Bosinstandhouding
182.2
182.3
182.8
228.7/.8

Bosoecosystemen en landschapssuccessie in gematigde klimaatsgebieden

H. Doing
Vakgroep Vegetatiekunde en Plantenoecologie van de Landbouwhogeschool

Inhoud

1 Inleiding
2 Landschapssuccessie en landschapsclimax
3 Voorbeelden van landschappen met een hoge natuurlijkheidsgraad
4 De situatie in Nederland
5 Literatuur
6 Stellingen

1 Inleiding

Zoals uit de begripsbepalingen (Doing en Westhoff) blijkt, is voor de hier besproken problemen een benadering op oecosysteem- of zelfs op landschapsniveau noodzakelijk (zie ook onder 2).

Dit betekent, dat indelingen in vegetatie-eenheden (zie b.v. Westhoff en Den Held, 1969) niet toereikend zijn. Dergelijke indelingen berusten op bepaalde principes, zoals de "trouw" van soorten aan bepaalde soortencombinaties, die voor de typering van oecosystemen van ondergeschikt belang kunnen blijken te zijn. Liever dan dit, vooral op de floristische samenstelling der vegetatie gebaseerde systeem, te detailleren en kwantificeren met behulp van rekenmethodes, willen wij het aantal kenmerken en eigenschappen, te gebruiken bij de typering van oecosystemen, uitbreiden. In de praktijk komt dit erop neer, dat behalve de vegetatie ook vooral de bodem (gezien als substraat voor plantengroei) en bij landschappen ook de geomorfologie (in verband met voorgeschiedenis, lokaal klimaat, hydrologie, geologische processen enz.) als indelingscriterium wordt gebruikt. Met de dieren moet men vooral rekening houden wat de meer opvallende activiteiten, zoals insektenplagen, beweiding e.d. betreft. Een faunistische analyse stuit helaas meestal op onoverkomelijke moeilijkheden. De beheerswijze, die niet alleen de samensteiling en structuur, doch vooral ook de voedingsstoffen- en watercycli beheerst, is daarentegen voor het oecosysteem nog meer dan voor de vegetatie alleen een dominante factor. Bij de bespreking van de successie van bosoecosystemen in een bepaald gebied ontkomt men er niet aan, "typen" te onderscheiden. In zekere zin is dit een heel nieuw begin, zodat men in de gunstige omstandigheid verkeert, in het verleden gemaakte fouten te vermijden. Wat het systeem der vegetatie-eenheden betreft, hebben vooral de ingewikkelde hiërarchie en nomenclatuur een ruimere aanvaarding en toepassing buiten de kringen van de vakgenoten in de weg gestaan (Doing, 1970). Een ander bezwaar van de floristische methode is de grote invloed, die zuiver plantengeografische verschillen op de classificatie hebben. Er is daardoor een tendens opgetreden tot onderscheiding van afzonderlijke eenheden, die qua structuur, oecologie, fysiologie, dominante en indicatorsoorten overeenstemmen, uitsluitend op grond van ken- of differentiërende soorten, die hun aan- of afwezigheid mede te danken hebben aan verschillen in flora (of in floristische rijkdom) tussen de betreffende gebieden. Aangezien een classificatie juist vooral dient om niet alleen dicht bij elkaar, doch ook verder uiteen liggende zaken met elkaar te kunnen vergelijken, werkt dit vertroebelend.

Betrekt men vegetatiestructuur, bodem, relatie met omliggende oecosystemen enz. als criteria mee in de classificatie, dan zullen dergelijke fluctuaties in soortensamenstelling, en zeker het al of niet voorkomen van afzonderlijke soorten, naar de achtergrond schuiven.

Hiermee is uiteraard het bestaande systeem van vegetatie-eenheden niet op slag waardeloos geworden. Het is zelfs veelal de enige basis, van waaruit men kan trachten het hier gestelde doel te bereiken. Dit zal in het vervolg hier ook gebeuren. Om parallellen aan te geven, zullen de namen der verbonden en onderverbonden uit dit systeem vermeld worden. Voor de (bos-) eenheden op associatieniveau zullen echter Nederlandse namen gebruikt worden, zoveel mogelijk met een voorkeur voor namen van bomen of struiken. In oecosysteemnamen kan ook een aanduiding omtrent de aard van de bodem opgenomen worden. Daarbij wordt echter stilzwijgend het standpunt ingenomen, dat het om oecosysteem- en niet om uitsluitend vegetatietypen gaat. In feite is dit reeds zeer lang de opvatting van de auteur geweest, en zijn de door hem als vegetatie-eenheden beschreven bostypen (Doing, 1962) in feite bedoeld als oecosysteemtypen. Dit heeft o.a. tot gevolg dat zij zich goed blijken te lenen voor een beschouwing over het verband tussen vegetatie en bodem, ook indien zij door de meer op "kensoorten"

ingestelde vegetatiekundigen niet als associaties erkend worden, en dat zij bovendien minder aan bepaalde geografische gebieden gebonden zijn.

Men hoort soms de opvatting, dat het gebruik van het "oecosysteem"-begrip niet gerechtvaardigd zou zijn, zolang men dit niet vollediger geanalyseerd heeft, b.v. zolang men niet in staat is de bijbehorende insekten enz. te determineren en te kwantificeren. Indien men echter tot de conclusie gekomen is, dat het oecosysteem in een bepaalde problematiek een zinvoller geheel is dan b.v. de vegetatie alleen, mag dit geen reden zijn, zich tot de laatste te beperken. In feite wordt geen enkel systeem ooit volledig geanalyseerd. De bosbouwer of landschapsbeheerder wordt in zijn werk geconfronteerd met oecosystemen, en hij kan met zijn beheersmaatregelen niet wachten tot de onderzoeker tevreden is over wat omtrent hun samenstelling bekend is, evenmin als de arts met de keuze van zijn geneeswijze kan wachten tot alles over het menselijk lichaam bekend is. Natuurlijk zal de kwaliteit van het beheer wel gebaat zijn bij een toename van die kennis, maar belangrijker dan die toename blijft voor hem toch een juiste toepassing ervan, met intuïtie voor de gevolgen.

2 Landschapssuccessie en landschapsclimax

Hoewel begrippen als climax, oecosysteem enz. reeds vaak omschreven zijn, is het toch niet veilig ze te hanteren, zonder verantwoording af te leggen van de reden waarom en de wijze waarop men ze in een bepaald geval gebruikt. Bij toegepast-oecologische problemen dient men zich allereerst af te vragen, op welk niveau deze het best aangepakt kunnen worden (niveau populatie, levensgemeenschap, biosfeer enz.). Gaat het b.v. om problemen van bosinventarisatie, dan zal een aanpak op het niveau "vegetatie" vaak het meest effectief zijn. Men heeft hierbij immers te maken met combinaties van allerlei verschillende populaties, waarvan de kwalitatieve en kwantitatieve samenstelling meestal niet volledig van plaats tot plaats bekend zal zijn of behoeft te worden vastgesteld. Omgekeerd haalt men op oecosysteem-niveau allerlei problemen binnen (b.v. de wisselwerking vegetatie-dieren) die voor de genoemde probleemstelling minder relevant zijn.

