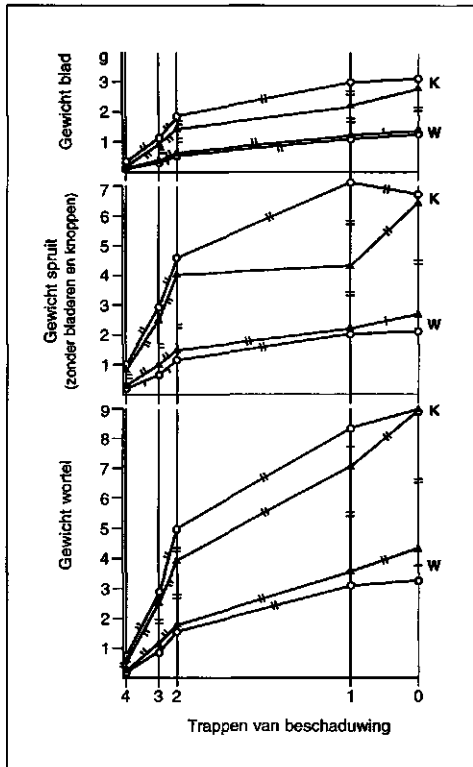
Opgroeiende kiemplanten van de beuk vertoonden in verschillende experimenten in hun eerste levensjaar bij een afname van de lichtintensiteit een afname van het gemiddelde drooggewicht. Daarbij trad een relatieve toename op van het bovengrondse, assimilerende deel van de planten. Dat uitte zich in een toename van de specifieke bladoppervlakte (SLA) en de bladoppervlakte-gewichtverhouding (LAR). Deze ontwikkeling ging, net als bij de zomer- en wintereik, ten koste van de wortels. De tabellen 6.3.1. en 6.3.2. en de figuren 6.3.1., 6.3.2. en 6.3.3. geven dat weer. De beuk vertoont dus in principe dezelfde reactie op een afname van de hoeveelheid daglicht als beide soorten eiken en andere kiemplanten. Een gradueel verschil tussen beuk enerzijds en de zomer- en wintereik anderzijds, is dat de beuk bij een verlaging van de lichtintensiteit een minder sterke reductie van de wortelgroei vertoont (zie ook Neemann en Stickan, 1992). Bovendien blijft de hoogte van de spruit vrijwel gelijk (zie ook Brown, 1953, pg. 4). Uit de figuren 6.3.1., 6.3.2. en 6.3.3. komt ook duidelijk naar voren dat de planten op de rijkere bodems bij bepaalde verminderde hoeveelheden daglicht beter groeien en dus als het ware meer schaduw verdragen. Dat is ook bij andere soorten bomen waargenomen (pers. med. Koop). Dat onderscheid verdwijnt naarmate de lichtintensiteiten lager worden.

Tabel 6.3.1. *De spruit-wortel verhouding bij de beuk bij een afname van de hoeveelheid daglicht op een tweetal groeiplaatsen met een verschillende bodemvruchtbaarheid; Gahrenberg is voedselarm en Dransfeld voedselrijk (naar Burschel en Schmaltz, 1965, pg. 204). In de oorspronkelijke tabel staat de wortel-spruit verhouding weergegeven. Omwille van de consistentie in de presentatie van de gegevens in dit hoofdstuk zijn deze waarden omgerekend tot de spruit-wortel verhouding. De conclusies zijn gebaseerd op de oorspronkelijke waarden en significante verschil bij  $p < 0,005$  en  $p < 0,01$ . Deze significante verschillen staan ook in deze tabel vermeld en zijn met een \* aangeduid. De planten werden als 1-jarige kiemplanten geplant en na 2 groeiseizoenen, dus op 3-jarige leeftijd, geoogst.*

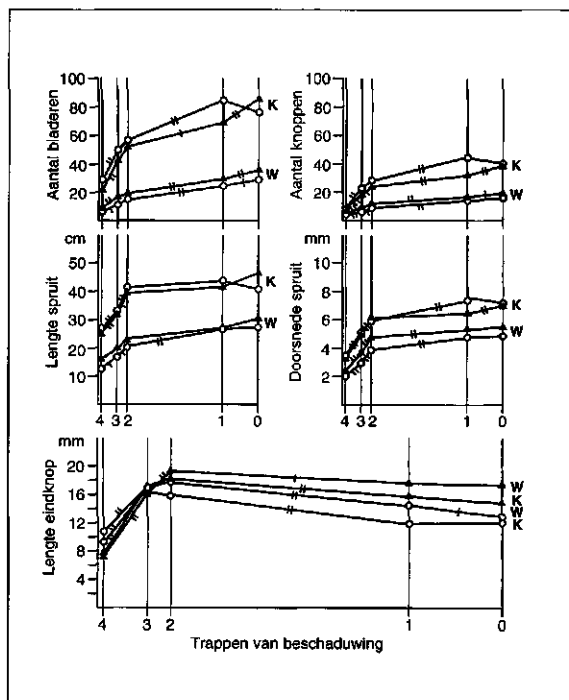
Percentage daglicht	Planten uit kwekerij		Planten uit het wild	
	Gahrenberg	Dransfeld	Gahrenberg	Dransfeld
100%	1,05	1,10	0,96	1,06
77%	0,93	1,23	0,97	1,05
28%	1,45	1,35	1,22	1,11
12%	1,39	1,43	1,25	1,08
1%	1,39	1,61	1,52	1,27
significant verschil bij:				
p < 0,05	0,18*	0,12*	0,14*	—
p < 0,01	0,26*	0,16*	0,20*	—

Tabel 6.3.2. Bladoppervlakte-biomassa verhouding (LAR;  $\text{cm}^2/\text{g}$ ) bij de beuk bij een afname van de hoeveelheid daglicht, op een tweetal groeiplaatsen met verschillende bodemvruchtbaarheid; Gahrenberg is voedselarm en Dransfeld voedselrijk (naar Burschel en Schmaltz, 1965, pg. 204). De planten werden als 1-jarige kiemplanten aangeplant en na 2 groeiseizoenen, dus op 3-jarige leeftijd, geoogst.

Percentage daglicht	Gahrenberg		Dransfeld	
	Planten uit kwekerij	Planten uit het wild	Planten uit kwekerij	Planten uit het wild
100%	38,9	30,5	34,2	34,7
77%	48,8	37,2	34,0	41,5
28%	54,6	49,0	54,5	48,8
12%	80,0	60,6	73,0	64,9
1%	156,0	200,0	119,0	129,8



Figuren 6.3.1. en 6.3.2. (naar Burschel en Schmaltz, 1965, pg. 201, 204). Ontwikkeling van de verschillende delen van kiemplanten van de beuk onder invloed van een afnemende hoeveelheid daglicht. De lichtniveaus zijn: 0 = 100%; 1 = 77%; 2 = 28%; 3 = 12% en 4 = 1% daglicht. Alle waarden zijn gemiddelden per plant. De gewichten zijn in grammen drooggewicht en de maten in  $\text{cm}^2$ 's. De significantie van de verschillen is weergegeven in: significant:  $p = 0,05$ ; hoog significant:  $p = 0,01$ .



Figuur 6.3.3. (naar Burschel en Schmaltz, 1965, pg. 207). Voor legenda zie figuur 6.3.1. en 6.3.2.

Tabel 6.3.3. Sterfte onder kiemplanten van beuk bij afnemende hoeveelheden daglicht beneden 50% daglicht. Weergegeven staan het aantal stengels per m<sup>2</sup> (naar Suner en Röhrig, 1980, pg. 146).

Percentage daglicht	Aantallen planten				Percentage sterfte van vroege zomer '77 tot aan herfst '79
	voorzomer '77	herfst '77	herfst '78	herfst '79	
49,0	304	206	212	120	60
31,1	364	348	296	0	19
30,4	376	348	276	268	29
24,6	392	328	268	224	43
21,8	280	232	164	140	50
18,3	258	-	178	160	38
16,9	348	304	244	204	41
15,5	366	316	236	108	70
12,1	388	312	148	140	64
11,5	541	445	292	211	61
8,0	416	352	244	192	54
7,6	357	286	190	131	63
6,5	472	404	192	84	82
5,5	313	250	105	60	81
4,6	322	240	59	21	93
correlatie-coëfficiënt r	-0,29-	-0,61+	-0,73++	-0,11-	0,66+

significantie: - = geen; + = p < 0,05; ++ = p < 0,01

Een verminderde hoeveelheid daglicht heeft ook gevolgen voor de overleving van kiemplanten. Suner en Röhrig (1980) vonden een positieve correlatie tussen het aantal overlevende kiemplanten en de hoeveelheid daglicht (zie tabel 6.3.3.). Oosterbaan en Van Hees (1989) vonden eveneens een dergelijke positieve correlatie. Onder een kronendak dat respectievelijk ongestoord (90% tot 100% kroonbedekking), zwak gedund (70% kroonbedekking) of sterk gedund was (40% tot 50% kroonbedekking), bedroeg het percentage sterfte onder kiemplanten van de beuk na 4 groeiseizoenen respectievelijk 67%, 58% en 85% (Oosterbaan en Van Hees, 1989, pg. 10).

Suner en Röhrig (1980) namen bij kiemplanten van beuk in het derde groei-seizoen het verschijnsel waar dat de hoogtegroeier sterk terugliep, terwijl daarentegen de lengtegroei van alle spruiten tezamen het grootst was. Dit verschijnsel wordt veroorzaakt door een sterk zijdelingse vertakking, die de kiemplanten een brede vorm geeft. Deze groeivorm is kenmerkend voor in schaduw en halfschaduw opgroeiende kiemplanten van de beuk (zie o.a. Fricke, 1982, pg. 89-90, 102). Hij ontstaat door de vorming van zijdelingse, bladrijke zogenaamde exploitatiescheuten; een morfologische aanpassing om een zo groot mogelijk licht onderscheppend oppervlak te creëren (Dupré *et al.*, 1986; Neemann en Stickan, 1992).

### 6.3.2. Kiemplanten van beuk en wintereik met elkaar vergeleken

Von Lüpke (1982; 1987) vergeleek in een beukenbos de groei van uit de kwekerij afkomstige 2-jarige (dus in het volle daglicht opgekweekte) kiemplanten van beuk en wintereik die vanaf hun 3<sup>de</sup> levensjaar met elkaar opgroeiden in een kapvlakte (100% daglicht), in een groot gat in het kronendak (45% daglicht) en onder een scherm, dat ten behoeve van "natuurlijke" verjonging voor de eerste keer was uitgedund (11% daglicht) (Von Lüpke, 1987). De ene helft van de kiemplanten groeide de eerst 4 jaar op zonder en de daarop volgende 4 jaar met een bodemvegetatie; de andere helft groeide 8 jaar lang op met een bodemvegetatie. De proefvakken waren tegen wild uitgerasterd (Von Lüpke, 1982, pg. 15-18; 1987).

Uit de tabellen 6.3.4. blijkt dat zowel bij wintereik als bij beuk het gewicht van de spruit afnam bij verminderde hoeveelheden daglicht. Beide soorten vertoonden daarbij weinig verschil in groei in de open vlakte en in het grote gat. Onderling vergeleken vertonen beide soorten grote verschillen in groei in het open veld en het grote gat. De wintereik bleef daar de eerste 4 jaar beuk in groei vóór.

Beide soorten reageren op de aanwezigheid van bodemvegetatie met een verminderde groei. Bij wintereik lag het drooggewicht van de spruit zonder bladeren in de vakken met bodemvegetatie in het open veld op 61% van de waarde van die zonder bodemvegetatie. In het grote gat was dat met bodemvegetatie 48% van die zonder bodemvegetatie. Onder het scherm was geen verschil tussen beide behandelingen (Von Lüpke, 1982, pg. 59). Dat werd vrijwel zeker zijn veroorzaakt door de schaduw van het scherm, waardoor maar een zeer geringe bedekking aan bodemvegetatie aanwezig was. De beuk gedroeg zich hetzelfde. Het drooggewicht van de spruit zonder bladeren in de vakken met bodemvegetatie in het open veld bedroeg 55% en in het grote gat 28% van de kiemplanten die zonder bodemvegetatie opgroeiden. Evenals bij eik kon bij beuk onder het scherm geen verschil tussen beide behandelingen worden vastgesteld (Von Lüpke, 1982, pg. 66). De jonge boom-



Tabel 6.3.4. De ontwikkeling van het drooggewicht van de spruit (zonder bladeren) (g) van uit een kwekerij afkomstige wintereiken en beuken die op 2-jarige leeftijd werden overgeplant en vanaf hun 3<sup>de</sup> levensjaar aan verschillende hoeveelheden daglicht blootstonden, te weten: 100% in het open veld, 45,5% in het grote gat en 11,3% onder het scherm. Resultaten met dezelfde letter erachter verschillen niet significant (naar Von Lüpke, 1982, pg. 59, 66).

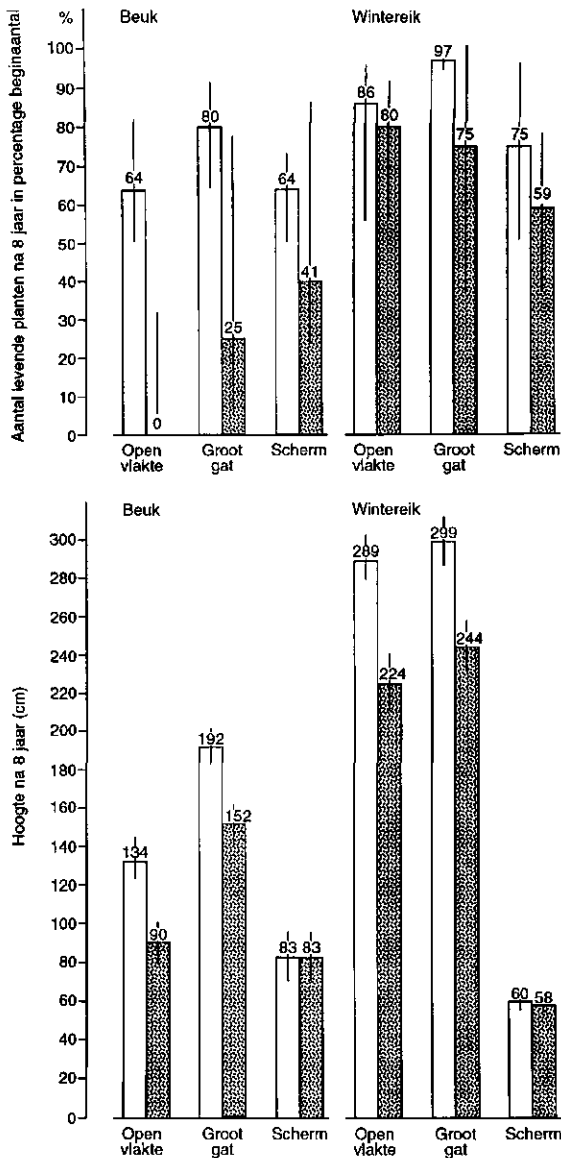
Wintereik						
Tijdstip	Open veld		Groot gat		Scherm	
	Met veg.	Zonder veg.	Met veg.	Zonder veg.	Met veg.	Zonder veg.
Begin- waarde 1977	ca. 2	ca. 2	ca. 2	ca. 2	ca. 2	ca. 2
Eind- waarde 1980	60 a	98 b	45 a	93 b	4 c	4 c

Beuk						
Tijdstip	Open veld		Groot gat		Scherm	
	Met veg.	Zonder veg.	Met veg.	Zonder veg.	Met veg.	Zonder veg.
Begin- waarde 1977	ca. 3	ca. 3	ca. 3	ca. 3	ca. 3	ca. 3
Eind- waarde 1980	16 a	29 b	10 ac	36 b	6 ac	8 ac

pjes van beide soorten reageren dus sterk op de aanwezigheid van bodemvegetatie.

Het gemiddelde spruitgewicht van de wintereik dook bij een afname van de hoeveelheid daglicht bij beide behandelingen op een gegeven moment onder dat van de beuk. Opmerkelijk is dat daarbij bij de wintereik bij de laagste lichtintensiteit in het gunstigste geval (d.w.z. zonder bodemvegetatie) een reductie plaatsvond van tot 4% van het gewicht dat de planten in het volle daglicht bereikten, terwijl bij de beuk een reductie optrad van tot 28% van het gewicht dat de jonge planten in het volle daglicht bereikten. De afname bij wintereik lag dus een factor 7 hoger dan bij de beuk! Ook bij de gemiddelde hoogte van de spruit duiken de waarden bij de wintereik bij een afnemende lichtintensiteit op een gegeven moment onder die van de beuk (zie figuur 6.3.4.). Gezien het verloop van de waarden groeide beuk bij zeer lage hoeveelheid daglicht dus beter dan wintereik en reageerde de wintereik veel sterker op een afname van de hoeveelheid daglicht. De wintereik groeide nog goed bij een niet al te grote afname van het daglicht. De gemiddelde lengte van de spruit bij wintereik verschilde na 4 groeiseizoenen in de open vlakte en het grote gat niet van elkaar in situaties zonder, maar wel in situaties met bodemvegetatie (zie tabel 6.3.5.). Bij de beuk waren de spruiten na 4 groeiseizoenen in het grote gat het hoogst. Ze waren echter veel lager dan die van de wintereik in het grote gat, zoals figuur



Figuur 6.3.5. De aantallen overlevende kiemplanten van wintereik en beuk (bovenste figuur) en de gemiddelde hoogte (onderste figuur) van kiemplantenn die 2 jaar opgroeien in een kweekrij en vanaf hun 3<sup>de</sup> levensjaar gedurende 8 groeiseizoenen bloot stonden aan verschillende hoeveelheden daglicht (naar Von Lüpke, 1987, pg. 21). De relatieve hoeveelheden daglicht waren: 100% (vrije veld), 45,5% (groot gat) en 11,3% (onder scherm). De gemiddelde hoogte is berekend aan de hand van de overlevende planten. De waarden boven de kolommen zijn de waarden op de y-as. Zij staan weergegeven als gemiddelden met een betrouwbaarheidsinterval van 95% ( $p < 0,05$ ). De waarden zijn gemiddelden van verschillende vakken. Doordat bij de beuk in de open vlakte met vegetatie in verscheidene vakken alle beuken waren gestorven is de 0-waarde met een zeer hoge spreiding ontstaan.

optredende vorst (Von Lüpke, 1987). De beuk is daarvoor veel gevoeliger dan de zomer- en de wintereik (Watt, 1923; Newbold en Goldsmith, 1981, pg. 34-35; Dengler, 1990, pg. 59-60; Mayer, 1992, pg. 94). Bij de wintereik was het verschil in sterfte tussen de varianten met en zonder bodembegroeiing alleen in het grote gat significant (Von Lüpke, 1987). Opvallend was dat de mortaliteit bij de wintereik bij de laagste hoeveelheid daglicht, namelijk die onder het scherm, nog niet erg duidelijk verschilde van die bij beide andere lichtregimes. Naar alle waarschijnlijkheid is de oorzaak daarvan dat de kiemplanten de eerste 3 jaar van hun leven in de kwekerij in het volle licht zijn opgegroeid en zich dus goed hebben kunnen ontwikkelen. Ik baseer dit mede op de waarneming van Oosterbaan en Van Hees (1989, pg. 10, 12) die vaststelden dat de mortaliteit bij kiemplanten van de wintereik en van de beuk die vanaf het moment van kiemen aan dezelfde verminderde hoeveelheid daglicht waren blootgesteld, vrijwel niet verschilde.

Gemeten naar de ontwikkeling van de spruit heeft bodemvegetatie dus een duidelijk effect op de groei van zowel de beuk als de wintereik. Zoals eerder bleek, leidt een afname van de hoeveelheid licht in eerste instantie tot een grotere lengte van de spruit door etiolatie. Dat betekent dat een slechter groei van de plant niet direct tot uitdrukking komt in een afname van de lengte. Het feit dat onder het scherm na 8 groeiseizoenen een vermindering van de hoogtegroeï van de spruit optrad, kan daarom worden beschouwd als een afspiegeling een sterk verminderde conditie van de totale plant.

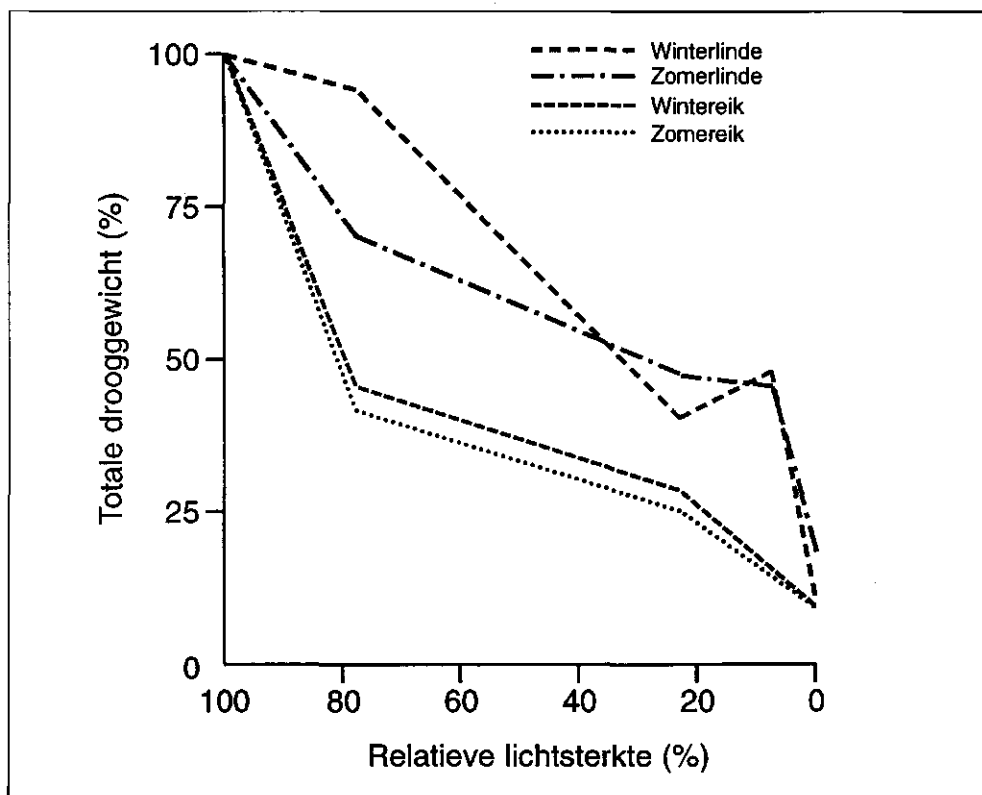
Uit dit experiment blijkt dat de wintereik in het open veld en in grote gaten in het kronendak de beuk in principe in de hoogtegroeï voor kan blijven, terwijl de plant als geheel ook goed groeit. Een zeer lang lopend praktijkexperiment uit de bosbouw waarbij de groei van beuken en eiken van gelijke leeftijd over een termijn van meer dan een eeuw is gevolgd, geeft ons een doorkijk naar hoe de eik en de beuk zich verder ontwikkelen ten opzichte van elkaar.

In 1891 startte Schwappach in het Westerwald bij Wiesbaden in Duitsland een experiment in een 68-jarige, een 52-jarige en een 40-jarige opstand van gelijkjarige eiken en beuken van gelijke leeftijd groeiden (Wiedemann, 1931). Welke soort eik het betreft wordt niet vermeld. In deze opstanden selecteerde Schwappach zogenaamde "toekomst"eiken. Aan de hand van kleurringen op de stam werden die herkenbaar gemaakt. Een deel van deze eiken werd volledig vrijgesteld van beuken. Dat hield in dat alle beuken die ook maar enigszins bedreigend zouden kunnen worden voor de betreffende eiken werden geveld. In de rest van de opstand werden alleen slecht groeiende beuken gehandhaafd om de bodem te beschaduwēn, zodat er geen grassen en kruiden konden opkomen. Direct onder de eiken zelf handhaafde Schwappach slecht groeiende beuken om de stam van de eiken te beschaduwēn en daarmee te voorkomen dat de eikestam waterloten zou vormen. Een ander deel van de "toekomst"eiken werd minder vrijgesteld. Grote beuken werden gehandhaafd, evenals slecht groeiende beuken onder de eiken, om de stam van de eiken te beschaduwēn (Schwappach, 1916; Wiedemann, 1931; Bonnemann, 1956a). Niet geselecteerde eiken liet men aan zijn lot over, d.w.z. er werden geen maatregelen getroffen om ze tegen beuken te beschermen. De ingrepen om eiken vrij te stellen herhaalde men bij elke opname of anders elke 6 jaar (Schwappach, 1916; Bonnemann, 1956).

Uit de ontwikkelingen bleek dat de eik tot zijn 50<sup>ste</sup> jaar in hoogtegroeï de beuk voor bleef of er gelijk mee opgroeide. Na 80 tot 100 jaar (opname 1930) waren overal

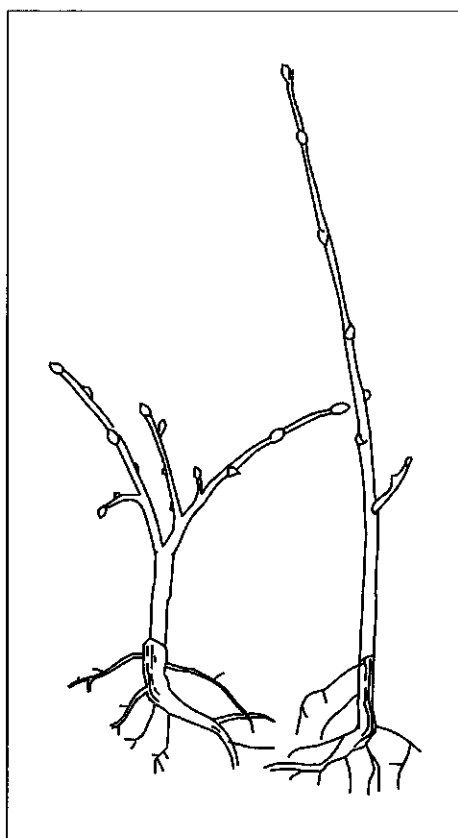
### 6.4.2. Kiemplanten van zomer- en winterlinde en zomer- en wintereik met elkaar vergeleken

Röhrig (1967) kweekte zomer- en winterlinde en zomer- en wintereik onder gelijke lichtomstandigheden op. Vergeleken met de zomer- en wintereik reageren zomer- en winterlinde niet principieel anders op een afname van de hoeveelheid daglicht. Figuur 6.4.3. geeft dat aan. Ten opzichte van de prestaties van de planten die in het volle daglicht groeien vertonen beide soorten linden wel een geringere depressie in de groei dan zomer- en wintereik. Beide soorten linden gedijen dus beter in schaduw dan de beide soorten eiken.



Figuur 6.4.3. Het effect van verschillende relatieve hoeveelheden daglicht op de kiemplanten van de zomer- en wintereik en de zomer- en winterlinde (naar Mayer, 1992, pg. 218, gebaseerd op Röhrig, 1967).

Wat in de ontwikkeling van de kiemplanten van de winterlinde een rol kan spelen in de concurrentie met beide soorten eiken, is dat de winterlinde bij schaduw breed uitgroeit. Daarin gedraagt de winterlinde zich analoog aan de beuk. Een verschil met de beuk is, dat de jonge kiemplant van de winterlinde bij geringe hoeveelheden daglicht, namelijk bij 10% tot 50%, hoogtegroeit vertoont. Dan ontwikkelt de kiemplant een in de hoogte groeiende centrale spruit (zie figuur 6.4.4. en foto 6.4.1.). Bij hoeveelheden licht beneden de 10% daglicht groeit de centrale spruit horizontaal



Figuur 6.4.4.

Kiemplanten van winterlinde van Poolse herkomst aan het einde van hun tweede levensjaar, na te zijn opgegroeid in respectievelijk het volle daglicht (links) en bij 50% daglicht (rechts) (naar Pigott, 1988, pg. 30).

(Pigott, 1988). Bij meer dan 50% daglicht, zoals in open vlakten, vormt de kiemplant vlak boven de grond enkele zijtakken die op den duur dikker worden dan de centrale spruit, waardoor de plant een bezemachtige vorm krijgt. Kiemplanten van winterlinden die worden aangeplant in een kapvlakte houden die vorm tot ze een gesloten kruidlaag hebben gevormd (Pockberger, 1963; 1967, pg. 40; Hesmer, 1966, Hesmer en Günther, 1966; Belostokov, 1980; Pigott, 1988). Die sluiting vindt meestal in het 5<sup>de</sup> tot het 7<sup>de</sup> levensjaar plaats. Daarna groeit uit de plant een centrale spruit omhoog (Hesmer en Günther, 1966). Een kiemplant van de winterlinde die in zijn vroegste jeugd dus aan veel of heel weinig licht bloot staat, vertoont geen hoogtegroeï, maar groeit de breedte in.

In de bosbouw is de grote verdraagzaamheid van kiemplanten van de linde voor schaduw bekend uit empirische gegevens, evenals de snelle hoogtegroeï als de lichtomstandigheden gunstig zijn voor de groei van een centrale spruit. In een bos kunnen van bijvoorbeeld de winterlinde grote aantallen kiemplanten onder het gesloten kronendak voorkomen. Dat is mede het gevolg van het feit dat de winterlinde jaarlijks vruchten vormt en de kiemplanten die daaruit voortkomen bij relatief lage hoeveelheden daglicht kunnen opgroeien. Als eiken en winterlinden in een bos voorkomen, dan leidt dat ertoe dat de winterlinde de boventoon gaat voeren als er geen maatregelen tegen de soort worden getroffen. Een in de hoogte groeiende

kiemplant na het eerste groeiseizoen voor de verdere groei op de assimilatie is aangewezen. De effecten van de verminderde hoeveelheid daglicht worden dan immers pas goed zichtbaar in de ontwikkeling van de plant (zie de tabellen 6.7.2. en 6.7.3.).

De hazelaar ontwikkelt in het eerste jaar een penwortel (Sanderson, 1958, pg. 101-103). De mate waarin dat gebeurt blijkt niet af te hangen van het type bodem, wel van de hoeveelheid licht (Sanderson, 1958, pg. 101-104). Zoals tabel 6.7.3. illustreert, nam de spruit-wortel verhouding toe naarmate de hoeveelheid daglicht afnam. In het volle daglicht bereikte de spruit-wortel verhouding na het eerste groeiseizoen enorm lage waarden, ten teken dat de hazelaar veel energie in het wortelstelsel investeerde. In de loop van het tweede groeiseizoen werd de verhoging hoger door de ontwikkeling van blad en diktegroei bij de plant. Tabel 6.7.6. geeft deze ontwikkeling weer. Deze tabel geeft ook aan dat gedurende het tweede groeiseizoen de ratio weer toenam, als weerslag van de groei van de spruit.

Tabel 6.7.6. Gemiddelde spruit-wortel verhouding van kiemplanten van hazelaar in het tweede groeiseizoen op verschillende soorten bodems (naar Sanderson 1958, tabel 64).

Tijdstip monster	Humus bodem	Kalksteen bodem	Zandsteen bodem*
April	0,51 ± 0,1	0,43 ± 0,1	0,50 ± 0,27
Mei	1,56 ± 0,4	2,00 ± 0,7	2,30 ± 0,3
Juni	2,90 ± 0,9	3,30 ± 1,8	2,00 ± 0,7
Augustus	3,00 ± 1,2	2,60 ± 1,1	1,90 ± 0,9
September	—	1,90 ± 1,09	2,49 ± 0,5

De waarden zijn gemiddelde waarden ± standaarddeviatie

\* De auteur vermeldt respectievelijk "humus soil", "limestone soil" en "sandstone soil".

Experimenten waarbij de hazelaar tegelijk met boomsoorten als zomer- en wintereik of beuk onder afnemende intensiteiten van daglicht opgroeide, zodat een directe vergelijking met deze soorten bomen mogelijk is, zijn mij niet bekend. Ook ontbreken gegevens over het effect van het langdurig blootstellen van hazelaar aan verminderde hoeveelheden daglicht. Er zijn alleen incidentele waarnemingen en empirische gegevens uit de bosbouw. Zo vond Sanderson (1958) in bossen alleen maar éénjarige kiemplanten (Sanderson, 1958, pg. 77-78). Dat duidt erop dat de hazelaar gedurende 1 jaar op de reservestoffen uit de hazelnoot kan teren, maar zich niet succesvol verjongt in gesloten bos of hazelaarstruwelen. Ook waarnemingen van elders wijzen erop dat de hazelaar zich niet in gesloten bossen of hazelaarstruwelen generatief verjongt (zie Dister, 1980, pg. 71). Rackham (1980) merkte over de hazelaar op dat verjonging tegenwoordig uitblijft en ziet daarin een parallel met het ontbreken van verjonging van de eik. Getuige de eeuwenlange exploitatie van de hazelaar als hakhout in het middenbos onder overstaande bomen, overleeft de hazelaar wel langdurig een zekere mate van schaduw (Rackham, 1980, pg. 205-206; Dengler, 1990, pg. 262; Savill, 1991, pg. 31; Boeijink *et al.*, 1992; Peterken, 1992). Op grond daarvan wordt de hazelaar wel als schaduw-verdragend aangemerkt (zie Weeda *et al.*, 1985, pg. 100; Savill, 1991, pg. 31; Boeijink *et al.*, 1992, pg. 69). Het verdragen van schaduw heeft in middenbossen echter alleen betrekking op vege-

tatieve verjonging, d.w.z. het opnieuw uitlopen van de stobbe. Het gaat daarbij dus om een vegetatieve en niet om een generatieve vermeerdering. Bovendien mag het kronendak van het middenbos niet te dicht zijn, daar anders de hazelaar verdwijnt (Evans, 1992). Het kronendak van middenbossen is ijl; zo ijl dat ook doornstruiken als mei- en sleedoorn er voorkomen (Schubart, 1966, pg. 106, 172). Het aantal overstaande bomen mag niet te groot zijn, omdat anders het hakhout met de hazelaar verdwijnt<sup>300</sup>. De kroonbedekking in het middenbos mag niet meer dan 20 tot 30% bedragen (Cotta, 1965, pg. 136-140; Warren en Evans, 1992). Zoals we in hoofdstuk 5 al constateerden, verdwijnt de hazelaar op den duur als het kronendak zich sluit (Nietsch, 1939, pg. 28; Schubart, 1966, pg. 168; Malmer *et al.*, 1978; Rackham, 1980, pg. 203; Hytteborn, 1986). Daarbij spelen ook honingzwammen *Armillaria spp.* een rol. Zij tasten het wortelstelsel van beschaduwde hazelaars aan, die daardoor sterven (Rackham, 1980, pg. 208).

Wat betreft het voortbestaan van de hazelaar in een gesloten bos is ook een belangrijk gegeven dat het een struik is die lager blijft dan de bomen. Al eerder merkten we op dat er aanwijzingen zijn dat de hazelaar zich niet kan vestigen in een gesloten bos. Zelfs als de hazelaar zich zou kunnen vestigen in een bos in gaten in het kronendak, dan is de soort altijd in het nadeel ten opzichte van boomsoorten, omdat die de hazelaar op den duur altijd zullen overvleugelen. Daar komt bij dat de hazelaar als ondergroei in bossen, niet of nauwelijks bloeit (Bertsch, 1929; Borse, 1930; Sanderson, 1958, pg. 76, 128, 153, 160, 253; Rackham, 1990, pg. 203). Onder een scherm van wintereik en zachte berk met 30% daglicht blijft bloei al uit (Sanderson, 1958, pg. 128). Er worden dan dus ook geen vruchten gevormd, zodat generatieve vermeerdering onmogelijk wordt.

### 6.7.2 De hazelaar in relatie tot de alternatieve hypothese

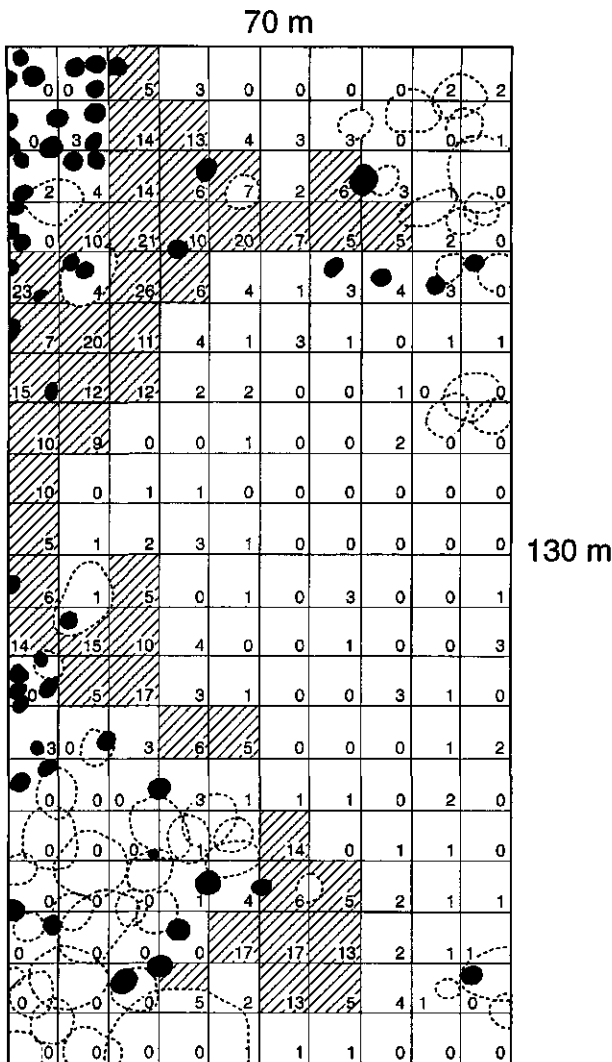
Sanderson (1958) constateerde dat de aanwezigheid van kiemplanten van de hazelaar beperkt bleef tot onbeschaduwde graslanden en de mantel en zoomvegetaties op de overgang van grasland naar bos. Figuur 6.7.1. geeft één van zijn opnamen weer, waaruit dit naar voren komt. Jonge hazelaars groeiden daar op in gezelschap van doornige soorten als mei- en sleedoorn (Sanderson, 1958, pg. 72-87). De hazelaar kwam verder niet of nauwelijks voor in gesloten bos. Daarentegen was de hazelaar talrijk in parkachtige, begraasde landschappen. De struik kwam er voor als solitaire struik (zie foto 6.7.1.) en als onderdeel van struwelen en bosmantels en als vrijwel aaneengesloten struwelen (zie foto 6.7.2. en 3.7.1.)<sup>301</sup>. In relatie tot begrazing geldt dat hazelaars in hun vroege jeugd zeer goed bestand zijn tegen vraat. Ze reageren daarop met een sterke wortelopslag (Sanderson, 1958, pg. 82, 88, 120-122, 127). Zoals we hiervoor vaststelden, investeert de hazelaar veel droge stof in het wortelstelsel, hetgeen een verklaring kan zijn voor het regeneratievermogen. De hazelaar herstelt zich niet alleen van vraat, maar reageert daarop ook met een vege-

300. Zie Hart (1966, pg. 168), Rackham (1980, pg. 145, 207-208), Hausrath (1982, pg. 31), Evans (1992), Fuller (1992), Peterken (1992).

301. Salisbury (1918), Adamson (1921; 1932), Watt (1924; 1925; 1934a; 1934b), Borse (1939), Tüxen (1952), Tansley (1953, pg. 259-260, 473-475), Sanderson (1958, pg. 119, 123), Müller (1962), Dierschke (1974), Westhoff en Den Held (1974, pg. 239-241), Smith (1980, pg. 474), Harding en Rose (1986, pg. 25), Pott en Hüppe, 1991, pg. 292; Rodwell (1991, pg. 333-351), Oberdorfer (1992a, pg. 81-106).

tatieve uitbreiding door ondergrondse uitlopers. Één kiemplant kan daardoor tot een struweel van ettelijke vierkante meters uitdijen (Sanderson, 1958, pg. 120, 123). Ook op latere leeftijd handhaven hazelaars zich goed onder zware begrazing, zowel als zelfstandige struik, als wel als onderdeel van mei- of sleedoornstruweel (Bär, 1914, 341-343; Jahn, 1991, pg. 445; Sanderson, 1958, pg. 119, 122, 127).

Wat betreft het verspreiden van de noten geldt dat zij in het bos zwaar worden gepredeerd. De predatie vermindert als noten worden begraven en als ze buiten het bos in het grasland terecht komen (Sanderson, 1958, pg. 52-54). Vlaamse gaaien begraven hazelnoten, maar prefereren eikels, als die ook aanwezig zijn (Bossema, 1979, pg. 20, 22, 29). De meeste hazelnoten worden door boomklevers (*Sitta europaea*) verborgen. Zij duwen en hameren de noten de grond in en dekken de plek toe,



Figuur 6.7.1.

In grasland aangetroffen kiemplanten van hazelaar in Lathkill Dale, Engeland. De kronen van hazelaarstruiken die noten voortbrachten staan zwart weergegeven. De kronen van bomen staan met onderbroken lijnen aangegeven. De nummers rechtsonder in de vakken geven het aantal kiemplanten van de hazelaar in elk vak (7 x 7 meter) weer. De vakken met diagonale lijnen bevatten meer dan 5 kiemplanten, zoals de figuur toont, liggen deze in de directe nabijheid van boschages en mantel- en zoomvegetaties (naar Sanderson, 1958, figuur 21).



zoals de Vlaamse gaaien dat met eikels doen (Sanderson, 1958, pg. 48; pers. waarn.). Of zij daarbij een voorkeur hebben voor veldzomen en andere overgangsstructuren in een open vegetatie als grasland, is niet bekend. Enerzijds lijkt het niet waarschijnlijk, omdat de boomklever sterk gebonden is aan hoge bomen, anderzijds bevinden hoge bomen zich in begraasde, parkachtige landschappen in de directe nabijheid van de mantel-zoomvegetaties waarin de hazelaars groeien. Aan de mantel- en zoomvegetaties grenzen vervolgens de graslanden waar de hazelnoten verstopt kunnen worden (zie de foto's 3.7.1. en 3.7.2.). Gezien het voorkomen van de hazelaar in graslanden en zomen van struwelen is het daarom niet uitgesloten dat de boomklever daar een rol in speelt.



