

Bosinstandhouding  
182.2  
182.3  
182.8  
228.7/.8

## Het zichzelf handhaven van bos in de gematigde luchtstreken

V. Westhoff

Katholieke Universiteit, afdeling Geobotanie, Nijmegen

In de tropen wordt de aard van de vegetatie, met name de vraag of van nature al dan geen bosgroei optreedt, vooral bepaald door de hoeveelheid neerslag en de verdeling daarvan over het jaar. Anders ligt dit in de gematigde luchtstreken. De beslissende factor is hier de jaarlijkse gang van de temperatuur, met name het optreden van een min of meer lange koude periode waarin zich vorst voordoet. Er is dus sprake van een jaarlijkse inbreuk op de voor iedere situatie (o.m. door het substraat bepaalde) kenmerkende maximaal mogelijke groei en produktie; deze inbreuk varieert al naar het klimaat van een geringe vertraging tot nagenoeg volledige stilstand. Als gevolg van deze jaarlijkse onderbreking komen de bossen der gematigde luchtstreken in zeker opzicht overeen met de door Boerboom besproken categorie der tropische loofafwerpende bossen.

De neerslag vertoont daarentegen in de gematigde luchtstreken veelal niet de duidelijke verdeling over het jaar, die in de tropen kan optreden. De neerslag treedt op in de vorm van cyclonale regens, die nauw samenhangen met de zich voortdurend van west naar oost verplaatsende centra van lage luchtdruk. Aangezien westenwinden overheersen, is de neerslag in het westen der continenten hoger dan verder oostwaarts, terwijl tevens de jaarlijkse temperatuur-amplitude naar het oosten toeneemt. Wij zien daardoor althans op het noordelijk halfrond in hoofdzaak zes zones ontstaan, en wel drie in Noord-Amerika en drie overeenkomstige in Eurazië, echter niet noord-zuid, doch oost-west verlopend:

- 1 een thermisch en hygrisch oceanische zone aan de westkusten van Amerika en Europa;
- 2 een thermisch continentale zone met oostwaarts steeds grotere verschillen tussen zomer- en wintertemperaturen, doch in het algemeen lagere neerslag, zowel in het midden van Noord-Amerika als in Midden- en Oost-Europa en West-Azië;
- 3 een thermisch eveneens continentale, doch hygrisch oceanische zone met een hoeveelheid neerslag welke die van de eerste zone kan overtreffen, in de oostelijke delen van Noord-Amerika en Azië, met name in Japan.

Op het zuidelijk halfrond is de toestand als gevolg van

het ontbreken van grote landmassa's geheel anders; afgezien van Antarctis is het zuidelijke extratropische landgebied klein van omvang en sterk oceanisch, met geringe verschillen tussen zomer en winter, zowel wat temperatuur als wat neerslag betreft. De gematigde zone van het zuidelijke halfrond zal hier verder over het algemeen buiten beschouwing blijven.

In de gematigde luchtstreken bestaat de climax, voorlopig te definiëren als het natuurlijke eindstadium van de successie der vegetatie, uit bos, wanneer de jaarlijkse neerslag de verdamping overtreft en de zomertemperaturen niet dalen beneden de kritische waarde die de arctische respectievelijk alpiene boomgrens bepaalt.

De overgang van de tropen naar de gematigde luchtstreken voltrekt zich in de oostelijke delen der continenten van het noordelijk halfrond anders dan in de westelijke. Terwijl aan de humide oostkusten deze overgang geleidelijk verloopt, ligt er in het westen tussen de aride subtropische woestijnzone en de regenrijkere gematigde loofwoudzone een karakteristiek overgangsgebied, in Europa en Noord-Afrika bekend als mediterrane regio. Hier wordt de zomer bepaald door het subtropische gebied van hoge luchtdruk met warm en droog weer, de winter daarentegen door de cyclonale regens van de gematigde zone. De climaxvegetatie van dit overgangsklimaat is een altijd groen loofbos met harde bladen, waarin *Quercus ilex* de meest kenmerkende soort is. We treffen dit echter slechts aan op zeer geringe zeehoogte; in de mediterrane gebergten overheerst het zomergroene eikenbos, voornamelijk bepaald door *Quercus pubescens*, dat ten noorden van de mediterrane regio in de laagvlakte zonaal wordt. Verder noordwaarts wordt de climaxvegetatie in het oceanische West-Europa bepaald door de beuk, behalve op de Britse eilanden, waar *Fagus sylvatica* na de laatste ijstijd niet of nauwelijks meer kon doordringen. Verder oostwaarts, in het continentale Midden-Europa, waar de zomers voor de beuk te warm en te droog worden, wordt het beukenbos als zonale climax vervangen door het eiken-haagbeukenbos. Zowel naar het noorden, in Midden-Scandinavië, Finland en Noord-Rusland, als in de hogere montane en subalpiene zone van de Eurazische gebergten, wordt het zomergroene loofbos afgelost door een naald-