Wil men het verschijnsel "successie" begrijpen dan mag men vegetatie- en bodemontwikkeling niet los van elkaar bestuderen, doch dient ze als gelijkwaardige componenten van een meer complex systeem te beschouwen, waarvan ook de plaatsgebonden dieren en een stuk van de atmosfeer deel uitmaken. Voor dit probleem is dus een benadering op oecosysteemniveau geboden. Dit blijkt op allerlei wijze, b.v. uit het feit dat de verschillen in microklimaat binnen en buiten het bos, zo belangrijk voor de groei en vestiging van planten, voornamelijk tot stand komen onder invloed van vegetatie en bodem.

Vegetatie, bodem, dieren en atmosfeer op een bepaalde plaats vormen dus de *componenten* van het betreffende oecosysteem. De hierop betrokken *milieufactoren* zijn de invloeden van *buiten* het oecosysteem, b.v. regenval, doorlatendheid van de ondergrond of beïnvloeding van een naburig oecosysteem. Deze onderscheiding is belangrijk voor een zinvolle discussie. In de tweede plaats heeft het begrip "oecosysteem" een functionele basis, die berust op het optreden van kringlopen: banen van stoffen (incl. water) en energie, die de genoemde componenten in een bepaalde volgorde passeren. Een concreet oecosysteem moet dus zo groot zijn, dat alle componenten op representatieve wijze erin betrokken zijn, d.w.z. het heeft een *minimumareaal* (waarvan de grootte van geval tot geval sterk kan wisselen).

De *maximale* grootte hangt slechts af van de eisen, die men in een bepaald geval aan de homogeniteit stelt: ook een (in dit opzicht meestal zeer heterogeen) landschap, de biosfeer of zelfs de gehele aarde mag als een oecosysteem beschouwd worden. Wil men zijn functies goed kunnen bestuderen, dan moet een oecosysteem lang genoeg intact blijven om de langzaamste der optredende cycli zich te laten voltooien. Deze tijdsduur kan b.v. worden bepaald door de snelheid van mineralisatie van de organische stof of door de leeftijd der oudste organismen. Mocht de samenstelling der componenten zich vóór het bereiken der volwassenheid gewijzigd hebben, dan is het ene oecosysteem reeds in het andere overgegaan (successie!) en zal men zich in dit opzicht moeten beperken.

Een oecosysteem, waarvan de samenstelling (kwalitatief en kwantitatief) en structuur — statistisch gesproken, en betrokken op tenminste het minimumareaal — van jaar tot jaar niet in een bepaalde richting verandert, zolang zijn milieu niet verandert, noemt men een *climax-oecosysteem*. Schakelt men alle uitwendige ingrepen zoveel mogelijk uit, dan ontstaat een oecosysteem dat maximaal door het klimaat en minimaal door andere milieufactoren bepaald wordt. Dit kan men daarom een *"klimatologische climax"* noemen. In ieder klimaatsgebied bestaat een reeks van klimatologische climaxen, waarvan de verschillen door bodemverschillen worden veroorzaakt. Kiest men hieruit de bodem, die het minst extreem is (b.v. geen overmaat of gebrek aan bepaalde componenten bevat ten opzichte van zijn functie als substraat voor plantengroei — voor zover dit althans te rijmen is met het heersende klimaat en de bijbehorende vegetatie), dan vindt men hier de *"zonale vegetatie"* (resp. het zonale oecosysteem). De betekenis van dit begrip ligt in zijn geschiktheid tot het karakteriseren van betrekkelijk grote gebieden, waarbij men de talloze niet-gebiedsgebonden invloeden zoveel mogelijk wil uitschakelen, b.v. bij kartering op zeer kleine schaal.

Aangezien in Nederland vrijwel alle bodems jong of in een of ander opzicht extreem zijn, komen zelfs onvolgroeide of van de zonale afgeleide vegetaties bij ons

maar op weinig plaatsen voor.

Sedert een aantal jaren tracht men de problemen die in de praktijk het climaxbegrip moeilijk hanteerbaar maken op te vangen door te werken met het begrip "potentiële natuurlijke vegetatie". In feite komt dit, althans in Nederland, vaak neer op interpretatie van een bodemkaart in die zin, dat men aangeeft, welk type bos men ter plaatse aan zou kunnen planten met een maximale kans dat dit zich zonder verder ingrijpen zal kunnen handhaven. Gaat men dieper in op de definitie die oorspronkelijk door R. Tüxen is gegeven, dan blijkt dat de problemen die men met het climaxbegrip door de voordeur naar buiten heeft gewerkt, door de achterdeur weer binnen komen (Doing, 1974). Zo ontkomt men b.v. niet aan de vraag of men onder "potentieel" een toestand verstaat die zich b.v. binnen 100 jaar zou moeten kunnen instellen ("plesioclimax" van Gaussen), of dat deze tijdsduur ook wel 1000 jaar zou mogen zijn (wat bij successie van bosassociaties nodig kan zijn). Nog moeilijker is een uniforme hantering van het begrip "natuurlijk". Het is duidelijk dat het hierbij niet gaat om een reconstructie van het verleden, maar om een projectie naar de toekomst, waarbij irreversibele veranderingen in het landschap, in de atmosfeer en in flora en fauna mee ingecalculeerd moeten worden. Men moet hierbij dus wel uitgaan van de aanwezigheid van kennis van het gedrag van dominante soorten en van successies, die misschien nauwelijks ooit hebben plaatsgegrepen. De oppervlakte der milieutypen, hun ligging in het landschap en hun afstand tot potentiële diasporenbronnen kan niet buiten beschouwing gelaten worden.

Zowel via de klassieke "monoclimaxtheorie" (één climax per klimaatsgebied) als via het begrip "potentiële natuurlijk vegetatie" komt men zo tot de noodzaak, om voor een meer genuanceerde benadering de oecosystemen in landschappelijk verband te beschouwen. Let men bij de studie der successies niet alleen op wat ter plaatse gebeurt, maar ook op de onderlinge (zijdelingse) invloeden der verschillende oecosystemen op elkaar, dan komt men tot het concept "landschapssuccessie". Onder *"landschap"* versta ik hier een complex (mozaïek) van geografisch, historisch en functioneel samenhangende oecosystemen.