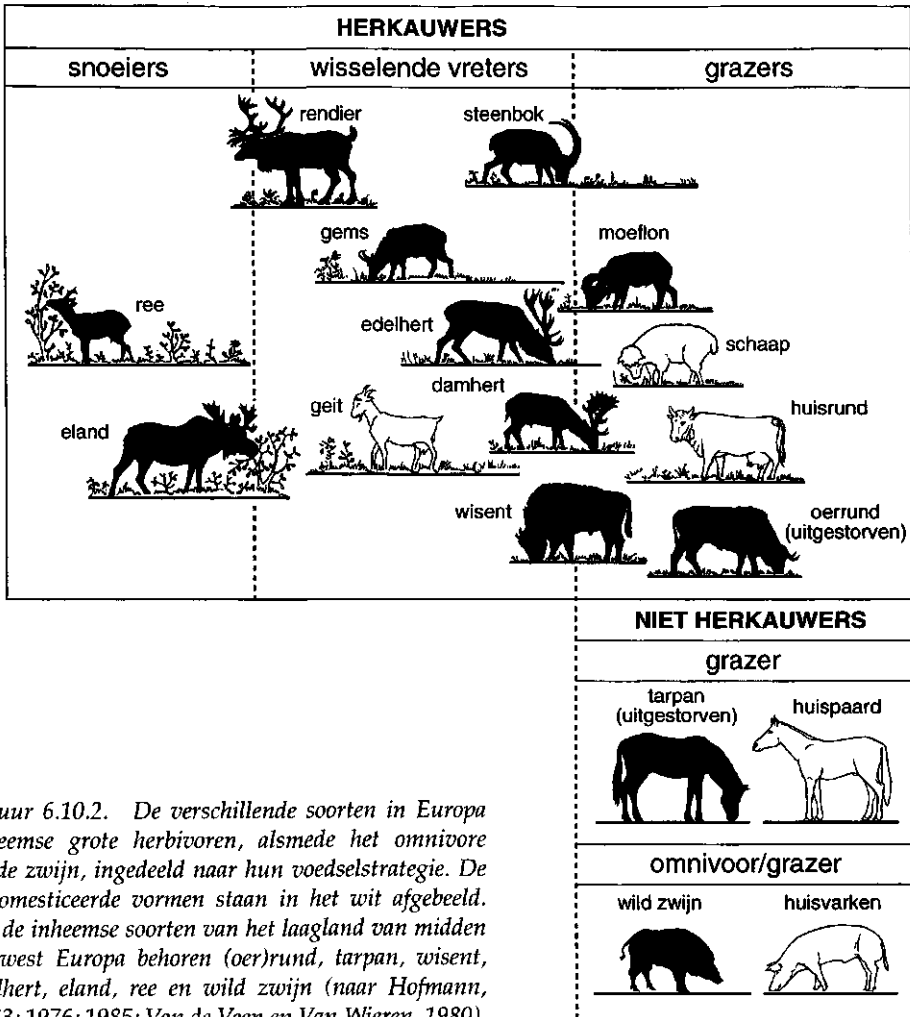
Foto 6.7.1. In grasland opgekomen hazelaars in de westelijke Jura, Frankrijk (foto F.W.M. Vera)

## 6.8. Wilde appel (*Malus sylvestris*), wilde peer (*Pyrus pyraster*) en zoete kers (*Prunus avium*), het wilde fruit, en lijsterbesachtigen (*Sorbus spp.*)

### 6.8.1. Vestiging van wild fruit

Behalve de hazelaar en beide soorten eiken staan ook wilde appel (*Malus sylvestris*), wilde peer (*Pyrus pyraster*), zoete kers (*Prunus avium*) en lijsterbes (*Sorbus aucuparius*) als licht-behoefte soorten te boek<sup>302</sup>. Elsbes (*Sorbus torminalis*), meelbes (*S. aria*) en peervormige lijsterbes (*S. domestica*) worden als licht- tot halfschaduw-

302. Zie Bindseil (1958), Beck (1977; 1981), Gottwald (1985), Kausch von Schmeling (1985), Namvar en Spethmann (1985; 1986), Pryor (1985; 1988, pg. 6), Heymann en Dautzenberg (1988), Diez (1989), Schalk (1990), Savill (1991, pg. 55), Mayer (1992, pg. 110, 120-121).



Figuur 6.10.2. De verschillende soorten in Europa inheemse grote herbivoren, alsmede het omnivore wilde zwijn, ingedeeld naar hun voedselstrategie. De gedomesticeerde vormen staan in het wit afgebeeld. Tot de inheemse soorten van het laagland van midden en west Europa behoren (oer)rond, tarpan, wisent, edelhert, eland, ree en wild zwijn (naar Hofmann, 1973; 1976; 1985; Van de Veen en Van Wieren, 1980).

toenemende vraag naar wol vanuit de lakenindustrie (Mantel, 1990, pg. 439; Bieleman, 1992, pg. 80, 84), moet tot een navenant sterk effect op de vegetatie hebben geleid. De exorbitant hoge dichtheden die daarvan uiteindelijk het gevolg waren staan in hoofdstuk 4 vermeld.

Qua voedselvoorkeur verschilt de wilde fauna dus niet wezenlijk van het vee dat pas ca. 8.000 jaar na de komst van de wilde herbivoren door de mens in midden en west Europa werd geïntroduceerd. Het vee en de daarmee gepaard gaande vraat aan plantensoorten waren dus geen nieuw fenomeen voor de vegetatie in midden en noordwest Europa. Jaarrond-begrazing door vee is vergelijkbaar met de begrazing door de wilde herbivoren. Een wilde fauna moet immers het hele jaar door in leven blijven met wat het leefgebied aan voedsel levert en wat zij op grond daarvan aan vetreserves kunnen opbouwen voor de seizoenen waarin geen productie

meer plaatsvindt. In de Middeleeuwen gold dat ook voor het vee, dat in principe het hele jaar door (jaarrond) buiten graasde. Bijvoeding was mogelijk, maar dan alleen met voer dat in de marke of de "forestis" was gewonnen. Zowel de aantallen van de wilde herbivoren als die van het vee werden gereguleerd door het voedsel-aanbod. Voor het vee gold dit, omdat de lokale gemeenschappen in de voedselvoorziening van het vee autarkisch waren, zoals we in hoofdstuk 4 vaststelden. Voor de vegetatie betekent het dat vestiging van bomen en struiken, zoals die in het bijzijn van vee plaatsvindt, als een moderne analogie kan worden aangemerkt van het proces dat zich voordien in aanwezigheid van de wilde hoefdieren voltrok. Het feit dat de hazelaar en de eik zich niet in gesloten bossen verjongen zonder grote herbivoren, maar wel in parkachtige landschappen met natuurlijke graslanden bij begrazing door grote herbivoren, betekent dat de vestiging van bomen en struiken zich op analoge wijze **moet** hebben voltrokken, daar anders de continue aanwezigheid en de hoge frequenties van pollenkorrels in de pollendiagrammen in midden en west Europa van de eik en de hazelaar over een periode van meer dan 9.000 jaar, niet verklaard kunnen worden. De vorm van de groei van een tiental subfossiele eiken, in de Waal bij Nijmegen, waarvan één exemplaar op 8420 BP (Boreaal) is gedateerd, wijst ook op het opgroeien van bomen in open omstandigheden, zoals die in een parkachtig landschap voorkomen. Een dikke eik van ca. 12 meter lengte en 1,5 meter dsn. heeft op ca. 2,5 meter hoogte de eerste dikke tak gehad, hetgeen erop duidt dat deze boom in het vrije veld is opgegroeid (zie foto 6.10.1.).

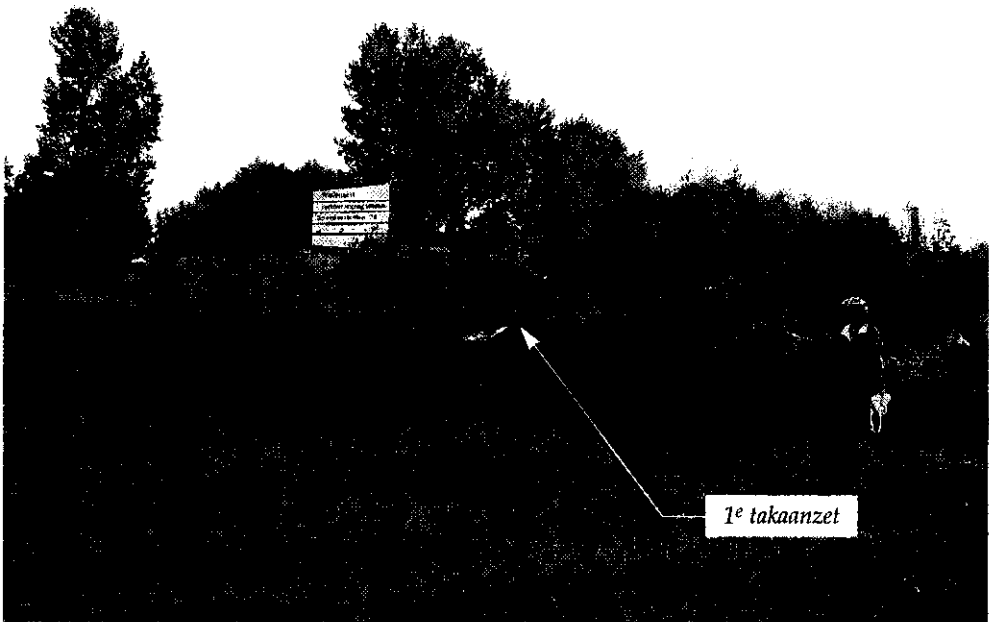


Foto 6.10.1. Subfossiele eik die uit de waal bij Nijmegen, Nederland, is opgebaggerd. Eén van deze bomen is m.b.v. de  $^{14}\text{C}$  methode op 8.420 BP gedateerd. Opvallend is hoe laag de eerste dikke takken aan de stam aanwezig zijn geweest, namelijk op ca. 2,5 meter van de voet van de boom (foto F.W.M. Vera).



Foto 6.10.2. Begraasd landschap in Slovenski Kras, Slowakije. Er staan veel jeneverbessen waarin bomen opgroeien (foto F.W.M. Vera).

Na het eindigen van de laatste ijstijd kan de jeneverbes de eerste wegbereider zijn geweest voor de bomen in aanwezigheid van de grote herbivoren. Uit alle pollendiagrammen in midden en west Europa blijkt na 13.000 B.P. een sterke toename van de frequentie van pollenkorrels van deze struik op te treden, voorafgaand aan de toename van pollenkorrels van berk en den (zie Huntley en Birks, 1983, pg. 128-131, 243-248, 311-314). Berk en den, alsmede alle andere soorten bomen en de hazelaar, verjongen zich in struwelen van jeneverbes (zie foto 6.10.2. en 6.10.3.)<sup>323</sup>. De zaden van de jeneverbes worden door zangvogels gegeten. De rijpe bessen zijn de hele winter voor (trek)vogels beschikbaar (Snow en Snow, 1988, pg. 96-99). Na het eindigen van de ijstijd kunnen in de steppe-toendra broedende en in zuidelijker gelegen streken overwinterde trekvogels voor de uitbreiding van het areaal van de jeneverbes in noordelijke richting hebben gezorgd. Soorten die daarvoor het meest in aanmerking komen, zijn die welke tegenwoordig in de steppe en in de toendra broeden, zoals de strandleeuwerik (*Eremophila alpestris*), de ijsgors (*Calcaris lapponicus*) en de sneeuwgorst (*Plectrophenax nivalis*) (Cramp en Simmons, 1988, pg. 210-225; Jonnson, 1993, pg. 356, 358, 538). Te oordelen naar de snelheid waarmee de jeneverbes in vergelijking met de berk en de grove den, waarvan de gevleugelde zaden door de wind worden verplaatst, na de ijstijd midden en noordwest Europa koloniseerde, lijkt een transport van de bessen van de jeneverbes door vogels de enige verklaring. Ook de hazelaar vertoonde een relatief snelle versprei-

323. Watt (1934a), Königsson (1968, pg. 20, 154), Smith (1980, pg. 253), Rodenberg (1988, pg. 82-83), Buttenschön en Buttenschön (1985), Rósen (1988, pg. 96).

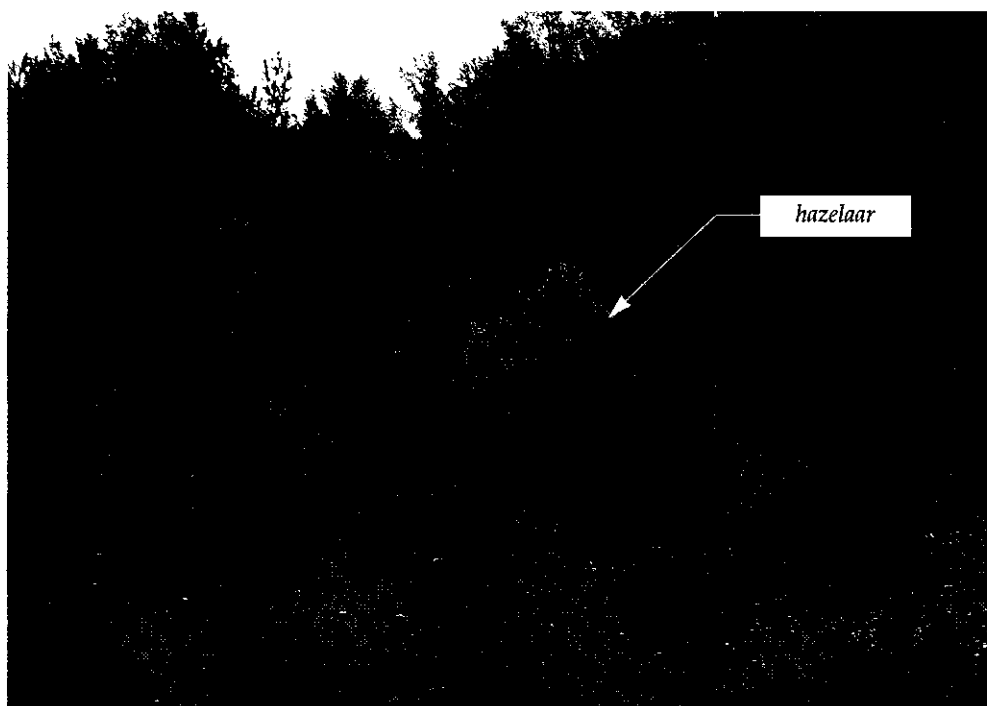


Foto 6.10.3. Hazelaarstruik die in jeneverbes opgroeit (zie pijl) in het Altmühltal, Duitsland (foto F.W.M. Vera).

ding (Erdtmann, 1931; Huntley en Birks, 1983, pg. 167-184). Gezien de zwaarte van de hazelnoten kan deze moeilijk worden verklaard zonder daarbij de mogelijkheid van de verspreiding door vogels te betrekken. Zo worden hazelnoten bij voorkeur door de notenkraker (*Nuccifraga caryocatactus*) gegeten; een soort die tegenwoordig o.a. een boreale verspreiding heeft (Swanberg, 1951; Turček, 1966; Turček en Kelso, 1968; Löhl, 1970). De notenkraker transporteert zaden over afstanden van 10 tot 15 km (Swanberg, 1951; Sutter en Amann, 1953; Reimers, 1958, geciteerd door Turček en Kelso, 1968; Müller-Schneider, 1977). Een analoge snelle kolonisatie voltrok zich bij de eik, waarvan de eikels door vogels (vooral de Vlaamse gaai) worden geprederd. Soorten als de iep, de linde en de es, waarvan de zaden door de wind worden verspreid, migreerden desondanks langzamer dan de eik.

Zoals al eerder is opgemerkt scheidt begrazing de korte gras- en kruidenvegetatie die nodig is voor vestiging van de jeneverbes, terwijl een relaxatie van de begrazing de kiemplanten de gelegenheid geeft door te groeien tot boven de snoeilijn van de dieren<sup>324</sup>. Dat betekent dat schommelingen in de aantallen wilde herbivoren bijdragen aan de vestiging van deze soort. Gezien de enorme sterfte die kan optreden onder wilde, grote herbivoren door ziekte of plotseling optredend gebrek aan voedsel, namelijk tot meer dan 50% van de totale populatie (Clutton-Brock *et al.*,

324. Vedel (1961), Fitter en Jennings (1975), Miles en Kinnaid (1979a; 1979b), Ward (1981), Rósen (1982, pg. 85-86), Buttenschön en Buttenschön (1985), Rodwell (1991, pg. 321), Hillegers (1994).

1991; Prins en van der Deugd, 1993; Young, 1994), is het vrijwel zeker dat zulke schommelingen van nature hebben plaatsgevonden en tot een uitbreiding van doornige soorten hebben geleid. In Afrika hangt de vestiging van de doornige acacia samen met de sterfte onder grote herbivoren (Prins en Van der Deugd, 1993). Ook kan een plotselinge afname van het aantal herbivoren hebben bijgedragen aan de vestiging van de berk en de grove den. Begrazing en vertrapping door de grote herbivoren creëren de kiem- en vestigingsomstandigheden voor deze beide soorten in de vorm van kale bodem en een korte grasmat. Een plotselinge afname van het aantal herbivoren resulteert erin dat een aantal jonge bomen enige jaren de tijd krijgen om tot boven de vraatlijn van de dieren uit kunnen groeien. Onder overeenkomstige omstandigheden vestigt en breidt een potentiële beschermer, de jeneverbes zich uit, zoals we eerder in dit hoofdstuk vaststelden. Alhoewel kiemplanten van berk en grove den te lijden hebben van begrazing en betreding, kunnen ze niet zonder begrazing en betreding door grote hoefdieren, vanwege de combinatie van factoren die nodig is voor de vestiging van beide soorten<sup>325</sup>. De oplossing van dit dilemma is een tijdelijke vermindering van het aantal grote herbivoren, bijvoorbeeld ten gevolge van een plotseling optredende grote sterfte door hongersnood of ziekte. Het geeft de jeneverbes de kans zich te vestigen en daarnaast kunnen kiemplanten van berk en grove den tot boven de snoeilijn van de herbivoren uitgroeien<sup>326</sup>.

Wanneer slee- en meidoorn na de ijstijd in midden en noordwest Europa arriveerden is gezien de zeer geringe kans op het vinden van pollen van deze door insecten bestoven soorten planten niet of nauwelijks vast te stellen. Omdat beide soorten door vogels en grote hoefdieren worden gegeten en in hun mest weer worden uitgescheiden (Herrera, 1984), kunnen zij zich snel hebben verbreid. Zij kunnen na het eindigen van de ijstijd met de hoefdieren in het Allerød (13.000 B.P.) in midden en noordwest Europa zijn gearriveerd. Klimatologisch was de groei van deze soorten struiken toen al mogelijk (zie figuur 6.10.1.). Tegelijk met de hoefdieren kunnen ook vogelsoorten voor de verspreiding van zaden hebben gezorgd. Hoe na de ijstijd de sleedoorn snel kan zijn opgerukt in de open, voormalige steppe-toendra, toont de wijze waarop de sleedoorn zich in de steppe-bossen zone in de Oekraïne en Zuid Rusland vestigt. De struik vormt daar tot ver voor de bomen uit in de steppen voorposten (Mayer-Wegelin, 1943, pg. 14; Walter, 1974, pg. 131, 149, 152-153). In deze sleedoornstruwelen vestigen zich bomen (Mayer-Wegelin, 1943, pg. 14; Leimbach, 1948; Walter, 1974, pg. 131, 149, 152-153). Dat is mogelijk doordat ten gevolge van het invangen van sneeuw lokaal in een omgeving die verder boomvijandig is, een vochtuithouding ontstaat die de vestiging van bomen mogelijk maakt (Leimbach, 1948). In het geval de slee- en meidoorn later zijn gearriveerd, dan zal aanvankelijk alleen de jeneverbes de rol van beschermer van bomen en struiken hebben gespeeld. Vervolgens kan sleedoorn zich op eigen kracht, of in de jeneverbessenstruwelen hebben gevestigd en de jeneverbes hebben verdrongen, zoals Watt (1934b) in de Chiltern heuvels waarnam. Onder invloed van begrazing door de wilde herbivore fauna moeten zich vervolgens bosschages uit de struwelen

325. Zie Børset (1976), Buttenschøn en Buttenschøn (1985), Ellenberg (1986, pg. 366-367), Rodenberg (1988, pg. 82-83), Rósen (1988, pg. 96), Van Wieren (1988, pg. 35-360), Atkinson (1992).

326. Chard (1953), Kinnaird (1974), Miles en Kinnaird (1979a; 1979b), Newbold en Goldsmith (1981, pg. 96), Ellenberg (1986, pg. 366-367).



*Foto 6.10.4. Parkachtig landschap met uit doornstruwelen opkomende bomen als beeld van hoe de prehistorische vegetatie er uit kan hebben gezien. De foto is genomen in het Borkener Paradise, Duitsland (foto F.W.M. Vera).*



*Foto 6.10.5. Hetzelfde gebied als op foto 6.10.4. met door middel van wortelopslag in het grasland voortschrijdende sleedoorn (foto F.W.M.Vera).*



Foto 6.10.6. Het interne beeld van een bosschage in het Borkener Paradise, Duitsland. Binnen de bosschage treedt geen verjonging van bomen op, doordat doornstruiken ten gevolge van de schaduw van het kronendak ontbreken en wel grote herbivoren als paard en rund aanwezig zijn. Bij voldoende licht ontstaat, zoals in dit geval, een grazige vegetatie onder het kronendak. De buitenrand van dergelijke bosschages wordt gevormd door een mantel van doornstruiken, waarin behalve slee- en meidoorn, ook allerlei soorten rozen, alsmede hazelaar, liguster en rode kornoelje kunnen voorkomen (foto F.W.M. Vera).



Foto 6.10.7. De "achterkant" van de mantel van een bosschage in een begraasd landschap met struwelen waaruit bomen opkomen in de Camargue, Frankrijk. De dunne bomen zijn iepen (*Ulmus spp.*) die door paarden zijn geschild. Direct daar waar de doornstruiken door schaduw niet meer kunnen groeien, treedt ten gevolge van begrazing vergrassing van de bodem op (foto F.W.M. Vera).





Foto 6.10.8. In het centrum van een bosschage treedt sterfte van bomen op ten gevolge van ouderdom en bijvoorbeeld aanhoudende droogte, zoals hier in Denny Wood in de New Forest, Engeland. Op deze wijze ontstaan in het centrale deel van de bosschage graslanden. Meerdere door degeneratie van de bosschages ontstane graslanden kunnen aan elkaar groeien, waardoor de oppervlakte aanzienlijk toeneemt. Graslanden in een bosschage veranderen zo in meer grootschalige graslanden (pers. med. Koop) (foto H. Koop).

hebben ontwikkeld, waardoor een mozaïek van grasland, struwelen en bosschages is ontstaan. De bosschages degenereren na verloop van tijd in het centrum als gevolg van de ouderdom van die de bomen bereikten (zie hoofdstuk 4). Daardoor ontstonden graslanden, waarin vervolgens weer bosschages zullen zijn ontstaan, doordat in het grasland eerst doornstruwelen opkwamen (zie foto's 6.10.4., 6.10.5., 6.10.6., 6.10.7.). In hoofdstuk 3 staat uiteengezet hoe een dergelijk landschap met de pollendiagrammen in overeenstemming kan zijn.

Over de effecten van rund, paard, edelhert, ree en eland op vegetaties is relatief veel uit onderzoek bekend. Dat geldt niet voor de wisent. De wisenten in het bos van Białowieża worden 's winters rijkelijk bijgevoerd met hooi, om te voorkomen dat ze bomen schillen en daardoor de bosbouw schade toebrengen (Borowski en Kossak, 1972; Krasinski, 1978; Pucek, 1984; Faliński, 1986, pg. 165). Er zijn duidelijke aanwijzingen dat zonder bijvoeding het schillen van bomen aanzienlijk kan zijn. Zo schilden 6 volwassen stieren die niet op de voederplaats kwamen van december 1969 tot en met maart 1970, de periode dat wordt bijgevoerd, in een gebied van 12 ha bijna 3.000 bomen, voornamelijk essen (Borowski en Kossak, 1972). Wat betreft het biotoop van de wisent is het opvallend is dat ze het Nationale Park vrijwel helemaal mijden (Faliński, 1986, pg. 31; Jedrzejevska *et al.*, 1994). Daar zou volgens

de vigerende theorie de meest natuurlijke vegetatie aanwezig zijn en dus ook het natuurlijke wisentbiotoop. Blijkbaar is dat niet het geval. Andere gegevens (Heptner *et al.*, 1966, pg. 491-493, 505) wijzen erop dat de wisent een parkachtig landschap prefereerde en dat het voorkomen van de wisent in het bos van Białowieza moet worden beschouwd als een relict, op grond waarvan niet kan worden geconcludeerd dat een gesloten bos het biotoop van de wisent is. Het feit dat de wisenten veelvuldig gebruik maken van voor hen in het bos aangelegde aangelegde en ten behoeve van het regelmatig gemaaide voederweiden (Kraśiński, 1978) wijst erop dat gras ook een belangrijk deel van het dieet van de wisent uitmaakt en dat graslanden deel moeten hebben uitgemaakt van het natuurlijke biotoop van de wisent. Behalve uit gras bestaat het dieet van de wisent voor een aanzienlijk deel uit schors van bomen, in het bijzonder van eik. Daarnaast worden haagbeuk, es, iep, wilde appel, wilde peer en hazelaar geschild en vruchten van wilde appel en wilde peer gegeten (Heptner *et al.*, 1966, pg. 507-508; Borowski en Kossak, 1972; Van Wieren, 1985; Faliński, 1986, pg. 167).

In nog sterkere mate geldt voor het oerrund, als gespecialiseerde graseter, dat het gesloten bos helemaal geen natuurlijk biotoop kan zijn geweest. Het oerrund wordt echter wel als bosbewoner aangeduid in de zin dat het verdwijnen in de 15<sup>de</sup> van de laatste oerwouden in Europa als de oorzaak wordt aangemerkt van het uitsterven van deze rundersoort (Vereshchagin en Baryshnikov, 1989, pg. 510). Het oerrund kwam tot in de Middeleeuwen voor in de regio waar destijds het "bos" van Białowieza één van de laatste oerwouden was. Gezien het dieet van het oerrund kan dat geen gesloten bos zijn geweest. Daar moeten graslanden deel van hebben uitgemaakt. Begrazing van grassen door een gespecialiseerde graseter als het (oer)rund initieert de hergroei van gras. Het rund en ook het (wilde) paard kunnen op een dieet van gras leven met een hoog gehalte aan vezel (Janis, 1975; Sinclair, 1979a; Van Soest, 1982; Wallis de Vries, 1994, pg. 125-138; Van Wieren, 1996, pg. 82-101). Door dit gras af te vreten stimuleren zij de opkomst van jong, hergroeiend gras. Dat heeft een hoger gehalte aan oplosbare carbohydraten en eiwitten (Drent en Prins, 1987) en is goed verteerbaar voor soorten herbivoren die minder goed het vezel in verouderd gras kunnen verteren, zoals wisent en edelhert (Van de Veen en Van Wieren, 1980; Vera, 1986; 1988; 1989; Gordon, 1988; Wallis de Vries 1994, pg. 125-138). Doordat paard en rund als het ware de hergroei van het gras zorgen, verschaffen zij de wisent en het edelhert voor hen verteerbaar gras. Rund en paard zijn dus faciliterend voor het edelhert en de wisent (Gordon, 1988; Van Wieren, 1991). Graslanden die tegenwoordig met behulp van maaien voor de wisenten in conditie worden gehouden, moeten in de natuurlijke situatie door het oerrund en de tarpan voor de wisent geschikt zijn gehouden. Na de introductie van het vee zullen het huisrund en huispaard die rol over hebben genomen. De introductie van het vee heeft er echter ook toe geleid dat het oerrund en de tarpan werden weggeconcurrerd (Szafer, 1968; Van de Veen en van Wieren, 1980; Vera, 1986). Omdat nu ook het huisrund en het huispaard uit het bos van Białowieza zijn verdwenen moeten tegenwoordig de maaimachines de rol van het verdwenen (oer)rund en (wilde) paard overnemen. Het maaien is noodzakelijk, want in graslanden in het bos die niet worden gemaaid komen de wisenten niet grazen (Kraśiński, 1978).

Op grond van het voorgaande kan worden gesteld dat een parkachtig landschap met graslanden als de natuurlijke situatie veel beter de aanwezigheid van het oerrund en de wisent en ook andere wilde herbivoren, zoals het edelhert en de tarpan, gedu-

rende het hele Holoceen tot in de Vroege Middeleeuwen kan verklaren dan een gesloten bos. De vraat van de wisent aan bomen kan in een parkachtig landschap een versnelling van de degeneratie van de bosschages tot grasland hebben veroorzaakt. Het schillen kan de dood van een boom tot gevolg hebben. Door het afsterven van bomen wordt het kronendak ijler, waardoor meer licht tot de bodem doordringt, hetgeen de groei van grassen en kruiden bevordert. De wisent kan op deze wijze de omvorming van bosschages in grasland hebben kunnen versnellen. Aan de vorming van grasland zou dan vooral de begrazing van het oerrund en de tarpan hebben bijgedragen, analoog aan de wijze waarop in de degenererende "Ornamental Woods" in de New Forest graslanden in bosschages ontstaan door begrazing van runderen en paarden (zie foto 6.10.8.). Wisent en edelhert die ook veel gras eten<sup>327</sup>, kunnen daar ook aan hebben bijgedragen, alhoewel de begrazing door rund en paard, zoals we hiervoor vaststelden, noodzakelijk is om het gras tot een geschikt voedsel te maken voor de minder tot het verteren van ruwe vezel in staat zijnde edelhert en wisent.

### 6.10.2. Continuïteit in diversiteit

Jaar-rondbegrazing is de van nature aanwezige vorm van begrazing, zoals die door grote, wilde herbivoren is uitgevoerd. Zoals we al eerder constateerden, worden bij deze vorm van begrazen gedurende het groeiseizoen in bepaalde delen van het leefgebied niet alle bovengrondse delen van de planten verwijderd, omdat de dieren daar niet of nauwelijks komen. Pas in de winter, wanneer de groei van planten stagneert, worden deze delen geconsumeerd. In jaarrond begraasde gebieden zijn soorten aanwezig als beemd-kroon (*Knautia arvensis*), grote ratelaar (*Rhinanthus angustifolius*), rapunzelklokje (*Campanula rapunculoïdes*), veldsalie (*Salvia pratensis*), pasinaak (*Pastinaca sativa*), glad walstro (*Galium mollugo*) en frans raaigras (*Arrhenatherum elatius*) (Smith, 1980, pg. 301; Helmer *et al.*, 1995). Deze soorten zijn bekend uit agrarische hooilanden. Het hooiland vormt dan een kunstmatig gecreëerde analogie van een deel van de vegetatie die ontstaat bij de van nature optredende begrazing door wilde herbivoren. Het is het deel waar de herbivoren 's zomers niet of nauwelijks, maar 's winters wel grazen. In jaarrond-begraasde gebieden komen ook vogelsoorten voor die kenmerkend zijn voor agrarische hooilanden, zoals de kwartelkoning (*Crex crex*) (de Hullu, 1995).

In door jaarrond-begrazing gevormde en in stand gehouden parklandschappen komen alle soorten grassen en kruiden gezamenlijk voor die tegenwoordig alleen nog maar in verschillende typen agrarisch graslanden zijn aan te treffen (zie o.a. Hillegers, 1986; Wollinger en Plank, 1981; Ellenberg, 1986, pg. 615-690, 714-776). Deze parkachtige landschappen hebben door hun verscheidenheid aan vegetatietypen, zoals graslanden en bosschages en de overgangen daartussen in de vorm van en mantel- en zoomvegetaties een zeer hoge diversiteit aan planten- en diersoorten<sup>328</sup>. Behalve dat alle soorten bomen en struiken in mantel- en zoomvegetaties worden aangetroffen, zijn deze verder

327. Heptner *et al.* (1966, pg. 504-505), Borowski en Kossak (1972; 1975), Van de Veen (1979, pg. 212-213, 218), Falinski (1986, pg. 163-170), Hofmann (1986).

328. Zie o.a. Salisbury (1918), Adamson (1921; 1932), Tansley (1922), Watt (1924; 1925; 1943a; 1934b), Müller (1952), Tüxen (1952), Sjörgen (1973; 1988; Dierschke (1974), Rose (1974), Rose en James (1974, geciteerd door Tubbs, 1988, pg. 148149), Smith (1980, pg. 380, 318-319, 349, 353), Rosén (1988), Tubbs (1988, pg. 25-26), Pott en Hüppe (1991, pg. 289-299), Rodwell (1991, pg. 319-321, 334-361), Kollmann (1992), Oberdorfer (1992a, pg. 87-105; 1992b, pg. 148), Anonymus (1993), Hondong *et al.* (1993), Pietzarka en Roloff (1993).

wat andere soorten planten betreft zeer divers (Smith, 1980, pg. 326, 369; Hondong *et al.*, 1993, pg. 126-140; Pietzarka en Roloff, 1993 en zie bijlage 8).

Behalve door diversiteit aan plantensoorten worden begraasde parkland- schappen ook gekenmerkt door een grote diversiteit aan soorten insecten (Darlington, 1974; Morris, 1974; Tubbs, 1986, pg. 25-26, 157-159; Hondong *et al.*, 1993, pg. 148-164). Alleen in de New Forest (20.000 ha) komt meer dan 50% van alle soorten insecten voor van heel Groot Brittannië (Tubbs, 1986, pg. 25-26). Van alle Europese soorten dagvlinders heeft 80% de combinatie van graslanden, struwelen en bosschages met mantels als biotoop (Bink, 1992, pg. 88, 142, 168-457). Voor insecten neemt de eik als gastplant een bijzondere plaats in. Met geen andere soort boom in Europa zijn zoveel soorten insecten geassocieerd (Darlington, 1974; Morris, 1974). Zoals we hiervoor lazen, speelt juist de eik een vooraanstaande rol in bosweiden. Daarnaast komen in begraasde parkachtige landschappen enorm veel soorten vogels voor (Smith, 1980, pg. 346-347, 369, 388-390; Tubbs, 1986, pg. 159-162; Hondong *et al.*, 1993, pg. 146-147; Schepers, 1993; Cramp en Simmons, 1988; 1992). Te noemen zijn bijvoorbeeld nachtegaal (*Luscinia megarhynchos*), grasmus (*Sylvia communis*), braamsluiper (*Sylvia curruca*), tuinfluiter (*Sylvia borin*), grauwe klauwier (*Lanius collurio*), zanglijster (*Turdus philomelos*), allerlei soorten spechten en veel soorten roofvogels, waaronder buizerd (*Buteo buteo*), havik (*Accipiter gentilis*), boomvalk (*Falco subbuteo*) en keizerarend (*Aquila heliaca*). Veel vogelsoorten, met name zangvogels, zijn gebonden aan de combinatie van grasland, struweel en bos- schages. Voor de keizerarend zijn parkachtige, begraasde landschappen zelfs de laatste plekken in Europa waar ze broeden (Cramp en Simmons, 1980, pg. 226-227; Voous, 1986, pg. 93-95). Op hun beurt dragen de vogels, zoals al eerder is op- gemerkt, bij aan de diversiteit in begraasde landschappen. Naast de Vlaamse gaai, wiens rol bij de vestiging van de eik eerder in dit hoofdstuk uitgebreid aan de orde is geweest, zijn vooral de zangvogels, zoals hiervoor is vastgesteld, van belang voor de vestiging van planten soorten met vlezige vruchten, zoals het wilde fruit en de mei- en de sleedoorn.

Indien de begrazing wordt beëindigd, vermindert de diversiteit aan planten- en diersoorten. Zoals we in hoofdstuk 4 lazen, raken de graslanden overgroeid met schaduw verdragende bomen en verdwijnen de licht-eisende grassen, kruiden, struiken en bomen, waaronder de beide soorten eiken en de hazelaar. In graslanden die niet direct worden gekoloniseerd door bomen en struiken neemt de diversiteit aan grassen en kruiden ook sterk af (Bakker, 1987; 1989, pg. 215; Van Wieren, 1991). Als de begrazing ophoudt, verdwijnen op den duur de graslanden en daarmee de mantel- en zoomvegetaties, en in hun kielzog alle soorten planten en dieren die zijn gebonden aan de overgang tussen en de combinatie van grasland en bosschages. Begrazing draagt dus in zeer sterke mate bij aan de diversiteit.

Vanwege deze enorme diversiteit in één samenhangend geheel, worden bos- weiden daarom wel als relictten beschouwd van diverse plantengemeenschappen die oorspronkelijk een veel ruimere verspreiding had. Een bijvoorbeeld daarvan is ook de epifytische lichenen-flora in de New Forest in Engeland. Deze flora is de rijkste van het hele laagland van West Europa (Rose, 1974; Tubbs, 1986, pg. 149). Er komen 278 soorten voor, waaronder 2 die nergens anders in Groot Brittannië zijn aangetroffen. De rijkste bosschages bevatten 130 tot 178 per km<sup>2</sup>. Ter vergelijking: in het laagland van het continentale deel van west Europa is geen bosgebied bekend waar in totaal meer dan 150 soorten voorkomen (Rose en James, 1974, geciteerd

door Tubbs, 1986, pg. 148-149). Ook de sleedoornstruwelen hebben een kenmerkende baardmossen-flora (*Usnea spp.*). De overgrote meerderheid van de soorten lichenen zijn lichteisend en komen voornamelijk op of nabij de randen van de bosschages voor (Rose, 1974). Vooral de beide soorten eiken daarin zijn zeer rijk aan epiphyten. Tot 150 soorten epiphyten komen erop voor (Rose, 1974). Omdat deze flora soorten omvat die zich slecht verspreiden en waarvan het voorkomen, voorzover dat kan worden nagegaan, beperkt is tot plaatsen waar continue een bedekking van bomen aanwezig is geweest, menen Rose en James (1974) dat de presentie teruggaat tot in het Atlantische oerwoud (Rose en James, 1974, geciteerd door Tubbs, 1986, pg. 148). Het relict-karakter van de bosschages in de New Forest zou het gevolg zijn van dat daar wel en elders niet continu bos aanwezig is geweest (Tubbs, 1986, pg. 150). Gezien de betekenis van beide soorten eiken voor deze flora en het feit dat deze epiphyten vooral aan de randen van bossen worden aangetroffen, kan echter ook worden gesteld dat een relict-karakter wijst op de historische continuïteit van het parklandschap en de factoren die daarvoor verantwoordelijk zijn, namelijk de grote herbivoren. Tot die slotsom komt Rose (1974) op grond van de habitateisen van veel van deze soorten, waaronder de licht-behoefte. Die duiden er namelijk op dat er in de prehistorie geen uniform dicht bos aanwezig kan zijn geweest. Talrijke graslanden zouden een onderdeel van de van nature aanwezige vegetatie moeten zijn geweest, misschien open gehouden door de aanwezige wilde herbivoren (Rose, 1974).

In relatie tot de alternatieve hypothese kan over het voorgaande worden opgemerkt dat aan de voorwaarde van continuïteit van de bedekking met bomen in combinatie met zeer lichte omstandigheden wordt voldaan door de aanwezigheid van veel bosranden. Het voortbestaan daarvan wordt verzekerd in parklandschappen, doordat steeds in de zomen van mantels van bosschages bomen opkomen. De verjonging van de bomen gebeurt dus aansluitend op de al aanwezige oude bomen waarop zich de lichenen bevinden. Kolonisatie van de nieuwe bosrand behoeft maar over een zeer kleine afstand te gebeuren. Het feit dat in de New Forest kolonisatie van plantages in de nabijheid van de begraasde bosschages met een rijke lichenen-flora heeft plaatsgevonden, toont aan dat zo'n proces plaatsvindt.

Wat hiervoor is gezegd over de epiphyten-flora geldt ook voor de plantensoorten die als indicatoren voor van oudsher aanwezig bos gelden. Veel van deze soorten uit oude bossen koloniseren gemakkelijk vanuit bosranden nieuw bos (Peterken en Game, 1984). Deze groep planten is dus in staat om in begraasde landschappen mee te wandelen met het voortschrijdende front van de zich clonaal uitbreidende sleedoorn, waaruit de bosschages opkomen. Palynologisch onderzoek heeft aangetoond dat deze soorten planten in de loop van de historie open terrein dat met bomen begroeid is geraakt koloniseerden (Day, 1993; Willis, 1993).

## 6.11. Conclusies en synthese

In dit hoofdstuk is de vestiging van bomen en struiken in beschouwing genomen in relatie tot de belangrijke abiotische factor licht en de biotische factor begrazing. Gezien de probleemstelling van dit onderzoek is met name gekeken naar zomer- en wintereik en hazelaar. Veel van de hierna genoemde bevindingen zijn rechtstreekse

resultaten van experimenteel onderzoek en zullen in deze paragraaf niet nader worden toegelicht.

- De kiemplanten van zomer- en wintereik eisen in vergelijking met die van beuk, haagbeuk, zomer- en winterlinde en andere zogenaamde schaduw- of halfschaduwsoorten relatief veel daglicht om te kunnen opgroeien.
- Zomer- en wintereik zijn dankzij de reservestoffen in de eikel de eerste 2 jaar van hun leven relatief verdraagzaam voor sterk verminderde hoeveelheden daglicht.

Nadat de reservestoffen uit de cotyledonen zijn opgebruikt, zijn de kiemplanten duidelijk minder schaduw-vedragend. Daarbij speelt een rol dat de eik, in vergelijking met andere soorten bomen, relatief veel in het wortelstelsel investeert. Als de lichtomstandigheden niet verbeteren vegeteren ze daardoor nog enige tijd (Seeger 1930; 1938) en verdwijnen binnen 3 tot 4 jaar.

- De kiemplanten van de hazelaar hebben met de eik de eigenschappen gemeen dat ze het eerste jaar teren op de reservestoffen in de cotyledonen en gedurende hun groei relatief veel investeren in het wortelstelsel.

Analoog aan de eik kunnen deze eigenschappen als een aanwijzing worden beschouwd dat ook de hazelaar na enkele jaren slecht schaduw verdraagt en uiteindelijk in gesloten bos verdwijnt, zoals uit waarnemingen in het veld blijkt.

- De hazelaar kan zich niet in gesloten bossen verjongen.

Zelfs in relatief open bossen komt de struik niet in bloei, vormt dus geen zaad, kan zich daarom niet generatief verjongen en kan daardoor dus ook geen permanente struiketage in het bos vormen. Dit vormt een duidelijke discrepantie met de theorie dat de hazelaar in de prehistorische vegetatie een struiketage in het gesloten bos vormde.

- De beuk heeft bij lage hoeveelheden licht een concurrentievoordeel ten opzichte van de eik.

De beuk groeit evenals de eik in het volle daglicht het beste. Bij verminderde hoeveelheden licht vertoont de beuk evenals de eik een verminderde groei, maar die is dan nog altijd beter dan die van de eik. Daardoor kan de beuk de eik al in het stadium van juveniele plant wegconcurreren.

- De zomer- en de winterlinde zijn de meest uitgesproken schaduwsoorten onder de bomen.

De kiemplanten van beide soorten linden groeien bij zeer lage lichtintensiteiten gestaag door. Bij de winterlinde is vastgesteld dat de kiemplant een fysiologische aanpassing vertoont aan lage lichtintensiteiten. Bij de winterlinde blijkt een zekere beperking van het daglicht nodig om de kiemplant de hoogte in te laten groeien. In het volle daglicht vertoont de winterlinde géén hoogtegroei. De kiemplanten van de

winterlinde hebben dus een zekere mate van schaduw nodig om te kunnen opgroeien tot boom.

- Onder het gesloten kronendak van een bos overleven kiemplanten van beuk, haagbeuk en zomer- en winterlinde langer dan die van de zomer- en wintereik. Dat betekent dat deze soorten al een groot aantal kiemplanten klaar hebben staan voor het geval de lichtomstandigheden verbeteren.

Zowel beuk, linde als haagbeuk vertonen bij schaduw een groeivorm die het hen mogelijk maakt onder een kronendak meer van de verminderde hoeveelheid daglicht op te vangen. Doordat ze tevens vrijwel jaarlijks vruchten voortbrengen zijn ze voor de verjonging dubbel in het voordeel ten opzichte van de eik.

- Kiemplanten en jonge bomen van haagbeuk en linde en andere zogenaamde schaduw- en half-schaduwsoorten reageren als de lichtomstandigheden verbeteren met een snellere hoogtegroeï dan die van de eik.

Als gaten in het kronendak vallen doordat bomen afsterven hebben haagbeuk, linde, Spaanse aak, gewone esdoorn, Noorse esdoorn, es en de verschillende soorten iepen hierdoor een extra voordeel ten opzichte van de eik. Dit betekent dat als in het gesloten bos gaten in het kronendak ontstaan, de snel opgroeiende kiemplanten van deze soorten het gat in zeer korte tijd dichtten. Zelfs als bijvoorbeeld jonge lindes enkele tientallen jaren jonger zijn dan reeds gevestigde eiken, dan groeien zij in enkele decennia de eiken voorbij en concurreren ze weg.

- Als kiemplanten van eik en beuk in een gesloten bos in gaten in het kronendak samen opgroeien, dan heeft de eik in eerste instantie een voorsprong op de beuk. Die voorsprong wordt evenwel binnen een eeuw teniet gedaan, waardoor de eik wordt weggeconcurrerd.

Aanvankelijk zullen eiken in gaten in het kronendak beter kunnen groeien dan beuken en deze ook in hoogtegroeï lang voor kunnen blijven. In minder dan een eeuw worden eiken echter door even oude beuken in hoogte voorbij gestreefd, waarna de eiken afsterven door de schaduw die de beuken werpen. Zowel experimenten als de spontane ontwikkelingen in de bosreservaten toeren aan dat de beuk de eik altijd voorbij groeit en verdringt. Dat geldt voor even oude beuken als ook voor beuken die later onder het kronendak van de eiken opgroeien.

- Zelfs in onbegraste, open terreinen waar de lichtcondities voor de eik ten opzichte van de andere behandelde boomsoorten het meest gunstig zijn, zal de eik zich niet kunnen handhaven gezien de eigenschappen van de andere boomsoorten.