woudzone; opmerkelijk is echter, dat in het oceanische westen zowel nabij de subarctische als nabij de alpine boomgrens de bovenste woudzone opnieuw uit loofbos bestaat, en wel in de subarctische uit berkenbos (*Betula tortuosa*), in de West-Europese gebergten uit een beukenzone.

Het zou te ver voeren, dit overzicht ook over Noord-Amerika en Japan te vervolgen. In grote trekken vinden we ook hier de zonatie van "mediterraan" altijdgroen loofbos via zomergroen loofbos naar naaldbos, echter aanzienlijk gecompliceerd doordat — vooral wegens de noord-zuid-ligging der gebergten — de flora's van Noord-Amerika en Japan zoveel rijker zijn dan die van Europa.

Voorals in Europa wordt een poging tot een reconstructie van de "oorspronkelijke" vegetatie aanzienlijk bemoeilijkt door de zo oude en intense invloed van de mens. Het hierboven geschetste beeld is niet alleen hypothetisch, maar het is in deze vorm zelfs nimmer geheel werkelijkheid geweest, omdat de neolithische mens in Europa reeds aanmerkelijke bosverwoesting bedreef in een periode waarin het klimaat niet geheel met het huidige overeenkwam, en waarin bovendien de post-glaciale opmars van de beuk nog niet voltooid was.

Over de vraag, hoe het natuurlijke bos in Europa zichzelf in stand gehouden heeft, kunnen wij dan ook nauwelijks gegevens uit ons eigen werelddeel verkrijgen. Zelfs de naalduwden van Fennoscandia zijn, op enkele relatief zeer kleine reservaten na, door de bosbouwpraktijk gereguleerde produktiebossen. De laatste resten van de zogenaamde "oerwouden", zoals het terecht befaamde woud van Białowieża in Oost-Polen, zijn in werkelijkheid "Hudewälder", dat wil zeggen bossen waarin ten behoeve van de jacht lange tijd een overmatig hoge wildstand heerste, zodat normale bosverjonging achterwege bleef. Ter beantwoording van onze vraag zijn wij dan ook nagenoeg aangewezen op gegevens uit Noord-Amerika en de Sovjet Unie; het is echter duidelijk, dat extrapolatie daarvan op de Europese situatie slechts onder zeker voorbehoud mogelijk is (zie ook Jones, 1945).

De vraag, hoe wij ons het zichzelf handhaven van het oecosysteem bos moeten voorstellen, kunnen wij niet beantwoorden zonder daarin het climax-begrip te betrekken. Onder climax verstaan wij een eindtoestand van de vegetatie-ontwikkeling in een bepaald milieu. Met "eindtoestand" wordt bedoeld, dat deze toestand zich niet meer wijzigt zolang het klimaat niet verandert, tenzij storingen van buitenaf ingrijpen. Zulke storingen kunnen een natuurlijke oorzaak hebben (vulkanische uitbarsting, aardbeving, brand door blikseminslag, overstroming, immigratie van nieuwe soorten), maar over het algemeen zijn zij te wijten aan invloed van de mens.

Dat de climaxvegetatie zich niet wijzigt zolang het klimaat niet verandert, betekent intussen niet, dat de cli-

max slechts door het klimaat bepaald wordt. De monoclimateorie van Clements, waarin zulks gesteld werd, is achterhaald. De climaxvegetatie wordt behalve door het macroklimaat ook bepaalde door substraat en reliëf; binnen een homogeen klimaatgebied duidt men het patroon van de verschillende "edafische climaces" aan als climaxgroep, dat van de door het reliëf bepaalde climaces ("topografische climaces") als climaxzwerm. Gewoonlijk is het wel mogelijk, binnen dit geheel één bepaald vegetatietype aan te wijzen dat het normale, gemiddelde, zonale oecosysteem van het betreffende klimaatgebied representeert en bij de zonale bodem van dat gebied past; men duidt dit aan als de klimatologische climax, de regionale climax, of de overheersende (prevailing) climax.