Een voorbeeld van de noodzaak om op het niveau "landschap" in plaats van (oecologisch homogeen) oecosysteem te opereren is de interpretatie van zonaties (cf. de beschouwing van Boerboom over mangrovezonaties en -successies). Waar in een overstromingsgebied b.v. kreken, oeverwallen en kommen optreden, zijn deze doorgaans gelijktijdig ontstaan. Zij vertegenwoordigen dus ten opzichte van elkaar geen successiefasen, maar elkaar wederkerig sterk beïnvloedende onderdelen van een groter geheel. Zij zijn als zodanig gelijkwaardig, doch wellicht alle tezamen verwikkeld in een veranderingsproces (opbouw of afbraak, differentiatie of nivellering van het landschap).

Het schoolvoorbeeld van een dergelijke landschapssuccessie, nauw verbonden met de monoclimaxtheorie in zijn scherpste vorm, is de erosiecyclus, waarbij een jong hooggebergte tot een oud middengebergte afslijt. Globaal gezien worden hierbij toppen afgesleten, dalen opgevuld en hellingen verflauwd. Meer in detail gezien, zijn er gewoonlijk perioden met betrekkelijke rust (instelling of benadering van climaxtoestanden in grote delen van het landschap), afgewisseld door hernieuwde terugschrijdende erosieactiviteit, waarbij op nieuwe plaatsen steile hellingen resp. verse sedimenten ontstaan. In een dergelijke periode — die ook door menselijke invloeden kan ontstaan — verkeren diverse landschapsgedeelten in verschillende fasen van successie. Het kan voorkomen, dat ver uit elkaar liggende landschapsgedeelten elkaar sterker beïnvloeden dan tussenliggende gedeelten.

Onder "landschapsclimax" zou men kunnen verstaan het complex van quasi-natuurlijke oecosystemen (zie "Begripsbepalingen") dat tezamen een statisch landschap vormt. Afgezien van diversiteit in expositie en inclinatie, waterhuishouding, diepte van de verweringslaag, het bodemprofiel enz. wordt een dergelijk geheel meestal sterk verlevendigd door verschillen in moedergesteente. Met "statisch" is niet bedoeld, dat de geologische processen tot stilstand zijn gekomen, of de grenzen der oecosysteem-typen niet zouden mogen verschuiven, doch wel dat geen der aanwezige typen tot verdwijnen gedoemd of het verschijnen van nieuwe typen te verwachten is, zolang het klimaat niet verandert.

Het speculatieve karakter van deze omschrijving en het feit dat de meeste concrete landschappen lang niet alle situaties bevatten die theoretisch mogelijk zouden zijn, is voor de bruikbaarheid van het begrip geen groot bezwaar. Het gaat er n.l. vooral om:

1 De keuze van één climaxtype per gebied te vervangen door die van een complex van functioneel bij elkaar behorende typen.

2 Een relatief scherpe omgrenzing (b.v. kartering) van gebieden mogelijk te maken, die niet slechts op de vegetatie, doch ook (direct) op andere landschapsaspecten, b.v. hydrologie, geomorfologie, ontwikkelingsgeschiedenis enz. gebaseerd is.

Het laatste probleem, dat in dit kader genoemd moet worden, is dat der z.g. "natuurlijkheidsgraden van landschappen" (o.a. Westhoff, 1949). Het woord "landschappen" is in dit verband op enigszins andere wijze gebruikt omdat het aanvankelijk in feite ging om vegetatietypen of levensgemeenschappen. In de eerste plaats dient het (in discussies over natuurbescherming zeer verwaarloosde) bodemprofiel in de te maken onderscheidingen te worden betrokken, zodat beter van oecosystemen kan worden gesproken (Doing, 1961). Aangezien het beheer zich niet stoort aan grenzen tussen oecosysteemtypen, en wegens het belang van de reeds eerder genoemde "horizontale" onderlinge beïn-

vloedingen der oecosystemen — die door menselijke activiteiten vaak nog aanzienlijk vergroot wordt — is het inderdaad juist om ook hier het begrip "landschap" centraal te stellen, maar dan ook in de betekenis waarin het hier gebezigd wordt. Op deze wijze kunnen aan de door Westhoff genoemde criteria een aantal nieuwe worden toegevoegd (zie "Begripsbepalingen"). Van een echt oerwoud tot een "asfaltwoestijn" en vandaar terug naar "natuurbouw" met geleidelijk losmaken van menselijk ingrijpen bestaat in feite een oneindige schakering van mogelijkheden.

3 Voorbeelden van landschappen met een hoge natuurlijkheidsgraad

In zeer grote delen van de wereld wordt reeds zo lang intensieve landbouw bedreven of is de bevolking zo dicht, dat geen ongerepte of quasi-ongerepte landschappen meer voorkomen, of zelfs maar in gedachten gereconstrueerd kunnen worden. Hier volgen enkele voorbeelden van relatief natuurlijke landschappen, die noodgedwongen ver van huis gezocht moesten worden. De voorbeelden kunnen vooral helpen om twee vragen te beantwoorden.

a Leidt de successie in gebieden met een lange ongestoorde ontwikkeling (o.a. geen recente vernietiging van de vegetatie onder invloed van ijstijden) inderdaad tot vergaande nivellering der oecosystemen binnen een klimaatsgebied?

b Zijn natuurlijke landschappen in een daarvoor geschikt klimaat geheel met bos bedekt?

A *Eucalyptus-vegetaties in gematigd Zuidoost-Australië (omgeving Canberra)* Hier bevindt zich een geomorfologisch zeer oud heuvellandschap met diverse soorten moedergesteente. Indien ergens de "monoclimax" tot ontwikkeling zou zijn gekomen, dan moest het hier zijn. In werkelijkheid vindt men in diverse situaties een reeks bos-, savannebos- en graslandtypen, die vrij scherp tegen elkaar afgegrensd zijn. Het landschap bevindt zich in een staat van ontginning, zoals bij ons in de vroege middeleeuwen. Deze maakt het op de meeste plaatsen nog mogelijk, de oorspronkelijke vegetatie te reconstrueren. Binnen één beperkt, homogeen klimaatsgebied (hoogtegordel van 600-1000 m, bepaalde ligging ten opzichte van de kust en naburige bergruggen) vindt men de volgende situatie. Het klimaat is vrij droog, vele vrij strenge (nacht)vorsten in de winter. Voor verdere gegevens en literatuur, zie Doing (1966). De dominante boomsoorten der natuurlijke vegetatietypen komen in het gebied als volgt voor. Iedere bomencombinatie gaat gepaard met een bepaald, steeds duidelijk verschillend type ondergroei.