Zowel de experimenten als de spontane ontwikkelingen in de bosreservaten tonen aan dat boomsoorten als beuk linde, haagbeuk etc. zich onder het kronendak van eiken kunnen vestigen en uiteindelijk de eik wegconcurreren. Daar waar de eik zich wel handhaaft moeten er dus bepaalde factoren werkzaam zijn die de nadelige concurrentiepositie van de eik ten opzichte van de andere soorten opheffen.

doel gediend. Het belang van rund en paard in dergelijke natuurgebieden voor het opnieuw tot ontwikkeling laten komen van natuurlijke processen is dat zij tezamen met eik en hazelaar sleutelsoorten zijn. **Paard en rund en eik en hazelaar worden dan weer wat ze van oudsher waren: metaforen voor de wildernis.**

Voor het beleid ten behoeve van zowel de landbouw, als van het natuurbehoud, betekent het dat de grootste prioriteit moet worden gegeven aan het opnieuw tot ontwikkeling laten komen van wildernis. Gezien de processen die daarvoor nodig zijn, moeten dat grote aanééngesloten natuurgebieden zijn. Daar mag geen gebruik plaatsvinden dat heeft geleid tot het verdwijnen van die wildernis, namelijk land- en bosbouw. Dat betekent niet dat er door mensen geen gebruik van deze gebieden kan worden gemaakt. Integendeel, behalve als genenreservoir kunnen ze worden gebruikt om de natuur te beleven, inspiratie op te doen voor technologie, te recreëren en als wervend woon- en werkklimaat. Met het instellen van dergelijke natuurgebieden ten behoeve van het behoud van biodiversiteit in de vorm van zowel gedomesticeerde als niet gedomesticeerde soorten planten en dieren wordt een belangrijke stap gezet naar een duurzame ontwikkeling. Behalve voor het behoud van de biodiversiteit, is het opnieuw tot ontwikkeling laten komen van wildernis van groot belang voor het cultuurbehoud. De wildernis toont ons namelijk het kader waarbinnen ons cultuurlandschap is ontstaan. *Alleen door de wildernis te kennen, kan ons cultuurlandschap worden begrepen.*



# Bijlage 1

## Het structureren van het gebruik van de wildernis

### *Het ontstaan van gebruiksgenootschappen*

De koningen die het "forestis" begrip hanteerden waren voortgekomen uit de Franken. Evenals andere "Germaanse" volkeren, zoals Angelen, Saksen, Friezen, Alemannen en Lombarden, vestigden zij zich tijdens de Grote Volksverhuizing (350-450 n. Chr.) in west en midden Europa (zie Van Es 1994a, pg. 81; 1994b, pg. 82-85). Zij hanteerden een oud, mondeling overgeleverd recht, dat inhield dat wat buiten de hoeve en akkers lag, door ieder lid van de lokale gemeenschap mocht worden benut om in de noodzakelijke de levensbehoeften te voorzien (Meyer, 1931, pg. 300, 392; Mantel, 1990, pg. 151)<sup>329</sup>. Dat waren brand- en constructiehout, honing en voedsel voor het vee. In de loop van de 13<sup>de</sup> en 14<sup>de</sup> eeuw gingen plaatselijke gemeenschappen op het Europese vasteland ertoe over hun van oudsher gemeenschappelijk gebruikte gronden strikt voor de eigen gemeenschap te reserveren (Grossmann, 1927, pg. 23-24; Buis, 1985, pg. 32, 120, 205; Mantel 1990, pg. 151). Het gebruik werd beperkt tot de zogenaamde gerechtigden of geërfden d.w.z. tot hen die op grond van het erfelijk gewoonterecht aanspraak konden maken op het gebruik van een bepaald stuk wildernis dat de lokale gemeenschap van oudsher benutte (Streitz, 1967, pg. 36; Buis, 1985, pg. 102). Het gewoonterecht werd elk jaar op de zogenaamde markevergadering mondeling doorgegeven (Grossmann, 1927, pg. 20; Buis, 1985, pg. 102-103, 218). De maatstaf voor het gebruik van de gemeenschappelijk gebruikte gronden was wat noodzakelijk was voor het levensonderhoud van het huishouden, de zogenaamde de eigen nooddruft ("eigenen notdurft", "zur notturfft", "des Hauses Notdurft"<sup>330</sup>). De nooddruft was een begrip dat onlosmakelijk verbonden was met de wijze waarop de Middeleeuwse economie was samengesteld. Die was voornamelijk gebaseerd op lokale zelfvoorziening (autarkie). Een lokale gemeenschap moest dus de beschikking hebben over natuurlijke hulpbronnen die hout leverden en waar zij hun vee konden weiden, om zo in de eigen levensbehoeften van vlees, melk, huiden, mest voor de velden/akkers waar ze graan verbouwden en hout te kunnen voorzien (Buis, 1993, pg. 31-32). Ze stonden in deze aanspraken tegenover aangrenzende gemeenschappen in wiens

329. Een oorkonde uit 1279 drukte het uit als: "so wann sie die welde offent, so sin sie inen allen offen" (Bodeman, 1819, geciteerd door Endres, 1888, pg. 7).

330. In een wijsdom uit de mark Wellingen nabij de Moezel uit 1582 stond ten aanzien van de de rechtsnorm de nooddruft: "Reich und Arm, nach Notdurft ihrer Haushaltung in s. Peterswald Brennholz zu hauen, als Haseln, Hainbuchen und Windfälle, und weiter nichts" (Endres, 1888, pg. 36). Zie verder: Endres (1888, pg. 7, 8, 36), Grossmann (1927, pg. 61), Hilf (1938, pg. 125, 160), Kaspers (1957, pg. 124, 149, 185, 205, 214), Rubner (1960, pg. 52), Hesmer en Schroeder (1963, pg. 104, 145), Buis (1985, pg. 150), Tack *et al.* (1993, pg. 32, 175).

## De gemeeynten

Lukte het de landsheer zijn in het "forestis"-begrip begrepen rechten over het gebruik van de niet-in-cultuur gebrachte gronden te vestigen, dan werden de lokale gemeenschappen erfelijk gerechtigde gebruikers. De landsheer zette het gebruik dat lokale bewoners van oudsher van de wildernis maakten om in het gebruiksrecht van zijn "forestis", zij het tegen betaling in geld of in natura, zoals een deel van de varkens die er werden geakerd<sup>336</sup>. Het vaststellen van de gebruiksbepalingen gebeurde in het "geding", het "vorsthinc", "holzgedinghe" of "waltgedinghe" onder voorzitterschap van de "magister forestariorum" die later de "waldgraaf" werd genoemd (Kaspers, 1957, pg. 40, 46, 70, 95, 137). Als rechtsnorm gold dat de lokale bewoners altijd in hun noodzakelijke levensbehoeften, de eigen nooddrift, aan brandhout, timmerhout, veeweide en varkensmast moesten kunnen voorzien (Kaspers, 1957, pg. 185)<sup>337</sup>. Lokale gemeenschappen kregen zodoende het erfelijk recht op het gebruik van een "forestis" in bezit. Het verschil tussen gemeeynten en marken was dat in de gemeeynten de landsheer, de bepalingen vaststelde (Buis, 1985, pg. 31, 165), terwijl ze in de marken in onderling overleg met een aan waardelen gekoppeld stemrecht gemeenschappelijk tot stand kwamen (Buis, 1985, pg. 102). De regelingen die de landsheer vaststelde werden vastgelegd in ordonnanties, plakaten, Wald-of Forstordnungen (Buis, 1985, pg. 165)<sup>338</sup>.

## De manor

Net als op het vasteland gaven Angelsaksische koningen aan de adel land (landgoederen) in leen in ruil voor trouw en diensten (Aston, 1958; Page, 1970, pg. 45, 53-54). Deze adel werden in Angelsaksische oorkonden "earls" (graven), "gesithes", "thanes" of "lords" genoemd (Aston, 1958; Page, 1970, pg. 53). Zij bezaten een "manor" de administratieve eenheid waarin het Middeleeuwse Engeland was opgedeeld (Hart, 1966, pg. 8; Page, 1970, pg. 88-90; Rackham, 1980, pg. 112; Cantor, 1982a; 1982b). De beheersstructuur en nederzettingen (villae of villages) gingen eveneens via belening of schenking van de koning over in handen van de lords, die vervolgens te maken kregen met het van oudsher aanwezige recht van het gemeenschappelijke gebruik van de "waste" door lokale bewoners, de zogenaamde "commoners". Dat recht moest worden gerespecteerd.

Deze manor omvatte dus gronden die van oudsher gemeenschappelijk werden gebruikt bewoners van lokale nederzettingen, Zij bezaten het vererfbare recht op het gemeenschappelijk gebruik van de wildernis op de "manor" om in de eigen

336. Zie: Endres (1888, pg. 2-3, 79, 172), Grossmann (1927, pg. 17, 19), Endres (1929), Rodenwaldt (1951), Reed (1954, pg. 32-33), Kaspers (1957, pg. 126, 149, 184, 193, 232), Hesmer (1958, pg. 158-159, 410-411, 414-415), Hesmer en Schroeder (1963, pg. 106), Schubart (1966, pg. 41, 69), Buis (1985, pg. 29, 31, 102, 165-167; 1993, pg. 39-40), Mantel (1990, pg. 100-102, 154-156, 164-165), Iben (1993).

337. Een wijsdom uit 1574 zegt daarover: "...der da bawen wolt, der soll die herrn bittn um das holz, so sollen die herrn ihme daz nit versagen." (Endres, 1888, pg. 41).

338. Deze vorm van gebruiksgenootschappen kwam met name in de zuidelijke Nederlanden en Frankrijk voor en verder in het westen van Duitsland. Ze werden in Nederland gemeeynten en in Duitsland "Gemeinden" genoemd (Hesmer, 1958, pg. 123; Buis, 1985, pg. 31, 165; Mantel, 1990, pg. 163).

behoefte te voorzien aan brandhout, geriefhout, bouwhout, en de weide voor varkens, rundvee, schapen en geiten ("rights of estovers, common and pannage") (Hart, 1966, pg. 8; Page, 1970, pg. 88-90; Cantor, 1982a; 1982b). Een manor bestond dus uit in-cultuur gebrachte gronden, de velden (akkers) en hooilanden en de niet-in-cultuur gebrachte wildernis. Die werd als "waste", "wealde", "wold" of "headh" aangeduid (Krause, 1892; Rübél, 1914; Borck, 1954; Trier, 1963, pg. 45).

Het gebruik van de wildernis door de "commoners" was geregeld in de zogenaamde "Common Law" of "Manorial Law". Deze werd uitgevoerd door lokale ambtenaren die onder een "manor-court" ressorteerden (Rackham, 1980, pg. 112, 174-175; Putman, 1986, pg. 17). De regelingen over het gebruik tussen de lord en de geërfdén werden vastgelegd in "costumals" (zie Peckham, 1925). Na 1066, toen Willem de Veroveraar (King William I) vanuit Normandië de Engelse troon had veroverd, veranderde deze angelsaksische gebruiksstructuur.

## De Forest Law

Nadat Willem de Veroveraar in 1066 vanuit Normandië te troon van Engeland had veroverd, introduceerde hij bovenop de Angelsaksische gebruiksstructuur de "Forest Law" (Hart, 1966, pg. 7; Darby, 1976b, pg. 55; Cantor, 1982a; Tubbs, 1986, pg. 67). De wet diende om het soevereine recht op alle wilde dieren van de koning te beschermen. Het ging daarbij vooral om de herten. Een gebied waarop de "Forest Law" van toepassing was werd "Forest" genoemd.

Willem de Veroveraar paste de "Forest Law" behalve op gronden die van de Kroon waren ook toe op gronden die al wel een duidelijke eigenaar hadden, namelijk de lord (zie Rackham, 1980, pg. 176-177, 184). Indien de "Forest Law" op één of meerdere "manors" van toepassing werd verklaard, dan waren bij het gebruik van een "Forest" 3 partijen betrokken, nl. de Kroon, de grondheer of grondheren (de lord of lords) en de geërfdén (de "commoners").

Voor het verlies van hun eigendommen kregen de grondheren het recht om in de "Forest" vrij hun eigen vee te laten grazen (Stamper, 1988). Een vorm van agrarisch gebruik bleef dus mogelijk, zij het dat de wet een uitbreiding en een verbetering van de landbouw verbood (Darby, 1976b, pg. 55; Putman, 1986, pg. 17; Tubbs, 1988, pg. 68).

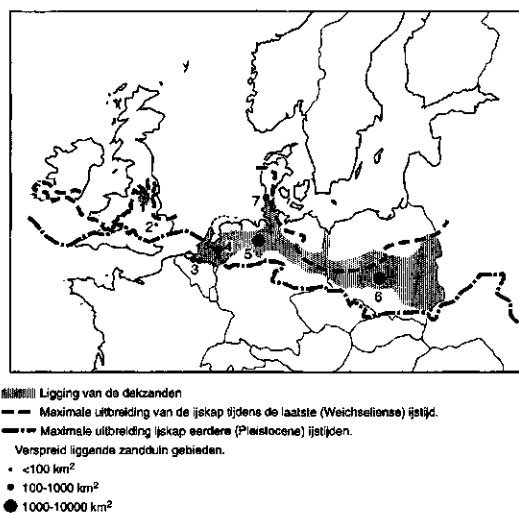
De "Forest-Law" kon betrekking hebben op alle gronden die herten gebruikten, dus niet alleen daar waar ze voedsel zochten en rustten, maar ook waar ze doorheen trokken. Analoog aan het "forestis"-begrip was de "Forest-law" van toepassing op allerlei typen terrein. Een Engelse jurist, genaamd Manwood definieerde in 1598 een "Forest" als: "territory of woody grounds and fruitful pastures, privileged for wild beasts and fowls of forest, chase and warren, to rest and abide there in safe protection of the King, for his delight and pleasure" (Tubbs, 1988, pg. 67). Analoog aan de begrippen "forestis", "Forst" en "forêt" had het begrip "Forest" dus niet de moderne betekenis van forest, namelijk bos. Het was de wildernis, waarin naast bomen en struiken, ook graslanden, water, vennen, moerassen en wilde diersoorten deel uitmaakten.

## Bijlage 2

### Het gebruik van de wildernis

De wildernis was in de Middeleeuwen een integraal onderdeel van het landbouwsysteem. De hoeveelheid mest die voor het bemesten van de velden (akkers) beschikbaar was werd bepaald door de aantallen dieren die werden gehouden. Die aantallen werden op hun beurt bepaald door de hoeveelheid niet-in-cultuur gebrachte grond die buiten de velden beweid kon worden. De verhouding tussen veld en bos/wildernis kon daarom niet straffeloos ten gunste van het bouwland worden gewijzigd, omdat dan de bemesting van de velden in de knel kon komen (Endres, 1888, pg. 27; Grossmann, 1927, pg. 23; Buis, 1985, pg. 603). De grootte van de veestapel werd dus bepaald door het areaal ongecultiveerde gronden waar het vee voedsel kon zoeken (Grossmann, 1927, pg. 23; Buis, 1985, pg. 34, 174). Als er naburige nederzettingen waren, dan was dat areaal beperkt, want de bewoners van die nederzettingen moesten op hun beurt hun vee in de wildernis laten weiden.

De verhouding tussen de oppervlakte akker en wildernis die nodig was om het landbouwsysteem qua nutriënten draaiende te houden, hing ook af van het voortbrengend vermogen van de bodem. Voor de laag productieve peri-glaciale dekzandgronden in midden en west Europa (zie figuur 2.1.) was een aanzienlijk areaal wildernis als graasgebied nodig. In de 10<sup>de</sup> eeuw werd daar het systeem van



Figuur 2.1.  
Verspreiding van de door de ijstijden ontstane zandduinen en dekzanden in midden en west Europa. Kleinere gebieden zijn genummerd. Tevens staan de grenzen aangegeven tot waar de ijskappen in de laatste en voorlaatste ijstijd reikten (naar Kosten, 1988, pg. 70).

de eeuwige roggebouw "uitgevonden". Men verbouwde daarbij jaar in jaar uit rogge (Hesmer, 1958, pg. 455; Buis, 1985, pg. 601; Ellenberg, 1990, pg. 34; Pott, 1992). Voor de bemesting van de velden werden in de wildernis plaggen van de zode gestoken en naar de stal, de zogenaamde potstal, gebracht waar het vee 's nachts verbleef. De plaggen raakten in de potstal vermengd met mest en urine. Na enige tijd werd de stal leeggeruimd en het mengsel van mest, urine en plaggen op de velden gebracht (Buis, 1985, pg. 601; Slicher van Bath, 1987, pg. 15, 281; Ellenberg, 1990, pg. 31). Men bracht ook direct plaggen van de heide op de velden (Pott, 1992). De verhouding van de oppervlakte veld ten opzichte van dat waar plaggen werden gestoken en vee graasde bedroeg op deze dekzandgronden 1 : 3 á 5 tot 7 (Buis, 1985, pg. 602; Slicher van Bath, 1987, pg.17). Daardoor was niet meer dan 15 tot 25% van het beschikbare areaal als cultuurgrond in gebruik. Als de wildernissen bovendien ook werden gebruikt voor het winnen van plaggen als brandstof, het maaien van heide (strooiselwinning) en het winnen van zand en leem, dan werd de verhouding bouwland ten opzichte van wildernis zelfs 1 : 15 à 1 : 20 (Buis, 1985, pg. 602). In deze verhoudingen zijn de groenlanden ("prata", "prés", "meadows") niet inbegrepen (Slicher van Bath, 1987, pg. 84). Op meer vruchtbare bodems zoals löss, gebruikte men daarentegen een veel groter areaal bouwland ten opzichte van wildernis, omdat men voor de opbrengst van de bodem minder van dierlijke mest afhankelijk was (Buis, 1985, pg. 174). Op de lössgronden kon de verhouding tussen de oppervlakte bouwland en bos/wildernis omgekeerd zijn aan die van de zandgronden, namelijk 3 á 6 : 1 (Jansen en Van de Westeringh, 1983, pg. 23). De grotere oppervlakte veld leverde op zijn beurt veel stro op, dat gemengd met de stalmest als bemesting van de velden werd gebruikt.

## Bijlage 3

### De verwoesting van de wildernis

Illustratief voor de verwoesting van de wildernissen is de lange lijst van historische berichten die Hesmer en Schroeder (1963) geven van de verwoestingen op de marken en in de "forestes" in het laagland van Nedersaksen, westelijk van de Weser en in de zogenaamde Münster Bocht. Ter illustratie citeer ik er een aantal in chronologische volgorde:

In 1549 werd in de Heller marke een verordening uitgevaardigd ..."dair met deselffte so iemmerlich, wie eyn tidtlanck weiß her gescheen nicht mochte verhouwen, verdilget vnnd in den grundt entlich verdoruen werdenn". In 1696 bleek "daß sich die Heller marckt gantz verwuestet befunden, ob solches aber durch verhawung der interessirten oder vereintreibung des schadtlichen Viehes hergeruhret, darüber würden die interessirte den Besten Bericht abstatten können."

In 1550 werd in de landsheerlijke marken van het graafschap Ravensberg geklaagd dat "verderblich darin gehawen."

De "Heepener Sunder" was in 1580 "hierbeuor gantz vnd gar verhawenn."

De Hoppinger marke werd in 1595 verhakt, want: "Vnde zeigete der substituierter Holtzrichter dabei ahnn, daß bißannhero Jeder nach gelegennheit seiner Theill oder Wharen zu houwen gewieset vnnd mit der Maellbardenn gewaret, Nhun aber houwe Jederman seines gefallens muthwilliger wise vnnegwieset, vnde verdrincken daß Holtz vnnoetiger wise."

In 1606 werd over het Dortmunder Forst gemeld dat: "Nachdem offenbar am Tage vnd menniglich fur Augen, In was grossen vnwiderbringlichen Abganh vnd verderb das Dormundische geholtz oder Forst durch das Tagliche niederhawen Auß fuhren vnd tragen des Holtzes ... gerathen vnd kommen ist, ..."

Het prins-bisdom Münster meldt in 1608: "In diesem Winter ... .. daß in den Benachpartten Embtern, die besten fruchtbarne Eichen boeme heuffigh nidergehouwen, nach dem Lipström also außershalb diesem Stiffte gefurtt vnd verkaufft wurden ... daß alstan diß Liebe Vatterlandt dadurch inß eußerste verderb gesetzt, vnd die posteren an holtz mangell erleiden vnd sich nit erhalten werden khönnen. Vnd ist auch vor Gott nicht zuuerantworten, daß die fruchtbarne boeme, vmb der lieben mast willen, so Gott der almechtigh bescheret, mit solcher vndanckbarheit sollen verhouwen vnd verherget werden."

In de Wettruper marke was al in 1610 "ereignet, daß die Marcke vnnütz verhauen vndt gantz verwüstet worden."

Over de Ammeter marke wordt in 1629 geschreven "vber das vngebürliche Holttshouwen vnd verderben ..."

De Hülsberger marke werd in 1647 "Verwöst- und abhauwungh."

In het Amt Ahaus werd in 1657 geklaagd over "verwüst- und schädlich hauwung des gehöltzes" door de landsheerlijke horigen.

De Limburger mark was in 1674 "für langen iaren Verhauen gewesen, daß Von Mast Vndt Holtz haw nichts zu bekommen."

In het "Staver Wald" was in 1684 veel schade aangericht "nicht allein daß geholtz seher verhauen sondern mit eintreibung der schaffen vnd hauungh der heide vnd plaggen binnen geholtts" en in 1772 was te zien "daß der Börger und staffer waldt täglich mehr entblößet werden, weil die schaffe undt Viehe den jungen auffschlag abfreßen."

In de Baumweg werd in 1684 "das geholtz ... mit vnordentlichen hauen plagen vnd heiden meien verdorben."

In 1694 berichtte het Keulse kapittel als Holtrichter van de Oerschen "Hardt" dat het: "... sich auff etliche stunden erstreckende Ohrer Hardt und Busch, so unlangst mit Trefflichen fruchtbaren Eichen, auch unzehlbahren schlag zum Brandt dienlichen Holtz dergestalt woll besetzt gewesen ... nunmehr durch unmeßig unverantwortliche Verhawunge in solchen erbärmlichen abgang gerathen, daß, daß kein eintzig Taugliches Holtz mehr darin zu finden ..."

In 1699 klaagt men over de "Schernen" ("die Malleute", de helpers van de holt-richter, in het Nederlands: de gezworenen, gecommiteerden, gedeputeerden, vorsters, forestarii, bosbewaarders, of boswachters genaamd; zie Buis, pg. 245 e.v.) die "solche marcke totaliter ruiniren und zugrunde richten."

In het graafschap Oldenburg werd in 1705 gesproken van een "unglaubichen Abgang" van het "Holz". Dat gebeurde voornamelijk door diefstal, het ontbreken van toezicht en overtreding van de bepalingen door de toezichthouders zelf, alsmede door overmatige veeweide.

In het Wilderloh was in 1705 "in wenigen jahren, eine unzählbare menge der besten und schönsten Eichen und Büchen daraus verhauen" en de opgekomen verjonging "von dem darauff weidenden Viehe" kapot gebeten.

In 1744 was het Rahder Osterwald "von Holtz Wachs gantz und gar kahl gehauen."

In het Dorgerloh, waar in 1590 nog 146 varkens werden gemast was in 1750 "gar sehr, wie noch fast täglich geschieht, devastiert", zodat er in 1780 geen boom meer stond.

Over Hombruch werd in 1779 geschreven dat: "Hat verhaueues Eichenholtz und gantz verbissenes Schlagholtz, ist folglich in desolaten Umständen."

De lotgevallen van het "bos" van de stad Minden zijn illustratief voor het totale beeld dat Hesmer en Schroeder (1963, pg. 128-141) schetsen. In 1460 werd het "bos" beschreven als mooi en "vruchtbaar". De door de stad Minden aangestelde "bos"-wachters hielden echter geen toezicht. In 1601 was het "bos" deels vernield doordat "eine Zeit hero vnter wehrender vneinigkeit zur übermaß ... verhaueu." De onenigheid was een geschil tussen de stad Minden en de landsheer, de prins-bisschop van Minden over het gebruik van het "bos". In 1618 sloten beide een verdrag, waarin onder andere staat: "Zum Dritten hat man ein Zeittlang hero verspüret, das der Ungemessener freyer gebrauch des Minderwaldts, undt das, wie derselb in guetten Stande zu erhalten, keine bequeme Ordnung gemacht, daruber mit geburenden ernst gehalten, die Sonsten gewöhnliche Holtzungs Gerichte nicht angestellet, die Excedenten fur demselben eingeklaget, weiniger mit geburender straffe belegt, unnd derogleichen Verbleib zu dessen Verödung nicht weinig Ursache gegeben. Weilen nun gleichwoll ... nicht zu verandtwortten stehet, einen solchen großen ortt undt städtlichen Grundt unnd boden also lenger fast Öde unnd wüste liggen zu laßen." Veel bleek er niet te veranderen, want in 1650 werd vastgesteld dat het "bos" zo verwoest was dat het 10 jaar lang afgesloten moest worden. In 1678 bevatte het "bos" echter alleen nog "sehr schlecht Holtz". In 1744 werd de stad Minden door de landsheer aangesproken met: "Wir haben eine Zeithero mit dem größten Mißvergnügen ver- und wahrnehmen müssen, wasmaßen auf den Uns und unserer Stadt Minden zugehörigen also genandten Minderwald gar wenige acht gegeben, darinnen überall nicht wirtschafttlich verfahren, die Anweiß- Abstamm- und Anpflanzung des Holtzes nicht forstmäßig geschehen, die Deputanten sich ihres habenden Rechts mißgebrauchet, zur aller Jahreszeit Holtz gehauen und nicht angepflantzet noch geheget worden, so daß wir befürchten, es werde diesem sonsten weitlaufftigen und ansehnlichen Geholtze in wenig Jahren des Garaus gemacht werden." Volgens een beschrijving uit 1770 heette het dat "Der Wald lieget inden letzten Zügen." In 1782 was het zwaar verwoest. Volgens een toenmalige bron was het alleen nog in naam "bos", want "Auf den gantzen großen Reviere befindet sich nichts weiter als nur einige sehr wenige und gantz abgestandene Eichen. In de Gründen siehet man zwar etwas Ellern Unterholz welches aber wegen der darin hergebrachten Hude und Weide ... so ruiniert und von den Viehe abgefressen wird, daß es gar keinem Gebüsche mehr ähnlich, und auch niemahlen fortkommen kann." In 1787 was het Minder "bos" tenslotte "fast nichts weiter als eine bloße Heide ..., worauf hin und wieder noch etwas Unterholtz und Buschwerk steht, und daher dieses ehemdem mit den besten und schönsten Eichen versehene große Revier, in eine wahre, und man mögte fast sagen die Schöpfung entehrende Wüsteney verwandelt." (Hesmer en Schroeder, 1963, pg. 128-141).

Het uiteindelijke resultaat van de veeweide in de "bossen" werd in de 19<sup>de</sup> eeuw door auteurs met schrijnende bewoordingen als een regelrechte woestenis beschreven (zie o.a. Hobe, 1805, pg. 124; Hesmer, 1958, pg. 90-98; Mantel, 1990, pg. 245). Von Schwerz die in opdracht van de Pruisische regering een 2-jarige inspectietocht door Rheinland en Westfalen maakte schrijft in 1816 bij het aanschouwen van de Eifel: "Man sollte sehen und weinen! Ein Land wie die Eifel, wo es nicht an Raum fehlt, wo der Boden zum Theil keinen Werth für die übrige Cultur hat, weil es an Dung



Jahren zu Jahren abnimmt, und endlich gar niederfällt, mit weggehauen, und was an Handwerks-Holz daran noch tuchtig ausgehauen, und das übrige zu Brennholz geschlagen werden: Wie dann die Forst-Beambe und Forst-Knechte, so solche Heeg-Reiser aushauen und stehen lassen sollen, welche so stark sehn, daß sie von Schnee und Wind nicht unterdrückt werden können; Ebenmäßig sollen auch die junge Schläg wohl in acht genommen damit weder Zaun-Gärten, Lattenstangen, Hopffen- oder Reissstangen daraus gehauen, und die Berg dadurch schändlich verderbet werden.

#### § 10

Die Schläg sollen anfänglich nicht zu licht gehauen werden:

Die Schläg sollen anfänglich, damit die Sonn das Erdreich nicht verdruckte und dem jungen Anflug den Nahrungs-Safft entziehe, nicht zu licht gehauen, sondern hin und wieder gesunde Heister und Heeg-Reiser daneben auch alle gute und gesunde Eichen zu Wald-Recht stehen lassen.

#### § 11

Wann die erste Ausläuterung vorzunehmen:

Mann alsdann der junge Anwachs in den bereits vorhandenen oder künstig zumachenden Schlägen eines Knies hoch und drüber erwachsen, und also die Ausdruckung des Erdreichs nicht so mehr zu befürchten ist, so soll alsdann die erste Ausläuterung der stehen gebliebenen haubahren Heister geschehen, und solche ebenfalls nicht hier und dar, sondern dem Schlag nach durchgängig vorgenommen werden.

#### § 12

Was hernach ausgeläutert werden kann:

Wann der junge Auffwachs sodann Manns lang erwachsen, gleichwohl aber noch hier und dar zu Wald-Recht etwas stehen gelassen, müssen solche Bäum zu Beförderung des jungen Holzes, wofern es ohne sonderbaren Schaden geschehen kann, was nicht zu werckholß dienlich vollends ausgeläutert, und mit Säuberung des Walds, Auffbindung des Reiß-Holßes, auch sonst mit der Anführung alles in die Wege gerichtet werden, daß dadurch Kein sonderlicher Schaden geschehe.

#### § 13

Wann und wie das junge Holß auszuschneiden:

Ist es nun soweit damit gekommen, das die Asschneidelung geschehen muß, so sollen Unsere Untertanen, welche sich der Orthen beholßigen oder sonst die Mast und Hute haben, auf Befehl and Ansag Unserer Forst-Bedienten die Aufschneidelung des jungen Holßes nach der Ordnung, wie die Schläge geführet, und sie von Unsern Forst-Bedienten angestellt und angewiesen werden, dergestalt verrichten, daß dem jungen Stamm die Aste bis eines Manns hoch genommen, der Stamm selbst aber gänßlich geschonet, und das abgehauene Reis-Holß zu Säuberung

des waldes sogleich auffgebunden werde, weißhalben und daß solches recht geschehe, sollen Unsere Forst-Bediente überall dahyn seyn, und wohl zusehen, daß aller Schaden und Mißbrauch in diesem Fall vermieden und abgestellt werde. Diejenige Unterthanen nun, welche, wann sie zu socher Verrichtung begehret, und auffgefordert, ohne genugsame Ursach zuruck bleiben, sollen von Unsern Forst-Bedienten ohne Nachsehen zur Buß gebracht, und auf Buß-Tag oder Forstgericht dem Befinden nach gestrafft, den andern aber, welche ihre Arbeit wohl verrichtet, das abgehauene und auffgebundene Reiß-Holz ohnentgeldlich geschenckt werden.

#### § 14

Was nach der Ausschneidelung im Wald zu thun:

Worauff alsdann ein solcher Wald und Schlag, wann er nicht hernachmahls von den untüchtigen und unterdruckten Stangen und Krackel-Holß zu säubern und auszuläutern, so lang bis er wieder recht haubar worden, in Ruhe gelassen, und nichts außer dem Eichen-Bauholß zur höchsten Nothdurfft darinnen angewiesen und gefället werden solle.

#### § 15

Die verbeißte Schläg und Dornen sollen weggehauen werden:

Desgleichen sollen auch die verbeißte Schläg kahl auf der Erden, und wo Dornen vorhanden, solche in vollem Saft, auf daß sie desto eher vergehen, ausgehauen werden.

#### § 16

Von der Heeg und geheegten Orthen:

Damit aber auch die neue Schläg und Gehäu in behöriger Ordnung gehalten, und der junge Ausflug von dem Viehe nicht abgefressen oder verbeißt werde; so wollen Wir zwar geschehen lassen, daß den ersten Sommer über, wann der Schlag in hohen Wäldern, wo das Klaffter-Holß gehauen, im Frühe-Jahr geschehen, solcher annoch mit dem Viehe betrieben werde, weilen dadurch das Erdreich wund getreten, und also des Saamen von denen zu Waldrecht stehen gelassenen Eichen und Buchen desto besser in das Erdreich kommen und wieder aufschlagen kann, jedoch, daß alsdann, wann die Blumen-Huthe, des ersten Sommers, vorbei, und die Maste beginnt reiff zu werden, nicht weniger in denen Waldungen, wo Stamm-Reiß gehauen, gleich von Anfang ein jedweder mit seinem Horn-Viehe (dann das Schweine-Viehe mag wohl nach gefallener Maste ein paar mahl durch getrieben werden), es seye was es wolle heraus, und der Orth solang in Heege und Zuschlag verbleiben, bis das junge Holß dem Viehe wieder aus dem Maul und schier zu Ausschneidelung erwachsen, als dann und nicht eher soll solcher Orth von Unsern Forst-Bedienten zur Huthe wieder ohnentgeldlich auffgetan, und jedwederem, so darzu berechtiget, darinnen zu hüthen vergönnet werden.

#### § 17

Wann die Unterthanen die Huthe nicht entbehren können, wie daselbst die Wälder zu tractiren:

Da sich aber zutragen sollte, daß an ein- und anderen Orthen die Unterthanen gar nicht, oder doch wenig an ihrer Huth entrathen könnten, so sollen auf den ersterer Fall, wann Unsere Forst-Bedienten denselben mittler weil nichts zur Huthe einzuthun wissen, die Huth-Wälder zwar in Heege nicht gelegt werden, denen Unterthanen aber wird hiemit bey willkührlicher Straff befohlen, alle Jahr ein Stück derselben nach dem andern, welches ihnen Unsere Forstt-Bedienten zeigen sollen, mit jungen Eichen und Buchen, oder nach Gelegenheit Hahn-Buchen, welche ihnen von denen Forst-Bedienten aus Unsern Wäldern, wo es ohne Schaden geschehen kann, gratis hergeben werden sollen, ordentlich nach der Maase, wie hernach folget, zu bepflanzen, und an der ausgehenden Stelle wieder neue zu seben, auch solche mit Dornen und Pfählen dergestalt wohl zu bewahren, daß den jungen Stämmen von dem Viehe kein Schaden geschehen kann, wohen dann denen Hirten sonderlich hierdurch eingebunden wird, daß sie das Viehe, soviel immer möglich, von solchen neu bepflanzten Orthen abhalten, oder doch wenigstens allen Schaden mit Sorgfalt zu verhüten suchen, widrigenfalls aber ohne Nachsehen auf dem Buß-Tage ernstlicher Bestrafung gewärtig zu seyn: Auf den andern Fall aber, soll zwar denen Untethanen, so viel zu ihrer ohnentbehrlichen Huthe vonnöthen, jedesmahl offen gelassen, damit aber auch die Waldungen nicht gantz und gar in Abgang kommen, und dadurch ein schädlicher Holz-Mangel der Posterität zugezogen werde, wollten Wir daß von Zeit zu Zeit ein Stück nach dem andern so viel nehmlich auf einmahl an der Huthe zu entrathen stehet, in scharpsste Heege gelegt, und wann soches, wie oben gemelt, erwachsen, und wieder zur Huthe aufgethan worden, alsdann ein ander Stück, und so ferner bis der gantze Wald wieder arthhafft gemacht, gleichfalls in Zuschlag genommen und geheeget werde.

## § 18

Die Unterthanen sollen die Huthe-Wälder umackern oder hacken, wann sie in Heeg gelegt werden können:

Gleich wie aber die Erfahrung lehret, daß in solchen von langer Zeit her betriebenen Mast- und Huthe-Wäldern der junge Aufschlag sehr schwer und langsam hervor kommt, so sollen Unsere Unterthanen, damit die Orthe nicht allzulang in Zuschlag verbleiben, sondern sobald möglich wieder zur Huthe auffgethan werden können, jedesmahl auf Befehl Unserer Forst-Beambter den neuen in Heeg zu legenden District umackern oder hacken, Unsere Forst-Bediente aber denselben alsdann mit Eicheln und Aeckern im Herbst, und da den Boden zu Auffbringung der Eicheln nicht tüchtig, zu gehöriger Zeit mit Thauen-Saamen, welchem in Mangel desselben Unsere Forst-Bedienten zu beschreiben haben, ordentlich besäen, der gebühr verpflegen, und in Summa alles das thun, was zu Wiedererzieh- und Arthaffmachung deren Waldungen in allen Stücken nöthig und nußlich seyn möge.“

De General-Verordnung uit 1744

De "General-Verordnung" uit 1774, dus 30 jaar later, gaat al weer verder wat betreft de maatregelen ten behoeve van de verjonging. In de verordening werd nog steeds gesproken over vruchtdragende, deugdelijke schermbomen ("Heegreiser"), maar ook over zaadbomen ("Saamenbäume"), waarvan er tenminste elke 18 tot 20 schreden een moest staan.

Uit de tekst van de "General-Verordnung" blijkt dat de zaadbomen van het stakenbos toch zoveel mogelijk met de eiken moesten kunnen blijven staan, maar dat als de overstaande eiken de verjonging onmogelijk maakte door hun schaduwwerking, de aftakelende eiken moesten worden geveld. Daaruit blijkt nog steeds het belang dat aan de eiken-overstaanders werd gehecht voor de mast. Ook klinkt echter door dat de verjonging van de beuken uit zaad zich steeds minder liet combineren met het handhaven van eiken-overstaanders (zie Vanselow, 1926, pg. 50). Eigenlijk mochten de overstaande eiken de zaadbomen in het stakenbos niet hinderen, maar aan de andere kant genoten ze als mastboom nog zoveel bescherming, dat ze alleen maar werden weggehaald als ze de verjonging uit zaad daadwerkelijk onmogelijk maakten én aan het aftakelen waren. De gezonde eiken bleven dus gewoon staan. Als er een situatie was ontstaan waardoor als gevolg van ouderdom geen eiken-overstaanders meer over waren, dan werd de verjonging uit zaad van het stakenbos het hoofddoel en werden vervolgens de andere van oudsher aanwezige vormen van gebruik door de gerechtigden, zoals veeweide met "hoornvee" en het maaien van strooisel helemaal verboden. Dit totale verbod was een unicum in de Duitse historie en zal ongetwijfeld zijn ingegeven door ervaringen die men in de decennia ervoor had opgedaan. De verordening ging daarin al weer een stap verder dan die uit 1744. In feite was dit een eerste stap naar het scheiden van bos en weide. In de "General-Verordnung" werd ook de omloop verlengd van 80 jaar naar 140. Bij een dergelijke omloop was sprake van een boombos, zoals dat tegenwoordig bekend is.

Het hierboven weergegevene is ontleend aan de volgende tekst van de verordening: "...hätten dieselben in jedem ausgehauenen Schlage dasjenige haubare Eickenholz, so den in 80 Jahren wieder vorgehenden hieb nicht mehr ohne Beschädigung des hinkünftigen jungen Anflugs oder Stangenholzes auszuhalten, oder wegen seiner Vielheit und allzudicken Stand den Anflug zu verdämpfen scheineth, mit Zuziehung der Jägerei gleich auszusuchen, zu marquiren und die Anzahl der stämme, nebst einem Gutachten, wie solche nach Abzug eigener Nothdurft am besten zu benutzen an Unsere Hofkammer zu weiterer Verfügung einzusenden, jedoch hiebei die Masttragende Bäume, so viel möglich, zu verschonen, und sollten die Buchwaldungen vermischter mit Eichenstämmen bestellt seyn, so wären die Saamenbäume meistens und, so viel thunlich, von solchen Eichstämmen stehen zu belassen, und wenn dieses Eichenholz in einem Schlage allenfalls zu Verdämpfung des hinkünftigen Anflugs zu dicht erstehe, die abständigen Stämme alsdenn hiervon heraus nehmen und noch in Zeiten zu benußen.

Wäre sogleich nach völlig ausgehauen und gesäuberten Schlägen auf die Wiederaufbringung eines ordentlichen Anflugs ein Hauptaugenmerck zu richten, die genaueste Heege anzulegen, alles Eintreiben des Viehes, Grasen Mähen, und überhaupt was einem Schlage nur schädlich fallen könne, schärfstens zu untersagen ..." (Vanselow, 1926, pg. 226).

## Bijlage 5

### De ontwikkeling van de "natuurlijke" verjonging

#### *De "Dunkelschlag"-methode*

In 1791 werkte G.L. Hartig de in de Mainzer Forstordnung beschreven techniek van verjonging uit zaad in stakenbossen systematisch uit in zijn boek "Holzzucht für Förster" (Bühler, 1922, pg. 353; Mantel, 1990, pg. 362). Daarin stelde hij de zogenaamde "Dunkelschlag" voor; een maatregel waarbij in het stakenbos eerst het slechte hout werd weggekap en de mooiste en sterkste bomen als zaadbomen werden overgehouden. Die bomen mochten elkaar met de buitenste takken nog beroeren, zodat de bodem beschaduwd bleef om uitdroging en het opkomen van grassen te voorkomen. Er was dus sprake van een dunning waarbij het kronendak vrijwel gesloten bleef (Bühler, 1922, pg. 349). Hartig noemde deze kap de "Dunklen" of "Besamungsschlag" (Hartig, 1791, geciteerd door Bühler, 1922, pg. 306-307). Indien er nog niet voldoende kiemplanten aanwezig waren, moest volgens Hartig het stuk bos door vee worden beweide om de losse bodem vast te trappen en om te voorkomen dat ongewenste kruiden en boomsoorten konden opkomen. Hartig stelde: "Der Schlag muß in der dunklen Stellung bleiben, bis er sich größtenteils besamt hat und der Aufschlag 3/4 - 12 Schuh hoch geworden ist." (Hartig, 1791, geciteerd door Bühler, 1922, pg. 306). Dan werd de "Dunkelschlag" nog een keer uitgekapt. Er moest dan elke 15 tot 20 schreden (10 tot 14 meter) een zaadboom blijven staan voor nabezaaiing en voor de bescherming van de kiemplanten. De opstand kwam dan in de zogenaamde "Lichtschlag". Waren over de hele bodem voldoende kiemplanten aanwezig en hadden ze een hoogte van 2-3-4 voet bereikt (60, 90, 120 cm), dan moesten alle bomen worden weggehakt. Dat heette de "Abtriebsschlag" (Bühler, 1922, pg. 306). Hartig realiseerde het oogsten en verjongen van het beukenstakenbos dus in drie vellingen, nl. de "Dunkel"- of "Besamungsschlag", vervolgens de "Lichtschlag" en ter afsluiting van de verjonging de "Abtriebsschlag" (Mantel, 1990, pg. 362). De "Dunkelschlag" of "Besamungsschlag" vond plaats als ten gevolge van een goed mastjaar al voldoende kiemplanten onder het kronendak van de te oogsten bomen stonden (Bühler, 1922, pg. 306; Schubart, 1966, pg. 101; Streitz, 1967, pg. 73).

De "Dunkelschlag" methode leidde echter niet tot verjonging van de licht-behoefte eiken (Vanselow, 1926, pg. 63 en 87-88; Krahl-Urban, 1959, pg. 146). Weliswaar kwamen na een goede mast massaal kiemplanten van de eik op, maar ze werden al snel overwoekerd door eveneens overvloedig opkomende kiemplanten van de beuk, die beter konden gedijen onder het vrijwel gesloten scherm (Vanselow, 1926, pg. 87). In het begin van de 19<sup>de</sup> eeuw werd in Duitsland de "Dunkelschlag" methode toegesneden op de zaailingen van de eik (Hausrath, 1945, pg. 76). In de "Forstkatechismus" uit 1806 staat dat de eik als de beuk moet worden verjongd.

De eerste kap zou echter veel meer licht moeten verschaffen aan de kiemplanten van de eik. Er moesten dus meer moederbomen worden gekapt (Jeitter, 1806, geciteerd door Bühler, 1922, pg. 310). In 1819 verscheen in Württemberg een technische aanwijzing waarin staat dat bij de eerste kap bij beuken de takken van de bomen elkaar nog moeten beroeren, terwijl de zaadbomen van de eik 3 tot 4 meter van elkaar moeten staan (Bühler, 1922, pg. 331). Cotta stelde in 1817 dat eiken meer licht moesten worden geboden dan de beuk. De eerste kap, de klassieke "Dunkelschlag" dus, moest volgens hem al de eerste of tweede winter na de bezaaiing plaatsvinden en het scherm al in het tweede of vierde jaar worden geruimd, zodat de zaailingen van de eik al in het tweede of vierde jaar in het volle daglicht kwamen te staan (Cotta, 1817, geciteerd door Bühler, 1922, pg. 312).