Wanneer we nu de climax definiëren als een zichzelf handhavende "steady state" in wisselwerking met een bepaalde standplaats, rijst in de praktijk de vraag, hoe we deze climax van andere vegetatietypen, dus van successiestadia, kunnen onderscheiden. Daarbij zijn twee verschillende vragen te beantwoorden: 1e Is er inderdaad sprake van een climax, dus van stabiliteit met betrekking tot het milieu? 2e Zo ja, hebben we dan inderdaad met de regionale (overheersende) climax van het gebied te maken?

Voor de beantwoording van de eerste vraag staan ons in beginsel vijf criteria ten dienste (Whittaker 1953, 1970, 1974, 1975):

- 1 Rechtstreekse waarneming van het verloop der successie (zelden mogelijk).
- 2 Studie van de populatiestructuur van de gemeen-



Moerasvegetatie met dominantie van *Carex buekii* en opslag van houtgewassen in het zgn. oerwoud van Białowieża, Oost-Polen. De successie tot bos wordt vertraagd door de vraat van elanden.

schap. In een toestand van evenwicht moeten voldoende klimplanten en jonge planten van iedere houtsoort aanwezig zijn om vervanging van de boomlaag mogelijk te maken en tevens populaties numeriek in stand te houden. Deze toestand van evenwicht tussen ondergroei en boomlaag is wel "accordantie" genoemd (Braun 1950); hij uit zich in kenmerkende J-vormige krommen van leeftijdsklasse- of hoogteklassesverdeling. Dit geldt echter niet voor die systemen die zich op minder regelmatige wijze plegen te verjongen, met name niet voor resiliënte systemen, waarop we nog terugkomen.

3 In het algemeen stelt de climax een constant niveau voor van energiestroom en stofkringloop, evenals van populatieverjonging. In de loop van de successie plegen in het algemeen produktiviteit, biomassa, vegetatiehoogte, structurele complexiteit en soortsdiversiteit toe te nemen. De verhouding van de totale ademhaling van de componenten der gemeenschap tot de bruto primaire produktiviteit neemt toe tot 1,0 in de climax; de verhouding tussen biomassa en netto jaarlijkse produktie is dan stabiel en maximaal (Whittaker & Woodwell 1969). Ook deze regel gaat echter niet altijd op. Het komt ook voor, dat produktiviteit en soortsdiversiteit in een betrekkelijk laat successiestadium maximaal zijn, om in de climax weer te dalen; althans ten aanzien van de soortsdiversiteit is dit in West-Europa vermoedelijk eerder regel dan uitzondering, met name in het climax-beukenbos. Met zekerheid weten wij dit echter niet, omdat ongestoorde climax-beukenbossen niet meer bestaan.

4 Als de vegetatie van een landschap bestaat uit een mengsel van climaxvegetaties en successiestadia, zullen eerstgenoemde te herkennen zijn aan hun standplaatsconsistentie, dat wil zeggen dat op overeenkomstige concrete standplaatsen ook steeds hetzelfde climaxvegetatietype wordt aangetroffen, terwijl deze correlatie bij de overige gemeenschappen minder duidelijk is.

5 Convergentie in de successie. Afhankelijk van de verschillen in aard en tijdstip van de storing kunnen op overigens overeenkomstige standplaatsen uiteenlopende successiestadia optreden, die dan echter in de ontwikkeling convergeren naar één climaxvegetatie.

Voor de beantwoording van de tweede vraag, n.l. of wij in een concreet geval inderdaad met de regionale (overheersende) climax te maken hebben, beschikken wij in principe over vier criteria (Whittaker l.c.<sup>1)</sup>, die hier slechts kort vermeld kunnen worden:

1 De regionale climax is noch xero- noch hygrofytisch van aard, doch "maximaal mesofytisch"; dit verschijnsel hangt samen met de hierbovengenoemde neiging tot convergentie in de successie, een ontwikkeling naar een situatie die intermediair is tussen ex-

tremen. Voor de praktijk is het eenvoudiger, dit zo te formuleren, dat de regionale climax niet gezocht moet worden op extreme, doch op intermediaire standplaatsen: niet in rivierdalen, niet op noord- of zuidhellingen, niet op ongewoon moedergesteente, maar op "normaal" substraat in gematigd reliëf, b.v. flauwe oost- en westhellingen.