1 Savannebos met Eucalyptus melliodora (optimum op droge bodem) — E. blakelyi (optimum in slecht gedraineerde terreindepressies) — E. bridgesiana (optimum op diepgrondige bodems in kleine dalen) op relatief arme, colluviale en alluviale bodems of op diep verweerd graniet. Op relatief steen- of rotsachtige bodems komen deze soorten gemengd voor met E. macrorhyncha (armere bodems) of E. nortonii (rijkere bodems).

2 Savannebos met E. pauciflora — E. rubida (optimum nabij "creeks" = intermitterende beken) op rijke of natte bodems of in vorstgaten met stagnerende koude lucht nabij hoge berggebieden. In de meest extreme gevallen komen op dergelijke plaatsen van nature boomloze moerassen of graslanden voor.

3 Savannebos met E. pauciflora — E. stellulata in soortgelijke gevallen als 2, doch op koudere plaatsen, vooral op grotere zeehoogte.

4 Gesloten bos met E. macrorhyncha (optimum op relatief koele, vochtige plaatsen) — E. rossii (optimum op relatief warme, droge plaatsen) op ondiepe verweringsgronden of op puin afkomstig van zandsteen. Op steile rotsachtige hellingen komt bovendien Callitris endlicheri (een conifeer) voor, soms dominant.

5 Gesloten bos met E. mannifera (optimum op de armste bodems) — E. dives (optimum op iets rijkere bodems) op ondiepe verweringsgronden of op puin, afkomstig van fijnkorrelige sedimentgesteenten (leistenen, schalies e.d.). In kleine colluviale dalletjes in dergelijke gebieden komt beneden 750 m zeehoogte E. cinerea lokaal talrijk voor.

6 Savannebos met Casuarina cunninghamiana langs periodiek overstroomde rivieroevers, meest op grof zandig substraat.

B *"Nadgee"-natuurreservaat aan de kust van Zuidoost-Australië (grens NSW-Victoria)* Het klimaat is warmgematigd (bijna vorst-vrij) en vrij vochtig, met relatief koele zomers. Het gebied is zeer afgelegen, sinds de uitroeiing der aborigines vrijwel onbewoond en weinig door jagers, toeristen enz. bezocht (nu in deze streek helaas de "nip chip ships": grootscheepse kaalkap met afvoer van het verchipte hout naar Japan = Nippon). Moedergesteente en bodem zijn zeer homogeen (zure, rode, zandig-lemige "lateritic podzolic" profielen) en normalerwijs bedekt met een vrij dicht, ca. 20-25 m hoog bos, waarin E. sieberi volledig domineert. Er is een vrij rijke ondergroei van struiken, kruiden, grassen enz. In speciale situaties wordt dit bos afgewisseld door:

1 Een ander bostype in smalle stroken in de beekdalen.

2 Open vegetaties, struweel en kustbos in de (lokale) duingebieden en lagune-oevers.

3 Mangrove-struweel (Avicennia).

4 "Salt spray shrubs" langs rotskusten (zeer goed ontwikkeld, meerdere zones).

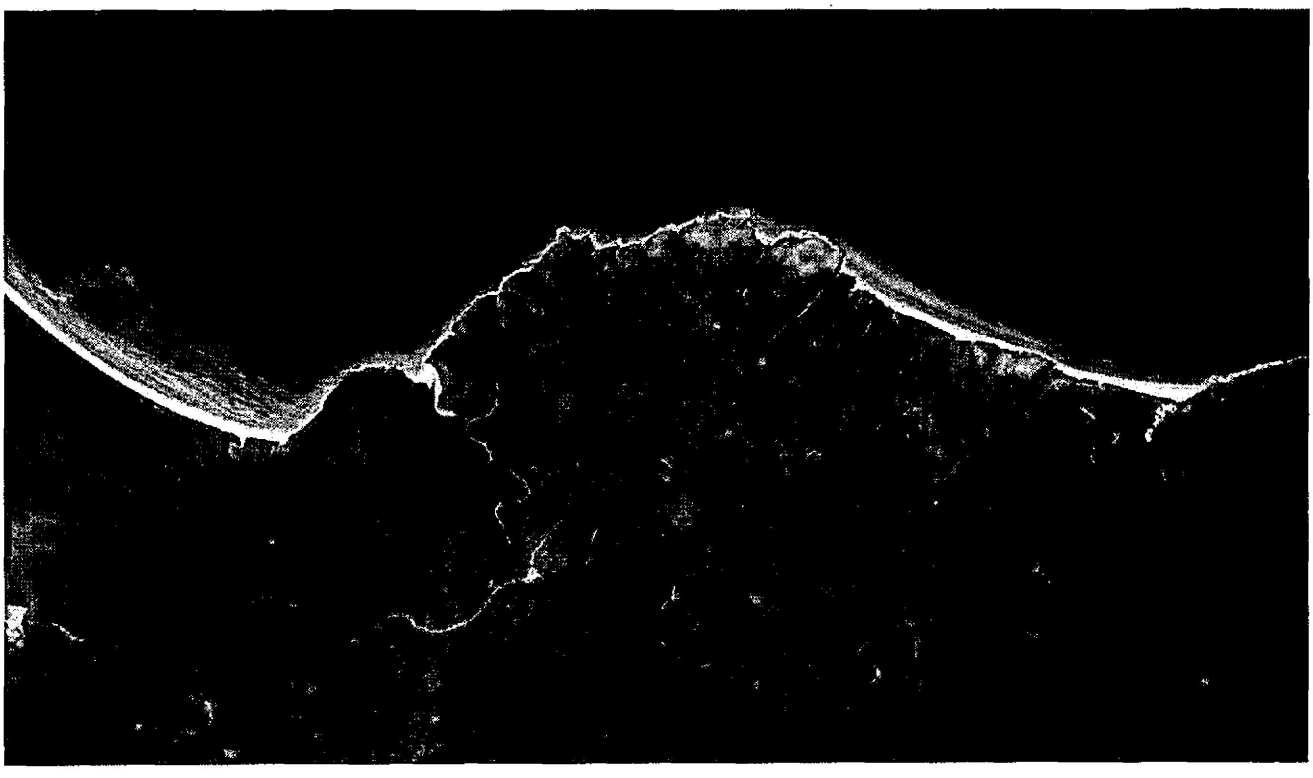
5 Heide met Epacridaceae, Casuarina's, Proteaceae enz. Zeer soortenrijk, lokaal strook van enkele 100 m achter 4 (waar deze afgestorven is?). Het bos (E. sieberi) hierachter vertoont een scherpe grens met onbeschermde, hoge, afstervende bomen (zout?). Andere

heide-oecosystemen vindt men in Australië — tot in de tropen — als gevolg van herhaalde (natuurlijke) branden en op windgeëxponeerde heuveltoppen. Met beweiding houden deze geen verband.