In de periode 1816/1820 werden in de Spessart voorschriften opgesteld voor de natuurlijke verjonging van eiken. Die hielden in dat als massaal kiemplanten opkwamen als gevolg van een goede mast, de "Dunkelschlag" volgens de methode van Hartig, lichter moest uitvallen dan bij de verjonging van beuken het geval is (Vanselow, 1987, pg. 87). Destijds bleek echter dat als de kiemplanten van de eik massaal opkwamen en ook zaadvormende beuken deel uitmaakten van de kroonstage, overvloedig opkomende jonge beuken de jonge eiken overwoekerden en vernietigden. De jonge beuken moesten worden bestreden door ze terug te snijden, of terug te hakken, wilde men de eik laten opkomen (Bühler, 1922, pg. 433; Vanselow, 1926, pg. 87-88; Meyer, 1931, pg. 356, 357).

Via "trial and error" ging door men door met het vervolmaken van deze methode van verjonging van beuken en eiken (zie Hausrath, 1982, pg. 69-75). De term "voorbereidingskap" verschijnt in 1828 in bosbouwvoorschriften (Vanselow, 1926, pg. 97). Deze kap diende om, indien kiemplanten onder het kronendak (de zogenaamde voorverjonging) ontbrak, de moederbomen meer licht te verschaffen, zodat ze rijker konden bloeien en meer vruchten konden vormen. Door de kroon van te voren meer licht te verschaffen, kon dus een rijkere bezaaiing van de bodem plaatsvinden. Rond het midden van de 19<sup>de</sup> eeuw is deze zogenaamde schermkap als techniek voor verjonging van beuk en eik in Duitsland gebruikelijk (Baur, 1842; Hagen, 1866, beiden in Bühler, 1922 op resp. pg. 324 en 331). Deze techniek van bezaaiing werd door de Fransman Lorentz (1827) overgenomen en in Frankrijk geïntroduceerd (Reed, 1954, pg. 38) en in de tweede helft van de 19<sup>de</sup> eeuw in heel Frankrijk toegepast (De Gail, 1907, in Woolsey en Greevey, 1920, pg. 75). De Fransen spreken niet van schermkap, maar van een progressieve kap (*coupes progressives*) (Woolsey en Greevey, 1920, pg. 73). Blijkens de inhoud van het artikel van Forbes (1902), waaruit Watt (1919) citeerde over de verjonging van de eik in grasland was de techniek van verjonging van eiken met behulp van schermkap in die tijd ook in Groot-Brittannië bekend.

Op de hiervoor beschreven wijze is de schermkap ontstaan, zoals die tegenwoordig in de bosbouw wordt toegepast. In de terminologie van de bosbouw wordt deze als de "natuurlijke verjonging" van het bos aangeduid. Ik vat de techniek, zoals die tegenwoordig in de handboeken voor bosbouw staat beschreven kort samen<sup>339</sup>.

339. Voor een uitgebreide beschrijving van de schermkap in het algemeen verwijs ik naar Bühler (1922, pg. 323 e.v.), Vanselow (1949, pg. 103 e.v.) en Dengler (1990, pg. 273 e.v.) en voor de eik in het bijzonder naar Vanselow (1949, pg. 82 e.v.), Woolsey en Greeley (1920, pg. 73-77 en 471-472), Reed (1954, pg. 84-87), Turbang (1954), Klepac (1981); Tendron (1983, pg. 58 e.v.) en Krahl-Urban (1959, pg. 135 e.v.).

## Natuurlijke verjonging door middel van schermkap

De schermkap wordt uitgevoerd op het moment dat men de opstand kaprijp vindt en men door middel van verjonging voor een nieuwe generatie bomen wil zorgen. De eerste maatregel is het kappen van een deel van de bomen die het kronendak vormen. Die velling dient ervoor het kronendak ijler te maken, zodat de kronen van de overblijvende bomen meer licht krijgen. Bij deze uitdunning wordt de bedekking van het kronendak met ten hoogste  $\frac{1}{3}$  teruggebracht. Deze kap wordt de voorbereidingskap genoemd. De grotere hoeveelheid licht waaraan de kronen worden blootgesteld, zorgt voor een rijkere bloei en navenant rijkere zaadvorming. Het is de aanloop voor de bezaaiing door deze resterende bomen. De overgebleven bomen vormen het scherm, waaraan de techniek haar naam ontleent.

Het scherm zorgt dus voor de bezaaiing. Nadat een goede mast is geweest en het zaad is gevallen, wordt de tweede velling uitgevoerd, de zogenaamde bezaaiingskap. Deze dient ervoor om de jonge zaailingen voldoende licht te geven voor een goede ontwikkeling. Het resterende scherm moet voor een gedempt microklimaat zorgen en zodoende de jonge kiemplanten tegen vorst en hitte beschermen. Daarnaast belemmert de schaduw die het scherm werpt een overdadige ontwikkeling van grassen en kruiden, die anders ernstige concurrenten van de jonge kiemplanten kunnen zijn. Het dilemma daarbij is echter dat, naarmate de kiemplanten ouder worden de schaduw die het scherm werpt ook een belemmering vormt voor de verdere ontwikkeling van de kiemplanten. Daarom wordt het scherm met tussenposen van enkele jaren door vellingen steeds ijler gemaakt, om daarmee de kiemplanten steeds meer licht te geven. De kap die uiteindelijk de laatste bomen velt heet de ruiming. Dan rest alleen nog een vlakte met jonge boompjes. In de loop van de volgende jaren worden daarin vervolgens dunningen uitgevoerd.

De totale duur van de verjonging, d.w.z. de periode die verstrijkt tussen de voorbereidingskap en de ruiming, duurt bij een schaduw-verdragende beuk enkele tientallen jaren tot wel 40 jaar. Bij de licht-behoefte eik moet het totale proces van elkaar opvolgende vellingen en de ruiming daarentegen in minder dan 10 jaar plaatsvinden. Bij de verjonging van eiken vindt de eerste velling pas plaats nadat de eikels zijn gevallen, m.a.w. nadat de bezaaiing na een goede mast heeft plaatsgevonden. De kap om de bomen tot meer bloei en zaadvorming aan te zetten, de zogenaamde voorbereidingskap, blijft dus achterwege. De reden daarvoor is dat goede masten met tussenposen van vele jaren plaatsvinden. Daardoor is het risico te groot dat na de voorbereidingskap een goede mast lang uitblijft, waardoor ten gevolge van de toename van het op de bodem toetredende licht alleen maar een weelderigere begroeiing van grassen en kruiden tot ontwikkeling komt. De jonge kiemplanten van de eik die, nadat alsnog een mast heeft plaatsgevonden, onder het scherm opkomen, zijn dan bij voorbaat kansloos. Men wacht dus een goede mast af, waarna direct de bezaaiingskap wordt uitgevoerd. Vanwege de grotere behoefte aan licht van de kiemplanten van de eik moet de eerst volgende velling 1 en ten hoogste 2 jaar na het kiemen van de eikels plaatsvinden. Elke daarop volgende velling vindt met tussenposen van 3 jaar plaats (Bühler, 1922, pg. 218; Tendron, 1983, pg. 58). De uiteindelijke ruiming moet, zoals ik al eerder zei, in minder dan 10 jaar plaatsvinden. Het ijler maken van het scherm gebeurt dus bij de verjonging van eiken in een veel hoger tempo dan bij meer schaduw-verdragende soorten als beuk en zilverden.

De kiemplanten van de eik hebben in het begin van de verjonging veel menselijk ingrijpen nodig om ze te vrijwaren van concurrentie door grassen, kruiden en spontaan opkomende kiemplanten van beuk, haagbeuk linde en iep. Deze boomsoorten verdragen, evenals de beuk veel meer schaduw dan de eik en kunnen kiemplanten van de eik wegconcurreren. Daarom is bij het "natuurlijk verjongen" van eiken veel menselijk ingrijpen nodig<sup>340</sup>.

---

340. Zie Bühler (1922, pg. 218, 295 e.v.), Vanselow (1926, pg. 27), Tangermann (1932), Hess (1937), Turbang (1954), Hesmer (1958, pg. 261), Krahl-Urban (1959, pg. 214), Nüßlein (1978), Klepac (1981), Evans (1982), Tendron (1983, pg. 57-63), Raus (1986), Dengler (1990, pg. 274).



# Bijlage 6

## Het geordend plenteren

In de loop van de 18<sup>de</sup> en 19<sup>de</sup> eeuw ontstaat in Centraal Europa nog een techniek van "natuurlijke verjonging". Deze is al eerder ter sprake is gekomen, nl. de zogenaamde "geregelde" of "geordende" plenter (Mantel, 1990, pg. 361). In het Duits wordt gesproken over "Plenterwald" en in het Frans van "jardinage" (Bühler, 1922, pg. 576; Reed, 1954, pg. 177; Mantel, 1990, pg. 361). Bij het plenteren wordt één, of worden enkele kaprijpe bomen uit het bos gehaald, waarna in het gat in het kronendak spontaan kiemplanten opslaan (Bühler, 1922, pg. 570; Leibundgut, 1984a, pg. 152; 1984b, pg. 90-94; Dengler, 1990, pg. 293 e.v.). Met één ingreep wordt dus hout uit het bos genomen en ontstaan tegelijkertijd de omstandigheden die tot verjonging leiden (Leibundgut, 1984a, pg. 152; Dengler, 1990, pg. 22; Mantel, 1990, pg. 361). De verjonging na de kap wordt daarbij helemaal aan het toeval en de willekeur van de natuur overgelaten (Vanselow, 1957; Dengler, 1990, pg. 22, 259; Mantel, 1990, pg. 295, 361). Bij geordend plenteren is er wel sprake van zorg die zich uit in een zekere ordening bij de kap. Nadat men één of enkele bomen heeft geveld, komt men pas na een bepaalde periode weer op die plek terug om opnieuw hout te kappen. Er wordt dus een vaste omloop gehanteerd voor de plaatsen waar een boom, of een groepje bomen wordt geveld (Cotta, 1865, pg. 147). Doordat op steeds verschillende plaatsen grote bomen worden gekapt en daarop volgend verjonging plaatsvindt, heeft het plenterbos een structuur van door elkaar heen staande bomen van alle leeftijdsklassen. De verschillende soorten staan met verschillende leeftijden in het plenterbos meestal in groepen (dsn. 20-40 meter), of in horsten (dsn. 40-80 meter) bij elkaar.

Men kiest op bepaalde plaatsen voor het plenteren, omdat het bijvoorbeeld in vergelijking met hakhout bepaalde voordelen heeft. Die voordelen zijn dat bij het oogsten van het hout het bos als opstand in stand blijft, zodat het bescherming kan blijven bieden tegen wind, bodemerosie en lawines. Het plentersysteem wordt dan ook vaak in bergen op hellingen toegepast. Het biedt ook steeds bescherming aan de jonge planten, hetgeen in gebieden met een ruig klimaat ervoor zorgt dat het bos dan in stand blijft. Op dergelijke plaatsen lukt dat niet met hakhout, middenbos of opgaande bos, omdat een vorm van kaalkap onderdeel van de bedrijfsvoering is. Daardoor verdwijnt het bosklimaat en treden in ruige klimaten in de kale open vlakte (micro)klimaatomstandigheden op, zoals vorst e.d., die regeneratie uit stobben verhinderen (Cotta, 1865, pg. 145).

Uit historische bronnen blijkt dat het plenteren op analoge wijze is ontstaan als de "Dunkelschlag". Het kwam namelijk voort uit het uitdunnen van het bos. Zo zegt in 1764 Zanthier dat "wirtschaftliche Förster", om niets in het bos verloren te laten gaan een "Durchhauung oder Plenterung" uitvoeren, bestaande uit "Ausziehung oder Ausläuterung" van dor en onderdrukt hout (Zanthier, 1764, ge-

citeerd door Bühler, 1922, pg. 419). In de 18<sup>de</sup> eeuw staan in de Duitstalige literatuur volgens Bühler (1922, pg. 576) veel synoniemen voor het plenteren in de betekenis van uitdunnen en uithakken, zoals: "Ausleutern, Ausleuchten, Ausziehen, Ausplündern, Plündern, Plentern, Pläntern, Plendern, Ausplentern, Durchpläntern, Ausbländern, Lüften, Luftmachen, Plätzighauen, Durchhauung, Nachhauen, Femmeln, Fimmeln". Het begrip "Plenterung" duikt voor het eerst in 1763 op. In 1787 werd het al overal in Duitsland vermeld (Bühler, 1922, pg. 578). In dat geval was nog geen sprake van een geordende plenter, maar eerder van ongeordend, louter uitdunnen. Zo sprak een auteur zich in 1744 nog tegen het plenteren uit, omdat bescherming tegen vee dan niet mogelijk was; een opvatting die ook de al door mij geciteerde forestverordeningen uit de 15<sup>de</sup>, 16<sup>de</sup> en 17<sup>de</sup> eeuw als bezwaar aanvoerden tegen het ongeregelde hakken van hout in de "forestes". Ook Cotta (1865, pg. 147) merkte op dat de bosweide bij plenteren schadelijker is, omdat het jonge hout overal voorkomt. Hartig (1791) noemde in zijn boek waarin hij de "Dunkelschlag" uiteenzet de Dunkelschlag zelf: "Hauung, die man Plenterung nennt" (Hartig, 1791, geciteerd door Bühler, 1922, pg. 421). Pas in de 18<sup>de</sup> eeuw werd het plenteren als een doelgerichte manier van exploitatie naast de "Dunkelschlag" of schermkap toegepast.

Het plenteren wordt vooral beoefend in bossen met soorten die schaduw- of halfschaduw verdragen, zoals gemengde bossen van beuk, fijnspar en zilverden, of bossen waarin voornamelijk fijnspar en zilverden groeien (Vanselow, 1949, pg. 117, 270; Leibundgut, 1984a, pg. 154; 1984b, pg. 92; Dengler, 1990, pg. 294). De meest schaduw-verdragende zilverden heeft het grootste aandeel in de plenterbossen (Bühler, 1922, pg. 591; Dengler, 1990, pg. 295). Eiken laten zich volgens de bosbouwliteratuur niet verjongen met behulp van plenteren. Zij krijgen daarbij te weinig licht (Bühler, 1922, pg. 566). In het geval van het samen voorkomen van eik en beuk zorgen plenter- en schermkap ervoor dat de meer schaduw-verdragende beuk op de voorgrond treedt (Boden, 1931; Seeger, 1938).

Veel auteurs<sup>341</sup> hebben het plenteren opgevat als een moderne analogie van het uitkappen van hout, zoals dat uit historische schriftelijke bronnen vanaf de Middeleeuwen bekend is. Vanwege het ontbreken van enige vorm van planmatige kap noemden zij dat daarom "ongeregelde" plenter. Het verschil tussen het "ongeregelde" plenteren en het "geordende" plenteren is volgens hen, dat bij de ongeregelde plenter alleen het uit het bos halen van brand- en bouwhout om in de eigenbehoefte te voorzien de drijfveer was en niet de zorg van het in stand houden van het bos (Cotta, 1865, pg. 146; Buis, 1985, pg. 429). Bij het geordend plenteren is die zorg er wel.

---

341. Cotta (1865), Bühler (1922), Vanselow (1925, 1926), Meyer (1931, 1941), Hess (1937), Rodenwaldt (1951), Hesmer (1958), Hesmer en Schroeder (1963), Streitz (1967), Fleder (1976), Buis (1985), Dengler (1990), Mantel (1990).

# Bijlage 7

## De femelkap

In de tweede helft van de 19<sup>de</sup> eeuw werd aan de plenter- en schermkap nog een techniek toegevoegd door Gayer (1886, 1895), nl. de femelkap. Deze techniek verenigt als het ware de schermkap en het plenteren in zich (Mayer, 1992, pg. 348). Voor een uitgebreide uiteenzetting verwijs ik naar Dengler (1990, pg. 276-285). Ik ontleen daaraan de hierna volgende gegevens, tenzij ik een andere vermeldt.

De femelkap houdt in dat, net als bij de schermkap, het kronendak doorlatender voor licht wordt gemaakt door een deel van de bomen te kappen. Deze kap gebeurt echter op een onregelmatige manier. De kroonlaag van het bos wordt dan hier en dan daar opener gemaakt, zodat open plekken ter grootte van 20 tot 40 meter (een groep), of van 40 tot 80 meter doorsnede (een horst) ontstaan (Dengler, 1992, pg. 26). In feite is er bij de femelkap sprake van het uitvoeren van een schermkap, d.w.z. het opener maken van het kronendak. Het gebeurt echter niet over een grote aaneengesloten oppervlakte, zoals het geval is bij de schermkap, analogie van het plenteren, pleksgewijze in het bos. Vervolgens worden de verschillende verjongingseenheden concentrisch vergroot en vinden in het kielzog van de uitdijende concentrische cirkels de volgende vellingen plaats en uiteindelijk de ruiming. Op den duur groeien de steeds groter wordende concentrische verjongingseenheden zo naar elkaar toe, totdat op het laatst alle oude bomen zijn geveld en de volgende generatie bomen gevestigd is. In het Frans heet deze methode "jardinage trouée" (Reed, 1954, pg. 180).

Analoog aan de schermkap is deze techniek vooral geschikt voor het verjongen van schaduw-verdragende soorten als zilverden, beuk en fijnspar, maar niet voor de eik (Seeger, 1938; Frank, 1939; Leibeundgut 1984b, pg. 86). Evenals bij de plenter- en de schermkap wordt de eik weggedrukt ten gevolge van de grotere concurrentiekracht van de beuk. Dat gebeurde in gaten in het kronendak ter grootte van 100 á 200 m<sup>2</sup> (Frank, 1939) en zelfs in horsten van tot 1 ha groot. Dat is gebleken in de Spessart bij het mislukken van de horstgewijze aanplant van eiken in de 19<sup>de</sup> eeuw (Vanselow, 1926, pg. 111). Vanuit de randen van de horsten verdrongen jonge opgroeiende beuken op den duur alle jonge eiken in het horst, doordat men de bestrijding van de jonge beuken naliet (Vanselow, 1926, pg. 92-93, 110-111; Endres, 1929a; 1929b; , pg. 214; Boden, 1931). Bij de femelkap, zowel als bij de schermkap vereist de verjonging van de eik dus aanpassingen aan deze technieken die zijn gebaseerd op de grotere lichtbehoefte van deze boomsoort (Vanselow, 1949, pg. 117, 128). Indien eiken worden verjongd d.m.v. de femelkap, lukt dat alleen in zuivere opstanden van eiken. Net als bij de schermkap worden de overstaande bomen versneld geruimd, om de zaailingen van de eik voldoende licht te geven om te overleven en verder op te groeien (Krahl-Urban, 1959, pg. 223; Leibundgut, 1984b, pg. 85-90).

## Bijlage 8

### Soorten bomen en struiken in door grote herbivoren begraasde landschappen

Soorten bomen en struiken die in parkachtige, door grote herbivoren begraasde landschappen voorkomen en zich in struwelen en mantels van bosschages verjongen. De lijst is niet uitputtend, evenmin als de referenties<sup>342</sup>.

---

Acer campestre	Humulus lupulus	Rubus spp.
A. pseudoplatanus	Ilex aquifolium	Salix alba
Berberis vulgaris	Juniperus communis	S. aurita
Betula pendula	Ligustrum vulgare	S. caprea
B. pubescens	Lonicera periclymenum	S. cinerea
Buxus sempervirens	Malus sylvestris	Sambucus nigra
Carpinus betulus	Pinus sylvestris	Sorbus aria
Clematis vitalba	Populus nigra	S. aucuparia
Cornus mas	P. tremula	Taxus baccata
Cornus sanguinea	Prunus avium	Tilia cordata
Corylus avellana	P. padus	T. platyphyllos
Crataegus laevigata	P. spinosa	U. carpinifolia
C. monogyna	Pyrus pyraeaster	U. glabra
Euonymus europaeus	Quercus petraea	U. procera
Fagus sylvatica	Quercus robur	Viburnum lantana
Frangula alnus	Rhamnus catharticus	V. opulus
Fraxinus excelsior	Ribes nigrum	
Heder helix	Rosa spp.	

---

Daarnaast zijn de zomen van struwelen de groeiplaats van enerzijds soorten grassen en kruiden uit graslanden en anderzijds plantensoorten uit bosschages. De zoom- en mantelvegetaties zijn daardoor botanisch de meest diverse delen van bossen en bosschages (Smith, 1980, pg. 369; Hondong *et al.*, 1993, pg. 126-140; Pietzarka en Roloff, 1993).

---

342. De gegevens zijn ontleend aan Salisbury (1918), Adamson (1921; 1932), Tansley (1922), Watt (1924; 1925; 1943a; 1934b), Tüxen (1952), Dierschke (1974), Smith (1980, pg. 380, 318-319, 349, 353), Pott en Hüppe (1991, pg. 289-299), Rodwell (1991, pg. 319-321, 334-361), Kollmann (1992), Oberdorfer (1992, pg. 87-105, 148).

## Bijlage 9

### Enkele soorten kruiden uit de zomen van struwelen en mantels van bosschages.

Enkele soorten kruiden uit de zomen van struwelen en mantels van bossages. De gegevens zijn ontleend aan Müller (1952), Dierschke (1974), Smith (1980, pg. 326).

---

<i>Agrimonia eupatoria</i>	<i>Geranium Sanguineum</i>	<i>Phyteuma spicatum</i>
<i>Ajuga reptans</i>	<i>Geum urbanum</i>	<i>Plantathera bifolia</i>
<i>Anemona nemorosa</i>	<i>Inula conyza</i>	<i>Polygonatum odoratum</i>
<i>Campanula persifolia</i>	<i>Knautia arvensis</i>	<i>Primula veris</i>
<i>C. trachelium</i>	<i>Listera ovata</i>	<i>P. vulgaris</i>
<i>Centaurea nigra</i>	<i>Ophrys insectifera</i>	<i>Sonchus arvensis</i>
<i>C. scabiosa</i>	<i>Orchis militaris</i>	<i>Stellaria holostea</i>
<i>Convallaria majalis</i>	<i>O. purpurea</i>	<i>Viola hirta</i>
<i>Epipactus helleborine</i>	<i>O. simia</i>	
<i>Gentiana lutea</i>	<i>Origanum vulgare</i>	

---

# Bijlage 11

## Bijlage 11

Ligging en enkele abiotische kenmerken van bosreservaten, zoals ze in de publicaties staan weergegeven.

Naam reservaat	Ligging	Bodem	pH-gegevens diep bodem	Gemiddelde jaarlijkse temperatuur	Gemiddelde jaarlijkse neerslag	Hoogte- ligging
La Tillais Gros Fouteau	Frankrijk, Forêt de Fontainebleau, nabij Parijs.	Varieert van "sol brun calcaire" tot "podzol humo ferrugineux", met podzolisering, resulterend in "sols lessivés podzoliques", "sols podzoliques" en "podzols". De laatste twee komen overeen met Nederlandse haarpodzolen.	3,6-4,8		697 mm	135-140 mtr.
Nauenburger Urwald	Noordwest Duitsland, i.z.v. Wilhelmshafen, 53° 24' N.Br. en 7° 58' O.L.	"Gley Humusleien podsolen", met humus-ijzer inspoeling, "Gley Braunerden" in zandgrond en "Gley-pseudogley" in leemgrond.	3,4-4,4	9,2°C	779 mm	7,5-10 mtr.
Hasbrucher Urwald	Noordwest Duitsland, tussen Bremen en Oldenburg.	"Gley Braunerde" en "Gley Pseudogley" in leem tot zwak leemig zand.	Onbekend	9,4°C	720 mm	25-30 mtr.
Sababurg (gegevens ontleend aan Reinherdswald, waarin het is gelegen).	Midden Duitsland, nabij Kassel, 53° 4' N.Br. en 8° 29' O.L.	Leemhoudend en leemig zand.	Onbekend	7-8°C	725-825 mm	350-400 mtr.
Rohrberg (Spessart)	Midden Duitsland, halverwege tussen Aschaffenburg en Würzburg.	"Braunerde" in zwak leemig zand.	Geringe base verzadiging	7-8°C	1000 mm	590-540 mtr.
Priorsteich	Midden Duitsland, zuidelijke Harz, bij Walkenried.	Zand met "Lösslehmauflage".	Onbekend	7°C	850 mm	300 mtr.
Kottenforst	Westelijk Duitsland, nabij Bonn.	Matig tot sterk gevormde "Pseudogley aus Lösslehm". Multi-humus.	3,9-4,2	9,5-10,2°C	660 mm	170 mtr.
Chorbusch	Westelijk Duitsland, Rijnval tussen Keulen en Bonn.	"Parabraunerde in fijnmazig tot 'schluffig-örigen Hochfluslehm" zwak pseudovegleyf. Multi-humus.	3,7-4,3	1,5-3,2°C	100 mm	40 mtr.

Naam reservaat	Ligging	Bodem	pH waarden van bodem	Gemiddelde jaarlijkse temperatuur	Gemiddelde jaarlijkse neerslag	Koogste- ligging
Geldenberg	Westelijk Duitsland, Reichswald bij Kieve, westelijk van Nijmegen, Nederland.	"Podsolige pseudogley. Braunerde in Sandlos". Zeer voedselarme ruwe humusachtige moder tot ruwe humus.	2,7	9,5-10,2°C	780 mm	75 mtr.
Rehsol	Idem.	"Pseudogley Braunerde" met zwak tot matig gevormde "Pseudovergl. In Sandlos. Moder-humus.	2,8-3,0	9,5-10,2°C	780 mm	35 mtr.
Johannser Kogel	Oostelijk Oostenrijk, Vooralpen, nabij Wien.	Matig "frische, rijkere, middel- bis tiefgründige Barunerden".	Onbekend	8-9°C	700-800 mm	170-380 mtr.
Krakovo	Slovenië, nabij de grens van Kroatië.	Onbekend.	Onbekend	Onbekend	Onbekend	150 mtr.
Unterselzer	Zuidwestelijk Duitsland, Zwarte Woud bij Donaueschingen.	"Lehmtonigs, basenreiche Braunerde".	Basenrijk	6,3°C	732 mm	670-730 mtr.
Dalby	Zuid Zweden in de provincie Skania, nabij Lund.	Zware, kalkrijke klei. Ballistische moerse. Mul-humus.	Onbekend	Onbekend	Onbekend	65 mtr.
Vadsåtra	Idem.	Onbekend.	Onbekend	Onbekend	Onbekend	Onbekend
Bos van Biatowieza	Oost Polen, op de grens met Wit- Rusland, ten zuiden van Biatystok. 52° 30' - 52° 57' N. Br. en 23° 30' - 24° 20' O.L.	Leem en leemig zand en graf korrelig zand.	Onbekend	6,0°C	641 mm	140-200 mtr.

# Bijlage 12

## Bijlage 12

Enkele nadere gegevens over de gecticeerde experimenten over de groei van kiempianten. Voor een volledige beschrijving verwijst men naar de genoemde publicaties. De weergegeven jaartijdstaande tabel is op alfabetische volgorde. Bodemtypen zijn letterlijk gecticeerd.

Auteurs	Boomsort	Opzet van het experiment	De wijze waarop schadevrij is gecticeerd	Behandelingen in % daglicht	pH bodem	Type bodem	Indien veldexperiment; gegevens over temp., neerslag en hoogtelegging, voorzover bekend
Aiaoui-Sossé et al. (1989)	Zomerrek	Laboratoriumexperiment. Planten opgegroeid in kas bij 25°C en 16 uur fotoperiode. Planten in potten.	n.v.t.	n.v.t.	Onbekend	Onbekend	n.v.t.
Burscheff en Huss (1964)	Bauk	Veldexperiment. Kiempianten uit beukennoten opgekweekt en aan het einde van de eerste groeiperiode gecoogst.	Jalozeien en nylon netten	100, 76, 42, 24, en 12	5,1	"Lössverwitterungsboden" van humeus zand met veel leem in het nvlendal van de Weser.	Gemidd. jaari. Temp. 6,5 °C
Burscheff en Schmalz (1965a)	Bauk	Veldexperiment met 1-jarige, in een kwakerij (K) opgegroemde en in het wild gecoogste (W) kiempianten. Na 2 groeizozonen onder behandeling te zijn geweest werden ze gecoogst. De experimenten werden uitgevoerd in de boswachterijen Gährenberg en Dransfeld.	Jalozeien	100, 77, 28, 12 en 1	Gährenberg: 4,2; Dransfeld: 6,6	Gährenberg: voedsalame, gehomogeniseerde bodem die oorspronkelijk "Pseudogley-Brannerde" was met plaatselijk beginnende potzoldering. Dransfeld: voedsalike gehomogeniseerde Flendzina.	Gährenberg: gemidd. jaari, temp: 6,5 °C; gemidd. jaari, neerslag: 935 mm; hoogtelegging: 340 mtr. Dransfeld: gemidd. jaari, temp: 8,5 °C; gemidd. jaari, neerslag: 640 mtr; hoogtelegging: 340 mtr.
Brookes et al. (1980)	Zomer- en winterrek	Laboratorium experiment. Planten opgegroeid in omverwarmde kas in het volle daglicht in potten (diam. 25cm).	n.v.t.	100	onbekend	John Innes Seedling compost.	n.v.t.
Hoffmann (1967)	Zomerrek	In wortelkast van 2 meter diep en 1 meter in het vlakant opgegroeid. Gebruikt werden 2-jarige kiempianten uit een kweekrij. Bij het overplanten werd de wortel teruggesneden.	Papier en netten	100 en 20	Duinzand 4,9, leem 6,0 (Hoffmann, 1966).	Mengsel van duinzand en leem in een verhouding van 3:1 (Hoffmann, 1966).	Onbekend.



Auteurs	Boomscoort	Opzet van het experiment	De wijze waarop schade is gereserveerd	Behandelingen in % dichte	pH bodem	Type bodem	Indien veldexperiment; gegevens over temp., neerslag en hoogteafging, voorzover bekend
Hofmann en Engel (1964)	Winterlinde	Veldexperiment. Daarvoor 3-jarige in kwakerij opgevoerde kiemplanten gebruikt. Bij het overplanten een wortelsnede toegepast. Planten opgegroeid in bakken van 3x7x1,5 meter.	Gaas	100, 68, 35, 12 en 1	7,3	2 Delen zand en 1 deel grasaarde.	Onbekend. Experiment uitgevoerd in Eberswalde nabij Berlijn.
Jarvis (1964)	Winterreik	Veldexperiment in potten met een dia. van 20 cm. Kiemplanten uit geplante eikels opgekomen en aan het einde van het eerste groeiseizoen geoogst.	Nylon netten	100, 56, 20 en 10	4,4	"Brown, slightly clayed".	Onbekend
Von Lüpke (1982; 1987)	Winterreik en beuk.	Veldexperiment in het Götingerwald. Uit kwakerij afkomstige twee jaar oude kiemplanten gebruikt. Na 4 jaar, dus op 6-jarige leeftijd en na 8 jaar aan de behandeling te hebben blootgestaan, dus op 10-jarige leeftijd, werden de planten geoogst.	Belendende bomen en de kiemplanten.	100, 45 en 11	4	"Sehr schwache pseudovergleyte Braunerde".	Götingerwald; gemidd. jaartemp. 7,9 °C; gemidd. jaart. neerslag: 680 mm; hoogteafging: 280 meter.
Oosterbaan en Hees (1989)	Winterreik en beuk	Veldexperiment op de Veluwe, midden Nederland. Betreft spontaan opgekomen kiemplanten.	Lichtingen van het kronendak van 100- tot 200 jaar oude eiken.	1. Sterke lichting: 0,4-0,5 bedekking; 2. Zwakke lichting: 0,7 bedekking; 3. onbehandeld: 0,9-1,0 bedekking.	Onbekend.	Zwakke lemige holtpodzol grond.	Onbekend
Ovington en McRae (1960)	Winterreik	Veldexperiment in koolen van 40,5x30,4 cm op 10,1 cm diepte eikels geplant. Na het eerste en het tweede groeiseizoen de planten geoogst.	Nylon netten	36, 83 en 54.	3,9-4,9	Er werden 10 typen bodems gemaakt. Uitgangsmateriaal was minerale grond uit een eikenbos in het Lake District. De bodems waren: deze bodem; enkel sproeijsel van achterenvolgens Picea sitchensensis Lanz Lepidosis of Quercus petraea; strooisel van elk van deze soorten bomen op de minerale bodem en elk van deze strooisels gemengd met mint ale bodem.	Onbekent

Auteurs	Boomsort	Opzet van het experiment	De wijze waarop schaduw is gerealiseerd	Behandelingen in % daglicht	pH bodem	Type bodem	Inclien veldexperiment; gegevens over temp., neerslag en hoogteligging, voorzover bekend
Paice (1974)	Winterlinde	Laboratorium experiment. Planten opgegroeid in potten met een dsn. van 8,75 cm bij een fotoperiode van 16 uur bij 19-21 °C en 8 uur duisternis bij 15-16 °C.	n.v.t.	Laag: 0,18 MJm <sup>-2</sup> d <sup>-1</sup> Medium: 0,65 Hoog: 2,8 Zeer hoog: 4,8 Als indicatie voor de overeenkomst met daglicht in Engeland wordt opgegeven: 0,18 MJm <sup>-2</sup> d <sup>-1</sup> = 10% daglicht (ontleend aan Davis en Pigott (1982).	Onbekend.	John Innes Seedling compost	
Röhrig (1967)	Zomer- en winter- en zomer- en winterlinde.	Boswachterij Gahnenberg in vakken van 2x2 meter en 60 cm hoog. De planten groeiden uit zaad op. Na het tweede groeiseizoen werden ze geoogst.	Jalozieën en netten	100, 78, 24, 8 en 1	4,2	"Schluffiger Lehm"	Gemidd. jaarl. temp. 6,5 °C; Gemidd. jaarl. neerslag: 935 mm; hoogteligging: 340 meter.
Sanderson (1958)	Hazelaar	Kiemplanten opgegroeid in potten. Planten uit noten opgekweekt en na 1 groeiseizoen geoogst. Planten van 1 jaar oud uit een kweekrij verder opgegroeid in ingegraven potten en na respectievelijk 1 en 2 jaar behandeling geoogst.	Haag van beuk (bij planten uit noten opgekweekt) en een noten scherm.	25 en 10	Onbekend	Potgrond	Onbekend
Schwappach (1891)	Eik en beuk	Veldexperiment in het Westerwald bij Göttingen.	Meer of minder uitgedund bos.	Onbekend	Onbekend	Leembodem	Gemidd. jaarl. temp: 14,1 °C; Gemidd. jaarl. neerslag: 870 mm; hoogteligging 360 meter.
Shaw (1974)	Wit-eik	Veldexperiment in reservaat Coed Cymerau in Wales. Uit kweekrij alkomstige 1-jarige planten werden 8 jaar aan behandeling bloot gesteld.	Onbekend	85, 43, 19 en 5	4,2	"Very dark brown loam or moder type".	Coed Cymerau Gemidd. jaarl. temp: 10 °C; Gemidd. jaarl. neerslag: 1900 2000 mm

Auteurs	Boomsort	Opzet van het experiment	De wijze waarop schaduw is gereguleerd	Behandelingen in % dichtteit	pH bodem	Type bodem	hoogtelegging: 150 meter. Indien veldexperiment: gegevens over temp., neerslag en hoogtelegging, voorzover bekend
Suner en Rohrig (1980)	Bauk	Veldexperiment in boswachterij Grüneplan in Nedersaksen. Na volle mast opgekomen klempianten. Klempianten na 3 groeiselzonen geoogst.	Scherm van 152-jarige beuken	49.0-4.6	3.0-3.3	"Podsol-Braunerde"	Grünenplan: Gemidd. jaarl. temp. 8 °C; Gemidd. jaarl. neerslag: 800 mm; hoogtelegging: onbekend.
Ziegenhagen en Kausch (1985)	Zomereik	Veldexperiment. Elkels geplant nabij Born.	Nylon netten	100, 50, 25 en 10	7.0	Gehomogeniseerd	Gemidd. jaarl. temp. 9.5-10 °C; Gemidd. jaarl. neerslag: 660 mm (ontleend aan Wolf, 1988).

# Literatuurreferenties

- Aaris-Sørensen, K. (1980).** Depauperation of the Mammalian Fauna of the Island of Zealand during the Atlantic period. *Videnskabelige Meddelelser fra Dansk Naturhistorisk Forening*, **142**, 131-138.
- Aaris-Sørensen, K., K. Peterson Strand and H. Tauber (1990).** Danish finds of Mammoth (*Mammuthus primigenius* (Blumenbach)), Stratigraphical position, dating and evidence of Late Pleistocene environment. *Danmarks Geologiske Undersøgelse*, **B 14**, (*Geological Survey of Denmark No. 14*), 1-44.
- Abe, S., T. Masaki and T. Nakashizuka (1995).** Factors influencing sapling composition in canopy gaps of a temperate deciduous forest. *Vegetatio*, **120**, 21-32.
- Accetto, M. (1975).** Die Natürliche Verjüngung und Entwicklung der Stieleiche und Hainbuche im Urwald-Reservat Krakovo. *Gozdarski Vestnik*, **33**, 67-85.
- Acker-Stratingh, G. (1844).** *Over eenige Wilde Dieren, welke vroeger in ons Vaderland geleefd hebben (Eene voorlezing, gehouden in het Genootschap ter Bevordering der Natuurkundige Wetenschappen te Groningen)*, Groningen.
- Adamson, R.S. (1921).** The woodlands of Ditcham Park, Hampshire. *Journal of Ecology*, **9**, 114-219.
- Adamson, R.S. (1932).** Notes on the natural regeneration of woodland in Essex. *Journal of Ecology*, **20**, 152-156.
- Addison, W. (1981).** *Portrait of Epping Forest*. Robert Hale, London.
- Ahlén, J. (1975).** Winter habitats of moose and deer in relation to land use in Scandinavia. *Viltrevy*, **9**, 45-192.
- Al, E.J. (1995).** *Natuur in bossen. Ecosysteemvisie Bos*. Rapport IKC Natuurbeheer, nr. 14, Wageningen.
- Alaoui-Sossé, B., C. Parmentier P. Dizengremel and P. Barnola (1994).** Rythmic growth and carbon allocation in *Quercus robur*. 1. Starch and sucrose. *Plant Physiology and Biochemistry*, **32**, 331-339.
- Alsté, H. van (1989).** *Wisenten in Nederland, feit of fictie? Een onderzoek naar het inheemse karakter van de Wisent (Bison bonasus) in Nederland*. Verslag nr. 1052, Vakgroep Natuurbeheer, Landbouwuniversiteit Wageningen.
- Ammann, B., L. Chaix, U. Eicher, S.A. Elias, M-J. Gaillard, W. Hofmann, U. Siegenthaler, K. Tobolski and B. Wilkinson (1984).** Flora, fauna and stable isotopes in Late-Würm deposits at Lobsigensee (Swiss Plateau). In *Climatic Changes on a Yearly to Millennial Basis*. (Ed. by N.-A. Mörner and W. Karlén.). D. Reidel, Dordrecht, 67-73.
- Andel, J. van, and J. P. van den Bergh (1987).** Disturbance of grasslands. Outline of the theme. In *Disturbance in Grasslands. Causes, effects and processes*. (Ed. by J. van Andel, J.P. Bakker and R.W. Snaydon.). Dr.W. Junk Publishers, Dordrecht, 3-13.