2 In een ongestoord of weinig gestoord gebied neemt de regionale climax het grootste deel van de standplaatsen in het gebied in beslag.

3 De regionale climax komt voor op de relatief meest rijpe, zonale bodems.

4 De regionale climax correspondeert in fysiognomisch opzicht met het vegetatiestructuurtype dat in het betreffende klimaat verwacht mag worden op grond van de ervaring in overeenkomstige klimaatgebieden elders. Als in een gebied zowel naald- als loofwouden voorkomen, terwijl het klimaat een loofwoudklimaat is, mag men verwachten dat het loofwoud de regionale climax representeert. Deze regel mag echter slechts met voorzichtigheid en in samenhang met andere criteria gebruikt worden, vooral omdat storingen door de mens tot een irreversibele nieuwe situatie (plagioclimax) kunnen leiden.

De verjonging van de climaxvegetatie kan, afhankelijk van de aard van het betreffende oecosysteem, op verschillende wijze plaatsvinden. Gemeenschappelijk is, dat één tot vele bomen tegelijk uitvallen (omwaaien en afsterven), waarna zgn. "serulae" intreden (Daubenmire, 1968), dat wil zeggen relatief kortdurende successiereksen, beginnende met een vegetatie van kruiden die voor dergelijke open plekken kenmerkend zijn en via lage (b.v. bramen, frambozen) en hoge (b.v. vlier en boswilg) heesters en een stadium van licht prefererende bomen (b.v. berk, ratelpopulier) weer in de climaxvegetatie uitmonden. De ruimtelijke schaal en de periodicititeit van deze regeneratie kunnen echter zeer verschillen; het patroon varieert van één boom tot een oppervlakte van vele hectaren waarin alle bomen tegelijk sneuvelen (lawine, brand, orkaan) of waarin slechts enkele verspreide bomen blijven staan. De in de bosbouw voorkomende verjongingspraktijken: plenterkap, femelkap, kaalkap, en de regeneratie via laag hout met overstaanders (Mittelwald, taillis sous futaie) vinden dus alle hun voorbeeld en hun equivalent in natuurlijke verjongingsprocessen.

De cyclische successie bij deze verjonging kan autogeen, allogeen of blogeen zijn, een onderscheid gemaakt door Dansereau (1975) naar Tansley (1935); combinaties of grensgevallen kunnen zich ook voordoen.

Onder autogene successie verstaat men een successie, die door de vegetatie zelf wordt bewerkstelligd, met als klassiek voorbeeld de verlanding van een laagveenplas. Hiertoe behoort de reeds besproken successie via "serules" na het afsterven van een boom.

Allogene successie wordt bewerkstelligd door oorza-

<sup>1)</sup> Whittaker noemt er vijf; zijn tweede criterium verschilt o.l. echter niet van het eerste.

ken van buiten af, gewoonlijk van abiotische aard. De meest voorkomende allogene factoren bij natuurlijke bosverjonging zijn: windworp, lawines en brand.

Van biogene successie spreekt men, wanneer de successie teweeggebracht wordt door andere organismen dan de componenten van de vegetatie zelf, gewoonlijk door dieren. Het is vaak moeilijk uit te maken, in hoeverre deze dieren een autochtoon bestanddeel zijn van het betreffende oecosysteem (b.v. bij grote, rondtrekkende herbivoren); het is daarom praktisch, de categorie "biogeen" afzonderlijk te onderscheiden. Een speciaal geval van biogene bosverjonging doet zich voor bij het afknagen van bomen door bevers ten behoeve van dammenbouw. Bij een bezoek aan Noord-Amerikaanse bossen krijgt men de indruk, dat bevers hiervoor bij voorkeur pionierstadia uitkiezen (b.v. van *Populus tremuloides*), wellicht omdat deze relatief zacht hout hebben. Dit heeft tot gevolg, dat de cyclische successie zich in het pionierstadium een- of meermalen herhaalt, dus verlengd wordt, hetgeen het bereiken van de climax eventueel langdurig kan vertragen.