C *Zuidwest-Tasmanië* Gematigd, extreem oceanisch klimaat, te vergelijken met dat van Ierland. In tegenstelling tot Ierland is het grootste deel van Tasmanië met bos bedekt, in het betreffende gedeelte een gematigd regenbos met Nothofagus cunninghamiana. Een uitgestrekt gebied is praktisch onbewoond, en was ook voor de komst der blanken uiterst dun bevolkt. Na bosbranden wordt het regenbos vervangen door Eucalyptus-bos. Na herhaalde branden (die veelvuldig optreden) ontstaat een veenvegetatie met o.a. Epacridaceae en Cyperaceae (vooral Gymnoschoenus sphaerocephalus) die als een soort blanket-bog kan worden aangeduid. Hierdoor ontstaan grillige, doch vrij grote oppervlakten bosloos landschap, die steeds groter worden en hun ontstaan uit zeer dicht bos aan branden te danken hebben. Herstel van het bos is zeer moeilijk.

D *Bialowieza (O.-Polen)* Er zijn wel open terreingedeelten, voornamelijk langs riviertjes, doch deze groeien snel dicht en zijn aan menselijke invloed te wijten. Het bos verjongt zich zo overvloedig, dat de gedeelten waar veel bomen van ouderdom sterven, mede met het oog op de fauna (bisons enz.) als quasi ongerepte landschappen beschouwd mogen worden. Toch vindt men hier de uit de min of meer natuurlijke landschappen bekende bosgezelschappen, echter met vage grenzen. Opvallend is de zeer rijke structuur (alle etages verrassend dicht en geleidelijk in elkaar overgaand) en het ontbreken van grote openingen (gering effect omgevallen bomen, beweiding door wild).

E *"Oerbossen" in Oost-Friesland (Neuenburger Urwald en Hasbruch)* Bodem o.a. vochtige keileem met dun zanddek. Hier vindt men, in voormalig beweid bos, 1000-jarige eiken. Boomlaag van 30 m: Quercus robur (vrij ijl). Lage boomlaag van 25 m: Carpinus betulus (bijna even belangrijk als eik). Beuk wint terrein. In de struiklaag o.a. Ilex, Crataegus laevigata, weinig Corylus. De kruidlaag is vrij soortenarm (reliëfarm, homogeen terrein). Hier en ook elders (b.v. in Polen) krijgt men de indruk dat de eik zijn verjonging vooral aan beweiding in het bos te danken heeft.



Kust van Grote Oceaan in het uiterste zuiden van New South Wales, gedeelte van "Nadgee"-natuurreservaat. Schaal ± 1:80.000. Onbewoond en vrijwel ongestoord bosgebied (vnl. Eucalyptus sieberi) met smalle stroken duin- en heidevegetaties (b.v. Casuarina - Hakea - heide) langs de kust. Verder landinwaarts ook boomloze vegetaties in natte terreingedeelten.

4 De situatie in Nederland

Voor een aantal Nederlandse landschappen zal hieronder de landschapssuccessie kort besproken worden, voor zover die van belang is voor bos-oecosystemen.

A *Duinlandschappen, zee- en rivierkleigebieden* Duinsuccessies zijn zeer gecompliceerd, vooral in de kalkrijke duinen. Pionier-oecosystemen kunnen grote oppervlakten innemen en lange tijd hetzelfde beeld blijven vertonen. Bebossingen kunnen gemakkelijk spoedig of op de lange duur tot mislukkingen leiden. Niet alleen de afstand tot de zee speelt een rol, doch vooral de ouderdom der diverse terreinen, veroorzaakt door periodieke kustaangroei en -afslag en verstuivingsperioden. Het gehele landschap, inclusief de geomorfologie, is dermate sterk door de mens beïnvloed, dat het valt in de categorieën: min of meer natuurlijk, en halfnatuurlijk (meest ongeperceeld). Het oudste landschap is dat der oude strandwallen. Zo ergens, dan zullen wij hier dus de landschapsclimax moeten trachten te construeren. Voor zover het zand hier kalkrijk geweest is, is het effect hiervan op de vegetatie bijna overal verdwenen door uitspoeling. Het verschil tussen duin- en waddendistrict speelt daardoor hier nauwelijks een rol. Ook de vlakke terreinen (vaak overstoven veen- of kleigebied), die men op vele plaatsen aan de binnenrand en in de luwte der jonge duinen vindt, kunnen voor ons doel hiertoe gerekend worden. Ook ingepolderd zandig slik kan een soortgelijk milieu opleveren. Er zijn in alle situaties (geplante) bossen te vinden, die vaak een redelijk lange en spontane ontwikkeling achter de rug hebben. Hieruit komt het volgende beeld naar voren.

Op de hoogste delen der oude duinruggen zeer droge, sterk uitgeloogde en relatief humusarme bodems met een weinig producerend mosrijk zand-eikenberkenbos (Dicrano-Quercetum volgens Barkman en Vreugdenhil) met een niet dicht-gesloten boomlaag van zomereik en een onderetage van ruwe berk en lijsterbes. A-C-profiel met dunne, doch slecht verterende humuslaag. Het strooisel wordt vaak weggewaaid, hierdoor kunnen zich vele soorten mossen en paddestoelen handhaven die elders in het landschap niet te vinden zijn. Vermoedelijk zijn deze oecosystemen te droog voor de beuk, althans om tot dominantie te geraken. Er zijn redenen om aan te nemen, dat van nature Pinus sylvestris hier een zekere rol zou kunnen spelen.

Op de ontkalkte, doch iets lager gelegen delen der oude strandwallen, humusrijker en met grondwater op één tot weinige meters diepte (soms nog vochtiger), komt een iets rijker bostype voor. Dit is een eikenberkenbos behorende tot het onderverbond Violo-Quercion (Doing, 1962, 1964 a), op te vatten als de duinvorm van het witbol-moder-eikenbos, dat binnen Nederland een opmerkelijk grote variatie vertoont.

De bodem is meest een vaaggrond, die zich ontwikkelt in de richting van een ABC-(bospodzol?) of AG-profiel (op het laatste komt het bostype uitsluitend voor zover geen kalk- of bemestingsinvloeden belangrijk zijn). De boomlaag kan vrij hoog, dicht en vitaal zijn en bestaat in eerste instantie vooral uit zomereik (van nature waarschijnlijk ook wintereik). In de ondergroei vallen soorten als kamperfoelie, adelaarsvaren, lelietje-der-dalen, zachte witbol, lokaal hulst of wilde hyacint op, op vochtige plaatsen gecombineerd met veel zachte berk en stekelvaren. Van nature zou hier, althans in de terreinen zonder uitgesproken grondwaterinvloed, een hulstrijk arm beukenbos groeien, (verbond Luzulo-Fagion), ook genoemd in de bijdrage van Sissingh. Ten zuiden van Zandvoort komt, dicht achter het tegenwoordige strand, in een dergelijke situatie een fossiel beukenbos uit de eerste eeuwen van onze jaartelling voor.