- Andersen, S. Th. (1970).** The Relative Pollen Productivity and Pollen Representation of North European Trees, and Correction Factors for Tree pollen Spectra. Determined by Surface Pollen Analyses from Forests. *Danmarks Geologiske Undersøgelse II. Række nr. 96.* (Geological Survey of Denmark. II. Series, No. 96).
- Andersen, S. Th. (1973).** The differential pollen productivity of trees and its significance for the interpretation of a pollen diagram from a forested region. In *Quaternary Plant Ecology. The 14th symposium of the British Ecological Society, University of Cambridge, 28-30 March, 1972* (Ed. by H.J.B. Birks and R.G. West.). 109-115.
- Andersen, S. Th. (1976).** Local and regional vegetational development in eastern Denmark in the Holocene. *Danmarks Geologiske Undersøgelse (Geological Survey of Denmark)*, 5-27.
- Andersen, S. Th. (1989).** Natural and Cultural Landscapes Since the Ice Age. Shown by Pollen Analyses from Small Hollows in a Forested Area in Denmark. *Journal of Danish Archaeology*, 8, 188-199.
- Andersen, S. Th. (1990).** Changes in Agricultural Practices in the Holocene Indicated in a Pollen Diagram from a Small hollow in Denmark. In *The Cultural Landscape. Past, Present and Future.* (Ed. by H.H. Birks, H.J.B. Birks, P.E. Kaland and D. Moe.). Cambridge University Press, Cambridge, 395-407.
- Anderson, J.E. (1991).** A Conceptual Framework for Evaluating and Quantifying Naturalness. *Conservation Biology*, 5, 347-352.
- Anderson, M. C. (1964).** Studies of the woodland light climate. 1. The photographic computation of light conditions. *Journal of Ecology*, 52, 27-41.
- Andersson, F. (1970).** Ecological studies in a Scanian Woodland and Meadow area, Southern Sweden. 1. Vegetational and Environmental Structure. *Opera Botanica. A Societate Botanica. Lundensi Edita*, 27, Gleerup, Lund.
- Andersson, C. (1991).** Distribution of seedlings and saplings of *Quercus robur* in a grazed deciduous forest. *Journal of Vegetation Science*, 2, 279-282.
- Anonymus. (1978).** Führer durch das Naturschutzgebiet Urwald Sababurg. *Hessisches Forstamt, Reinhardshagen.*
- Anonymus (1993).** A programme for nature conservation on Öland; an island in the Baltic. *World Wildlife Fund for Nature (WWF)*, Solna.
- Ashby, K.R. (1959).** Prevention of regeneration of woodland by field mice (*Apodemus sylvaticus* L.) and voles (*Clethrionomys glareolus* Schreber and *Mocrotus agrestis*). *Quarterly Journal of Forestry*, 53, 228-236.
- Aston, T.H. (1958).** The Origins of the manor in England. *Transactions of the Royal Historical Society*, 5th ser. VIII, 59-83.
- Atkinson, M.D. (1992).** Biological flora of the British Isles. No. 175. *Betula pendula* Roth (*B. verrucosa* Ehrh.) and *B. pubescens* Ehrh. *Journal of Ecology*, 80, 837-870.
- Atkinson, T.C., K.R. Briffa, and G.R. Coope (1987).** Seasonal temperatures in Britain during the past 22.000 years, reconstructed using beetle remains. *Nature*, 325, 587-592.
- Aubréville, A. (1938).** *La forêt coloniale. Les forêts de l'Afrique occidentale française.* Annales Académies Sciences Coloniales, (Paris) 9.
- Auguste, P. et M. Patou-Mathis (1994).** L'aurochs au paléolithique. Dans *Aurochs, le retour. Aurochs, vaches et autres bovins de la préhistoire à nos jours.* (Edité par

- L. Bailly et A-S. de Cohën.). Centre Jurassien du Patrimoine, Lons-le-Saunier, 13-26.
- Austad, I. (1990).** Tree Pollarding in Western Norway. In *The Cultural Landscape, Past, Present and Future*. (Ed. by H.H. Birks, H.J.B. Birks, P.E. Kaland and D. Moe). Cambridge University Press, Cambridge, 11-29.
- Baerselman, F. and F. Vera (1995).** *Nature Development, An exploratory study for the construction of ecological networks*. Ministry of Agriculture, Nature Management and Fisheries, The Netherlands, The Hague.
- Bakker, J.P. (1989).** Nature Management by Grazing and Cutting. On the ecological significance of grazing and cutting regimes applied to restore former species-rich grassland communities in the Netherlands. Thesis. *Geobotany*, 14, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Baldock, D. (1989).** Agriculture and Habitat Loss in Europe. *WWF International CAP Discussion Paper* nr. 3.
- Baldock, D., G. Bennett and J. Clark (1993).** *Nature conservation and new directions in the Common Agricultural Policy*. Report for the Ministry of Agriculture, Nature Management and Fisheries, The Netherlands. The Netherlands Institute for European Environmental Policy, London.
- Baldock, D., G. Beaufoy and J. Clark (1994a).** *The Nature of Farming. Traditional low intensity farming and its importance for wildlife*. Institute for European Environmental Policy, London.
- Baldock, D., G. Beaufoy and J. Clark (1994b).** *The Nature of Farming. Low Intensity Farming Systems in Nine European Countries*. The Institute for European Environmental Policy, London; World Wildlife Fund, Gland and Joint Nature Conservation Committee, Petersborough.
- Bannister, P. (1976).** *Introduction to Physiological Plant Ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Bär, J. (1914).** Die Flora des Val Onsernone. *Mitteilungen aus dem botanischen Museum der Universität Zürich*, 59, 223-563.
- Barber, K.E. (1975).** Vegetational history of the New Forest: a preliminary note. *Proceedings Hampshire Field Club and Archaeological Society*, 30, 5-8.
- Baren, B. van, en P. Hilgen (1984).** *Struktur en dynamiek in La Tillaie, een ongestoord beukenbos in het bosgebied van Fontainebleau*. Doctoraalverslag Vakgroep Natuurbeheer (nr. 702) en Vakgroep Bosteelt (nr. 84-14). Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Leersum.
- Barker, G. (1985).** *Prehistoric farming in Europe*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Bartley, D.D., I.P. Jones and R.T. Smith (1990).** Studies in the flandrian vegetational history of the Craven District of Yorkshire: The Lowlands. *Journal of Ecology*, 78, 611-632.
- Beck, O. und D. Götsche (1976).** Untersuchungen über das Konkurrenzverhalten von Edellaubhölzern in Jungbeständen. *Forstarchiv*, 47, 86-91.
- Beck, O.A. (1977).** Die Vogelkirsche (*Prunus avium* L.). Ein Beitrag zur Ökologie und wirtschaftlichen Bedeutung. *Forstarchiv*, 48, 154-158.
- Beck, O.A. (1981).** Plädoyer für eine starke waldbauliche Berücksichtigung der Vogelkirsche. *Allgemeine Forstzeitschrift*, 36, 212-213.
- Becker, B. (1983).** Postglaziale Auwaldentwicklung im mittleren und oberen Maintal anhand dendrochronologischer Untersuchungen subfossiler

- Group. Joint Nature Conservation Committee, Peterborough.
- Dąbrowski, M.J. (1959).** Late-glacial and Holocene history of Białowieża Primeforest. Part I, Biaowieża National Park. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*, **28**, 197-248.
- Dagenbach, H. (1981).** Der Speierling, ein seltener Baum in unseren Wäldern und Obstgärten. *Allgemeine Forstzeitschrift*, **36**, 214-217.
- Dannecker, K. (1955).** Laubwaldbewirtschaftung im Sinne der Plenteridee. *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen*, **106**, 291-302.
- Dansgaard, W., J.W.C. White and S.J. Johnsen (1989).** The abrupt termination of the Younger Dryas climate event. *Nature*, **339**, 532-534.
- Darby, H.C. (1970).** The Clearing of the Woodland in Europe. In *Man's Rôle in Changing the Face of the Earth* (Ed. by W.L. Thoman Jr.). The University of Chicago Press, Chicago, London, 183-216.
- Darby, H.C. (1976 b).** Domesday England. In *A new historical geography of England before 1600* (Ed. by H.C. Darby). Cambridge University Press, Cambridge, 39-74.
- Darlington, A. (1974).** The galls on oak. In *The British oak. Its History and Natural History* (Ed. by M.G. Morris and F.H. Perring). The Botanical Society of the British Isles, E.W. Classey, Berkshire, 298-311.
- Davies, W.J. and C.D. Pigott (1982).** Shade tolerance of forest trees. *National Environment Research Council News*, **7**, 17-18.
- Davis, M.B. (1963).** On the theory of pollen analysis. *American Journal of Science*, **261**, 897-912.
- Davis, M.B. (1967).** Late-glacial climate in northern United States: A comparison of New England and the Great Lakes region. In *Quaternary Ecology* (Ed. by E.J. Cushing and H.E. Wright). Yale University Press, New Haven, 11-43.
- Davis, S.J.M. (1987).** *The Archaeology of Animals*, B.T. Batsford, London.
- Day, S.P. (1991).** Post-glacial vegetational history of the Oxford region. *New Phytologist*, **119**, 445-470.
- Day, S.P. (1993).** Woodland origin and "ancient woodland indicators": a case-study from Sidlings Copse, Oxfordshire UK. *The Holocene*, **3**, 45-53.
- Degerbøl, M. (1964).** Some remarks on Late- and Post-glacial vertebrate fauna and its ecological relations in northern Europe. British Ecological Society Jubilee Symposium. London, 28-30 March 1963. (Ed. by A. Macfadyen and P.J. Newbould). *Journal of Ecology*, **52**, 71-85, *Journal of Animal Ecology*, **33**.
- Degerbøl, M. and B. Fredskild (1970).** *The Urus (Bos primigenius Bojanus) and neolithic domesticated cattle (Bos taurus domesticus Linné) in Denmark. With a revision of Bos-remains from the kitchen middens. Zoölogical and palynological investigations.* Biologiske Skrifter, **17**. Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskap.
- Degerbøl, M. and J. Iversen (1945).** The Bison in Denmark. *Danmarks Geologiske Undersøgelse II. Række Nr. 73 (Geological Survey of Denmark No. 73)*.
- Delcourt, H.R. and P.A. Delcourt (1991).** *Quaternary Ecology. A paleoecological perspective.* Chapman and Hall, London.
- Delcourt, P.A. and H.R. Delcourt (1987).** *Long-Term Forest Dynamics of the Temperate zone.* Springer Verlag, New York.
- De Monté Verloren, J.P.H. en J.E. Spruit (1982).** *Hoofdlijnen uit de ontwikkeling der rechterlijke organisatie in de Noordelijke Nederlanden tot de Bataafse omwenteling.* 6<sup>de</sup> druk, Kluwer, Deventer.

- Dengler, A. (1931).** Aus den Südosteuropäischen Urwäldern II, Die Ergebnisse eine Probeflächenaufnahme im Buchenurwald Albaniens. *Zeitschrift für Forst- und Jagdwesen*, **63**, 20-29.
- Dengler, A. (1935).** *Waldbau auf ökologischer Grundlage*, 2. Auflage. Berlin.
- Dengler, A. (1990).** *Waldbau auf ökologischer Grundlage, Zweiter band. Baumartenwahl, Bestandesbegründung und Bestandespflege*. 6., völlig neu bearbeitete Auflage von E. Röhrig und H.A. Gussone. Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin.
- Dengler, A. (1992).** *Waldbau auf ökologischer Grundlage, Erster Band. Der Wald als Vegetationsform und seine Bedeutung für den Menschen*. 6., völlig neu bearbeitete Auflage von E. Röhrig und H.A. Gussone. Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin.
- Derkman, G.F.M. en H.G.J.M. Koop (1977).** *Structuur en verjonging van een oerbos*. Praktijkverslag Natuurbehoud en Natuurbeheer. Landbouwhogeschool, Wageningen, LH/NG, projectnr. P2, Wageningen.
- Dierschke, H. (1974).** Saumgesellschaften im Vegetations- und Standortsgefälle an Waldrändern. *Scripta Geobotanica*. (Göttingen), **6**, 3-246.
- Dietrich, H., S. Müller und G. Schlenker (1970).** *Urwald von morgen*. Ulmer Verlag, Stuttgart.
- Diez, Chr. (1989).** Der Waldkirschbaum. Porträt einer Baumart. *Wald und Holz*, **70**, 780-795.
- Dimbleby, G.W. (1984).** Anthropogenic changes from neolithic through medieval times. *New Phytologist*, **98**,
- Dister, E. (1980).** *Geobotanische Untersuchungen in der Hessischen Rheinaue als Grundlage für die Naturschutzarbeit*. Dissertation Universität Göttingen.
- Dister, E. (1985).** Zur Struktur und Dynamik alter Hartholzauenwälder (*Quercu-ulmetum* Issl. 24) am nördlichen Oberrhein. *Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Österreich*, **123**, 13-32.
- Dister, E. und A. Drescher (1987).** Zur Struktur, Dynamik und Ökologie lang überschwemmter Hartholzauenwälder an der unteren March (Niederösterreich). *Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie* (Graz 1985), **15**, 295-302.
- Dodd, J.R. and R.J. Stanton Jr. (1990).** *Paleoecology. Concepts and Applications*. Second edition. John Wiley and Sons, New York.
- Doing-Kraft, H. en V. Westhoff (1958).** De plaats van de beuk (*Fagus sylvatica*) in het midden- en west Europese bos. *Jaarboek Nederlandse Dendrologische Vereniging*, **2**, 226-254.
- Dolman, P. and W. Sutherland (1991).** Historical clues to conservation. *New Scientist*, **129**, 40-44.
- Domet, P. (1873).** *Histoire de la forêt de Fontainebleau*. Hachette, Paris, Laffitte reprints, Marseille (1979).
- Dohrenbusch, A. (1987).** Kann die "relative Beleuchtungsstärke" die Lichtverhältnisse im Wald zuverlässig charakterisieren? *Forstarchiv*, **58**, 24-27.
- Dornbusch, P. (1988).** Bestockungsprofile in Dauerbeobachtungsflächen im Biosphärenreservat Mittlere Elbe, D.D.R. *Archiv für Naturschutz und Landschaftsforschung*, **28**, 245-263.
- Drent, R.H. and H.H.T. Prins (1987).** The herbivore as prisoner of its food supply. In *Disturbance in Grasslands. Causes, effects and processes* (Ed. by J. van Andel,



- J.P. Bakker and R.W. Snaydon). Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht, 131-147.
- Duby, G. (1968).** *Rural Economy and Country Life in the Medieval West*. Edward Arnold Publishers. Translated from the French.
- Dupré, S., B. Thiébaud et E. Teissier du Cros (1986).** Morphologie et architecture des jeunes hêtres (*Fagus sylvatica* L.). Influence du milieu, variabilité génétique. *Annales des Sciences Forestières (Paris)*, **43**, 85-102.
- Dzięciolowski, R. (1980).** Impact of Deer browsing upon forest regeneration and undergrowth. *Ekologia Polska*, **28**, 583-599.
- Ebeling, K. (1985).** Die Eiche im naturgemässen Wirtschaftswald. Bericht von der Tagung der Arbeitsgemeinschaft Naturgemässe Waldwirtschaft im Frhrl. *Forst- und Holzwirt*, **21**, 564-567.
- Ebeling, K. und U. Hanstein (1988).** Eichenkulturen unter Kiefernaltholzschirm. *Forst und Holz*, **43**, 463-467.
- Edlin, H.L. (1964).** A modern sylvia or a discourse of forest trees. 9. Limes-Tilia Spp.. *Quarterly Journal of Forestry*, **58**, 135-141.
- Edwards, K.J. (1982).** Man, space and the woodland edge; speculations on the detection and interpretation of human impact in pollen profiles. In *Archaeological Aspects of Woodland Ecology*. (Ed. by M. Bell and S. Limbrey). Symposia of the Association for Environmental Archaeology. No. 2. BAR International Series 146. Oxford, England, 5-22.
- Edwards, K.J. (1983).** Quaternary palynology: consideration of a discipline. *Progress in Physical Geography*, **7**, 113-125.
- Edwards, K.J. (1993).** Models of mid-Holocene forest farming for north-west Europe. In *Climate Change and Human Impact on the Landscape* (Ed. by F.M. Chambers), Chapman & Hall, London, 133-145.
- Edwards, P.J. and M.P. Gillman (1987).** Herbivores and plant succession. In *Colonization, Succession and Stability* (Ed. by A.J. Gray, M.J. Crawley and P.J. Edwards.) Blackwell Scientific Publications, Oxford, 295-314.
- Edwards, K.J. and G.M. MacDonald (1991).** Holocene palynology: II. Human influence and vegetation change. *Progress in Physical Geography*, **15**, 364-391.
- Egler, F.E. (1954).** Vegetation science concepts. I. Initial floristic composition, a factor in old-field vegetation development. *Vegetatio*, **4**, 412-417.
- Eichhorn (1927).** Waldbauliche Erfahrungen in den Hardtwaldungen des unteren Rheintales. *Allgemeine Forst- und Jagdzeitung*, **103**, 169-185.
- Eichwald, E. (1830).** *Naturhistorische Skizze von Lithauen, Volhynien und Podolien in geognostisch-mineralogischer, botanischer und zoölogischer Hinsicht*. Joseph Zawadzki, Wilna.
- Eickstedt, F. von (1959).** Hutten und Hutebuchen; ein Charakteristikum der Rhön. *Allgemeine Forstzeitschrift*, **14**, 126.
- Eijgenraam, F. (1992).** Kalenders van het hout. NRC Handelsblad, 19 maart. Wetenschap en Onderwijs, 1-2.
- Eisenhut, G. (1957).** *Blühen, Früchten und Keimen in der Gattung Tilia*. Dissertation, Universität München, München.
- Ekstam, U. and E. Sjörgen (1973).** Studies on Past and Present Changes in Deciduous Forest Vegetation on Öland. *Zoon*, Uppsala, Suppl. **1**, 123-135.
- Elerie, J.N.H. (1993).** Cultuurhistorie en de ecologie van een veldcomplex op de Hondsrug. In *Landschapsgeschiedenis van de Strubben/Kniphorstbos*. *Archeologische en historisch-ecologische studies van een natuurgebied op de*

- Hondsrug*. (Red. J.N. H. Elerie). Van Dijk en Foorthuis REGIO-Project, Groningen, III, 79-165.
- Ellenberg, H. (1954).** Steppenheide und Waldweide. Ein vegetationskundlicher Beitrag zur Siedlungs- und Landschaftsgeschichte. *Erdkunde*, **8**, 188-194.
- Ellenberg, H. (1986).** *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer Sicht*. Vierte, verbesserte Auflage. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart.
- Ellenberg, H. (1990).** *Bauernhaus und Landschaft in ökologischer und historischer Sicht*. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart.
- Endres, M. (1888).** *Die Waldbenutzung von 13. bis Ende des 18. Jahrhunderts. Ein Beitrag zur Geschichte der Forstpolitik*. Verlag der H. Laupp'schen Buchhandlung, Tübingen.
- Endres, G. (1929a).** Die Eichen des Spessarts. *Forstwissenschaftliches Centralblatt*, **73**, 149-157.
- Endres, G. (1929b).** Die Eichen des Spessarts. II. Die gegenwärtig vorhandenen Eichenbestände. *Forstwissenschaftliches Centralblatt*, **73**, 208-216.
- Endres, G. (1929c).** Die Eichen des Spessarts. III. Preissteigerung während der letzten 100 Jahre. *Forstwissenschaftliches Centralblatt*, **73**, 229-240.
- Endres, G. (1929d).** Die Eichen des Spessarts. IV. Masten. *Forstwissenschaftliches Centralblatt*, **73**, 277-289.
- Endres, G. (1929e).** Die Eichen des Spessarts. VI. Die Pflege. *Forstwissenschaftliches Centralblatt*, **73**, 316-327.
- Erdtman, G. (1931).** The boreal hazel forests and the theory of pollen statistics. *Journal of Ecology* **19**, 158-163.
- Erteld, W. (1963).** Über die Wachstumsentwicklung der Linde. *Archiv für Forstwesen*, **12**, 1152-1158.
- Es, W.A. van (1994a).** Volksverhuizingen en continuïteit. In *Romeinen, Friezen en Franken in het hart van Nederland* (Red. W.A. van Es en W.A.M. Hessing), ROB, Matrijs, Amersfoort, 64-81.
- Es, W.A. van (1994b).** Friezen, Franken en Vikingen. In *Romeinen, Friezen en Franken in het hart van Nederland* (Red. W.A. van Es en W.A.M. Hessing), ROB, Matrijs, Amersfoort, 82-119.
- Escherich, G. (1917).** In den Jagdgründen des Tzaren. 1. Der Wildstand einst und jetzt. Bialowies in deutscher Verwaltung. *Hrsg. v.d. Militärforstverwaltung Bialowies*. Zweites Heft. Berlin, Paul Parey, p. 192-218.
- Escherich, G. (1927).** *Im Urwald*. Verlag von Georg Stilke, Berlin.
- Evans, J. (1982).** Silviculture of oak and beech in northern France; observations and current trends. *Quarterly Journal of Forestry*, **76**, 75-82.
- Evans, J. (1992).** Coppice forestry; an overview. In *Ecology and Management of Coppice Woodland*. (Ed. by G.P. Buckley). Chapman & Hall, London, 18-27.
- Evans, J.G. (1993).** The influence of human communities on the English chalklands from the Mesolithic to the Iron Age: the molluscan evidence. In *Climate Change and Human Impact on the Landscape* (Ed. by G.M. Chambers), Chapman and Hall, London, 147-156..
- Evans, J.G., S. Limbrey and H. Cleere (1975)** (Editors). *The effect of man on the landscape: the Highland Zone*. The Council for British Archaeology. Research Report no. 11.
- Evans, P. (1975).** The intimate relationship: an hypothesis concerning pre-Neolithic land use. In *The effect of man on the landscape: the Highland Zone* (Ed. by J.G.

- Olausson (1994).** Application of modern pollen/land-use relationships to the interpretation of pollen diagrams; reconstructions of land-use history in south Sweden, 3000-0 BP. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **82**, 47-73.
- Gardner, G. (1975).** Light and the growth of ash. In *Light as an Ecological Factor II* (Ed. by G.C. Evans, O. Rackham and R. Bainbridge). Blackwell Scientific Publications, Oxford, 557-563.
- Gayer, K. (1886).** *Der gemischte Wald, seine Begründung und Pflege, insbesondere durch Horst- und Gruppenwirtschaft*. Paul Parey, Berlin.
- Gayer, K. (1895).** *Über den Femelschlagbetrieb und seine Ausgestaltung in Bayern*. Berlin.
- Geel, B. van, S.J.P. Bohncke and H. Dee (1980/1981).** A palaeoecological study of an upper Lateglacial and Holocene sequence from "De Borchert", the Netherlands. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **31**, 367-348.
- Geel B. van, G.R. Coope and T. van der Hammen (1989).** Palaeoecology and stratigraphy of the Lateglacial type section at Usselo (The Netherlands). *Review of Palaeobotany and Palynology*, **60**, 25-129.
- Geerts, G. en H. Heestermans (1995).** Van Dale; groot woordenboek der Nederlandse taal. 12<sup>de</sup> druk. Van Dale Lexicografie, Utrecht, Antwerpen.
- Geiser, R. (1983).** Die Tierwelt der Weidelandschaften. In *Schutz von Trockenbiotopen: Trockenrasen, Triften und Hutungen*. Akademie Für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL), Laufen/Salzach, 55-65.
- Geiser, R. (1992).** Auch ohne Homo sapiens wäre Mitteleuropa von Natur aus eine halboffene Weidelandschaft. Laufener Seminararbeit, Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL), Laufen/Salzach, 2/92, 22-34.
- Genssler, H. (1980).** Naturwaldzellen in Nordrhein-Westfalen. *Nederlands Bosbouw Tijdschrift* **52**, 104-112.
- Genthe, F. (1918).** Die Geschichte des Wisents in Europa, Bialowies in deutscher Verwaltung, Hrsg. v.d. Militärforstverwaltung Bialowies, Drittes Heft. Berlin, Paul Parey, p. 119-140.
- Gilbert, J.M. (1979).** *Hunting and Hunting Reserves in Medieval Scotland*. John Donald Publishers, Edinburgh.
- Gill, R.M.A. (1992a).** A Review of Damage by Mammals in North Temperate Forests: 1. Deer. *Forestry*, **65**, 145-169.
- Gill, R.M.A. (1992b).** A Review of Damage by Mammals in North Temperate Forests: 3. Impact on Trees and Forests. *Forestry*, **65**, 363-388.
- Girling, M.A. en J.R.A. Greig (1977).** Palaeoecological investigations of a site at Hampstead Heath, London. *Nature*, **268**, 45-47.
- Girling, M.A. en J.R.A. Greig (1985).** A First Fossil Record for *Scolytus scolytus* (F.) (Elm Bark Beetle): its Occurrence in Elm Decline Deposits from London and the Implications for Neolithic Elm Disease. *Journal of Archaeological Science*, **12**, 347-351.
- Glavač, V. (1968).** Über Eichen-Hainbuchenwälder Kroatiens. *Feddes Repertorium*, **79**, 115-138.
- Gleason, H.A. (1926).** The individualistic concept of the plant association. *Torrey Botanical Club Bulletin*, **53**, 7-26.
- Godwin, H. (1934a).** Pollen analysis. An outline of the problems and potentialities of the method. Part. I. Technique and interpretation. *New Phytologist*, **33**, 278-305.

- Godwin, H. (1934b).** Pollen analysis. An outline of the problems and potentialities of the method. Part. II. General applications of pollen analysis. *New Phytologist*, **33**, 325-358.
- Godwin, H. (1944).** Neolithic forest clearance. *Nature*, **153**, 511-512.
- Godwin, H. (1975a).** *The History of the British Flora*. 2nd Edition. Cambridge University Press, Cambridge.
- Godwin, H. (1975b).** The history of the natural forests of Britain: establishment, dominance and destruction. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B*, **271**, 47-67.
- Godwin, H. and J. Deacon (1974).** Flandrian history of oak in the British Isles. In *The British Oak. Its History and Natural History* (Ed. by M.G. Morris and F.H. Perring). The Botanical Society of the British Isles. Pendragon Press, Cambridge, 51-61.
- Godwin, H. and P.A. Tallantire (1951).** Studies in the post-glacial history of British vegetation. *Journal of Ecology*, **39**, 285-307.
- Godwin, H. and P.A. Tallantire (1951).** Studies in the Post-Glacial history of British vegetation XII, Hockham Mere, Norfolk. *Journal of Ecology*, **39**, 285-307.
- Göransson, H. (1986).** Man and the Forests of Nemoral Broad-Leaved Trees During the Stone Age. *Striae*, **24**, 143-152.
- Gordon, I.J. (1988).** Facilitation of Red Deer Grazing by Cattle and its Impact on Red Deer Performance. *Journal of Applied Ecology*, **25**, 1-10.
- Gorter, H.P. (1986).** Ruimte voor natuur. Vereniging tot Behoud van Natuurmonumenten in Nederland, s'-Graveland.
- Goriup, P.D., L.A. Batten and J.A. Norton (1991)** (Editors). *The conservation of lowland dry grassland birds in Europe, Proceedings of an international seminar held at the University of Reading, 20-22 March 1991*. Joint Nature Committee, Peterborough.
- Gothe, H. (1949).** Forstmeister Friedrich Jäger und sein Wirken im Forstamt Schlitz. *Forstwissenschaftliches Centralblatt*, **december**, 761-769.
- Götmark, F. (1992).** Naturalness as an Evaluation Criterion in Nature Conservation: A Response to Anderson. *Conservation Biology*, **6**, 455-458.
- Gottwald, H. (1985).** Kirschbaum; ein Klassiker unter den Möbelhölzern. *Holz Aktuell*, **5**, 15-29.
- Gould, S.J. (1965).** Is uniformitarianism necessary? *American Journal of Science*, **263**, 223-228.
- Gradman, R. (1901).** Das mitteleuropäische Landschaftsbild nach seiner geschichtlichen Entwicklung. *Geographische Zeitschrift*, **7**, 361-447.
- Graham, R.W. (1986).** Response of Mammalian Communities to Environmental Changes during the Late Quaternary. In *Community Ecology* (Ed. by J. Diamond and T.J. Case). Harper and Row, New York, 300-313.
- Grand-Mesnil, M.N. (1982).** À propos des réserves biologiques. Questions d'histoire. *Bulletin. Association des Amis de Forêt de Fontainebleau*, **1**, 5-13.
- Graumlich, L.J. (1993).** High resolution pollen analyses provides new perspectives on catastrophic elm decline. *Trends in Ecology and Evolution*, **8**, 387-388.
- Green, B.H. (1989).** Conservation in Cultural Landscapes. In *Conservation for the Twenty-first Century* (Ed. by D. Western and M.C. Pearl). Oxford University Press, Oxford, 182-198.

- Greig, J. (1982).** Past and present lime woods of Europe. In *Archaeological Aspects of Woodland Ecology*. (Ed. by M. Bell and S. Limbrey). Symposia of the Association for Environmental Archaeology. No. 2 BAR International Series 146, Oxford, England, 23-54.
- Greig, J. (1992).** The deforestation of London. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 73, 71-86.
- Greig-Smith, P. (1982).** A.S. Watt, F.R.S.: A biographical note. In *The Plant Community as a Working Mechanism*. (Ed. by E.I. Newman). Special Publication number 1 of the British Ecological Society. Produced as a Tribute to A.S. Watt. Blackwell Scientific Publications, Oxford, 9-10.
- Grigson, C. (1978).** The Late Glacial and Early Flandrian ungulates of England and Wales; an interim review. In *The Effect of Man on the Landscape: The Lowland Zone* (Ed. by S. Limbrey and J.G. Evans). BA Research Report 21, London, 46-56.
- Grime, J.P. (1974).** Vegetation classification by reference to strategies. *Nature*, 250, 26-31.
- Grime, J.P. (1977).** Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *American Naturalist*, 111, 1169-1194.
- Grime, J.P. (1979).** *Plant Strategies and Vegetation Processes*. John Wiley and Sons, Chichester.
- Grimm, E.C. (1988).** Data analysis and display. In *Vegetation History. Section I: Background and Methods*. (Ed. by B. Huntley and T. Webb III). Handbook of Vegetation Science, Vol. 7. Kluwer, Dordrecht, 43-76.
- Groenman-van Waateringe, W. (1968).** The Elm Decline and the First Appearance of *Plantago Major*. *Vegetatio*, 15, 292-296.
- Groenman-van Waateringe, W. (1983).** The early agricultural utilization of the Irish landscape: the last word on the elm decline? In *Landscape Archeology in Ireland* (Ed. by T. Reeves-Smyth and F. Hamond). British Archaeological Reports, Oxford, BS 116, 217-232.
- Groenman-van Waateringe, W. (1988).** Palynologie of plaggen soils on the Veluwe, central Netherlands. In *Man-made Soils* (Ed. by W. Groenman-van Waateringe and M. Robinson). *Symposia of the Association for Environmental Archaeology* No. 6 BAR International Series 410, 55-61.
- Groenman-van Waateringe, W. (1988).** New trends in palynochaeology in Northwest Europe or the frantic search for local pollendata. In *Recent Developments in Environmental Analysis in Old and New World Archaeology* (Ed. by R.E. Webb). BAR International Series 416, Oxford, England.
- Groenman-van Waateringe, W. (1993).** The effects of grazing on the pollen production of grasses. *Vegetation History and Archaeobotany*, 2, 157-162.
- Groot-Bruinderink, G.W.T.A., E. Hazebroek and H. Van der Voet (1994).** Diet and condition of wild boar, *Sus scrofa scrofa*, without supplementary feeding. *Journal of Zoology*, 233, 631-648.
- Gross, H. (1933).** Die Traubeneiche (*Quercus sessiliflora* Salisb.) in Ostpreussen. *Zeitschrift für Forst- und Jagdwesen*, 65, 144-152.
- Grossmann, H. (1927).** *Die Waldweide in der Schweiz*. Promotionsarbeit, Zürich.
- Grubb, P.J. (1977).** The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Reviews*, 52, 107-145.

- Grubb, P.J. (1985).** Plant populations and vegetation in relation to habitat, disturbance and competition: problems of generalization. In *The Population Structure of Vegetation* (Ed. by J. White). Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht, The Netherlands, 595-621.
- Grubb, P.J. (1987).** Global trends in species-richness in terrestrial vegetation: a view from the northern hemisphere. In *Organization of Communities. Past and Present* (Ed. by P.S. Giller). Blackwell Scientific Publications, Oxford, 99-108.
- Grubb, P.J., D. Kelly and J. Mitchley (1982).** The control of relative abundance in communities of herbaceous plants. In *The Plant Community as a Working Mechanism* (Ed. by E.I. Newman). Blackwell Scientific Publications, Oxford, 79-97.
- Guillet, B. et A.M. Robin (1972).** Interprétation de datations par le  $^{14}\text{C}$  d'horizons B<sub>h</sub> de deux podzols humo-ferrugineux, l'un formé sous callune, l'autre sous hêtraie. *Comptes Rendus Academie des Sciences* (Paris), **274**, 2859-2862.
- Gurnell, J. (1993).** Tree Seed Production and Food Conditions for Rodents in an Oak Wood in Southern England. *Forestry*, **66**, 291-315.
- Habets, J. (1891).** *Limburgse wijsdommen. Dorpscosten en gewoonten, bevattende voornamelijk Bank- Laan- en Boschrechten. Oude Vaderlandsche Rechtsbronnen.* Martinus Nijhoff, 's-Gravenhage.
- Hadfield, M. (1974).** The oak and its legends. In *The British Oak. Its History and Natural History* (Ed. by M.G. Morris and F.H. Perring). The Botanical Society of the British Isles, E.W. Classey, Berkshire, 123-129.
- Hammen, Th. van der (1952).** Late-Glacial flora and periglacial phenomena in The Netherlands. *Leidse Geologische Mededelingen*, **17**, 71-184.
- Hampicke, U. (1978).** Agriculture and Conservation. Ecological and Social Aspects. *Agriculture and Environment*, **4**, 25-42.
- Hanby, J.P. en J.D. Bygott (1979).** Population Changes in Lions and other Predators. In *Serengeti. Dynamics of an Ecosystem* (Ed. by A.R.E. Sinclair and M. Norton-Griffiths). The University of Chicago Press, Chicago and London, 249-262.
- Hard, G. (1972).** Wald gegen Driesch. Das Vorrücken des Waldes auf Flächen junger "Sozialbrache". *Bericht zur Deutschen Landeskunde*, **46**, 49-80.
- Hard, G. (1975).** Vegetationsdynamik und Verwaldungsprozesse auf den Brachflächen Mitteleuropas. *Erde*, **106**, 243-276.
- Hard, G. (1976).** Vegetationsentwicklung auf Brachflächen. In *Brachflächen in der Landschaft* (Hrsg. von E. Bierhals, L. Gehle, G. Hard und W. Nohl). KTBL-Schriften-Vertrieb im Landwirtschaftsverlag, Münster-Hiltrup, KTBL-Schrift, **195**, 243-276.
- Harding, P.T. and F. Rose (1986).** *Pasture-woodlands in Lowland Britain. A review of their importance for wildlife Conservation.* Natural Environment Research Council. Institute of Terrestrial Ecology, Huntingdon.
- Harmer, R. (1990).** Relation of shoot growth phases in seedling oak to development of the tap root, lateral roots and fine root tips. *New Phytologist*, **115**, 23-27.
- Harmer, R. (1994a).** Natural Regeneration of Broadleaved Trees in Britain. I. Historical Aspects. *Forestry*, **67**, 179-188.
- Harmer, R. (1994b).** Natural Regeneration of Broadleaved Trees in Britain. 2. Seed Production and Predation. *Forestry*, **67**, 275-286.

- Harmer, R. (1995).** Natural Regeneration of Broadleaved Trees in Britain. 3. Germination and Establishment. *Forestry*, **68**, 1-9.
- Harris, E and J. Harris (1991).** *Wildlife Conservation in Managed Woodlands and Forests*. Basil Blackwell, Oxford.
- Hart, G.E. (1966).** *Royal Forest. A History of Dean's Woods as Producers of Timber*. Clarendon Press, Oxford.
- Hartig, G.L. (1791).** *Anweisung zur Holzzucht für Förster*. Marburg.
- Hausrath, H. (1898).** *Forstgeschichte der rechtsrheinischen Theile des ehemaligen Bisthums Speyer*. Verlag von Julius Springer, Berlin.
- Hausrath, H. (1928).** Beiträge zur Geschichte des Nieder- und Mittelwaldes in Deutschland. *Allgemeine Forst- und Jagdzeitung*, **104**, 345-348.
- Hausrath, H. (1982).** *Geschichte des deutschen Waldbaues. Von seinen Anfängen bis 1850*. Hochschulverlag Freiburg (Breisgau).
- Hedemann, O. (1939).** *L'histoire de la Forêt de Bialowieza (jusqu'à 1798)*. (Franse samenvatting) Wiktor Hartman, Warszawa.
- Helmer, W., G. Litjens en W. Overmars (1995).** Levende natuur in een nieuw cultuurlandschap. *De Levende Natuur*, **96**, 182-187.
- Heptner, V.G., A.A. Nasimovic und A.G. Bannikov (1966a).** Gattung Bison H. Smith 1827, Wisente. In *Die Säugetiere der Sowjetunion. Band 1. Paarhufer und Unpaarhufer* (Hrsg. von V.G. Heptner und N.P. Naumov.). Gustav Fischer Verlag, Jena, p. 486-522.
- Heptner, V.G., A.A. Nasimovic und A.G. Bannikov (1966b).** Auerochse, Urrind Bos (*Bos primigenius* Bojanus 1827. In *Die Säugetiere der Sowjetunion. Band I. Paarhufer und Unpaarhufer* (Hrsg. von V.G. Heptner und N.P. Naumov.). Gustav Fischer Verlag, Jena, p. 474-482.
- Herckenrath, C.R.C. en A. Dory (1990).** *Wolters' Woordenboek Frans-Nederlands*. 16e druk. Wolters Noordhoff, Groningen.
- Herrera, C.M. (1984).** Seed dispersal and fitness determinants in wild roses. Combined effects of hawthorn, birds, mice, and browsing ungulates. *Oecologia*, **63**, 386-393.
- Herrmann, H. (1915).** Die Eichelmastnutzung einst und jetzt. *Forstwissenschaftliches Centralblatt*, **37**, 51-60.
- Hesmer, H. (1930).** Zur Frage des Aufbaues und der Verjüngung europäischer Urwälder. *Forstarchiv*, **6**, 265-274.
- Hesmer, H. (1932).** Die Entwicklung der Wälder des nordwestdeutschen Flachlandes. *Zeitschrift für Forst- und Jagdwesen*, **64**, 577-607.
- Hesmer, H. (1958).** *Wald- und Forstwirtschaft in Nordrhein-Westfalen.*, Hannover.
- Hesmer, H. (1960).** Unterbauversuche mit Winterlinde, Buche und Hainbuche in verschiedenen Verbänden unter Stieleichenstangenholz. *Forstarchiv*, **31**, 185-192.
- Hesmer, H. (1966).** Ökologisches und waldbauliches Verhalten der Winterlinde. *Landwirtschaft- Angewandte Wissenschaft*, **123**, 17-19.
- Hesmer, H. und K-H. Günther (1966).** Kulturversuche und Aufforstungserfahrungen auf Pseudogleyböden des Kottenforstes. *Forstarchiv*, **37**, 1-26.
- Hesmer, H. und F-G . Schroeder (1963).** *Waldzusammensetzung und Waldbehandlung im Niedersächsischen Tiefland westlich der Weser und in der Münsterschen Bucht bis zum Ende des 18 Jahrhunderts. Forstgeschichtlicher Beitrag zur Klärung der*

- natürlichen Holzartenzusammensetzung und ihrer künstlichen Veränderungen bis in die frühe Waldbauzeit. Decheniana, Beiheft, **11**, 1-304.
- Hess, E. (1937).** Die Bewirtschaftung der Eichenwälder von Blois in Frankreich. *Sweizerische Zeitschrift für Forstwesen*, **88**, 91-100.
- Heukels, H. en R. van der Meijden (1983).** *Flora van Nederland*. Wolters-Noordhoff, Groningen.
- Heybroek, H.M. (1984).** Bosbeheer ten behoeve van natuurwaarden. *Nederlands Bosbouw tijdschrift*, **56**, 229-239.
- Heymann, P. und H. Dautzenberg (1988).** Wildapfel und Wildbirne. *Forst und Holz*, **43**, 483-486.
- Hilf, R.B. (1938).** *Wald und Weidwerk in Geschichte und Gegenwart. Erster Teil. Der Wald*. Akademische Verlagsgesellschaft Athenaion, Potsdam.
- Hill, S.D. (1985).** *Influence of large herbivores on small rodents in the New Forest, Hampshire*. Ph.D. thesis, University of Southampton.
- Hill, M.O., D.F. Evans and S.A. Bell (1992).** Long-term effects of excluding sheep from hill pastures in North Wales. *Journal of Ecology*, **80**, 1-13.
- Hillegers, H. (1994).** "Op de bres voor de jeneverbes". Herintroductie van de jeneverbes in Zuid-Limburg. *Natuurhistorisch Maandblad*, **83**, 175-178.
- Hillegers, H. en M. Lejeune (1994).** Herstel biologische diversiteit op de St. Pietersberg. *Natuurhistorisch Maandblad*, **183**, 179-188.
- Hobe, J.H. von (1805).** *Freymüthige Gedanken über verschiedene Fehler bey dem Forsthaushalt, insbesondere über die Viehude in den Holzungen, deren Abstellung und Einschränkung*. Thal-Ehrenbreitstein, in der Gehraschen Hofbuchhandlung.
- Hocker, R. (1979).** Die Winterlinde im Kottenforst. *Allgemeine Forstzeitschrift*, **34**, 842-844.
- Hoffmann, C. (1895).** Über den Eichenschälwald-Betrieb in Bosniën. *Österreichische Vierteljahres-Schrift für Forstwesen*, **3**, 226-234.
- Hoffmann, G. (1966).** Verlauf der Tiefendurchwurzelung und Feinwurzelbildung bei einigen Baumarten. *Archiv für Forstwesen*, **15**, 825-856.
- Hoffmann, G. (1967).** Wurzel- und Sprosswachstumsperiodik der Jungpflanzen von *Quercus robur* L. im Freiland und unter Schattenbelastung. *Archiv für Forstwesen*, **16**, 745-749
- Hofmann, R.R. (1973).** *The Ruminant Stomach: Stomach Structure and Feeding Habits of East African Game Ruminants*. East African Literature Bureau, Nairobi, Kenya.
- Hofmann, R.R. (1976).** Zur adaptiven Differenzierung der Wiederkäuer: Untersuchungsergebnisse auf der Basis der vergleichenden funktionellen Anatomie des Verdauungstrakts. *Praktische Tierärztl*, **57**, 351-358.
- Hofmann, R.R. (1985).** Digestive Physiology of the Deer. Their Morphophysiological Specialisation and Adaptation. *The Royal Society of New Zealand Bulletin*, **22**, 393-407.
- Hofmann, R.R. (1989).** Evolutionary steps of ecophysiological adaptation and diversification of ruminants: a comparative view of their digestive system. *Oecologia*, **78**, 443-457.
- Holeksa, J. (1993).** Gap size differentiation and the area of forest reserve. In *European Forest Reserves. Proceedings of the European Forest Reserves Workshop 6-8 May 1992, Wageningen, The Netherlands*. (Ed. by M.E.A.



- Broekmeyer, W. Vos and H. Koop). Pudoc Scientific Publishers, Wageningen, 159-165.
- Holmes, G.D. (1975).** History of forestry and forest management. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B*, 271, 69-80.
- Holmes, W. (1989).** *Grass. Its production and utilization*. Second edition. The British Grassland Society by Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Hondong, H., S. Langner und T. Coch (1993).** *Untersuchungen zum Naturschutz an Waldrändern*. Bristol-Schriftenreihe, Band 2, Bristol-Stiftung, Ruth und Herbert UHL - Forschungsstelle für Natur- und Umweltschutz.
- Horn, H.S. (1975).** Forest succession. *Scientific American*, 232, 90-98
- Horton, A., D.H. Keen, M.H. Field, J.E. Robinson, G.R. Coope, A.P. Currant, D.K. Graham, C.P. Green, and L.M. Phillips (1992).** The Hoxnian Interglacial deposits at Woodston, Petersborough. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B*, 338, 131-164.
- Hötker, H. (1991)** (Editor). *Waders Breeding on Wet Grasslands*. Wader Study Group Bulletin Number 61, Supplement April. Joint Nature Conservation Committee, Peterborough.
- Housley, R.A. (1991).** AMS dates from the Late Glacial and early Postglacial in north-west Europe: a review. In *The Late Glacial in north-west Europe: human adaptation and environmental change at the end of the Pleistocene* (Ed. by N. Barton, A.J. Roberts and D.A. Roe). CBA Research Report no. 77, Oxford, 25-39.
- Huault, M.F (1976).** La végétation au Pléistocène supérieur et au début de l'Holocène dans le Nord. Dans *La Préhistoire Française. Tome 1. Les civilisations paléolithiques et mésolithiques de la France* (Edité par H. de Lumley). CNRS, Paris, 539-541.
- Hullu, P.C. de (1995).** Natuurontwikkeling bij Staatsbosbeheer. *De Levende Natuur*, 5, 141-147.
- Huntley, B. (1986).** European Post-glacial Vegetation History: a New Perspective. In *Acta XIX Congressus Internationalis Ornithologici (Vol. I)* (Ed. by H. Ouellet). Natural Museum of Natural Sciences, University of Ottawa Press, 1061-1077.
- Huntley, B. (1988).** Europe. Vegetation History. In *Vegetation History. Section III: Glacial and holocene vegetation history -20 ky to present*. (Ed. by B. Huntley and T. Webb III). Handbook of Vegetation science, Vol. 7. Kluwer, Dordrecht, 341-382.
- Huntley, B. (1989).** Historical lessons for the future. In *The Scientific Management of Temperate Communities for Conservation* (Ed. by I.F. Spellenberg, F.B. Goldsmith and M.G. Morris). Blackwell Scientific Publications, Oxford, 473-503.
- Huntley, B. and H.J.B. Birks (1983).** *An atlas of past and present pollen maps of Europe: 0-13.000 years ago*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Huntley, B. and T. Webb III (1989).** Migration: species' response to climatic variations caused by changes in the earth's orbit. *Journal of Biogeography*, 16, 5-19.
- Huss, J. und A. Stephani (1978).** Lassen sich angekommene Buchennaturverjüngungen durch frühzeitige Auflichtung, durch Düngung oder Unkrautbeämpfung rascher aus der Gefahrenzone bringen? *Allgemeine Forst- und Jagdzeitung*, 149, 133-145.