Op de overgangen tussen hoog en laag (strandwal en strandvlakte) komt een rijk en weelderig bostype voor. De bodemprofielen zijn diep- en sterk humeus, het grondwater staat op ½-1½ m (in duingebieden fluctueren de grondwaterstanden vanouds sterk). De boomlaag bevat zomereik, es, iep, en op de laagste plaatsen zwarte els en voorts geïntroduceerde soorten als abeel, esdoorn en linde. In de ondergroei kan (behalve de genoemde boomsoorten) veel vogelkers (Prunus padus) of vlier voorkomen, in de meest dichte en hoge kruidlaag spelen soorten als fluitekruid, brandnetel, zevenblad, dagkoekoeksbloem, robertskruid, vogelmelk e.d. een rol. Dit, zeer produktieve bos, is een vochtig fluitekruid-essenbos, dat ook op de zeeklei- en in het westelijke rivierengebied voorkomt (verbond Alno-Ulmion, onderverbond Ulmion carpinifoliae). Het stelt een vroeg stadium in de bosontwikkeling voor. De grote rijkdom van de bodem aan stikstof en fosfaat is ten dele afkomstig uit de omgeving (cultuurland, bewoning): het grondwater kan zich in de poreuse duinzanden, die weinig storende lagen bevatten, gemakkelijk verplaatsen. De vraag is, hoe de bos-oecosystemen zich in de loop der tijd zouden kunnen ontwikkelen. Op de hogere plaatsen zou m.i. een beukenbos kunnen ontstaan met een vrij zure bovengrond: het droge gierstgras-beukenbos, met in de ondergroei o.a. groot gierstgras, schaduwgras, klaverzuring, lelietje-der-dalen en salomonszegel (verbond Asperulo-Fagion). Op vochtiger bodems zou m.i. de beuk niet tot dominantie komen door de grote concurrentie van ondergroei en andere houtsoorten, het optreden van hoge grondwaterstanden en het omwaaien van grote beukebomen. Zomereik en es, gemengd met beuk, iep en els zouden m.i. de hoofdhoutsoorten zijn, met in de struiketage hazelaar, haagbeuk (beide thans vrijwel afwezig), vogelkers en vlier. In de kruidlaag zouden de indicatoren van maximale biologische activiteit (fluitekruid, look-zonder-look, stinseplanten) plaats maken voor soorten die een, voor ons klimaatsgebied, meer even-

wichtige toestand aanduiden, zoals bosanemoon, gele dovenetel, boszegge en wilde hyacint (alleen in het zuidwesten), doch met behoud van b.v. brandnetel, bosandoorn, koekoeksbloem e.d. Dit oecosysteem, dat ook op de andere, hogere delen der kleilandschappen voor kan komen (woudgronden en oeverwallen van Kromme en Oude Rijn, Vecht e.d.) en daar een begin van een klei-inspoelingshorizont kan vertonen, kan aangeduid worden als vochtig andoorn-eikenbos. Het begint zich eerst te vormen als een terrein tenminste 100 jaar met bos begroeid is geweest, in bepaalde gevallen wellicht eerst na meerdere eeuwen. Door de sterke verdamping door de weelderige vegetatie en hoge biologische bodemactiviteit (mineralisatie) wordt een poreuse, tot op grote diepte donker-humeuse bodem gevormd, die weliswaar aan de oppervlakte vrij zuur is, doch waarin geen uitspoeling van betekenis optreedt, waardoor hier, ook zonder invloeden (verrijking) van buitenaf, verdere successie naar een Carpinion of Asperulo-Fagion niet op behoeft te treden.

In de oude strandvlakten bevindt zich veen, gewoonlijk gemengd met vrij veel zand, afkomstig van stuivende duinen. Hier groeit een elzen- of essenbos, rijk aan leverkruid, moerasspiraea, valeriaan, brandnetels, rietgras, hop, bitterzoet, enz.: het ruige elzen-essenbos (verbond Alno-Ulmion, onderverbond Circaeo-Alnion). Zolang de hoge grondwaterstand en de rijkdom van dit grondwater door menselijke invloeden uit een ruime omgeving gehandhaafd blijft, is er geen reden om aan te nemen dat zich hier een ander bostype zou vestigen. In een ongerept landschap zou men op de duur op de natste plaatsen een rijk elzenbroekbos (verbond Alnion glutinosae), op de minder natte plaatsen een nat vogelkers-essenbos (Circaeo-Alnion) verwachten, met zwarte els resp. es dominant in de boomlaag, doch met een minder ruige ondergroei dan in het ruige elzen-essenbos.

In de jonge duinen wijst de successie, al naar hun hoogte boven het grondwater, op een aantal plaatsen reeds in de richting als hiervoor aangegeven. Voor een schets van de uiteindelijke landschapsclimax behoeven m.i. voor dit gebied geen associaties aan de hier genoemde te worden toegevoegd. Wel zijn er op de meeste plaatsen allerlei hinderpalen, waardoor de successie niet of slechts moeizaam voort kan schrijden (Doing, 1974 b). In de kalkrijke duinen kan, in allerlei (zowel droge als vochtige) vormen, het kalkrijke essenlepenbos (Ulmion) tot ontwikkeling komen, waarvan de vegetatie kalkindicatoren bevat, b.v. liguster, dauwbraam, ruig vlooitje. Inderdaad bevindt zich tot in de A-horizont van het bodemprofiel nog vrije kalk, die onder bos in duinzand echter op de duur (één tot enkele eeuwen?) onherroepelijk uitspoelt, waarna de ontwikkeling in de richting van een der hiervoor besproken associaties gaat. Een opvallend verschijnsel is, dat in de duinen de zomereik, waar deze spontaan opslaat, zich gedraagt als een indicator van relatief kalkarme zanden.

Jonge, niet te natte bodems met vrije kalk in de bovengrond komen ook elders voor, b.v. in het rivierengebied (overslaggronden, sommige oeverwallen) en in de IJsselmeerpolders. Inderdaad treft men ook hier hetzelfde bostype aan. Aangezien het hierbij, voor zover mij bekend, steeds om sterk zandige gronden gaat, zal onder invloed van humuszuren ook hier op den duur m.i. uitspoeling op moeten treden en zich b.v. een vochtig andoorn-eikenbos vormen, of op de hoogste plaatsen een droog gierstgras-beukenbos.