- Huston, M. (1979). A general hypothesis of species diversity. *American Naturalist*, 113, 81-101.
- Hyde, H.A. and D.A. Williams (1945). Pollen of lime (*Tilia* spp.) *Nature*, 155, 457.
- Hytteborn, H. (1986). Methods of forest dynamics research. In *Forest dynamics research in Western and Central Europe*. (Ed. by I. Fanta.) Pudoc, Wageningen, 17-31.
- Iversen, J. (1941). Land Occupation in Denmark's Stone Age. A Pollen-Analytical Study of the Influence of Farmer Culture on the Vegetational Development. *Danmarks Geologiske Undersøgelse, II. Raekke nr. 66*. (Geological Survey of Denmark No. 66).
- Iversen, J. (1954). The Late-Glacial Flora of Denmark and its Relation to Climate and Soil. *Danmarks Geologiske Undersøgelse, 2, 80* (Geological Survey of Denmark No. 80), 87-119.
- Iversen, J. (1956). Forest Clearance in the Stone Age. *Scientific American*, 194, 36-41.
- Iversen, J. (1958). Pollenanalytischer Nachweis des Reliktencharacters eines Jütischen-Mischwaldes. *Veröffentlichungen des Geobotanischen Instituts Rübel, Zurich, 33*, 137-144.
- Iversen, J. (1960). Problems of the Early Post-Glacial Forest Development in Denmark. *Danmarks Geologiske Undersøgelse, IV. Raekke Bd. 4, nr 3* (Geological Survey of Denmark. IV Series Vol. 4 No. 3).
- Iversen, J. (1973). The Development of Denmark's Nature since the Last Glacial. *Danmarks Geologiske Undersøgelse, V. Raekke nr. 7-c* (Geological Survey of Denmark. V. Series No. 7-c).
- Jacobi, R.M. (1978). Population and landscape in Mesolithic lowland Britain. In *The Effect of Man on the Landscape: The Lowland Zone* (Ed. by S. Limbrey and J.G. Evans). CBA Research Report 21, London, 75-85.
- Jacobson jr., G.L. and R.H.W. Bradshaw (1981). The selection of sites for paleo-vegetational studies. *Quaternary Research*, 16, 80-96.
- Jahn, G. (1984). Eichenmischwälder in Nordwestdeutschland: naturnah oder antropogen? *Phytocoenologia*, 12, 363-372.
- Jahn, G. (1987). Zur Frage der Eichenmischwaldgesellschaften in nordwestdeutschen Flachland. *Forstarchiv*, 58, 154-163 und 194-200.
- Jahn, G. (1991). Temperate deciduous forests of Europe. In *Temperate Deciduous Forests* (Ed. by E. Röhrig and B. Ulrich.). *Ecosystems of the World*, 7. Elsevier, Amsterdam, 377-503.
- Jahn, G. und G. Raben (1982). Über den Einfluss der Bewirtschaftung auf Struktur und Dynamik der Wälder. In *Struktur und Dynamik von Wäldern* (Hrsg. von H. Dierschke). *Berichte der Internationale Symposium der Internationalen Verein für Vegetationskunde*, J. Cramer, Valduz., 717-734.
- Jakucs, P. (1959). Mikroklimaverhältnisse der Flaumeichen-Buschwälder in Ungarn. *Acta Agronomica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 9, 209-236.
- Jakucs, P. (1961). Die Flaumeichen-Buschwälder in der Tschechoslowakei. *Veröffentlichungen. Geobotanisches Institut Eidgenössische Technische Hochschule Stiftung Rübel in Zürich*, 36, 91-118.
- Jakucs, P. (1969). Die Sprosskolonien und ihre Bedeutung in der dynamischen Vegetationsentwicklung. (Polycormonsukzession). *Acta Botanica Croatica* (Zagreb), 28, 161-170.
- Jakucs, P. (1972). *Dynamische Verbindung der Wälder und Rasen. Quantitative und*

*qualitative Untersuchungen über die synökologischen, phytozöologischen und strukturellen Verhältnisse der Waldsäume*. Akadémica Kiadóndung Verlag der Ungarische Akademie der Wissenschaften, Budapest.

- Jakucs, P. und A. Jurko (1967)**. *Quercu-petraeae Carpinetum Waldsteinietosum*. Eine neue Subassoziation aus dem Slowakischen und Ungarischen Karstgebiet. *Biologia (Bratislava)*, **22**, 321-335.
- Janis, C. (1975)**. The evolutionary strategy of the equidae and the origins of rumen and digestion. *Evolution*, **30**, 757-774.
- Jansen, J.C.G.M. en W. van de Westeringh (1983)**. Dat ging over zijn hout. Overmatig gebruik van bossen in het zuiden van Limburg van de Hoge Middeleeuwen tot in de 20ste eeuw. In *Studies over de sociaal-economische geschiedenis van Limburg*. Jaarboek van het Sociaal Historisch Centrum voor Limburg, Van Gorcum, Assen, 1983, **28**, 19-63.
- Janssen, C.R. (1973)**. Local and regional pollen deposition. In *Quaternary Plant Ecology. 14th Symposium of the British Ecological Society, University of Cambridge, 28-30 March, 1972* (Ed. by H.J.B. Birks and R.G. West.), 31-42.
- Janssen, C.R. (1974)**. *Verkenningen in de Palynologie*. Oosthoek, Scheltema & Holkema, Utrecht.
- Janssen, C.R. (1981)**. On the reconstruction of past vegetations by pollenanalysis; a review. In *Proceedings of the IVth International Palynological Conference, Lucknow, C84*, 197-210.
- Jarman, P.J. and A.R.E. Sinclair (1979)**. Feeding Strategy and the Pattern and Resource Partitioning in Ungulates. In *Serengeti. Dynamics of an Ecosystem* (Ed. by A.R.E. Sinclair and M. Norton-Griffiths). The University of Chicago Press, Chicago and London, 130-163.
- Jarvis, P.G. (1963)**. The effects of acorn size and provenance on the growth of seedlings of Sessile Oak. *Quarterly Journal of Forestry*, **52**, 545-571.
- Jarvis, P.G. (1964)**. The adaptability to light intensity of seedlings of *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. *Journal of Ecology*, **52**, 545-571.
- Jedrzejewska, B., H. Okarma, W. Jedrzejewski and L. Milkowski (1994)**. Effects of exploitation and protection on forest structure, ungulate density and wolf predation in Bialowieza Primeval Forest, Poland. *Journal of Applied Ecology*, **31**, 664-676.
- Jenik, J. (1986)**. Forest succession: theoretical concepts. In *Forest dynamics research in Western and Central Europe* (Ed. by J. Fanta). Pudoc, Wageningen, 7-16.
- Jennersten, O., J. Loman, A.P. Møller, J. Robertson and B. Widén (1992)**. Conservation Biology in Agricultural Habitat Islands. In *Ecological Principles of Nature Conservation* (Ed. by L. Hansson). Elsevier Applied Science, London, 394-424.
- Jensen, T.S. (1985)**. Seed - seed predator interactions of European beech, *Fagus sylvatica* and forest rodents, *Clethrionomys glareolus* and *Apodemus flavicollis*. *Oikos*, **44**, 149-156.
- Jonassen, H. (1950)**. Recent pollen sedimentation and Jutland heath diagrams. *Dansk Botanisk Arkiv, Dansk Botanisk Forening*, **13**, 7
- Jones, E.W. (1945)**. The structure and reproduction of the virgin forest of the North Temperate Zone. *New Phytologist*, **44** 130-148.
- Jones, E.W. (1959)**. Biological Flora of the British Isles, *Quercus* L. *Journal of Ecology*, **47**, 169-222.

- Jonsson, L. (1993).** *Vogels van Europa, Noord-Afrika en het Midden-Oosten*. Derde druk. Tirion, Baarn.
- Kahlke, H.D. (1994).** *Die Eiszeit*. Urania-Verlag Leipzig, Jena, Berlin.
- Kalis, A.J. (1983).** Die menschliche Beeinflussung der Vegetationsverhältnisse auf der Aldenhovener Platte (Rheinland) während der vergangenen 2.000 Jahre. Archäologie in den Rheinischen Lössböden. *Beiträge zur Siedlungsgeschichte im Rheinland, Sonderdruck*, 331-345.
- Kalis, A.J. (1988).** Zur Umwelt des frühneolithischen Menschen: ein Beitrag der Pollenanalyse. Der Prähistorische Mensch und seine Umwelt. *Festschrift für Udelgard Körber-Grohne. Forschungen und Berichte zur Vor- und Frühgeschichte in Baden-Württemberg*, 31 Stuttgart, 125-137.
- Kalis, A.J. und J. Meurers-Balke (1988).** Wirkungen neolithischer Wirtschaftsweisen in Pollendiagrammen. *Archäologische Informationen*, 11, 39-53.
- Kalis, A.J. and A. Zimmermann (1988).** An integrative model for the use of different landscapes in Linearbandkeramik times. In *Conceptual Issues in Environmental Archeology* (Ed. by L. Bintliff, D.A. Davidson and E.G. Grant). Edinburgh University Press, 145-152.
- Kalis, A.J. und F.P.M. Bunnik (1990).** Holozäne Vegetationsgeschichte in der westlichen niederrheinischen Bucht. In *Rheingeschichte zwischen Mosel und Maas* (Hrs. W. Schirmer). Dengna Führer, 1, 266-272.
- Karcev, G. (1903).** *Beloveskaja Pusca*. Petersburg.
- Kaspers, H. (1957).** *Comitatus nemoris. Die Waldgrafschaft zwischen Maas und Rhein*. Beiträge zur Geschichte des Dürener Landes, Band 7, Düren und Aachen.
- Kausch von Schmeling, W. (1985).** Der Europäische Kirschbaum. Geschichte und Gegenwart. *Holz Aktuell*, 5, 7-13.
- Keiper, J. (1916).** Die Linde im Pfälzerwald und den übrigen Waldgebieten der Pfalz. *Forstwissenschaftliches Centralblatt*, 38, 222-237.
- Kerner, A. (1929).** *Das Pflanzenleben der Donauländer*. 2. (anastatische) Auflage, F. Vierhapper, Innsbruck.
- Kingsland, S.E. (1991).** Foundational Papers. Defining Ecology as a Science. In *Foundations of Ecology* (Ed. by L. Real and J.H. Brown). Classic Papers with commentaries. The University of Chicago Press, Chicago, London, 1-13.
- Kingsolver, J.G. and R.T. Pain (1991).** Conversational Biology and Ecological Debate. In *Foundations of Ecology* (Ed. by L. Real and J.H. Brown). Classic Papers with commentaries. The University of Chicago Press, Chicago, London, 309-317.
- Kinnaird, J.W. (1974).** Effect of site conditions on the regeneration of birch (*Betula pendula* Roth. and *B. pubescens* Ehrh.). *Journal of Ecology*, 62, 467-472.
- Kirchner, O. von, E. Loew, C. Schröter etc. (1908 und später).** Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas. Stuttgart.
- Klapp, E. (1971).** *Wiesen und Weiden. Eine Grünlandlehre*. Verlag Paul Parey. Berlin/Hamburg.
- Klein, J.P., B. Pont, J.M. Faton and P. Knibiely (1993).** The network of river system nature reserves in France and the preservation of alluvial forests. In *European Forest Reserves. Proceedings of the European Forest Reserves Workshop 6-8 May 1992, Wageningen, The Netherlands*. (Ed. by M.E.A. Broekmeyer, W. Vos en H. Koop.) Pudoc Scientific Publishers, Wageningen, pp. 91-96.

- geobotanische Forschungsinstitut Rübel in Zürich, für das Jahr 1934, 13, 143-147.
- Lüpke, B.V. von (1982).** Versuche zur Einbringung von Lärche und Eiche in Buchenbestände. *Schriften aus der Forstlichen Fakultät der Universität Göttingen und der Niedersächsischen Forstlichen Versuchsanstalt*, 74.
- Lüpke, B.V. von (1987).** Einflüsse von Altholzüberschirmung und Bodenvegetation auf das Wachstum junger Buchen und Eichen. *Forstarchiv*, 58, 18-24.
- Lüpke, B.V. von (1989).** Die Esche; wertvolle Baum im Buchenwald. *Allgemeine Forstzeitschrift*, 44, 1040-1042.
- Lutgerink, R.H.P., Ch.A. Swertz and C.R. Janssen (1989).** Regional pollen assemblages versus landscape regions in the monts du Forez, Massif Central, France. *Pollen et Spores*, 31, 45-60.
- Lyr, H., G. Hoffmann und W. Engel (1965).** Über den Einfluss unterschiedlicher Beschattung auf die Stoffproduktion von Jungpflanzen einiger Waldbäume (II. Mitteilung). *Flora (Jena)*, 155, 305-330.
- Maarel, E. van der (1971).** Plant species diversity in relation to management. In *The Scientific Management of Animal and Plant Communities for Conservation* (Ed. by E. Duffey and A.S. Watt). Symposia of the British Ecological Society, 11, 45-63.
- Madsen, P. (1994).** Growth and Survival of *Fagus sylvatica* Seedlings in Relation to Light Intensity and Soil Water Content. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 9, 316-322.
- Madsen, P. (1995).** Effects of soil water content, fertilization, light, weed competition and seedbed type on natural regeneration of beech (*Fagus sylvatica*). *Forest Ecology and Management*, 72, 251-264.
- Malmer, N., L. Lindgren and S. Persson (1978).** Vegetational succession in a south-swedish deciduous wood. *Vegetatio*, 36, 17-29.
- Mannion, A.M. (1992).** *Global Environmental Change. A Natural and Cultural Environmental History*. Longman Scientific & Technical. Essex.
- Mantel, K. (1968).** Die Anfänge der Waldpflege und Forstkultur im Mittelalter unter der Einwirkung der lokalen Waldordnung in Deutschland. *Forstwissenschaftliches Centralblatt*, 67, 75-100.
- Mantel, K. (1980).** *Forstgeschichte des 16. Jahrhunderts unter dem Einfluß der Forstordnungen und Noe Meurers*. Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin.
- Mantel, K. (1990).** *Wald und Forst in der Geschichte*. Verlag M. und H. Schaper, Alfeld-Hannover.
- Manten, A.A. (1967).** Lennaert von Post and the foundations of modern palynology. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 1, 11-22.
- Mantyk, A. (1957).** Mehr Beachtung unseren Linden! *Forst- und Jagdzeitung*, 7, 84-86.
- Markgraf, F. (1927).** An den Grenzen des Mittelmeergebiets. *Feddes Repertorium*, Beih, 45.
- Markgraf, F. (1931).** Aus den südosteuropäischen Urwäldern. *Forst- und Jagdwesen*, 63, 1-19.
- Markgraf, F. und A. Dengler (1931).** Aus den südeuropäischen Urwälder. *Zeitschrift für Forst- und Jagdwesen*, 58
- Markgraf, F. und A. Dengler (1931).** Aus den Wäldern Albaniens. *Zeitschrift für Forst- und Jagdwesen*, 63, 1-31.

- Mattingly (1986).** *Tacitus. The Agricola and the Germania.* Translated with an introduction by H. Mattingly, translation revised by S.A. Handford. Penguin Classics, Harmondsworth.
- Matuszkiewicz, A. (1977).** Der Thermophile Eichenwald in NO-Polen als anthropo-zoogene Gesellschaft. In *Vegetation und Fauna. Berichte der Internationalen Symposien der Internationalen Verein für Vegetationskunde.* (Hrsg. von Reinhold Tüxen). J. Cramer, Valduz, p. 527-540.
- Mauve, K. (1931).** Ueber Bestandesaufbau, Zuwachsverhältnisse und Verjüngung im galizischen Karpaten Urwald. *Mitteilungen aus Forstwirtschaft und Forstwissenschaft, 2,* 257-311.
- May, H. (1981).** Die 10 ökologischen Wald-Wild-Geboten für naturnahen Waldbau und naturnahe Jagdwirtschaft. Waldbau-Institut. Universität für Bodenkultur, Wien.
- May, T. (1993).** Beeinflussten Grosssäuger die Waldvegetation der pleistozänen Warmzeiten Mitteleuropas? Ein Diskussionsbeitrag. *Natur und Museum, 123,* 157-170.
- Mayer, H. (1975).** Der Einfluss des Schalenwildes auf die Vergüngung und Erhaltung von Naturwaldreservaten. *Forstwissenschaftliches Centralblatt, 94,* 209-224.
- Mayer, H. (1976).** Zur Wiederherstellung und Erhaltung eines ökologischen Gleichgewichtes zwischen Wald und Wild im Gebirge. 16. IUFRO World Conference, Oslo, 23-28.
- Mayer, H. (1992).** *Waldbau auf soziologisch-ökologischer Grundlage, 4.,* teilweise neu bearbeitete Auflage. Gustav Fischer, Stuttgart.
- Mayer, H. und M. Neumann (1981).** Struktureller und entwicklungs-dynamischer Vergleich der Fichten-Tannen-Buchen-Urwälder Rothwald/Niederösterreich und Corkova Uvala/Kroatien. *Forstwissenschaftliches Centralblatt, 100,* 111-132.
- Mayer, H. und F. Reimoser (1978).** Die Auswirkungen des Ulmensterbens im Buchen-Naturwaldreservat Dobra (Niederösterreichisches Waldviertel). *Forstwissenschaftliches Centralblatt, 97,* 314-321.
- Mayer, H. und K. Tichy (1979).** Das Eichen-Naturschutzgebiet Johannser Kogel im Lainzer Tiergarten, Wienerwald. *Centralblatt für das gesamte Forstwesen, 4,* 193-226.
- Mayer-Wegelin, H. (1943).** Aufforstungen in der ukrainischen Steppe. Mittlg. d. H.G. Akad. d. Deutsch. Forstw., Frankfurt am Main, **3,** 1-34.
- McCracken, D.I. and E.M. Bignal (1995)** (Editors). *Farming on the edge: the nature of traditional farmland in Europe. Proceedings of the Fourth European Forum on Nature Conservation and Pastoralism 2-4 November 1994, Trujillo, Spain.* Joint Nature Conservation Committee, Peterborough.
- McNaughton, S.J. (1979).** Grassland-Herbivore Dynamics. In *Serengeti. Dynamics of an Ecosystem.* (Ed. by A.R.E. Sinclair and M. Norton-Griffiths). The University of Chicago Press. Chicago and London, 46-81.
- Medwecka-Kornás, A. (1977).** Ecological Problems in the Conservation of Plant Communities, with Special Reference to Central Europe. *Environmental Conservation, 4,* 27-33.
- Meiggs, R. (1982).** Trees and timber in the ancient Mediterranean world. Clarendon Press, Oxford.

- Meiggs, R. (1989).** *Farm forestry in the ancient Mediterranean*. Social Forestry Network. Network Paper 8b Odi. Agricultural Administration Unit. Regent's College, London.
- Mellanby, K. (1968).** The effects of some mammals and birds on regeneration of oak. *Journal of Applied Ecology*, **5**, 359-366.
- Mellars, P. (1975).** Ungulate populations, economic patterns, and the Mesolithic landscape. In *The effect of man on the landscape, the Highland Zone* (Ed. by J.G. Evans, S. Limbrey and H. Cleere). The Council for British Archaeology. Research Report No. 11, 49-56.
- Meusel, H. (1951/52).** Die Eichen-Mischwälder des Mitteldeutschen Trockengebietes. *Wissenschaftliches Zeitschrift der Martin Luther Universität Halle-Wittenberg*, **1**, 49-72.
- Meyer, K.A. (1931).** Geschichtliches von den Eichen in der Schweiz. *Mitteilungen der Schweizerischen Centralanstalt für das forstlichen Versuchswesen*, **16**, 231-452.
- Meyer, K.A. (1941).** Holzartenwechsel und frühere Verbreitung der Eiche in der Westschweiz; Kanton Waadt: Vom Jura zum Jorat. *Mitteilungen der Schweizerischen Centralanstalt für das forstlichen Versuchswesen*, **22**, 63-141.
- Miedema, T. en E. Gevers (1990).** Het vlotte al eeuwen. Reusachtige Rijnvloten brachten Duits hout naar Dordrecht. *Het Houtblad*, **september**, 55-87.
- Miles, J. (1987).** Vegetation succession: past and present perceptions. In *Colonization, succession and stability* (Ed. by A.J. Gray, M.J. Grawley and P.J. Edwards). Blackwell Scientific Publications, Oxford, 1-29.
- Miles, K. and Kinnaid, J.W. (1979a).** The establishment and regeneration of Birch, Juniper and Scots Pine in the Scottish highlands. *Scottish Forestry*, **33**, 102-107.
- Miles, K. and Kinnaid, J.W. (1979b).** Grazing: with particular reference to Birch, Juniper and Scots pine in the Scottish Highlands. *Scottish Forestry*, **33**, .
- Mlinsek, D. (1993).** Forestry and society-oriented research on the history of virgin forests and their future needs. In *European Forest Reserves. Proceedings of the European Forest Reserves Workshop, 6-8 May 1992, Wageningen, The Netherlands*. (Ed. by Broekmeyer, M.E.A., W. Vos en H. Koop.) Pudoc Scientific Publishers, Wageningen, 29-33.
- Moe, D. and O. Rackham (1992).** Pollarding and a possible explanation of the neolithic elmfall. *Vegetation History and Archaeobotany*, **1**, 63-68.
- Morgan, R.K. (1987a).** Composition, structure and regeneration characteristics of the open woodlands of the New Forest, Hampshire. *Journal of Biogeography*, **14**, 423-438.
- Morgan, R.K. (1987b).** An evaluation of the impact of anthropogenic pressures on woodland regeneration in teh New Forest, Hampshire. *Journal of Biogeography*, **14**, 439-450.
- Morosow, G. (1928).** *Die Lehre vom Walde* (dt. Übersetzung). Neumann, Neudamm.
- Morris, M.G. (1967).** Differences between the invertebrate faunas of grazed and ungrazed chalk grassland. Responses of some phytophagous insects to cessation of grazing. *Journal of Applied Ecology*, **4**, 459-474.
- Morris, M.G. (1974).** Oak as a habitat for insect life. In *The British Oak, Its History and Natural History*. (Ed. by M.G. Morris and F.H. Perring). The Botanical Society of the British Isles, E.W. Classey, Berkshire, 274-297.
- Morzadec-Kerfourn, M-T. (1976).** La végétation au Pléistocène supérieur et au

- début de l'Holocène en Armorique. In *La Préhistoire Française Tome I. Les civilisations paléolithiques et mésolithiques de la France* (Édité par H. de Lumley). CNRS, Paris, 531-533.
- Moss, C.E. (1910).** The Fundamental Units of Vegetation: Historical Development of the Concepts of the Plant Association and the Plant Formation. *New Phytologist*, 9, 18-53.
- Moss, C.E. (1913).** *Vegetation of the Peak District*. The University Press, Cambridge.
- Moss, C.E., W.M. Rankin and A.G. Tansley (1910).** The Woodlands of England. *New Phytologist*, 9, 113-149.
- Muller, F. en E.H. Renkema (1995).** *Beknopt Latijns-Nederlands Woordenboek*. Twaalfde druk. Wolters-Noordhoff, Groningen.
- Müller, H. (1953).** *Zur spät- und nacheiszeitlichen Vegetationsgeschichte des mitteldeutschen Trockengebietes*. Nova Acta Leopoldina. Abhandlungen der deutschen Akademie der Naturforscher (Leopoldina) zu Halle/Saale, No. 10, Band 16.
- Müller, I. (1947).** Der pollenanalytische Nachweis der Menschlichen Besiedlung im Federsee- und Bodenseegebiet. *Planta*, 35, 70-87.
- Müller, K.M. (1929).** *Aufbau, Wuchs und Verjüngung der Südosteuropäischen Urwälder*. Verlag M & H, Hannover.
- Müller, T. (1962).** Die Saumgesellschaften der Klasse *Trifolio-Geranieta sanguinei*. *Mitteilungen. Floristisch-Soziologische Arbeitsgemeinschaft N.F.*, 9, 94-140.
- Müller-Schneider, P. (1977).** Über die Rolle der Tiere bei der Samenverbreitung. In *Vegetation und Fauna. Berichte der Internationalen Symposien der Internationalen Verein für Vegetationskunde* (Hrsg. von R. Tüxen). J. Cramer, Vaduz, 119-130.
- Musall, H. (1969).** *Die Entwicklung der Kulturlandschaft der Rheinniederung zwischen Karlsruhe und Speyer vom Ende des 16. bis zum Ende des 19. Jahrhunderts*. Heidelberger Geografische Arbeiten, 22.
- Namvar, K. und W. Spethmann (1985a).** Waldbaumarten aus der Gattung *Ulmus* (Ulme, Rüster). *Allgemeine Forstzeitschrift*, 40, 1220-1225.
- Namvar, K. und W. Spethmann (1985b).** Die Baumarten der Gattung *Sorbus*: Vogelbeere, Mehlbeere, Elsbeere und Speierling. *Allgemeine Forstzeitschrift*, 40, 937-943.
- Namvar, K. und W. Spethmann (1986a).** Die heimischen Waldbaumarten der Gattung "Tilia" (Linde). *Allgemeine Forstzeitschrift*, 41, 42-44.
- Namvar, K. und W. Spethmann (1986b).** Die Wild- oder Holzbirne (*Pyrus pyraster*). *Allgemeine Forstzeitschrift*, 41, 520-522.
- Neemann, G. and W. Stickan (1992).** Carbohydrate partitioning and storage in beech saplings of a mature stand's understory; studies of carbon balance in a montane beech forest (*Fagus sylvatica* L.) In the Solling area, FRG. In *Responses of Forest Ecosystems to Environmental Changes* (Ed. by A. Teller, P. Mathy and N.J.R. Jeffers). Elsevier Applied Science, London, 635-636.
- Neuweiler, E. (1905).** *Die Prähistorischen Pflanzenreste Mitteleuropas, mit besonderer Berücksichtigung der Schweizerischen Funde*. Verlag von Albert Raustein, Zürich.
- Newbold, A.J. and F.B. Goldsmith with an addendum on birch by J.S. Harding (1981).** *The Regeneration of Oak and Beech: A Literature Review*. Discussion Papers in Conservation. No. 33. University College London, London.



- Niensch, H. (1927). Mittelauropäischer Urwald. *Zeitschrift der Gesellschaft für Erdkunde zu Berlin*, 1-16.
- Niensch, H. (1928). Die Eiche in der indogermanischen Vorzeit. *Mannus*, 20, 44-53.
- Niensch, H. (1935). *Steppenheide oder Eichenwald? Eine urlandschaftkundliche Untersuchung zum Verständnis der vorgeschichtlichen Siedlung in Mitteleuropa*. Uschmann, Weimar.
- Niensch, H. (1939). *Wald und Siedlung im vorgeschichtlichen Mitteleuropa*. Mannus-Bücherei, 64, Rabitzsch Verlag, Leipzig.
- Nilsson, S.G. (1985). Ecological and evolutionary interactions between reproduction of beech *Fagus sylvatica* and eating animals. *Oikos*, 44, 157-164.
- Nitzschke, H. (1932). Der Neuenburger Uwrwald bei Bockhorn in Oldenburg. *Vegetationsbilder*, 23(6/7). Gustav Fischer, Jena.
- Noffke, J. (1989). Sorgfältige Pflege und starke Durchforstung für die Vogelkirsche. *Allgemeine Forstzeitschrift*, 44, 1034-1036.
- Nüsslein, H. (1978). Eichenmasten im Spessart und ihre Ausnutzung. *Allgemeine Forstzeitschrift*, 33, 667-668.
- Oberdorfer, E. (1983) (Hrsg.). *Süddeutsche Pflanzengesellschaften*. Teil III., Wirtschaftswiesen und Unkrautgesellschaften. Zweite stark bearbeitete Auflage. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
- Oberdorfer, E. (1992a) (Hrsg.). *Süddeutsche Pflanzengesellschaften*. Teil IV., Wälder und Gebüsch. A. Textband. Zweite, stark bearbeitete Auflage. Gustav Fischer Verlag, Jena.
- Oberdorfer, E. (1992b) (Hrsg.). *Süddeutsche Pflanzengesellschaften*. Teil IV., Wälder und Gebüsch. B. Tabellenband. Zweite, stark bearbeitete Auflage. Gustav Fischer Verlag, Jena.
- O'Connell, M. (1986). Pollenanalytische Untersuchungen zur Vegetations- und Siedlungsgeschichte aus dem Lengener Moor, Friesland. *Probleme der Küstenforschung*, 16, 171-193, Hildesheim.
- Oksanen, L. (1990). Predation, Herbivory, and Plant Strategies Along Gradients of Primary Production. In *Perspectives on Plant Competition* (Ed. by J.B. Grace and D. Tilman). Academic Press, Inc. London/San Diego, 445-474.
- Oldeman, R.A.A. (1990). *Forests: Elements of Sylvology*. Springer Verlag, Berlin.
- Oosterbaan, A. en A.F.M. van Hees (1989). *Resultaten van een lichtingsproef in een Beuken-Wintereikenbos*. De Dorschkamp, Wageningen, Rapport, nr. 551.
- O'Sullivan, P.E., F. Oldfield and R.W. Batterbee (1973). Preliminary studies of Lough Neagh sediments. I. Stratigraphy, chronology and pollen analyses. In *Quaternary Plant Ecology. The 14th symposium of the British Ecological Society, University of Cambridge, 28-30 March, 1972* (Ed. by H.J.B. Birks and R.G. West.). Blackwell Scientific Publications, Oxford, 267-279.
- Otto, S.F. (1780). *Forstbeschreibungprotokoll*. Handgeschiebenes Original im Landesarchiv Oldenburg, Forst-, Jagd-, und Fischereiaachen.
- Otto, H. (1987). Zum waldbaulichen Verhalten der Vogelkirsche. *Forst- und Holzwirt*, 42, 44-45.
- Ouden, J.B. den (1992). *Floodplain Forest reserve Ranspuk - Structure and dynamics of a Fraxino pannonicae-Ulmetum in South Moravia, CSFR*, MSc. Thesis, Wageningen Agricultural University, Wageningen.
- Ovington, J.D. (1965). *Woodlands*. The English Universities Press, London.
- Ovington, J.D. and C. McRae (1960). The growth of seedlings of *Quercus petraea*.

- Journal of Ecology*, **48**, 549-555.
- Packham, J.R. and D.J.L. Harding (1982)**. *Ecology of Woodland Processes*. Edward Arnold, London.
- Paczoski, J. (1930)**. *Lasy Bialowiezy (Die Waldtypen von Bialowieza)*. Panstowa Rada Ochrony Przyrody. Monografie Naukowe, **nr. 1**, Poznan.
- Page, R.I. (1972)**. *Life in Anglo-Saxon England*. Batsford, London.
- Paice, J.P. (1974)**. The Ecological History of Grizedale Forest, Cumbria, with particular reference to *Tilia cordata* (Mill.). Unpubl. M.Sc. Thesis, University of Lancaster.
- Peckham, W.D. (1925)**. "Thirteen Costumals of the Sussex Manors of the Bishop of Chichester". Sussex Record Society (SRS), Vol. 31, W. Heffer & Sons, Cambridge.
- Peglar, S.M. (1993a)**. The mid-holocene *Ulmus*-decline at Diss Mere, Norfolk, UK: a year-by-year pollen stratigraphy from annual laminations. *The Holocene*, **3**, 1-13.
- Peglar, S.M. (1993b)**. The development of the cultural landscape around Diss-Mere, Norfolk, UK, during the past 7000 Years. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **76**, 1-47.
- Peglar, S.M. and H.J.B. Birks (1993)**. The mid-Holocene *Ulmus* fall at Diss Mere, South-East England - disease and human impact? *Vegetation History and Archaeobotany*, **2**, 61-68.
- Penistan, M.J. (1974)**. Growing oak. *The British Oak, Its History and Natural History*. (Ed. by M.G. Morris and F.H. Perring.) The Botanical Society of the British Isles, E.W. Classey Ltd., Berkshire, 98-112.
- Pennington, W (Mrs. T.G. Tutin) (1970)**. Vegetation history in the North-West of England: A regional synthesis. In *Studies in the Vegetational History of the British Isles* (Ed. by D. Walker and R.G. West). Cambridge University Press, 41-79.
- Pennington, W. (1975)**. A chronostratigraphic comparison of Late-Weichselien and Late-Devensian subdivisions, illustrated by two radiocarbon-dated profiles from western Britain. *Boreas*, **4**, 157-171.
- Pennington, W. (1977)**. The Late Devensian flora and vegetation of Britain. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B*, **280**, 247-271.
- Perlin, J. (1991)**. *A Forest Journey: The Role of Wood in the Development of Civilization*. Harvard University Press, Cambridge.
- Perry, I. and P.D. Moore (1987)**. Dutch elm disease as an analogue of Neolithic elm decline. *Nature*, **326**, 72-73.
- Persson, S. (1974)**. *Vegetation development after the exclusion of grazing cattle in a meadow in the south of Sweden*. Diss. Department of Plant Ecology University of Lund, Lund.
- Persson, S. (1980)**. Succession in a south Swedish Deciduous Wood: a numerical approach. *Vegetatio*, **43**, 103-122.
- Peterken, G.F. (1981)**. *Woodland conservation and management*. Chapman and Hall, London.
- Peterken, G.F. (1991)**. Ecological issues in the management of woodland nature reserves. *The Scientific Management of Temperate Communities for Conservation* (Ed. by I.F. Spellenberg, F.B. Goldsmith and M.G. Morris). Blackwell Scientific Publications, Oxford, 245-272.

- Peterken, G.F. (1992).** Coppices in the lowland landscape. In *Ecology and Management of Coppice Woodlands* (Ed. by G.P. Buckley). Chapman & Hall, London, 3-17.
- Peterken, G.F. (1993).** Long-term studies in forest nature reserves. In *European Forest Reserves. Proceedings of the European Forest Reserves Workshop, 6-8 May 1992, Wageningen, The Netherlands*. (Ed. by M.E.A. Broekmeyer, W. Vos en H. Koop.) Pudoc Scientific Publishers, Wageningen, pp. 35-48.
- Peterken, G.F. end M. Game (1984).** Historical factors affecting the number and distribution of vascular plants in the woodlands of central Lincolnshire. *Journal of Ecology*, **72**, 155-182.
- Peterken, G.F. and C.R. Tubbs (1965).** Woodland regeneration in the New Forest Hampshire, since 1650. *Journal of Applied Ecology*, **2**, 159-170.
- Peters, K. (1992).** *Begrazing door runderen gedurende de laatste eeuwen in het woud van Bialowieza (N.O. Polen/ W. Wit-Rusland)*. Landbouwwuniversiteit Wageningen, Vakgroep Natuurbeheer, verslag no. 3022, Wageningen.
- Pickett, S.T.A. (1980).** Non-equilibrium co-existence of plants. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, **107**, 238-248.
- Pickett, S.T.A. and P.S. White (1985).** Patch Dynamics: A Synthesis. In *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics* (Ed. by S.T.A. Pickett and P.S. White). Academic Press, Orlando, Florida, 371-384.
- Pietzarka, U. und A. Roloff (1993).** Dynamische Waldrandgestaltung. Ein Modell zur Strukturverbesserung von Wald aussenrändern. *Natur und Landschaft*, **68**, 555-560.
- Pigott, C.D. (1975).** Natural regeneration of *Tilia cordata* in relation to forest-structure in the forest of Bialowieza, Poland. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B*, **270**, 151-179.
- Pigott, C.D. (1981).** The status, ecology and conservation of *Tilia platyphyllos* in Britain. *The Biological Aspects of Rare Plant Conservation* (Ed. by H. Synge). John Wiley & Sons, 305-317.
- Pigott, C.D. (1983).** Regeneration of Oak-Birch Woodland following Exclusion of Sheep. *Journal of Ecology*, **71**, 629-646.
- Pigott, C.D. (1985).** Selective damage to tree-seedlings by bank voles (*Clethrionomys glareolus*). *Oecologia*, **67**, 367-371.
- Pigott, C.D. (1988).** The ecology and silviculture of limes (*Tilia* spp.). In *O.F.I. Occasional Papers, No 37. National Hardwoods Programme. Report of the Eighth Meeting and Second Meeting of the un-even Aged Silviculture Group 7 January 1988*. (Ed. by P.S. Savill.) Oxford Forestry Institute, University of Oxford, pp. 27-32.
- Pigott, C.D. (1991).** Biological flora of the British Isles. *Tilia Cordata* Miller. *Journal of Ecology*, **79**, 1147-1207.
- Pilcher, J.R., M.G.L. Baillie, B. Schmidt and B. Becker (1984).** A 7,272-year tree-ring chronology for western Europe. *Nature*, **312**, 150-152.
- Planchais, N. (1976).** La végétation pendant le Post-Glaciaire: aspects de la végétation holocène dans les plaines françaises. *La Préhistoire françaises. Tome II. Les civilisations néolithiques et protohistoriques de la France* (Edité par J.Guilaine). CNRS, Paris, 35-42.
- Platt, W.J. and D.R. Strong (1989).** Gaps in forest ecology. *Ecology*, **70**, 535.
- Pockberger, J. (1963).** Die Linden. Ein Beitrag zur Bereicherung des mittel-

- europäischen Waldbildes. *Centralblatt für das gesamte Forstwesen*, 80, 99-123.
- Pockberger, J. (1976).** *Die Verbreitung der Linde, insbesondere in Oberösterreich.* Mitteilungen der Forstlichen Bundes-Versuchsanstalt, Wien.
- Polak, B. (1959).** Palynology of the "Uddeler meer": A contribution to our knowledge of the vegetation and the agriculture in the northern part of the Veluwe in prehistoric and early historic times. *Acta Botanica Neerlandica*, 9, 547-571.
- Ponel, P. and G.R. Coope (1990).** Lateglacial and Early Flandrian Coleoptera from La Taphanel, Massif Central, France: Climatic and Ecological Implications. *Journal of Quaternary Science*, 5, 235-249.
- Post, L. von (1916).** Forest tree pollen in South Swedish Peat Bog Deposits. (Om skogstradspollen i sydvenska torfmosselager foljder (foredragsreferat). Geologiska Foereningen in Stockholm, *Four handlingar*, 38, 384-434. Translation by Margaret Bryan Davis and Knut Faegri with an introduction by Knut Faegri and Johs. Iversen. *Pollen et Spores*, 1967, 9, 378-401. In *Foundations of Ecology* (Ed. by L.A. Real and J.H. Brown). Classic Papers with commentaries The University of Chicago Press, Chicago, London, 456-482.
- Pott, R. (1983).** Geschichte der Hude-und Schneitelwirtschaft in Nordwestdeutschlands und ihre Auswirkung auf die Vegetation. *Oldenburger Jahrbuch* Bd. 83, 357-384.
- Pott, R. (1992a).** Entwicklung der Kulturlandschaft Nordwestdeutschlands unter dem Einfluss des Menschen. *Zeitschrift der Universität Hannover, Hochschulgem.*, 19, 3-48.
- Pott, R. (1992b).** *Die Pflanzengesellschaften Deutschlands.* Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart.
- Pott, R. (1993).** *Farbatlas Waldlandschaften. Ausgewählte Waldtypen und Waldgesellschaften unter dem Einfluss des Menschen.* Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart.
- Pott, R. & J. Hüppe (1991).** *Die Hudenlandschaften Nordwestdeutschlands.* Westfälisches Museum für Naturkunde, Landschaftsverband Westfalen-Lippe. Veröffentlichung der Arbeitsgemeinschaft für Biol.-ökol. Landesforschung, *ABÖL*, nr. 89, Münster.
- Prentice, I.C. (1986).** Forest-composition calibration of pollendata. In *Handbook of Holocene Palaeoecology and Palaeohydrology* (Ed. by B.E. Berglund). John Wiley & Sons, 799-816.
- Prentice, I.C. and R. Leemans (1990).** Pattern and process and the dynamics of forest structure: a simulation approach. *Journal of Ecology*, 78, 340-355.
- Price, T.D. (1987).** The Mesolithic of Western Europe. *Journal of World Prehistory*, 1, 225-305.
- Prins, H.H.T. and H.P. van der Jeugd (1993).** Herbivore population crashes and woodland structure in East Africa. *Journal of Ecology*, 81, 305-314.
- Prooije, L.A. van (1990).** *De invoer van Rijns hout per vlot 1650-1795.* Economisch en Sociaal-Historisch Jaarboek, 53. Amsterdam, Nederlands Economisch-Historisch Archief, 30-79.
- Prooije, L.A. van (1992a).** *Dordrecht als centrum van de Rijnse houthandel in de 17de en 18de eeuw.* Economisch en Sociaal-Historisch Jaarboek, 55. Amsterdam, Nederlands Economisch-Historisch Archief, 143-158.
- Prooije, L.A. van (1992b).** *De houtvlotterij en Dordrecht in de 17de en de 18de*

eeuw. *Kwartaal en Teken*, **18**, 14-24.

- Prooije, L.A. Van (1992c)**. De verwerking en de distributie vanuit Dordrecht van hout in de 17<sup>de</sup> en de 18<sup>de</sup> eeuw. *Kwartaal en Teken*, **18**, 7-16.
- Prusa, E. (1982)**. Kurzgefasste Ergebnisse von Untersuchungen einiger Urwald bestände in Böhmen und Mähren. *Urwald-Symposium IUFRO-Gruppe Urwald*. Waldbau-Institut (Hrsg. von Hannes Mayer). Universität für Bodenkultur, Wien, 81-100.
- Prusa, E. (1985)**. Urwald Lanzhot. In *Die Böhmisches und Mährischen Urwälder. Ihre Struktur und Ökologie*. Verlag der Tschechoslowakische Akademie der Wissenschaften, Prag, 38-105.
- Pruski, W. (1963)**, Ein Regenerationsversuch des Tarpans in Polen. *Zeitschrift für Tierzüchtung und Züchtungsbiologie*, **79**, 1-30.
- Pryor, S.N. (1985)**. The silviculture of wild cherry or gean (*Prunus avium* L.). *Quarterly Journal of Forestry*, **79**, 95-109.
- Pryor, S.N. (1988)**. *The Silviculture and Yield of Wild Cherry*. Forestry Commission Bulletin 75, London.
- Pucek, Z. (1984)**. What to do with the European bison, now saved from extinction? *Acta Zoologica Fennica*, **172**, 187-190.
- Puster, D. (1924)**. Auenwirtschaft. *Forstwissenschaftliches Centralblatt*, **68**, 448-460.
- Putman, R.J. (1986)**. *Grazing in Temperate Ecosystems: Large Herbivores and the Ecology of the New Forest*. Croom Helm, London.
- Putman, R.J., P.J. Edwards, J.C.E. Mann, R.C. How and S.D. Hill (1989)**. Vegetational and Faunal Changes in an Area of Heavily Grazed Woodland Following Relief of Grazing. *Biological Conservation*, **47**, 13-22.
- Raben, G. (1980)**. Geschichtliche Betrachtung der Waldwirtschaftung im Naturwaldreservat Priorteich und deren Einfluss auf den heutigen Bestand. Diplomarbeit. Institut für Waldbau der Universität Göttingen, Göttingen.
- Rackham, O. (1975)**. *Hayley Wood. Its History and Ecology*. Cambridgeshire and Isle of Ely Naturalists' Trust. Cambridge.
- Rackham, O. (1976)**. *Trees and Woodland in the British Landscape*. Archeology in the Field Series. London, J.M. Dent & Sons.
- Rackham, O. (1980)**. *Ancient Woodland. Its history, vegetation and uses in England*. Edward Arnold, London.
- Rackham, O. (1992)**. Mixtures, mosaics and clones: the distribution of trees within European Woods and forests. In *The Ecology of Mixed-Species Stands of Trees* (Ed. by M.G.R. Canell, D.C. Malcolm and P.A. Robertsens). Special Publication number 11 of the British Ecological Society. Blackwell Scientific Publications, Oxford, 1-20.
- Rackham, O. (1993)**. *The History of the Countryside. The classic history of Britain's landscape, flora and fauna*. J.M. Dent, London.
- Ralska-Jasiewiczowa, M., B. van Geel (1992)**. Early human disturbance of the natural environment recorded in annually laminated sediments of Lake Gosciaz, central Poland. *Vegetation History and Palaeobotany*, **1**, 33-42.
- Raus, D. (1986)**. Die Stieleiche in ihrem slawonischen Optimum. *Allgemeine Forstzeitschrift*, **41**, 761-762.
- Real, L. and J.H. Brown (1991)** (Editors). *Foundations of Ecology*. Classic papers with commentaries. The University of Chicago Press, Chicago-London.
- Reed, J.L. (1954)**. *The forests of France*. Faber and Faber, London.