B *Natte gronden en periodiek overstroomde of drooggevallen landschappen* Op terreinen die door aanslibbing zijn ontstaan, treft men, zowel in het zoute als in het zoete gebied, vooral een aantal wilgen als pioniers aan. Ongeveer dezelfde soorten vindt men op door afdamming of indijking drooggevallen terreinen. In het eerste geval gaat het in Nederland vooral om Salix triandra, S. viminalis en Salix purpurea, in het tweede bovendien om Salix caprea, eventueel ook om Sambucus nigra en Hippophaë. In minder extreme milieus of latere stadia voegen zich hierbij spoedig ook de boomvormige wilgen (S. alba en S. fragilis). Op grond hiervan kan men een katwilgenstruweel en een schietwilgenbos onderscheiden. Deze onderscheiding geschiedt echter in feite geheel op grond van de weinige soorten houtige gewassen. De ondergroei kan, naar gelang van grondsoort en waterhuishouding, zeer verschillend zijn. Op met water doordrenkte, fysisch ongerijpte bodems (b.v. pas drooggevallen IJsselmeerbodem) ziet men aanvankelijk een ontwikkeling in de richting van een rijk elzenbroekbos, die zodra de bodem meer consistentie krijgt, ombuigt in richting Ulmion. Op niet te nat, braakliggend cultuurland op kleigrond, opgespoten terreinen e.d. (Daamen, 1974) wordt een wilgenstadium veel sneller gevolgd door een dergelijke ontwikkeling. In dergelijke gevallen komt het nogal eens voor, dat de milieu-veranderingen sneller gaan dan de wisseling in boomgeneraties, zodat boom- en struiketage en ondergroei (die zich wel snel aanpast) in feite niet meer met elkaar in evenwicht zijn.

Hoe de landschapsclimax in een ongerept landschap er uit zou zien, leren de bodemkaarten van westelijk Nederland. Van de rivieroevers tot in het hart van het veengebied trad voor de ontginningen der middeleeuwen een zonatie op, die in vegetatiekundige termen als volgt luidt:

a smalle strook van kruidenvegetaties + katwilgenstruweel langs de stroomdraad = permanent pionierstadium door erosie en sedimentatie, ijsgang enz.;

b overstromingsgebied (regelmatig onder water, vooral in winter en voorjaar) met schietwilgenbos (de rol van de zwarte populier is bij ons problematisch);

c oeverwal met rijk gemengd bos (nooit langdurig onder water) van es, elk, lep, zwarte populier(?) of struweel van meidoorn, sleedoorn enz.;

d kom met moerasbos, nabij de rivieren nog regel-

matig onder water (wilgen-populierenbos), verder daarvandaan relatief zelden overstroomd en weinig slibafzetting (ruig elzen-essenbos?);
e buitenzone van veengebied, nog vrij voedselrijk in verband met sporadische overstromingen met (slibarm) rivierwater: rijk elzenbroekbos (zie onder 1);
f tweede zone van veengebied, iets hoger gelegen en vrij voedselarm in verband met snel afnemende invloed van rivier: arme elzen-berkenbroekbossen;
g derde zone van veengebied: hoogveen-berkenbos, nog hoger gelegen ijle berkenbossen met nauwelijks enige invloed van grond- of overstromingswater;
h kern van veengebied: veenmosveen zonder boomgroei.

Dit landschap is ontgonnen, ontwaterd, bemest en beweid, zo lang en intensief, dat de oorspronkelijke oecosysteemverschillen thans nauwelijks meer een rol spelen. In deze irreversibele veranderingen speelt o.a. veraarding van de bovenzijde van het veen een zodanige rol, dat thans uitgestrekte gebieden als potentiële natuurlijke vegetatie een ruig elzen-essenbos hebben gekregen (Van Leeuwen & Doing Kraft, 1959). De pioniervegetatie bestaat ook hier uit wilgen, de dominante boomsoorten van het volgende stadium zijn zwarte els en es.

In de beekdalen in het hogere gedeelte van Nederland speelt nog een ander type elzen-essenbos, met stengelloze sleutelbloem, gevlekte aronskelk, bingelkruid, gele dovenetel enz. een rol (nat vogelkersessenbos). De zomereik kan hier soms een opvallend grote rol spelen. Waar deze dalen ontgonnen en daarna bebost zijn (b.v. met populieren), verschijnt eerst het ruige elzen-essenbos, dat na enige tijd (tenminste ca. 100 jaar) over begint te gaan in een nat vogelkersessenbos. Het is mogelijk, dat dit een ontwikkeling is die overal verwacht kan worden. Aangezien er in het lage deel van Nederland geen vogelkers-essenbos in deze samenstelling bekend is, neem ik liever voorlopig aan dat hiervoor enigszins stromend, zuurstofrijk water nodig is. Duidelijk is in elk geval, dat het ruig elzenessenbos een meer "gestoord" milieu aanduidt, waar veel stikstof in omloop is, een snelle strooiselvertering plaats vindt, terwijl de dikte van de veenlaag zeer verschillend kan zijn. Door de hoge grondwaterstand kan van uitspoeling nauwelijks sprake zijn, zodat successie niet gemakkelijk plaats vindt.

C *Zuid-Limburg* Dit is het enige gebied in ons land, waar een redelijke oppervlakte te vinden is van oud landschap met niet-extreme bodems, met andere woorden waar zonale oecosystemen te verwachten zijn.

Op de plateaus vindt men veelal oude, sterk uitgeloogde bodems van verschillende oorsprong, soms droog, soms met enigszins stagnerend water. In verband met de zeehoogte en de leemhoudendheid vormt het arme veldbiezen-beukenbos hier ongetwijfeld de potentiële natuurlijke vegetatie (v. d. Werf en Trautmann, 1972). De beuk is echter o.a. onder invloed van de hakhoutcultuur vrijwel verdwenen (Doing Kraft en Westhoff, 1959) en het zou, bij ophouden van menselijke invloed, dus zeer lang (enige eeuwen) duren voordat zich hier een beukenbos geïnstalleerd zou hebben. Op löss en verweerd krijt (kleefaarde), vooral op hellingen, kan dan eindelijk onze zonale vegetatie verwacht worden. Momenteel vindt men als meest natuurlijke vegetatie het leem-eiken-haagbeukenbos (Carpinion betuli). Als climax kan verwacht worden het rijke parelgras-beukenbos (Asperulo-Fagion), op de armste plaatsen ook het droge gierstgras-beukenbos. Enerzijds kan hier een snellere groei, anderzijds meer concurrentie voor de beuk verwacht worden. Wellicht zouden beide factoren elkaar compenseren ten aanzien van de tijdsduur die voor de verwachte successie nodig is. Door erosie, soms door natuurlijke oorzaken, maar vooral als gevolg van ontbossing (Doing Kraft, 1955) komt plaatselijk het krijtgesteente aan de oppervlakte. Hier wordt het einde der successiereeks gevormd door: orchideeënrijk kalk-eiken-haagbeukenbos → droog kalk-beukenbos. De laatste begroeiing is in Nederland in werkelijkheid nooit aangetroffen.

Aan de voet van hellingen, in droge dalen en langs de randen der "natte" dalen komen colluviale gronden met een zeer goede vochtvoorziening en grote chemische rijkdom voor (Diemont jr. c.s., 1975). Landschapsoecologisch gezien, zou men verwachten dat de tekorten ten opzichte van de zonale oecosystemen, die hogerop plaatselijk ontstaan zijn, hier door een gelijkwaardig surplus gecompenseerd moeten worden. Dit zou betekenen, dat hier bosassociaties van het Ulmion carpinifoliae zouden kunnen voorkomen, op kalkrijk materiaal het kalkrijk essen-iepenbos, elders het vochtig andoorn-eikenbos. Dit is inderdaad lokaal het geval. Het vroeger (en ook thans nog wel) onderscheiden "Querco-Carpinetum corydaletosum", met o.a. daslook en gele anemoon, zou ik tot de laatste associatie willen rekenen.

Het bovenstaande kan het best samengevat worden door de bosoecosystemen en landschapssuccessie vanuit functioneel gezichtspunt te beschouwen. Verschillen kunnen vooral herleid worden tot de mate waarin en wijze waarop energie gebruikt en vooral waarop de kringloop niet-gesloten is (afhankelijkheid van, verlies aan de omgeving of sub-optimale kringloop).
a Veelal hebben we te maken met onvolwassen oecosystemen, d.w.z. er wordt nog biomassa opgebouwd. Volwassenheid is pas bereikt als de oudste individuen van de meest lang-levende organismen van ouderdom sterven. Bosexploitatie (+ natuurlijke verjonging) kan dus eventueel de successie versnellen.
b Er zijn allerlei wijzen waarop energie ongebruikt gebleven resp. de kringloop niet-gesloten kan zijn. Een

aequatoriaal regenbos is in dit opzicht de beste benadering van een "ideaal oecosysteem": maximaal gebruik van de ruimte en van het licht, 12 maanden p.j. vegetatieperiode, snelle en volledige kringloop zonder noemenswaard verlies (b.v. aan de ondergrond), maximale onafhankelijkheid van de omgeving.

Bij ons is de vegetatie-periode voor houtige gewassen ca. 6 maanden (loofverliezend bos) en is de strooiselvertering relatief langzaam. Op zonale (b.v. lössleem-) bodems wordt vrije kalk uitgespoeld, er ontstaat een "Mull"-strooiselaag (pH ca. 6), een textuur-B en als secundaire vegetatie een leem-eikenhaagbeukenbos, als primaire een parelgras-beukenbos (meer maritiem type).

Onder invloed van erosie, bemesting en van elders aangevoerd water kan enige tijd of voor onbeperkte duur een hoger voedingsstoffen- en vochtniveau gehandhaafd blijven. Sterke drainage (heuveltoppen, zandgronden) brengt verarming tot beneden het zonale niveau met zich mee. Als gevolg daarvan treedt verzuring van de bovengrond en stagnatie in de kringloop op (vorming van onverteerde humus). Hoge grondwaterstanden kunnen eveneens een dergelijke stagnatie teweegbrengen (veenvorming). De beschreven, en alle andere typen van bos-oecosystemen vertegenwoordigen alle een bepaalde combinatie van deze functies.

5 Literatuur

Daamen, W. P., 1974. Onderzoek naar de spontane bosvorming op opgespoten terreinen, drooggelegde gebieden en verlaten akker- en weidegronden. Scriptie L.H. Wageningen (vakgroep Vegetatiekunde en Plantenoecologie).

Diemont, H., M. van Dijk en W. van Wijngaarden. 1975. Plateaus, hellingen en droogdalen van Zuid-Limburg. Scriptie L.H. Wageningen (vakgroep Vegetatiekunde en Plantenoecologie).

Doing Kraft, H. 1955. Over de invloed van de mens op de plantengroei. De Levende Natuur 58.

Doing Kraft, H. en V. Westhoff. 1959. De plaats van de beuk in het Midden- en Westeuropese bos. Jaarb. d. Ned. Dendrologische Vereniging over 1956, 1957 en 1958.

Doing, H. 1961. Beplantingen in het Nederlandse landschap. Vakblad Biologen 41 (5).

Doing, H. 1962. Systematische Ordnung und floristische Zusammensetzung niederländischer Wald- und Gebüschgesellschaften. Wentia VIII.

Doing, H. 1966. Het landschap rondom Australië's hoofdstad. De Levende Natuur 69.

Doing, H. 1970. The use of phytosociological methods in various parts of the world. Misc. Papers Landbouwhogeschool Wageningen 5.

Doing, H. 1974a. Subdivision of the alliance Quercion robori-petraeae into Vaccinio-Quercion and Violo-Quercion. Voordracht Lille (ter perse).

Doing, H. 1974b. Landschapsoecologie van de duinstreek tussen Wassenaar en IJmuiden. Meded. Landbouwhogeschool 74-12.

Leeuwen, C. G. van, en H. Doing Kraft. 1959. Landschap en beplanting in Nederland. Veenman en Zn., Wageningen.

Trautmann, W. 1972. Vegetation (Potentielle natürliche Vegetation). Deutscher Planungsatlas. Band 1: Nordrhein-Westfalen (met bijdrage van S. v. d. Werf wat betreft het Nederlandse gedeelte van het kaartblad).

Westhoff, V. 1949. Schaakspel met de natuur. Natuur en Landschap III.

Westhoff, V. en A. J. den Held. 1969. Plantengemeenschappen in Nederland. Zutphen.

6 Stellingen

Wat de globale tijdsschaal, die voor successies nodig is, betreft, kan samenvattend het volgende gesteld worden.

Bij de echte pionierstadia der primaire successies of in "man-made"-landschappen treden milieuveranderingen, die corresponderen met een wisseling der vegetatie op associatienieveau, op in de orde van grootte van 10 jaar.

In ontginningslandschappen, waar reeds een voor bosgroei geschikt milieu aanwezig is, doch de mens gewoonlijk sterk chemisch verrijkend heeft gewerkt, is voor instelling van een echt bos-oecosysteem een tijdsverloop van $\pm$ 10^2 j. nodig. Voor de nieuwvestiging van een $\pm$ natuurlijk bos-oecosysteem, gepaard gaande met wisselingen in de dominante houtsoorten + waarneembare vorderingen in profielontwikkeling, is te rekenen met perioden van $\pm$ 10^3 j.

Voor de instelling van een zonaal oecosysteem (klimatologische climax) in een nieuw-gevormd landschap (b.v. vorming van een parelgras-beukenbos op een oeverwal in een rivierengebied) is mogelijkerwijs rekening te houden met een tijdsverloop van 10^4 j.