- Regnell, M. , M.J. Gaillard, T.S. Bartholin and P. Karsten (1995).** Reconstruction of environment and history of plant use during the late Mesolithic (Ertebølle culture) at the inland settlement of Bökeberg III, Southern Sweden. *Vegetation History and Archaeobotany*, **4**, 67-61.
- Reimers, N.F. (1958).** The reforestation of burns and forest tracts devastated by silkworms in the mountain cedar-pine taiga of cisbaikal and the role of vertebrate animals in this process. *Byull. Moip, Otdel. Biol.* **63**, 49-56.
- Reinhold, F. (1949).** Zusammensetzung und Aufbau eines natürlichen Eichen-Buchenwaldes auf der Baar bei Donaueschingen. *Forstwissenschaftliches Centralblatt*, **68**, 691-698.
- Remling, F.X. (1852).** *Urkundenbuch zur Geschichte der Bischöfe zu Speijer. Band I.* Ältere Urkunden. Neudruck der Ausgabe Mainz, 1852. Scientia Verlag, Aalen, 1970.
- Remling, F.X. (1853).** *Urkundenbuch zur Geschichte der Bishöfe zu Speijer. Band II.* Jünger Urkunden. Neudruck der Ausgabe Mainz, 1853. Scientia Verlag, Aalen, 1970.
- Remmert, H. (1991).** The Mosaic-Cycle Concept of Ecosystems. An Overview. *The Mosaic-Cycle Concept of Ecosystems* (Ed. by H. Remmert). Springer Verlag, Berlin, 11-21.
- Rempe, H. (1937).** Untersuchungen über die Verbreitung des Blütenstaube durch die Luftströmungen. *Planta*, **27**, 93-147.
- Roberts, N. (1989).** *The Holocene. An Environmental History.* Basil Blackwel Oxford, New York.
- Rodenberg, L. (1988).** Das naturschutzgebiet in Gösslunda. In *Plant cover on the limestone Alvar of Öland. Ecology, Sociology, and Taxonomy* (Ed. by E. Sjögren). *Acta Phytogeographica Suecica*, **76**, 73-86.
- Rodenwaldt, U. (1951).** Reviergeschichte als eine Grundlage der Waldbauplanung. Die Entwicklung der gräfl. Erbach-Arbachsen Waldungen in Odenwald. *Forstwissenschaftliches Centralblatt*, **70**, 469-514.
- Rodwell, J.S. (1991). (Editor).** *British Plant Communities. Volume I. Woodlands and Scrub.* Cambridge University Press, Cambridge.
- Roger, C.A. (1993).** Application of aeropalynological principles in palaeoecology. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **79**, 133-140.
- Röhle, H. (1984).** Ertragskundliche Merkmale von Stieleichen-Mischbeständen auf grundwasserbeeinflussten Standorten in den Auewaldgebieten Südbayerns. *Forstwissenschaftliches Centralblatt*, **103**, 330-349.
- Röhrig, E. (1967).** Wachstum junger Laubholzpflanzen bei unterschiedlichen Lichtverhältnissen. *Allgemeine Forst- und Jagdzeitung*, **138**, 224-239.
- Röhrig, E. (1991).** Vegetation structure and forest succession. In *Temperate Deciduous Forests* (Ed. by E. Röhrig and B. Ulrich). *Ecosystems of the World 7.* Elsevier, Amsterdam.
- Röös, M. (1990).** *Zum Wachstum der Vogelkirsche (Prunus avium) in Nordrhein-Westfalen und angrenzenden Gebieten.* Dissertation. Forstliche Fakultät Universität Göttingen.
- Rösch, M. (1992).** Human impact as registered in the pollen record: some results form the western Lake Constance region, Southern Germany. *Vegetation History and Archaeobotany*, **1**, 101-109.
- Rose, F. (1974).** The epiphytes of Oak. *The British Oak. Its History and Natural*

- History*. (Ed. by M.G. Morris and F.H. Perring). The Botanical Society of the British Isles. E.W. Classey, Berkshire, 250-273.
- Rose, F. and P.W. James (1974)**. Regional Studies on the British Lichen Flora. I. The corticolous and lignicolous species of the New Forest, Hampshire, *Lichenologist*, **6**, 1-72.
- Rosén, E. (1982)**. Vegetation development and sheep grazing in limestone grasslands of south Öland, Sweden. *Acta Phytogeographica Suecica*, **72**.
- Rosén, E. (1988)**. Shrub expansion in alvar grassland on Öland. In *Plant cover on the limestone Alvar of Öland. Ecology, Sociology and Taxonomy* (Ed. by E. Sjögren). *Acta Phytogeographica Suecica*, **76**, 76-100.
- Rowley-Conwy, R. (1982)**. Forest grazing and clearance in temperate Europe with special reference to Denmark: an archaeological view. In *Archaeological Aspects of Woodland Ecology* (Ed. by M. Bell and S. Limbrey). Symposia of the Association for Environmental Archaeology, No. 2 BAR. International Services 146. Oxford, England, 199-215.
- Rübel, E.A. (1914)**. Heath and Steppe, macchia and garigue. *Journal of Ecology*, **2**, 232-237.
- Rubner, K. (1920)**. Die waldbaulichen Folgerungen des Urwaldes. *Naturwissenschaftliche Zeitschrift für Forst- und Landwirtschaft* **18**, 201-214.
- Rubner, K. (1924)**. *Die pflanzengeographischen Grundlagen des Waldbaus*. Verlag von J. Neumann, Neudamm
- Rubner, K. (1934)**. *Die Pflanzengeographischen Grundlagen des Waldbaus*. 3. Auflage. Verlag von J. Neumann, Neudamm.
- Rubner, H. (1960)**. Die Hainbuche in Mittel- und Westeuropa. Untersuchungen über ihre ursprünglichen Standorte und ihre Förderung durch die Mittelwaldwirtschaft. Forschungen zur Deutschen Landes- und Volkskunde, **121**.
- Rühl, A. (1968)**. Lindenmischwälder im südlichen Nordwestdeutschland. *Allgemeine Forst- und Jagdzeitung*, **139**, 118-130.
- Rümelin (1926)**. Eichenschnitt in Kulturen. *Allgemeine Forst- und Jagdzeitung*, **87**, 359-361.
- Runkle, J.R. (1981)**. Gap regeneration in some old-growth forests of thee eastern United States. *Ecology*, **62**, 1041-1051.
- Runkle, J.R. (1982)**. Patterns of disturbance in some old-growth mesic forests in eastern North America. *Ecology*, **63**, 1533-1546.
- Runkle, J.R. (1985)**. Disturbance Regimes in Temperate Forests. In *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics* Ed. by S.T.A. Pickett and P.S. White). Academic Press, Orlando, Florida, 17-33.
- Runkle, J.R. (1989)**. Synchrony of regeneration, gaps, and latitudinal differences in tree species diversity. *Ecology*, **70**, 546-547.
- Rymer, L. (1978)**. The use of uniformitarianism and analogy in palaeoecology, particularly pollen analysis. In *Biology and Quaternary Environments* (Ed. by D. Walker and J.C. Guppy). Australian Academy of Sciences, Canberra, 245-258.
- Salisbury, E.J. (1918)**. The ecology of scrub in Hertfordshire. A study in colonization. *Transactions of the Hertfordshire National History Society and Field Club*, **17**, 53-64.
- Sanderson, J.L. (1958)**. *The autecology of Corylus avellana (L.) in the neighbourhood of Sheffield with special reference to its regeneration*. Unpubl. Ph. D. Thesis,

University of Sheffield, Sheffield.

- Savill, P.S. (1991).** *The Silviculture of Trees used in British Forestry*. C.A.B. International, Wallingford.,
- Scaife, R.G. (1982).** Late-Devensian and early flandrian vegetation changes in southern England. *Archaeological Aspects of Woodland Ecology* (Ed. by M. Bell and S. Limbrey). Symposia of the Association for Environmental Archaeology, No. 2 BAR. International Services 146. Oxford, England, 57-74.
- Schalk, P.H. (1990).** Prunus in bos en landschap in Nederland. *Nederlands Bosbouw Tijdschrift*, **62**, 144-151.
- Schama, S. (1995).** *Landschap en herinnering*. Uitgeverij Contact, Amsterdam/Antwerpen.
- Schepers, F. (1993).** De broedvogels van Koningsteen in 1991 en 1992. *Natuurhistorisch Maandblad*, **82**, 245-251. (With English Summary).
- Scholz, H. (1975).** Grassland evolution in Europe. *Taxon*, **24**, 81-90.
- Schott, C. (1934).** Kanadische Biberwiesen. Ein Beitrag zur Frage der Wiesenbildung. *Zeitschrift der Gesellschaft für Erdkunde zu Berlin*, 370-374.
- Schreiber, K-F. (1993).** Standortsabhängige Entwicklung von Sträuchern und Bäumen im Sukzessionsverlauf von Brachgefallenem Grünland in Südwestdeutschland. *Phytocoenologia*, **23**, 539-560.
- Schröder, W. (1974).** Über einige Fragen der Ökologie der Cerviden im Walde. *Forstwissenschaftliches Centralblatt*, **93**, 121-127.
- Schröter, H. (1964).** Die Hainbuche; eine Gefahr für die Naturverjüngung der Rotbuche. *Sozialistische Forstwirtschaft*, 282-283.
- Schubart, W. (1966).** *Die Entwicklung des Laubwaldes als Wirtschaftswald zwischen Elbe, Saale und Weser*. Aus dem Walde. Mitteilungen aus der Niedersächsischen Landesforstverwaltung, **14**.
- Schuster, L. (1950).** Über den Sammeltrieb des Eichelhäher (Garrulus glandarius). *Vogelwelt*, **71**, 9-17.
- Schwabe, A. und A. Kratochwil (1986).** Zur Verbreitung und Individualgeschichte von Weidbuchen im Schwarzwald. *Anhandlungen Landesmuseum für Naturkunde zu Münster in Westfalen*, **48**, 21-54, Münster.
- Schwabe, A. und A. Kratochwil (1987).** *Weidhuchen im Schwarzwald und ihre Entstehung durch Verlass des Weideviehs*. Beihefte zu den Veröffentlichungen für Naturschutz und Landschaftspflege in Baden-Württemberg, **49**, Karlsruhe.
- Schwappach, A. (1916).** Zur Entwicklung der Mischbestände von Eiche und Buche. *Forst- und Jagdwesen*, **38**, 615-623.
- Scott, G.H. (1964).** Uniformitarianism, the uniformity of nature, and Paleoecology. *New Zealand Journal of Geology and Geophysics.*, **6**, 510-527.
- Seagrief, S.C. (1960).** Pollen diagrams from Southern England: Cranes Moor, Hampshire. *New Phytologist*, **59**, 73-83.
- Seeger, M. (1930).** Erfahrungen über die Eiche in der Rheinebene bei Emmendingen (Baden). *Allgemeine Forst- und Jagdzeitung*, **106**, 201-219.
- Seeger, M. (1938).** Erfahrungen mit der Eichenwirtschaft in Baden. *Mitteilungen aus Forstwirtschaft und Forstwissenschaft*, **9**, 657-690.
- Shaw, M.W. (1968a).** Factors affecting the natural regeneration of Sessile Oak (*Quercus petraea*) in North Wales. I. A preliminary study of acorn production, viability and losses. *Journal of Ecology*, **56**, 565-583.



- Shaw, M.W. (1968b).** Factors affecting the natural regeneration of Sessile Oak (*Quercus petraea*) in North Wales. II. Acorn losses and germination under field conditions. *Journal of Ecology*, **56**, 647-660.
- Shaw, M.W. (1974).** The reproductive characteristics of oak. *The British Oak, Its History and Natural History*. (Ed. by M.G. Morris and F.H. Perring.) The Botanical Society of the British Isles, E.W. Classey Ltd., Berkshire, pp. 162-181.
- Shea, J.H. (1983).** Twelve fallacies of uniformitarianism. *Geology*, **10**, 455-460.
- Sheail, J. (1980).** *Historical Ecology: The Documentary Evidence*. Natural Research Council. Institute of Terrestrial Ecology, Cambridge.
- Sissingh, G. (1983).** Betekenis en gevolgen van menselijke ingrepen voor de samenstelling en instandhouding van bossen, speciaal onder Nederlandse omstandigheden. *Ecologie en gebruik van bossen*. (Red. C.P. Goor.) Pudoc, Wageningen, 41-50.
- Shugart, H.H. (1984).** *A Theory of Forest Dynamics*. Springer Verlag, New York, Berlin, Heidelberg.
- Shugart, H.H. and S.W. Seagle (1985).** Modelling Forest Landscapes and the Rôle of Disturbance in Ecosystems and Communities. In *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics* (Ed. by S.T.A. Pickett and P.S. White). Academic Press, Orlando, Florida, 353-368.
- Shugart, H.H. and D.L. Urban (1989).** Factors affecting the relative abundance of forest tree species. In *Towards a more exact ecology* (Ed. by P.J. Grubb, J.B. Whittaker). Blackwell Scientific Publications, Oxford, 249-273.
- Shugart, H.H. and D.C. West (1977).** Development of an Appalachian deciduous forest succession model and its application to assessment of the impact of the chestnut blight. *Journal of Environmental Management*, **5**, 161-170.
- Shugart, H.H. and D.C. West (1980).** Forest Succession Models. *Bioscience*, **30**, 308-313.
- Shugart, H.H. and D.C. West (1981).** Long-term dynamics of forest ecosystems. *American Scientist*, **69**, 647-652.
- Simmons, J. (1992).** Mid-Holocene Woodland History in Upland England. In *Responses of Forest Ecosystems to Environmental Changes* (Ed. by A. Teller, P. Maltley and J.N.R. Jeffers). Elsevier, Applied Science, London and New York, 567-568.
- Simmons, I.G. (1993).** Vegetation change during the Mesolithic in the British Isles; some amplifications. In *Climate change and Human Impact at the Landscape* (Ed. by F.M. Chambers). 109-118.
- Simmons, I.G., G.W. Dimble and C. Grigson (1984).** The Mesolithic. In *The Environment in British Prehistory* (Ed. by I.G. Simmons and M.J. Tooley). Duckworth, London, 82-124.
- Simmons, I.G. and J.B. Innes (1987).** Mid-Holocene Adaptations and Later Mesolithic Forest Disturbance in Northern England. *Journal of Archaeological Science*, **14**, 385-403.
- Sims, R.E. (1973).** The anthropogenic factor in East Anglian vegetational history: an approach using A.P.F. techniques. In *Quaternary Plant Ecology. The 14th symposium of the British Ecological Society, University of Cambridge, 28-30 March, 1972* (Ed. by H.J.B. Birks and R.G. West.). Blackwell Scientific Publications, Oxford, ix.

- Sinclair, A.R.E. (1979a).** Dynamics of the Serengeti Ecosystem: Process and Pattern. In *Serengeti. Dynamics of an Ecosystem*. (Ed. by A.R.E. Sinclair and M. Norton-Griffiths). The University of Chicago Press. Chicago and London, 1-30.
- Sinclair, A.R.E. (1979b).** The Eruption of the Ruminants. In *Serengeti. Dynamics of an Ecosystem*. (Ed. by A.R.E. Sinclair and M. Norton-Griffiths). The University of Chicago Press. Chicago and London, 82-103.
- Sjögren, E. (1988)** (Editor). Studies of vegetation on Öland; changes and development during a century. In *Plant cover on the limestone Alvar of Öland. Ecology, Sociology and Taxonomy* (Ed. By E. Sjögren). Acta Phytogeographica Suecica, 76, 5-8.
- Slicher van Bath, B. (1987).** *De agrarische geschiedenis van Europa 500-1850*. Zesde druk. Aula, Spectrum, Utrecht.
- Sloet, J.J.S. Baron (1911).** *Gelderse markerechten. Oud-vaderlandse rechtsbronnen*. Werken der Vereeniging tot Uitgaaf der Bronnen van het Oud-Vaderlands Recht, Utrecht. Tweede reeks no. 12, Martinus Nijhoff, 's-Gravenhage.
- Sloet, J.J.S. Baron (1913).** *Gelderse markerechten. Oud-vaderlandse rechtsbronnen*. Werken der Vereeniging tot Uitgaaf der Bronnen van het Oud-Vaderlands Recht, Utrecht. Tweede reeks no. 15, Martinus Nijhoff, 's-Gravenhage.
- Smith, A.G. (1958).** Two lacustrine deposits in the south of the English Lake District. *New Phytologist*, 57, 363-386.
- Smith, A.G. (1970).** The influence of mesolithic and neolithic man on British vegetation: discussion. In *Studies in the Vegetational History of the British Isles* (Ed. by D. Walker and R.G. West). Cambridge University Press, 81-96.
- Smith, C.J. (1980).** *Ecology of the English Chalk*. Academic Press, London.
- Snow, B. and D. Snow (1988).** *Birds and Berries. A studie of an ecological interaction*. T. and A.D. Poyser, Calton.
- Soest, P.J. van (1982).** *Nutritional Ecology of the Ruminant. Ruminant metabolism, nutritional strategies, the cellulolytic fermentation and the chemistry of forages and plant fibers*. O & B. Books, Corvallis.
- Söffner, W. (1982).** *Über die Grosssäugerfauna Mitteleuropas im Postglazial. Ein Beitrag zur Kenntnis der Beziehungen zwischen Wild und Vegetation. Zulassungsarbeit*. Institut für Botanik der Universität Hohenheim.
- Sonnesson, L.K. (1994).** Growth and survival after cotyledon removal in *Quercus robur* seedlings, grown in different natural soil types. *Oikos*, 69, 65-70.
- Speidel, G. (1975).** Schalenwildbestände und Leistungsfähigkeit des Waldes als Problem der Forst- und Holzwirtschaft aus der sicht der Forstökonomie. *Allgemeine Forstzeitschrift*, 30, 247-250.
- Spethmann, W. und K. Namvar (1985).** Der Bergahorn und die Gattung *Acer*. *Allgemeine Forstzeitschrift*, 40, 1126-1131.
- Spiecker, M. und H. Spiecker (1988).** Erziehung von Kirschenwertholz. *Allgemeine Forstzeitschrift*, 43, 562-565.
- Spurr, S.H. (1952).** Origin of the concept of forest succession. *Ecology*, 33, 426-427.
- Stagg, D.J. (1987).** Ships and Timber. In *Explore the New Forest*. Forestry Commission, HMSO, London, 22-25.
- Stamper, P. (1988).** Woods and Parks. In *The Countryside of Medieval England* (Ed. by G. Astill and A. Grant). Blackwell Scientific Publications, Oxford, 128-148.

- Steele, R.C. (1974).** Variations in oakwoods. In *The British Oak, Its History and Natural History*. (Ed. by M.G. Morris and F.H. Perring.) The Botanical Society of the British Isles, E.W. Classey, Berkshire, 130-140.
- Stoks, F.C.M. (1994).** *Van Dale Handwoordenboek Duits-Nederlands*. Tweede druk. Van Dale Lexicografie, Utrecht/Antwerpen.
- Street, M. (1991).** Bedburg-Königshoven: A Pre-Boreal Mesolithic site in the Lower Rhineland (Germany). In *The Late Glacial in north-west Europe: human adaptation and environmental change at the end of the Pleistocene*. (Ed. by N. Barton, A.J. Roberts and D.A. Roe). CBA Research Report No. 77. Council for British Archaeology, London, 256-270.
- Streitz, H. (1967).** *Bestockungswandel in Laubwaldgesellschaften des Rhein-Main-Tieflandes und der Hessischen Rheinebene*. Dissertation Forstlichen Fakultät der Georg-August-Universität zu Göttingen in Hannover, Münden.
- Stuart, A.J. (1982).** *Pleistocene vertebrates in the British Isles*. Longman, London and New York.
- Stuart, A.J. (1991).** Mammalian Extinctions in the Late Pleistocene of Northern Eurasia and North America. *Biological Review*, **66**, 453-562.
- Sukopp, H. (1972).** Wandel von Flora und Vegetation in Mitteleuropa unter dem Einfluss des Menschen. *Berichte über Landwirtschaft*, **50**, 112-139.
- Suner, A. und E. Röhrig (1980).** Die Entwicklung der Buchennaturverjüngung in Abhängigkeit von der Auflichtung des Altbestandes. *Forstarchiv*, **51**, 145-149.
- Sutter, E. und F. Amann (1953).** Wie weit fliegen vorratssammelnde Tannenhähe? *Ornithologische Beobachter*, **50**, 89-90.
- Swaine, M.D., en T.C. Whitmore (1988).** On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio*, **75**, 81-86.
- Swanberg, P.O. (1951).** Food storage, Territory and Song in the Thick-billed Nutcracker. *Proceedings of the 10th International Ornithological Congress, 1950*, 545-554.
- Swart, G. (1953).** Naturschutz im Reinhardswald. *Natur und Landschaft*, **28**, 66-69.
- Szafer, W. (1968).** The Ure-ox, Extinct in Europe Since the Seventeenth Century: an Early Attempt at Conservation that Failed. *Biological Conservation*, **1**, 45-47.
- Tacitus (98).** *The Agricola and the Germania*. Translated with an introduction by H. Mattingly, translation revised by S.A. Handford (1970). Penguin Classics, Hammondsworth.
- Tack, G., P. v.d. Bremt, M. Hermy (1993).** *Bossen van Vlaanderen: een historische ecologie*. Davidsfonds, Leuven.
- Tallis, J.H. (1991).** *Plant Community History. Long-term changes in plant distribution and diversity*. Chapman and Hall. London.
- Tamboer-van den Heuvel, G. and C.R. Janssen (1976).** Recent pollen assemblages from the crest region of the Vosges mountains (France). Review of Palaeobotany and Palynology, **21**, 219-240.
- Tangermann (1932).** Zur Frage der Eichenverjüngungsverfahrens im Lehrrevier Freienwalde. *Zeitschrift für Forst- und Jagdwesen*, **14**, 321-226.
- Tanouchi, H., S. Yamamoto (1995).** Structure and regeneration of canopy species in an old-growth evergreen broad-leaved forest in Aya district, south-western Japan. *Vegetatio*, **117**, 51-60.
- Tansley, A.G. (1911).** (Editor). *Types of British Vegetation*. Cambridge University Press, Cambridge.

- Tansley, A.G. (1916).** The development of vegetation. Review of Clements' "Plant succession", 1916. *Journal of Ecology*, **4**, 198-204.
- Tansley, A.G. (1922).** Studies on the vegetation of the English Chalk II. Early stages of redevelopment of woody vegetation on chalk grassland. *Journal of Ecology*, **10**, 168-177.
- Tansley, A.G. (1935).** The Use and Abuse of Vegetational Concepts and Terms. *Ecology*, **16**, 284-307.
- Tansley, A.G. (1953).** *The British Islands and their Vegetation*. Vol. 1 and 2. Third Impression. Cambridge University Press, Cambridge.
- Tanton, M.T. (1959).** Acorn destruction potential of small mammals and birds in British Woodlands. *Quarterly Journal of Forestry*, **59**, 1-5.
- Tapper, P.-G. (1992).** Demography of persistent juveniles in *Fraxinus excelsior*. *Ecography*, **15**, 385-392.
- Tapper, P.-G. (1993).** The replacement of *Alnus glutinosa* by *Fraxinus excelsior* during succession related to regenerative differences. *Ecography*, **16**, 212-218.
- Tauber, H. (1965).** Differential pollen dispersion and the interpretation of pollen diagrams. With a contribution to the interpretation of the elm fall. *Danmarks Geologiske Undersøgelse II Raekke*, nr. **89**. (*Geological Survey of Denmark. II. Series, No.. 89.*)
- Tauber, H. (1967).** Differential Pollen Dispersion and Filtration. In *Quaternary Paleoecology, Vol. 7 of the Proceedings of the VII Congress of the International Association for Quaternary Research* (Ed. by E.J. Cushing and H.E. Wright). Yale University Press, New Haven, 131-141.
- Tendron, G. (1983).** *La forêt de Fontainebleau. De l'ecologie à la sylviculture*. Office National des Forêts, Fontainebleau.
- Tichy, K.J. (1978).** *Analyse der Waldstruktur des Naturschutzgebietes Johannser Kogel im Lainzer Tiergarten*. Diplomarbeit, forst- und holzwirtschaftlichen Studienrichtung der Universität für Bodenkultur in Wien.
- Tilman, D. (1985).** The resource-ratio hypothesis of plant succession. *American Naturalist*, **125**, 827-852.
- Tilman, D. (1990).** Constraints and tradeoffs: toward a predictive theory of competition and succession. *Oikos*, **58**, 3-15.
- Tittensor, R.M. (1978).** A History of the Mens: A Sussex Woodland Common. *Sussex Archeological Collections*, **116**, 347-374.
- Tol, G. van (1982).** Verjonging en beheer loofbossen. Verslag KNBV-excursie naar Frankrijk van 7-11 juni 1982. *Nederlands Bosbouw Tijdschrift*, **54**, 332-336.
- Trautmann, W. (1969).** Zur Geschichte des Eichen-Hainbuchenwaldes im Münsterland auf Grund pollenanalytischer Untersuchungen. *Schriftenreihe für Vegetationskunde*, **4**, 109-129.
- Trepp, W. (1947).** *Der Lindenmischwald (Tilieta-Aspenulatum Taurinae) des Schweizerischen voralpinen Föhn- und Seenbezirkes, seine pflanzensoziologische und forstliche Bedeutung*. Beiträge zur geobotanischen Landsaufnahme der Schweiz, **27**.
- Trier, J. (1952).** Holz. *Etymologien aus dem Niederwald*. Münstersche Forschungen. **6**, Böhlau Verlag, Münster/Köln.
- Trier, J. (1963).** Venus: *Etymologien um das Futterlaub*. Münstersche Forschungen. **15**, Böhlau Verlag, Münster/Köln.
- Tripathi, R.S. and M.L. Khan (1990).** Effects of seed weight and microsite

- characteristics on germination and seedling fitness in two species of *Quercus* in a subtropical wet hill forest. *Oikos*, **57**, 289-296.
- Troels-Smith, J. (1954).** *Ertebøllekultur- Bondekultur. Resultater af de sidste 10 års undersøgelser i Åmosen.* (rb. f. Nordisk Oldkyndighed og. hist. 1953.
- Troels-Smith, J. (1955).** *Pollenanalytische Untersuchungen zu einigen schweizerischen Pfahlbauproblemen. Das Pfahlbau-problem.* Schaffhausen, 1954.
- Troels-Smith, J. (1956).** Neolithic Period in Switzerland and Denmark. *Science*, **124**, 876-879.
- Troels-Smith, J. (1960).** Ivy, Mistletoe and Elm: Climate Indicator - Fodder Plants. *Danmarks Geologiske Undersøgelse IV. Raekke 4, nr. 4, (Geological Survey of Denmark Series 4, No. 4), 1-32.*
- Tschadek, G. (1933).** Die Waldentwicklung Mitteleuropas im Lichte der pollen-analytischen Ergebnisse und der urgeschichtlichen Forschung. *Centralblatt für das gesamte Forstwesen*, **59**, 206-213.
- Tschermak (Cermak), L. (1910).** Einiges über den Urwald von waldbaulichen Gesichtspunkten. *Centralblatt für das gesamte Forstwesen*, **36**, 340-370.
- Tubbs, C.R. (1964).** Early Encoppicements in the New Forest. *Forestry*, **37**, 95-105.
- Tubbs, C.R. (1988).** *The New Forest. A natural history.* The New Naturalist. Collins, London.
- Tubbs, C.R. and J.M. Tubbs (1985).** Buzzards *Buteo buteo* and Land Use in the New Forest, Hampshire, England. *Biological Conservation*, **31**, 41-65.
- Turbang, J. (1954).** Contribution à l'étude de la régénération naturelle du Chêne en Lorraine Belge. *Bulletin Institut Agronomique et Stations de Recherches de Gembloux (Belgium)*, **22**, 90-133.
- Turček, F.J. (1966).** Über das Wiederauffinden von im Boden versteckten Samen durch Tannen- und Eichelhäher. *Waldhygiene*, **6**, 215-217.
- Turček, F.J. and L. Kelso (1968).** Ecological aspects of food transportation and storage in the Corvidae. *Communications in Behavioral Biology, Part A*, **1**, 277-297.
- Turner, J. (1962).** The *Tilia* decline: an anthropogenic interpretation. *New Phytologist*, **61**.
- Tüxen, R. von (1932).** Ist die Buche die "Naturmutter des deutschen Waldes?". *Forstarchiv*, **8**, 27-32.
- Tüxen, R. von (1952).** Hecken und Gebüsche. *Mitteilungen Geographische Gesellschaft in Hamburg*, **50**, 85-117.
- Tüxen, R. von (1956).** Die heutige potentielle natürliche Vegetation als Gegenstand der Vegetationskartierung. *Angewandte Pflanzensoziologie*, **13**, 1-42.
- Tüxen, R. von (1974).** Synchronologie einzelner Vegetationseinheiten in Europa. In *Vegetation Dynamics. Part. VIII.* (Ed. by R. Knapp). Handbook of Vegetation Science. Junk Publishers, The Hague, The Netherlands, 267-292.
- Twist, M. van (1995).** Verbale vernieuwing. Aantekeningen over de kunst van bestuurskunde. Proefschrift, Erasmus Universiteit, Rotterdam.
- Vanselow, K. (1926).** *Die Waldbautechnik im Spessart.* Eine historisch-kritische Untersuchung ihrer Epochen. Verlag von Julius Springer, Berlin.
- Vanselow, K. (1949).** *Theorie und Praxis der natürlichen Verjüngung im Wirtschaftswald.* Neumann Verlag, Berlin.
- Vanselow, K. (1957).** Die Verjüngungsformen. Entstehung-Entwicklung-Sinn und Wert. *Allgemeine Forstzeitschrift*, **12**, 205-208.

- Vedel, H. (1961). Natural regeneration in juniper. *Proceedings. Botanical Society of the British Isles*, 4, 146-148.
- Veen, P.A.F. van, en N. van der Sijs (1990 en 1991). *Etymologisch woordenboek. De herkomst van onze woorden*. Van Dale Lexicografie, Utrecht/Antwerpen.
- Veen, H.E. van de (1979). *Food selections and habitat use of the red deer (Cervus elaphus)*. Proefschrift Rijksuniversiteit Groningen, Groningen.
- Veen, H.E. van de, en S.E. van Wieren (1980). *Van grote grazers, kieskeurige fijnproevers en opportunistische gelegenheidsvreeters; over het gebruik van grote herbivoren bij de ontwikkeling en duurzame instandhouding van natuurwaarden*. Rapport 80/11, Instituut voor Milieuvraagstukken, Amsterdam.
- Vera, F.W.M. (1986). Grote Plantenetende zoogdieren. Voor natuur in Nederland nog steeds tweederangs elementen? *Huid en Haar*, 5, 214-228.
- Vera, F.W.M. (1988). *De Oostvaardersplassen. Van spontane natuuruitbarsting tot gerichte natuurontwikkeling*. IVN/Grasduinen. Oberon, Haarlem.
- Vera, F.W.M. (1989). Epiloog: Natuurontwikkeling, uiteraard ook met zoogdieren! *Huid en haar*, 8, 123-157.
- Vereshchagin, N.K. and G.F. Baryshnikov (1989). Quaternary Mammalian Extinctions in Northern Eurasia. In *Quaternary Extinctions. A Prehistoric Revolution* (Ed. by P.S. Martin and R.G. Klein). The University of Arizona Press, Tucson, 483-516.
- Vitousek, P.M. and L.R. Walker (1987). Colonization, succession and resource availability; ecosystem-level interactions. In *Colonization, Succession, and Stability* (Ed. by A.J. Gray, M.J. Crawley and P.J. Edwards). Blackwell Scientific Publications, Oxford, 207-223.
- Vogl, R.J. (1980). The ecological factors that produce perturbation-dependent ecosystems. In *The recovery process in damaged ecosystems* (Ed by J. Cairns Jr.). Ann. Arbor Science, Ann. Arbor, Michigan, 63-94.
- Volf, J. (1979). Der Tarpan und das polnische "Konik". *Zeitschrift des Kölner Zoo*, 21, 119-123.
- Voloshcuk, I. (1993). The virgin forests and reserves in Slovakia. In *European Forest Reserves. Proceedings of the European Forest Reserves Workshop, 6-8 May 1992, Wageningen, The Netherlands*. (Ed. by M.E.A. Broekmeyer, W. Vos en H. Koop.) Pudoc, Scientific Publishers, Wageningen, 69-74.
- Voous, K.H. (1986). *Roofvogels en Uilen van Europa*. Nederlandse Vereniging tot Bescherming van Vogels; Wereld Natuur Fonds. E.J. Brill/W. Backhuis, Leiden.
- Vries, J. de (1970). *Etymologisch woordenboek. Waar komen onze woorden vandaan?* Het Spectrum, Utrecht/Antwerpen.
- Walker, D. (1990). Purpose and method in Quaternary palynology. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 64, 13-27.
- Walker, D. and G. Singh (1993). Earliest palynological records of human impact on the world's vegetation. In *Climate Change and Human Impact on the Landscape* (Ed. By F.M. Chambers). Chapman and Hall, London, 101-118.
- Walker, M.J.C. (1993). Holocene (Flandrian) vegetation change and human activity in the Carneddau area of upland mid-Wales. In *Climate Change and Human Impact on the Landscape* (Ed. by F.M. Chambers). Chapman and Hall, London, 169-183.
- Waller, M.P. (1993). Flandrian vegetational history of south-eastern England.

- Pollen data from Pannel Bridge, East Sussex. *New Phytologist*, **124**, 345-369.
- Waller, M.P.**, with an appendix by **A.D. Marlow (1994)**. Flandrian vegetational history of south-eastern England. Stratigraphy of the Brede valley and pollen data from Brede Bridge. *New Phytologist*, **126**, 369-392.
- Wallis de Vries, M.F. (1994)**. *Foraging in a Landscape Mosaic. Diet Selection and Performance of Free-ranging Cattle in Heathland and Riverine Grassland*. Thesis. Agracultural University Wageningen, Wageningen.
- Wallis de Vries, M.F. (1995)**. Large Herbivores and the Design of Large-Scale Nature Reserves in Western Europe. *Conservation Biology*, **9**, 25-33.
- Walter, H. (1954)**. Klimax und zonale Vegetation. *Angewandte Pflanzensociologie 1. Festschrift für Erwin Aichiner*, 144-150.
- Walter, H. (1974)**. *Die Vegetation Osteuropas, Nord und Centralasiens*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
- Walter, H. und S.W. Breckle (1983)**. *Ökologie der Erde*. Band 1, Grundlagen. Zweite Auflage. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
- Walter, H. und S.W. Breckle (1994)**. *Ökologie der Erde*. Band 3. Spezielle Ökologie der Gemässigten und Arktischen Zonen Euro-Nordasiens. Zweite Auflage. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
- Ward, L.K. (1981)**. The demography, fauna and conservation of *Juniperus communis* in Britain. In *The Biological aspects of Rare Plant Conservation* (Ed. by H. Synge). John Wiley & Sons, Chichester, 319-329.
- Wardle, P. (1959)**. The regeneration of *Fraxinus exelsior* in woods with a field layer of *Mercurialis perennis*. *Journal of Ecology*, **47**, 483-497.
- Warming, E. assisted by M. Vahl (1909)**. *Ecology of Plants: an introduction to the study of plant communities*. Oxford, Clarendon Press.
- Warren, M.S. and J.A. Thoman (1992)**. Butterfly responses to coppicing. In *Ecology and Management of Coppice Woodland* (Ed. by G.P. Buckley). Chapman & Hall, London, 249-270.
- Wartena, R. (1968)**. Vier eeuwen bosbeheer in Gelderland 1400-1800. *Tijdschrift Koninklijke Nederlandse Heidemij*, **79**, 33-40, 94-100, 182-191.
- Watkins, C. (1990)**. *Britain's Ancient Woodland. Woodland Management and Conservation*. Davis & Chasler, London.
- Watt, A.S. (1919)**. On the causes of failure of natural regeneration in British oakwoods. *Journal of Ecology*, **7**, 173-203.
- Watt, A.S. (1923)**. On the ecology of the British beech woods with special reference to their regeneration. Failure of Natural Regeneration of the Beech. *Journal of Ecology*, **11**, 1-48.
- Watt, A.S. (1924)**. On the ecology of British beech woods with special reference to their regeneration. Part II. The Development and Structure of Beech Communities on the Sussex Downs. *Journal of Ecology*, **12**, 145-204.
- Watt, A.S. (1925)**. On the ecology of British beech woods with special reference to their regeneration. Part II, sections II and III. The Development and Structure of Beech Communities. *Journal of Ecology*, **13**, 27-73.
- Watt, A.S. (1926)**. Yew communities of the South Downs. *Journal of Ecology*, **14**, 282-316.
- Watt, A.S. (1934a)**. The vegetation of the Chiltern Hills with special reference to the beechwoods and their seral relationship. Part I. *Journal of Ecology*, **22**, 230-270.

- Watt, A.S. (1934b). The vegetation of the Chiltern Hills with special referene to the beechwoods and their seral relationship. Part II. *Journal of Ecology*, **22**, 445-507.
- Watt, A.S. (1944). Ecological principles involved in the practice of forestry. *Journal of Ecology*, **32**, 96-104.
- Watt, A.S. (1947). Pattern and process in the plant community. *Journal of Ecology*, **35**, 1-22.
- Weeda, E.J., R. Westra, Ch. Westra en T. Westra (1985). Nederlandse oecologische flora; wilde planten en hun relaties. 1. IVN, Amsterdam.
- Weeda, E.J., R. Westra, Ch. Westra en T. Westra (1987). Nederlandse oecologische flora; wilde planten en hun relaties. 2. IVN, Amsterdam.
- Wehage (1930). Deutsche Urwälder. Beiträge zur Geschichte und Beschreibung dreier urwaldähnlicher Waldungen im Landesteil Oldenburg. *Mitteilungen Deutsche Dendrologische Gesellschaft*, **42**, 249-260.
- Weimann, H.J. (1977). Art und Höhe der Wildschäden im Wald. *Allgemeine Forstzeitschrift*, **32**, 106-109.
- Weimann, K. (1911). *Die Mark- und Walderbengenossenschaften des Niederrheins*. Untersuchungen zur Deutschen Staats- und Rechtsgeschichte, 106 Heft. Verlag von M & H, Marcus, Breslau.
- Werf, S. van der (1991). *Bosgemeenschappen. Natuurbeheer in Nederland*. Deel 5. Pudoc, Wageningen.
- West, D.C., H.H. Shugart and D.B. Botkin (1980). *Forest Succession. Concepts and Application*. Springer Verlag, New York.
- Westhoff, V. (1952). The management of nature reserves in densely populated countries considered from a botanical viewpoint. In *Proceedings and Papers of the Technical Meeting of the International Union for the Protection of Nature*. The Hague/Brussel, 77-82.
- Westhoff, V. (1971). The dynamic structure of plant communities in relation to the objectives of conservation. In *The Scientific Management of Animal and Plant Communities for Conservation* (Ed. by Duffey and A.S. Watt). Symposia of the British Ecological Society, **11**, 3-14.
- Westhoff, V. (1976). Het zichzelf handhaven van bos in de gematigde luchtstreken. *Nederlands Bosbouwkundig Tijdschrift*, **48**, 58-65.
- Westhoff, V. (1983). Het zichzelf handhaven van bos in de gematigde luchtstreken. In *Ecologie en gebruik van bossen*. (Red. door C.P. Goor.) Pudoc, Wageningen, pp. 12-20.
- Westhoff, V. (1983). Man's attitude towards vegetation. In *Man's impact on vegetation* (Ed. by W. Holzner, M.J.A. Werger and I. Ikusima). *Geobotany*, **5**, 7-24. Dr. W. Junk Publishers, The Hague.
- Westhoff, V., P.A. Bakker, C.G. van Leeuwen en E.E. van der Voo (1971). *Wilde planten. Flora en vegetatie in onze natuurgebieden. Deel 2: het lage land*. Vereniging tot Behoud van Natuurmonumenten in Nederland, 's-Gravenland.
- Westhoff, V., P.A. Bakker, C.G. van Leeuwen, E.E. van der Voo en I.S. Zonneveld (1973). *Wilde planten. Flora en vegetatie in onze natuurgebieden. Deel 3: de hogere gronden*. Vereniging tot Behoud van Natuurmonumenten in Nederland, 's-Graveland.
- Westhoff, V. en A.J. den Held (1975). *Plantengemeenschappen in Nederland*. Thieme



en Cie, Zutphen.

- Whitmore, T.C. (1982).** On pattern and process in forests. In *The Plant Communities as a Working Mechanism*. (Ed. by E.I. Newman.) Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp. 45-59.
- Whitmore, T.C. (1989).** Canopy gaps and the two major groups of forest trees. *Ecologie*, **70**, 536-538.
- Whittaker, R.H. (1953).** A consideration of climax theory: the climax as a population and pattern. *Ecological Monographs*, **23**, 41-78. In *Ecological succession. Benchmark Papers in Ecology 5* (Ed. by F.B. Golley) (1977). Dowden Hutchinson & Ross, Stroudsburg, 240-277.
- Whittaker, R.H. (1977).** Animal effects on plant species diversity. In *Vegetation und Fauna. Berichte der Internationalen Symposium der Internationalen Vereinigung für Vegetationskunde* (Hrsg. von Reinhold Tüxen). Cramer, Vaduz, 409-425.
- Wiecko, E. (1963).** The Bialowieza Forest in 1795-1918. *Kwartalnik Historii Kultury Materialnej*, **11**, 345-352.
- Wiecko, E. (1972).** Puszcza Bialowieska, Warszawa.
- Wiedemann, E. (1931).** Eichen-Buchen-Mischbestände. *Zeitschrift für Forst- und Jagdwesen*, **63**, 614-638.
- Wiedemann, E. (1933).** Eichen-Buchen-Mischbestände. *Zeitschrift für Forst- und Jagdwesen*, **65**, 651-653.
- Wiedemann, E. (1942).** Der Eichenbestand mit Buchenunterwuchs. *Zeitschrift für Forst- und Jagdwesen*, **74**, 305-336.
- Wieggers, J. and B. van Geel (1983).** The Bryophyte *Tortella flavovirens* (Bruch) Broth. in Late Glacial Sediments from Usselo (the Netherlands) and its Significance as a Palaeo-Environmental Indicator. *Acta Botanica Neerlandica*, **32**, 431-436.
- Wieren, S.E. van (1985).** Het jaar van de Schotse Hooglanden. *Huid en Haar*, **4**, 19-30.
- Wieren, S.E. van (1988).** Runderen in het bos. *Begrazingsproef met Schotse Hooglandrunderen in het natuurgebied de Imbos*. Eindrapport. Instituut voor Milieuvraagstukken. V.U. Boekhandel/Uitgeverij, Amsterdam.
- Wieren, S.E. van (1996).** Browsers and grazers: foraging strategies in ruminants. Chapter 9. Thesis, Agricultural University Wageningen, Wageningen.
- Williams, M. (1982).** Marshland and waste. In *The English Medieval Landscape* (Ed. by L. Cantor). Croom Helm, London, 86-125.
- Wijk, N. van (1949).** Franck's etymologisch woordenboek der Nederlandse taal. Martinus Nijhoff, 's-Gravenhage.
- Wijk, W. van, en J. Allebas (1995).** De houthandel in Dordrecht. In *Dordt in de kaart gekeken*. Dienst Kunsten, Gemeentearchief Dordrecht, Waanders Uitgevers, Zwolle, 37-59, 114.
- Willis, K.J. (1993).** How old is Ancient Woodland. *Trends in Ecology and Evolution*, **8**, 427-428.
- Willmanns, O. (1989).** Zur Entwicklung von Trespenrasen im letzten halben Jahrhundert: Einblick-Ausblick-Rückblick, das Beispiel des Kaiserstuhls. *Düsseldorfer Geobotanischen Kolloq.*, **6**, 3-17.
- Wiltshire, E.J. en J. Edwards (1993).** Mesolithic, early Neolithic, and later prehistoric impacts on vegetation at a riverine site at Derbyshire, England. In *Climate Change and Human Impact on the Landscape* (Ed. by

- F.M. Chambers). 157-168.
- Wolf, G. (1982).** Beobachtungen zur Entwicklung von Baumsämlingen im Eichen-Hainbuchen und Eichen-Buchenwald. In *Struktur und Dynamik von Wäldern* (Hrsg. von H. Dierschke). Berichte der Internationale Symposium der Internationale Verein für Vegetationskunde J. Cramer, Valduz, 475-494.
- Wolf, G. (1988).** Dauerflächen-Beobachtungen in Naturwaldzellen der Niederrheinischen Bucht. Veränderungen in der Feldschicht. *Natur und Landschaft*, **63**, 167-172.
- Wolf, R. (1984).** Heiden im Kreis Ludwigsburg. *Beiträge Veröff. Naturschutz und Landschaftspfl. Bad.-Württ.*, **35**, 1-76. Karlssruhe.
- Wolfe, M.L. and F.C. von Berg (1988).** Deer and Forestry in Germany. Half a Century after Aldo Leopold. *Journal of Forestry*, **86**, 25-31.
- Wolkinger, F. and S. Plank (1981).** *Dry grasslands of Europe*. European Committee for the Conservation of Nature and Natural Resources, Council of Europe. Nature and Environment Series no. 21. Strasbourg.
- Woolsey, T.S. Jr. and W.B. Greeley (1920).** *Studies in French Forestry*. John & Wiley & Sons, New York.
- Woud, A. van der (1987).** *Het Lege Land. De ruimtetelike orde van Nederland 1798-1848*. Meulenhoff Informatief, Amsterdam.
- Young, P. T. (1994).** Natural Die-Offs of Large Mammals: Implications for Conservation. *Conservation Biology*, **8**, 410-418.
- Zeist, W. van (1959).** Studies on the Post-boreal vegetational history of south-eastern Drenthe (Netherlands). *Acta Botanica Neerlandica*, **8**, 156-184.
- Zeist, W. van (1964).** A palaeobotanical study of some bogs in western Brittany (Finistere), France. *Palaeohistoria*, **10**, 157-180.
- Zeist, W. van, and M.R. van der Spoel-Walvius (1980).** A Palynological study of the Late-Glacial and the Postglacial in the Paris Basin. *Palaeohistoria*, **12**, 67-109.
- Ziegenhagen, B. and W. Kausch (1995).** Productivity of young shaded oaks (*Quercus robur* L.) as corresponding to shoot morphology and leaf anatomy. *Forest Ecology and Management*, **72**, 97-108.
- Zimmermann, A. (1982).** Naturnahe Traubeneichenwälder und ihre Kontaktgesellschaften im Rennfeldgebiet bei Bruck a.d. Mur (Steiermark). *Urwald Symposium IUFRO Gruppe Urwald*. Waldbau Institut Universität für Bodenkultur, Wien, p. 121-126.
- Zoller, H. und J.N. Haas (1995).** War Mitteleuropa ursprünglich eine halboffene Weidelandschaft oder von geschlossenen Wäldern bedeckt? *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen*, **5**, 321-354.
- Zukrigl, K. (1991).** Succession and Regeneration in the Natural Forests in Central Europe. *Geobios*, **18**, 202-208.
- Zukrigl, K., G. Eckhart and J. Nather (1963).** *Standortskundliche und Waldbaukundliche Untersuchungen in Urwaldresten der nieder-Österreichischen Kalkalpen*. Mitteilungen Forstliche Bundes-Versuchsanstalt, **62**.
- Zvelebil, M. (1986a).** Introduction: the scope of the present volume. In *Hunters in transition: mesolithic societies of temperate Eurasia and their transition to farming* (Ed. by M. Zvelebil). Cambridge University Press, Cambridge, 1-4.
- Zvelebil, M. (1986b).** Mesolithic prelude and neolithic revolution. In *Hunters in transition: mesolithic societies of temperate Eurasia and their transition to farming*

(Ed. by M. Zvelebil). Cambridge University Press, Cambridge, 5-15.

**Zvelebil, M. (1986c).** Mesolithic societies and the transition to farming: problems of time, scale and organisation. In *Hunters in transition: mesolithic societies of temperate Eurasia and their transition to farming* (Ed. by M. Zvelebil).

Cambridge University Press, Cambridge, 167-188.

**Zvelebil, M. and P. Rowley-Conwy (1986).** Foragers and farmers in Atlantic Europe. In *Hunters in transition: mesolithic societies of temperate Eurasia and their transition to farming* (Ed. by M. Zvelebil). Cambridge University Press, Cambridge, 67-93.

# Dankwoord

Op de allereerste plaats wil ik mijn gezin bedanken. Hilda, Thijs en Annemiek hebben mij de afgelopen jaren steeds gesteund, terwijl ze mij nogal eens moesten missen, omdat ik de avonden en de weekends doorbracht op mijn studeerkamer, werkend aan dit proefschrift. Ook als ik bij ze was, was ik wel eens afwezig. Terecht haalden ze mij er dan desnoods bij mijn haren bij.

Dick Hamhuis dank ik dat hij mij de suggestie deed de wetenschap in te gaan om daar feiten en ideeën over natuur en referentiebeelden op een rij te zetten. Claus Stortebeker ben ik dankbaar dat hij mij opnam in zijn vakgroep Natuurbeheer aan de Landbouwwuniversiteit in Wageningen en mijn promotor wilde zijn. Ik trof daar een fijne groep mensen aan, met wie ik met veel plezier heb gewerkt. Ook de nieuwe collega's die ik kreeg door een reorganisatie van de vakgroep, heb ik zeer gewaardeerd. Met het risico anderen tekort te doen wil ik een paar mensen in het bijzonder noemen. Dat zijn Stephen de Bie en Chris Geerling, met wie ik vele inspirerende gesprekken en discussies heb gevoerd. Hun kritisch opbouwende opstelling scherpte mijn denken over de vragen die ik had en de antwoorden die ik al meende te hebben. Zij maakten mij deelgenoot van hun ervaring met nog intacte ecosystemen in Afrika, waarmee ik mijn voordeel heb gedaan. Verder heb ik veel gehad aan de gesprekken met Sip van Wieren en Michiel Wallis de Vries over grote herbivoren en hun ervaringen met het onderzoek dat zij uitvoerden aan begrazing en grote hoefdieren. Daarnaast is er de ondersteuning op de achtergrond in de administratieve en logistieke sfeer die moet worden genoemd. In dat kader wil ik Gerda Bruinsma noemen en Marjolijn de Brabander, Gerda Westphal en Alie Ormel. Met veel plezier denk ik terug aan de gesprekken met Herman van Oeveren over etymologie.

Zonder het collectieve geheugen, de bibliotheek, was ik met mijn onderzoek nergens geweest. Fried Kampes, Elly Boekelman, Jan Roesink en Janny van Keeken waren mij altijd zeer behulpzaam met het opsporen van bronnen. Zij schuimden voor mij andere bibliotheken af, waarbij soms na vele maanden een door mij al afgeschreven aanvraag in het buitenland toch werd gehonoreerd. Wat deze studie mij in ieder geval heeft geleerd is dat er nog vele schatten in bibliotheken wachten om opgedolven te worden en dat we niet zuinig genoeg op bibliotheken kunnen zijn.

Herbert Prins wil ik bedanken dat hij bereid was om met Claus Stortebeker als mijn promotor op te treden voor een onderzoek waarvan toen nog veel ongewis was. Ik was en ben zeer onder de indruk van zijn brede belangstelling en kennis, die reikt van de tropen via de Middeleeuwen tot in de palaeoecologie. Hij was zeer stimulerend. Weliswaar bezorgde een aantal van zijn suggesties mij veel werk, maar de uitwerking daarvan bracht meer helderheid en consistentie in mijn betoog. Van enkele commentaren op mijn concepten heb ik even moeten slikken, maar als dan de slag van de bijstelling was gemaakt, dan was het compliment even direct.

Frank Berendse wil ik bedanken voor het feit dat hij als mijn promotor wilde

optreden, nadat Claus Stortebeker te kennen had gegeven na zijn emeritaat de fakkel te willen overdragen. In zekere zin sprong hij op een rijdende trein, hetgeen mij niet gemakkelijk lijkt. Ik had gehoord van zijn scepsis en kritische opstelling ten opzichte van mijn ideeën. Aan de andere kant leek mij dat een reden te meer om hem te vragen. Frank was kritisch, scherp en constructief. Zijn goedkeuring sterkte mijn vertrouwen in de bevindingen die ik had gedaan.

Aan het herschrijven, "knippen", "plakken" en "schaven" van het proefschrift hebben behalve mijn beide promotoren ook anderen bijgedragen. Zij hebben concepten van hoofdstukken in verschillende stadia van wording doorgewerkt en van commentaar voorzien. Ik ben daar Leen de Jong, Wim Braakhekke, Roel Janssen, Han Olf, Fred Baerselman, Henk Koop, Gerrit Meester en dhr. Blok zeer erkentelijk voor. Ik dank Roel Janssen voor het feit dat hij niet alleen het hoofdstuk over de palynologie van commentaar heeft voorzien, maar mij ook in de gelegenheid stelde met een presentatie het verhaal te toetsen in zijn vakgroep paleobotany en palaeoecologie. Dhr. Blok was bereid mijn beschouwingen over taal en de betekenis van woorden in een laat stadium aan een kritische beschouwing te onderwerpen. Zijn commentaar liet aan duidelijkheid niets te wensen over, maar was niettemin constructief. Fred Baerselman, Henk Koop en Gerrit Meester hebben uiteindelijk het hele concept doorgewerkt.

Verder ben ik Gerrit Meester, hoofd van het Bureau Strategisch Beleidsvorming van het Ministerie van Landbouw, Natuurbeheer en Visserij, mijn tegenwoordige werkplek, zeer erkentelijk voor het feit hij mij in de gelegenheid heeft gesteld mijn proefschrift te voltooien en de uitgave in deze vorm mogelijk heeft gemaakt. Verder dank ik Marja Rotermundt van het secretariaat, voor het typen van mijn tabellen en de zeer uitgebreide literatuurlijst. Rob van Loon van de afdeling Repro van het ministerie bedank ik voor het maken van de concept-exemplaren van mijn proefschrift voor de eindbeoordeling door de beide promotoren en de promotiecommissie.

Uiteindelijk brak dan de fase van afronding aan. Daarin heb ik heel veel steun gehad van Fred Baerselman. Zijn overzicht, inzicht en vermogen tot formuleren, maakten dat uiteindelijk de laatste horden in korte tijd konden worden genomen.

Als laatste wil ik in dit dankwoord Harm van de Veen noemen, aan wie ik dit proefschrift opdraag. Harm is voor mij en vele anderen die op zoek zijn gegaan naar nieuwe wegen in de oecologie en in het natuurbehoud in het bijzonder, een zeer inspirerende persoon geweest. Hij is veel te vroeg gestorven.

# Samenvatting

Een vigerende theorie is dat een climax vegetatie van gesloten bos het laagland van midden en west Europa in de prehistorie bedekte, voordat de mens in de vegetatie ingreep. Dat zou nog steeds het geval zijn geweest als de mens niet had ingegrepen. Volgens deze theorie heeft menselijk ingrijpen, met name het introduceren van vee, geleid tot het verdwijnen van de climax-vegetatie bos, omdat het vee de verjonging van het bos verhinderde. Dit proces wordt retrogressieve successie genoemd. Het bos zou via doornige struwelen tot grasland zijn gedegradeerd. Wordt het weiden van vee gestaakt, dan keert volgens deze theorie de van nature aanwezige vegetatie, het gesloten bos, terug.

Op basis van de vigerende theorie wordt binnen de natuurbescherming dit menselijk ingrijpen als een verrijking van de natuur beschouwd. De reden daarvan is dat volgens deze theorie ten gevolge van menselijk ingrijpen in midden en west Europa naast de natuurlijke vegetatie van gesloten bos, andere biotopen, zoals open grasland zijn ontstaan, waardoor het aantal soorten wilde planten en dieren is toegenomen. Omdat zonder dit ingrijpen het relatief soortenarme gesloten bos terugkeert, wordt binnen de natuurbescherming een voortzetting van het menselijk ingrijpen als noodzakelijk gezien om de biodiversiteit te behouden.

In hoofdstuk 1 wordt de probleemstelling in dit onderzoek, een literatuurstudie, uiteengezet. De probleemstelling is dat zomer- en wintereik (*Quercus robur* en *Q. petraea*) en hazelaar (*Corylus avellana*), zich niet verjongen en handhaven in gesloten bossen, terwijl blijkens pollenanalyses deze soorten in de prehistorie na het eindigen van de laatste ijstijd 10.000 jaar onafgebroken in midden en west Europa aanwezig zijn geweest. Op grond van de vigerende theorie en deze probleemstelling is in dit hoofdstuk als nulhypothese geformuleerd dat zomer- en wintereik en hazelaar zich in het laagland van midden en west Europa in gesloten bossen handhaven en dat van nature aanwezige grote herbivoren als oerrund (*Bos primigenius*), tarpan (*Equus przewalski gmelini*), wisent (*Bison bonasus*), eland (*Alces alces*), edelhert (*Cervus elaphus*), ree (*Capreolus capreolus*) geen invloed hadden op de soortensamenstelling en de successie in het bos. Als alternatieve hypothese is geformuleerd dat de van nature aanwezige vegetatie in het laagland van midden en west Europa een parkachtig landschap is, dat bestond uit een mozaïek van graslanden, struwelen en solitaire bomen en bosschages die waren omgeven door mantel- en zoomvegetaties. De van nature aanwezige herbivore fauna was daarin van doorslaggevende betekenis voor de structuur en de soortensamenstelling van en de successie in deze vegetatie.

De werkwijze is vervolgens dat de nulhypothese wordt getoetst vanuit achtereenvolgens de theorieën over successie (hoofdstuk 2), pollenonderzoek (hoofdstuk 3), onderzoek aan historische teksten (hoofdstuk 4), onderzoek aan de spontane successie in bosreservaten (hoofdstuk 5) en de ecologie van de soorten bomen die de

climax-vegetatie bos in het laagland van midden en west Europa zouden hebben gevormd (hoofdstuk 6). In het laatste hoofdstuk (hoofdstuk 7) wordt een synthese van de bevindingen uit de vorige hoofdstukken gemaakt, op grond waarvan een eindconclusie wordt getrokken.

In hoofdstuk 2 worden de theorieën over successie en de climax vegetatie bos tegen het licht gehouden. Daaruit blijkt dat de vigerende theorie vooral zijn beslag kreeg in de 19<sup>de</sup> en in het begin van de 20<sup>ste</sup> eeuw. De belangrijkste basis voor deze theorie vormde de waarneming dat op verlaten akkers en weiden bomen opsloegen die op den duur bos vormden. Daarnaast veronderstelde men in het begin van de 20<sup>ste</sup> eeuw dat de oorspronkelijke vegetatie in het laagland van een Europa een analogie was van die in de bergen van midden en west Europa. Daar bevonden zich bossen die men als de laatste ongerepte vegetaties in Europa beschouwde.

Vee wordt in theorieën over successie en climax vegetaties als een door de mens geïntroduceerd artefact beschouwd dat kiemplanten van bomen vernielt, zodat bossen verdwijnen. Historische teksten waarin de veeweide werd geregeld, worden geïnterpreteerd als maatregelen die dienden om de verjonging van bos te beschermen. Zij worden beschouwd als bewijs voor de stelling dat de ongerepte vegetatie bos was en dat veeweide het bos schaadde. Volgens deze theorieën kan spontane verjonging van het bos daarom alleen plaatsvinden als de dieren in zeer lage dichtheden voorkomen. Aangezien de als ongerept aangemerkte bossen in de bergen als een analogie worden beschouwd van de oorspronkelijke vegetatie in het laagland van midden en west Europa, zouden de zeer lage dichtheden aan wild in deze bergbossen deze theorieën bevestigen.

De stelling dat veeweide leidt tot een retrogressieve successie van bos tot grasland, blijkt niet houdbaar te zijn, vanwege de gegevens die met name Watt (1925; 1926; 1934a; 1934b) daarvoor als "bewijs" aanvoert. Volgens zijn gegevens vindt namelijk volop verjonging van bomen plaats mét beweiding door vee, vooral van beide soorten eiken en de hazelaar. In feite volgt uit de gegevens het tegendeel van wat daaruit wordt geconcludeerd. De gegevens die op verjonging van bomen met begrazing duiden, worden echter (o.a. door Watt) vanuit de vigerende theorie geïnterpreteerd als een fase in de terugkeer van het bos, nadat de veeweide is beëindigd.

In hoofdstuk 3 worden de resultaten van onderzoek in de palynologie behandeld, alsmede de theorieën die daarin worden gehanteerd. Al uit de vroegste publicaties blijkt dat de palynologie zich op dezelfde theorieën baseert als die welke destijds al over successie en de climax waren geformuleerd. De palynologie ging er daarom ook al vanuit dat de oorspronkelijke vegetatie bos was. Omdat in pollendiagrammen uit midden en west Europa boompollen domineren, wordt dat beschouwd als een *bevestiging* van de theorie dat de ongerepte vegetatie bos was. Veranderingen in de soortensamenstelling zoals die in pollendiagrammen naar voren komen, worden geïnterpreteerd op basis van de successie in "moderne" bossen waar grote herbivoren afwezig waren of in zeer lage dichtheden voorkwamen.

De palynologie gaat er ook vanuit dat de oorspronkelijk aanwezige fauna van grote herbivoren geen invloed op de successie in de vegetatie had. Veranderingen in pollendiagrammen die als veranderingen in de vegetatie bos worden geïnterpreteerd, worden toegeschreven aan menselijk ingrijpen, zoals het open

hakken van het bos en het weiden van vee. Uit vegetatiekundige gegevens en onderzoek aan de productie van pollenkorrels van de verschillende soorten bomen en de hazelaar blijkt echter dat parkachtige landschappen, qua soortensamenstelling en pollenspectra meer in overeenstemming zijn met de pollendiagrammen van de prehistorische vegetatie, dan een gesloten bos. Moderne pollenspectra van parkachtige begraasde landschappen bevestigen dit.

In hoofdstuk 4 is de interpretatie getoetst van teksten uit oorkonden en andere schriftelijke bronnen uit het verleden over het regelen van de veeweide. In de vigerende theorieën over successie en over de prehistorische vegetatie worden die gebruikt als argument dat de oorspronkelijk aanwezige vegetatie bos was. In tegenstelling tot wat deze theorieën stellen, hadden deze regelingen in het laagland van midden en west Europa **niet** tot doel de verjonging van het bos te beschermen door de kiemplanten van bomen tegen vraat en vertrapping door vee te behoeden. Vanaf het eerste verschijnen tot aan 1700 behelzen ze het beschermen van uitlopende stobben in gepercelleerd en gereguleerd hakhout. Uit schriftelijke bronnen van vóór 1700 blijkt verder dat er volop verjonging van bomen plaatsvond **met** begrazing door vee **buiten** het bos, namelijk in niet beschaduwde doornstruwelen met soorten als sleedoorn (*Prunus spinosa*) en meidoorn (*Crataegus monogyna*). Deze doornstruwelen sloegen op in begraasd grasland en beschermden kiemplanten en jonge bomen tegen vraat door vee en wilde herbivoren. Op deze wijze vond verjonging plaats bij biomassa's aan herbivoren (paarden, runderen en herten) die tot 40 keer hoger lagen dan die welke tegenwoordig vanuit de bosbouw voor verjonging van bomen in bos als toelaatbaar worden geacht.

De doornstruiken werden afgehouden om in de behoefte aan brandhout te voorzien. Kiemplanten en jonge bomen moesten daarbij worden gespaard. Daardoor bleven kiemplanten van bomen en jonge bomen onbeschermd tegen vee en wild achter. De regelingen moesten voorkomen dat de jonge loten op de uitlopende stobben werden afgevreten en dat kiemplanten en jonge bomen werden vertrapt en afgevreten. De regelingen bepaalden dat een kunstmatige bescherming om het gehakte struweel moest worden aangebracht in de vorm een greppel en een aarden wal, al of niet met een heining van dode doornstruiken. Doordat men zich niet aan dergelijke maatregelen hield, er steeds meer vee werd geweid en ook steeds meer illegale veeweide plaatsvond, verdwenen de bomen en struiken op veel plaatsen in midden en west Europa op den duur. Blijkens historische berichten heeft dat uiteindelijk over grote oppervlakten tot vrijwel boomloze begroeiingen geleid, zoals heidevelden en zelfs volledig van hun begroeiing ontdane gebieden: zandverstuivingen. Uit deze gegevens blijkt dat niet de vraat van de grote herbivoren de directe oorzaak was van het verdwijnen van bomen en struiken, maar het winnen van brandhout en overexploitatie door de mens. Dat, zoals in de vigerende theorieën staat, aan historische bronnen kan worden ontleend dat de oorspronkelijke begroeiing die voor het weiden van vee in gebruik werd genomen een gesloten bos was en dat men in het laagland van midden en west Europa al vroeg de veeweide aan bepalingen onderwierp om de kiemplanten in bos en daarmee de verjonging van bos te beschermen, berust op een verkeerde interpretatie van deze teksten.

Bepalingen om kiemplanten van bomen in het bos te beschermen verschenen pas na 1700, toen uit hakhout het moderne opgaande bos werd ontwikkeld. De aanleiding voor die ontwikkeling was een veranderde vraag naar hout. De bepalingen



over de veeweide om kiemplanten in het bos te beschermen zijn een gevolg van de ontwikkeling van technieken om in het bos een nieuwe generatie bomen te laten opkomen uit zaad van de overstaande bomen. Deze verjongingstechnieken worden in de bosbouw als "natuurlijke" verjonging aangeduid. Deze aanduiding is verwarrend, omdat deze technieken, in tegenstelling tot wat de naam suggereert, geen analogieën zijn van natuurlijke processen die tot de verjonging van bomen leiden. Het zijn technieken waar zeer veel menselijk ingrijpen aan te pas komt, in het bijzonder als eiken "natuurlijk" worden verjongd. Zonder menselijke hulp, bijvoorbeeld in de vorm van het bestrijden van andere boomsoorten, kan de eik niet "natuurlijk" worden verjongd. De hazelaar kan in deze bossen zelfs niet (meer) voorkomen.

In hoofdstuk 5 wordt de spontane successie in een aantal bosreservaten in midden en west Europa behandeld. Deze reservaten hebben allemaal gemeen dat zij, voordat zij de status van reservaat kregen, werden beweid door typische grazers als rund (*Bos taurus*), paard (*Equus ferus*) en schaap (*Ovis spp.*). Uit die tijd dateert de aanwezigheid in deze reservaten van eik (zomer- dan wel wintereik) en hazelaar. Bij het instellen van de reservaten werd deze begrazing gestaakt.

Conform theorieën over successie zouden deze reservaten zich na het eindigen van de begrazing door vee ontwikkelen tot de oorspronkelijk aanwezige climax bos, met alle daarin van nature aanwezige soorten bomen. Voor wat betreft de beide soorten eiken en de hazelaar betekent het dat deze soorten daarin aanwezig moeten zijn. Uit de resultaten van het onderzoek blijkt echter dat in alle reservaten de beide soorten eiken en de hazelaar verdwijnen. Dat gebeurt enerzijds doordat verjonging uitblijft en anderzijds doordat volgroeide exemplaren van deze soorten door soorten als winterlinde (*Tilia cordata*), ruwe iep (*Ulmus glabra*), beuk (*Fagus sylvatica*) en haagbeuk (*Carpinus betulus*) worden overgroeid en daarna afsterven. Zomer- en wintereik en hazelaar blijken bij deze spontane ontwikkeling in minder dan een eeuw uit deze bossen te verdwijnen. Dit feit is niet in overeenstemming met de paleontologische feiten, waaruit naar voren komt dat eik en hazelaar zich vele duizenden jaren lang, onafgebroken handhaafden in aanwezigheid van de soorten die hen in de reservaten wegconcurreren. De bosreservaten ontwikkelen zich dus niet tot moderne analogieën van de prehistorische, ongerepte vegetatie en dus niet tot de van nature aanwezige begroeiing.

In hoofdstuk 6 zijn de eigenschappen van kiemplanten en jonge bomen in beschouwing genomen van zomer- en wintereik, beuk, winterlinde, haagbeuk, hazelaar en wilde fruitsoorten als wilde appel (*Malus sylvestris*), wilde peer (*Pyrus pyraeaster*) en zoete kers (*Prunus avium*). De eigenschappen zijn in beschouwing genomen in de context van de nulhypothese en van de alternatieve hypothese. Daarnaast is de aut-ecologie in beschouwing genomen van de doornstruiken als de meidoorn en sleedoorn, die een belangrijke rol spelen in het proces van de vestiging van boomsoorten.

De belangrijkste eigenschap die daarbij in beschouwing is genomen is de verdraagzaamheid voor afgenomen hoeveelheden daglicht. De soorten bomen die in de bosreservaten beide soorten eiken hazelaar verdringen, blijken veel toleranter voor lage hoeveelheden daglicht te zijn dan de zomer- en de wintereik, hetgeen verklaart waarom de beide soorten eiken door deze soorten in gesloten bossen

worden weggeconcurrereerd. Daarentegen blijken deze concurrenten zich ook in begraasde, parkachtige landschappen te kunnen handhaven. In tegenstelling tot de gesloten bossen, blijken in dergelijke landschappen beide soorten eiken zich wél in aanwezigheid van deze concurrenten te kunnen handhaven. Bovendien kan vanuit de autecologie van beide soorten eiken en de rol die de Vlaamse gaai speelt bij de vestiging van de eiken worden verklaard waarom eiken relatief talrijk zijn in deze begraasde landschappen.

Van de hazelaar zijn geen gegevens beschikbaar om, zoals bij beide soorten eiken, een directe vergelijking te kunnen maken tussen de hazelaar en meer schaduw-verdragende soorten. Wel is er "circumstantial evidence" die aangeeft dat de hazelaar zich niet verjongt en handhaaft in gesloten bossen. Daarentegen verjongt en handhaaft de hazelaar zich wel in begraasde parkachtige landschappen. Zowel de beide soorten eiken als de hazelaar blijken één of enkele jaren te kunnen teren op de reservestoffen uit de eikel en de noot. Ten onrechte geeft dat het idee dat deze soorten in hun eerste levensjaar relatief schaduw-verdragend zijn.

Begrazing door op grassen gespecialiseerde herbivoren als rund en paard blijkt essentieel te zijn voor de vestiging van beide soorten eiken, de hazelaar, wilde fruitsoorten en de doornstruiken als slee- en meidoorn. Bovendien blijkt begrazing de vestiging en het opgroeien van de soorten bomen die in het gesloten bos beide soorten eiken en de hazelaar wegconcurreren niet uit te sluiten. Het verschil tussen het gesloten bos zonder invloed van grote herbivoren en een door grote herbivoren sterk beïnvloed parkachtig landschap is dat in het eerste geval de eiken, de hazelaar, de wilde fruitsoorten en de doornstruiken zich niet kunnen handhaven, terwijl in het laatste geval alle soorten bomen die zich in gesloten bossen kunnen handhaven, zich óók in begraasde parklandschappen verjongen en handhaven, naast de beide soorten eiken en de hazelaar. Dat laatste gegeven is in overeenstemming met de palynologische feiten; het wegconcurreren van eiken en hazelaar in gesloten bossen daarentegen niet.

Een begraasd parkachtig landschap is ook in overeenstemming met het gegeven dat alle soorten bomen en de hazelaar in de prehistorische, ongerepte vegetatie samen met een fauna van grote herbivoren voorkwamen. De aan het parkachtige landschap ten grondslag liggende processen kunnen ook verklaren waarom alle soorten bomen na het eindigen van de ijstijd zich in eerste instantie in midden en west Europa konden vestigen in een open landschap, waar al enkele 1000<sup>den</sup> jaren een fauna van grote herbivoren aanwezig was. De theorie dat de oorspronkelijke vegetatie een gesloten bos was kan dat niet, omdat daaraan ten grondslag ligt dat grote herbivoren het bos doen verdwijnen door het afvreten en vertrappen van kiemplanten van bomen in het bos. In dat geval blijft de vraag onbeantwoord hoe de bomen zich in eerste instantie hebben gevestigd in het open terrein dat na het eindigen van de ijstijd aanwezig was. Behalve de vestiging van bomen en struiken na de ijstijd, kan een mede door de vraat van grote herbivoren ontstaan parkachtig landschap ook het bestaan van de enorme diversiteit aan plante- en diersoorten in bosweiden verklaren, namelijk doordat de bosweiden de meest nabije analogieën van de oorspronkelijke vegetatie zijn, waarin het vee niet een door de mens geïntroduceerd artefact, maar een moderne analogie van de wilde fauna was.

Hoofdstuk 7 zijn alle bevindingen uit voorgaande hoofdstukken tot een synthese en een eindconclusie samengebracht. Op grond daarvan luidt de eindconclusie dat de

oorspronkelijk aanwezige vegetatie geen gesloten bos, maar een door grote herbivoren mede in stand gehouden parkachtig landschap is, waarin de vegetatie voortdurend een cyclisch proces doorloopt. Daarbij komen in grasland doornstruwelen op, waarin vervolgens bomen opgroeien die door de doornstruiken tegen de vraat van grote herbivoren worden beschermd. De bomen vormen op den duur bos dat vervolgens onder invloed van de grote herbivoren en "catastrofes" als droogte en storm degenereert tot grasland, waarin het proces van vestiging van doornstruiken en bomen opnieuw begint. Door dit cyclische proces zijn op een gegeven moment over een grotere oppervlakte gezien alle fasen van deze successiecyclus aanwezig, waardoor allerlei biotopen permanent aanwezig zijn, maar niet steeds op dezelfde plaats. Het voorafgaande heb ik genoemd: **de theorie van de cyclische turnover van vegetaties.**

Op grond van de bevindingen en de synthese verwerp ik de nulhypothese ten gunste van de alternatieve hypothese, dat de natuurlijke vegetatie in midden en west Europa een parkachtig landschap is, dat bestaat uit een mozaïek van graslanden struwelen, bomen en bosschages, waarin grote herbivoren een sturende rol spelen in de verjonging van bomen en de successie in de vegetatie. In een epiloog wordt aangegeven dat de bevindingen in deze studie van belang zijn voor de natuurbescherming in midden en west Europa vanwege de referentiekaders die men hanteert. Zoals de alternatieve hypothese aangeeft is de aanname in de natuurbescherming dat de landbouw heeft geleid tot het ontstaan van nieuwe biotopen als graslanden en struwelen en mozaïeklandschappen, naast het oorspronkelijk aanwezige bos, niet juist.

# Summary

It is a widely held belief that a climax vegetation of closed forest systems covered the lowlands of Central and Western Europe in prehistoric times before man intervened and that it would still be there had this intervention not taken place. Man's intervention, notably the introduction of livestock, has led to the disappearance of this climax vegetation in a process known as retrogressive succession. The forest, it is believed, was degraded to thorny scrub and ultimately to grassland. According to the theory, it will revert to its natural vegetation of closed forest systems once the grazing of livestock is stopped.

Nature conservationists consider this human intervention as an enrichment rather than an impoverishment of nature. This is because in addition to the area's natural vegetation intervention allowed other biotopes, such as open grassland areas, to develop, which increased the number of wild plant and animal species. Since without human intervention the former closed forest systems would return and the number of wild species be reduced accordingly, nature conservationists deem the continuation of human intervention as essential for the conservation of biological diversity.

Chapter 1 defines the problem central to this study. The literature shows that pedunculate and sessile oak (*Quercus robur* and *Q. petraea*) and hazel (*Corylus avellana*) do not regenerate and cannot survive in closed forest systems while pollen analyses show that these species have existed continuously in Central and Western Europe for 10,000 years since the end of the last ice age. The null hypothesis formulated in this chapter is that European pedunculate and sessile oak and hazel survived in the closed forest systems in the lowlands of Central and Western Europe and that the grazing of large herbivores, such as aurochs (*Bos primigenius*), tarpan, or European wild horse (*Equus przewalski gmelini*), European bison (*Bison bonasus*), Elk (*Alces alces*), red deer (*Cervus elaphus*), and roe deer (*Capreolus capreolus*), that inhabited these regions did not affect the composition of species or the succession of the forest in prehistoric times. The alternative hypothesis is that, in prehistoric times, the natural vegetation in the lowlands of Central and Western Europe was a park-like landscape, a mosaic of grasslands, scrub and solitary trees and groves surrounded by cover and border vegetation. It is then postulated that the structure, composition of species and succession of this vegetation was largely determined by the herbivores that inhabited this landscape. The null hypothesis was tested against succession theories (chapter 2), pollen investigation (chapter 3), historical texts (chapter 4), research into spontaneous succession in forest reserves (chapter 5) and the ecology of the tree species that formed the climax vegetation in the lowlands of Central and Western Europe in prehistoric times (chapter 6). A synthesis of the findings is presented in chapter 7 which is followed by the final conclusion.

Chapter 2 deals with theories on succession and forest climax vegetation. It shows how the present theory was formed in the late 19th and early 20th century and was largely based on the observation that wildshoots of trees came up on abandoned fields and meadows which subsequently evolved into forests. The prevailing belief in the early 20th century was that the ancient vegetation in the lowlands of Central and Western Europe was analogous to the vegetation in the mountainous regions of Central and Western Europe where the last virgin forests of Europe could be found. In theories on succession and forest climax vegetation, livestock is regarded as an artefact that destroys new tree shoots and contributes to the destruction of forests. Historical texts that deal with pasturing rights are interpreted as measures to protect forest regeneration and considered proof that the ancient vegetation was indeed forest which was harmed by grazing stock. According to these theories, the spontaneous regeneration of forests is only possible with very low stocking densities. Since the virgin forests in the mountainous regions are taken as analogous to the lowlands of Central and Western Europe, the low densities of wild game in these mountain forests serves as further proof.

The assumption that grazing stock results in a retrogressive succession of forest to grassland should be rejected particularly on the basis of findings by Watt (1925, 1926, 1934a, 1934b). He showed that there is sufficient regeneration of trees in places where grazing does occur, particularly in the case of the two species of oak and hazel. This information actually suggests the opposite of what was concluded. Within the framework of the prevailing theory, however, the information on tree regeneration with grazing was interpreted by Watt and others as a phase in the reversion to forest after grazing is stopped.

The results of a study in palynology are presented in chapter 3 and the relevant theories in this field are discussed. In the early literature of this branch of science, it is apparent that pollen analysis is based on the same theories that had already been formulated at the time about succession and climax. Palynologists thus also assumed that the ancient vegetation in the lowlands of Central and Western Europe was forest. The fact that tree pollen dominates the pollen diagrams from Central and Western Europe is taken as a confirmation of that theory. Changes in species composition which are revealed by pollen diagrams are interpreted as a succession to "modern" forests where large herbivores did not occur or occurred only in low densities.

Palynology also assumes that the erstwhile population of large herbivores had no influence on the succession of vegetation. Changes in pollen diagrams that are interpreted as changes in forest vegetation are attributed to human intervention, such as clearing the forest and grazing livestock. Data on vegetation and research into the production of pollen grains of common hazel and the two species of oak show that the pollen diagrams of prehistoric vegetations better match park-like landscapes than closed forests with respect to the composition of species and pollen spectrum. This is confirmed by modern pollen spectrums of park-like, grazed landscapes.

In chapter 4, the interpretations of texts and proclamations from the past dealing with stock grazing are examined. Current theories on succession and prehistoric vegetation use these texts to prove that the primeval vegetation was indeed forest. Contrary to what these theories state, the goal of such regulations in Central and

Western Europe was **not** to protect the process of regeneration in the forests against damage by stock. The true goal of these regulations, from their first appearance in the records until 1700, was to protect young shoots on stumps in parcelled and regulated coppices. Written sources from before 1700 show that sufficient forest regeneration occurred **outside** the forest, in sunny thorny scrub areas with species such as blackthorn (*Prunus spinosa*) and hawthorn (*Crataegus monogyna*), with grazing by livestock. These thorny scrubs cropped up in grazed grassland and protected seedlings and young trees against the destruction of livestock and wild herbivores. In this way, the regeneration of trees took place under the pressure of the biomasses of herbivores as much as forty times higher than the currently accepted biomasses regeneration rate in forestry today. The thorny scrub was chopped for firewood, but care was taken that seedlings and young trees were spared. The purpose of the regulations was to prevent young shoots on stumps from being eaten and to save seedlings and young trees from being eaten or trampled on. The regulations stated that the felled scrubs had to be fenced by means of a ditch or bank or both and sometimes with dead thorn bushes as well. The lack of adherence to these rules, as well as increased grazing and illegal grazing eventually resulted in the disappearance of these trees and shrubs in large parts of Central and Western Europe. Historical records show that this eventually led to expansive, almost treeless areas, such as heaths and moors, and even completely bare areas with only drifting sands. This historical review shows that the disappearance of trees and shrubs was not directly due to grazing by large herbivores but rather to collecting firewood and overexploitation by humans. The prevailing theories are thus based on an incorrect interpretation of historical texts.

Regulations to protect seedlings of trees in the forest were not drawn up until after 1700, when coppices evolved to modern, timber forests. This development was prompted by changes in the demand for wood. Grazing regulations to protect seedlings in the forest were the result of techniques for growing new generations of trees in the forest from the seeds of standing trees. In forestry, these regeneration techniques are called "natural" regeneration. This term raises confusion, since contrary to what the name suggests, the techniques are not analogies of natural processes that lead to the regeneration of trees. In fact, these techniques require considerable human intervention, particularly in the case of the "natural" regeneration of oak. Without human assistance, for example combatting other tree species, oak cannot be regenerated "naturally" and hazel would no longer occur in these forests.

The spontaneous succession in a number of forest reservations in Central and Western Europe is discussed in chapter 5. All these reserves were grazed by specific grazers such as cattle (*Bos taurus*), horse (*Equus ferus*) and sheep (*Ovis spp.*) prior to acquiring the protected status. Oak (both sessile and pedunculate oak) and hazel stem from that time. Grazing was terminated when these areas became reserves.

According to the succession theories, these reserves should revert to their original climax vegetation of closed forest containing all the original species of trees when grazing is stopped. Hazel and the two species of oak should also occur in that scenario. However, research results show that hazel and the two species of oak disappeared from all reservations. This is partly to be attributed to the lack of regeneration, but many trees also died after becoming completely overgrown by other species such as small-leaved lime (*Tilia cordata*), wych elm (*Ulmus glabra*), beech (*Fagus*

*sylvatica*) and hornbeam (*Carpinus betulus*). Hazel, pedunculate oak and sessile oak are disappearing from these forests in less than a century. This is not congruent with the palynological facts which show that oak and hazel flourished for an unbroken period of thousands of years in the presence of the same species that now outcompete them in the reserves. In other words, the forest reservations are not developing into the modern equivalent of prehistoric, virgin vegetation and are not reverting back to the ancient vegetation.

The characteristics of seedlings and young plants are reviewed in chapter 6 for pedunculate oak and sessile oak, beech, small-leaved lime, hornbeam, hazel and wild fruit species such as wild apple (*Malus sylvestris*), wild pear (*Pyrus pyraeaster*) and wild cherry (*Prunus avium*). The characteristics are discussed in the context of the two hypotheses. In addition, the autecology of thorny scrubs such as hawthorn and blackthorn, which play an important role in the growth of tree species, is discussed.

The most important characteristic described in chapter 6 is the tolerance to limited quantities of daylight. The species of trees outcompeting hazel and the two species of oak have a greater tolerance to low daylight levels than European and sessile oak. This explains why these oak species lose out in closed forests. On the other hand, the competitors of oak can also survive in grazed, park-like landscapes. In such landscapes, the two oak species hold their own against their competitors. The autecology of the two species of oak and the role of the jay (*Garrulus glandarius*) in the establishment of oaks also explains why oaks are relatively common in grazed landscapes.

A direct comparison cannot be made between the common hazel and species that are more tolerant to shade. However, "circumstantial evidence" also suggests that common hazel does not regenerate or survive in closed forests. On the other hand, hazel does regenerate and flourishes in grazed park-like landscapes. Both the two oak species and the hazel can survive for at least one year on the nutrient reserves in their roots and nuts. This can lead to the incorrect assumption that these species have a relatively high tolerance to shade in their first year.

Grazing by grass-eating herbivores such as cattle and horse is essential to the establishment of the two species of oak, hazel, wild fruit trees and thorny scrub such as hawthorn and blackthorn. Grazing does not prevent the growth of the species that outcompete oak and hazel in closed forest. The difference between closed forest without large herbivores and a park-like landscape with a considerable role for herbivores is that oaks, common hazel, wild fruit trees and thorny scrubs cannot maintain themselves in the former, while trees that flourish in closed forest can regenerate and grow in park-like landscapes. They also sustain the two species of oak and common hazel. This last fact agrees with the palynological evidence: oak and hazel in closed forest does not.

A grazed park-like landscape is congruent with the fact that in prehistoric times all species of trees and hazel occurred in conjunction with a fauna including large herbivores. The processes leading to a park-like landscape also explains how all species of trees were able to establish themselves in the open landscape of Central and Western Europe after the last ice age, despite the presence of large herbivores who already roamed there for thousands of years. The theory that the ancient vegetation in the lowlands of Central and Western Europe consisted of closed forest cannot explain this historical fact, since this theory claims that large herbivores destroy

forests by trampling and eating seedlings in the forest. If this theory is adhered to, the question remains open as to how trees then managed to establish themselves in open terrain after the ice age. As well as stimulating the establishment of trees and shrubs at the end of the ice age, the presence of large herbivores also enabled the development of an enormous diversity in plant and animal life in forest meadows. Forest meadows are the closest analogy we have to the ancient vegetation; grazing animals are not an artefact introduced by man but an analogy of wild fauna.

The results of the previous chapters are brought together in a final conclusion in chapter 7. On the basis of the results, the conclusion states that the primeval vegetation in the lowlands of Central and Western Europe was not closed forest but a park-like landscape in which the vegetation followed a cyclical process, maintained in part by large herbivores. Thus thorny stands of scrubs evolved, in which trees could grow while being protected from damage by grazing. Eventually the trees developed into a forest which again slowly degenerated to grassland under the influence of large herbivores and "catastrophes" such as drought and storms, after which the cycle began anew. At some point in this cyclical succession process, all the phases of the cycle can be seen over a larger area. In other words, various biotopes occur permanently, but not always in the same place. I have called this **the theory of cyclical vegetation turnover**.

On the basis of the results and their synthesis, I reject the null hypothesis in favour of the alternative hypothesis that the naturally occurring vegetation in Central and Western Europe is a park-like landscape consisting of a mosaic of grasslands, scrub and solitary trees and groves, in which large herbivores play a key-role in the regeneration of trees and in the succession of vegetation. The importance of these findings for nature conservation in Central and Western Europe, with respect to the reference frames used by nature conservationists, is explained in an epilogue. As the alternative hypothesis shows, the assumption in the field of nature conservation that agriculture led to the development of new biotopes, such as grasslands, scrub and mosaic landscapes, is incorrect.



# Curriculum Vitae

Franciscus Wilhelmus Maria Vera werd op 4 juni 1949 geboren te Amsterdam. Hij behaalde in 1968 zijn H.A.V.O.-diploma, waarna hij de Hogere Bosbouw en Cultuurtechnische School te Arnhem bezocht. Deze verliet hij na 1 jaar, om vervolgens in 1970 het staatsexamen H.B.S.-b te behalen en de studie biologie te beginnen aan de Vrije Universiteit te Amsterdam. Daar studeerde hij in 1978 af.

In 1979 begon hij op het hoofdkantoor van het Staatsbosbeheer bij de Inspectie Natuurbehoud als Medewerker Waardevolle Agrarische Cultuurlandschappen. De werkzaamheden betroffen het in uitvoering komen van de Nota over de Relatie tussen Landbouw en Natuur, algemeen bekend als de Relatienota. Daarna werkte hij aan natuurontwikkeling in grote natuurgebieden en grote wateren; een interesse die gewekt was door zijn betrokkenheid in de privé-sfeer bij het veiligstellen en tot ontwikkeling brengen van de Oostvaardersplassen in Zuid Flevoland. In zijn werk bij het Staatsbosbeheer leidde dat tot het opstellen van een rapport dat een belangrijke rol heeft gespeeld bij de aanwijzing van de Oostvaardersplassen als Staatsnatuurmonument en het verleggen van de spoorlijn naar Lelystad, ten behoeve van het veilig stellen van de Oostvaardersplassen. Deze periode was van groot belang voor de ontwikkeling van zijn ideeën over de relatie tussen landbouw en natuur en de mogelijkheden voor natuurontwikkeling.

In 1982 ging hij over naar de Directie Natuur, Milieu en Faunabeheer op het Ministerie van Landbouw en Visserij, waar hij hoofd werd van de afdeling Natuurontwikkeling en Grote Eenheden Natuur. In deze functie stelde hij samen met Drs F. Baerselman de Verkennende Studie Natuurontwikkeling op, waarin het concept van de Ecologische Hoofdstructuur (EHS) werd ontwikkeld en gepresenteerd. Deze studie kwam in 1988 uit. Het concept van de EHS werd overgenomen in het in 1989 door het Ministerie van Landbouw, Natuurbeheer en Visserij uitgebrachte Natuurbeleidsplan.

In 1989 ging hij naar de Vakgroep Natuurbeheer in Wageningen om vragen en ideeën met betrekking over natuur en natuurontwikkeling verder uit te werken. Dit heeft geresulteerd in het voorliggende proefschrift. Sinds 1 januari 1996 werkt hij als Senior Beleidsmedewerker bij het Bureau Strategische Beleidsvoering op het Ministerie van Landbouw, Natuurbeheer en Visserij.

Naast bovengenoemde activiteiten in werkverband heeft hij zich als privépersoon sterk beziggehouden met natuurontwikkeling in grootschalige gebieden. Genoemd zijn al de Oostvaardersplassen. Daarnaast is hij één van de opstellers van het Plan Ooievaar, dat naast de ontwikkeling van de landbouw in het binnendijkse deel van het rivierengebied, de ontwikkeling van natuur in het buitendijkse deel, de uiterwaarden, voorstelde.