Een algemener geval van biogene successie bij bosverjonging doet zich voor bij beweiding door herbivoren (zie b.v. Westhoff, 1967). Het is moeilijk, vast te stellen hoe dit proces onder natuurlijke omstandigheden verloopt, omdat de dieren — onder menselijke invloed — meestal niet hun natuurlijke dichtheid vertonen. De beheerders van de door het roodwild geteisterde bossen aan de Veluwezoom weten daar het nodige van. Doch ook in minder sterk beïnvloede gebieden, zoals de door *Oldocoileus hemionus* beweide bergwouden in Washington (noordwesten der Verenigde Staten) of het door elanden en wisenten begraaide bos van Blalowieza in Oost-Polen, is de stand van de herbivoren dichter dan deze onder natuurlijke omstandigheden zou zijn. Veelal zien wij als resultaat daarvan een klein- tot grootschalig mozaïekpatroon met scherpe grenzen tussen bos- en kruidenvegetaties.

Dansereau (l.c.) rekent tot de biogene successie ook gevallen waarin een parasitaire plaag tot decimering of uitroeiing van een of meer boomsoorten leidt, met het gevolg dat de samenstelling van het bos zich blijvend wijzigt; er is dan uiteraard geen sprake meer van een "cyclische" successie. Het klassieke voorbeeld is de verdelging van de Amerikaanse kastanje (*Castanea dentata*) door de "chestnut blight", *Endothia parasitica*.

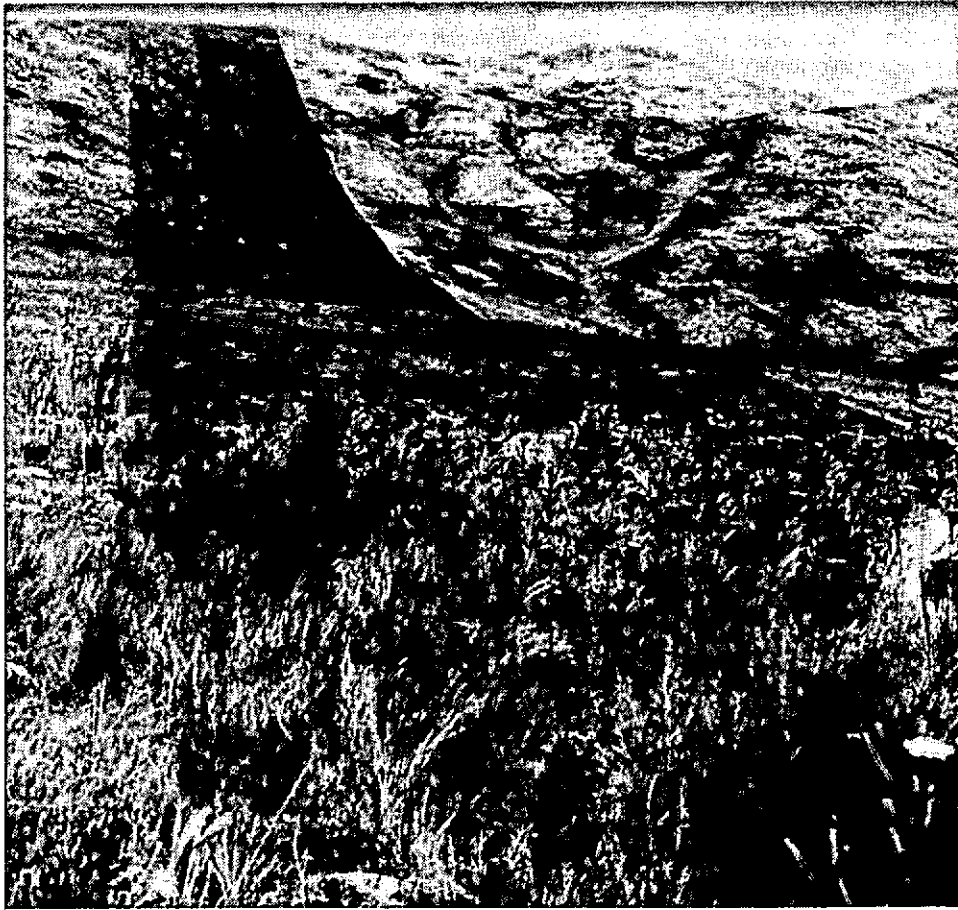
Het is van belang, onderscheid te maken tussen stabiliteit in engere zin en "veerkracht" of "resilience" (Holling, 1973). Onder stabiliteit in engere zin verstaan we het vermogen van een systeem om naar een toestand van evenwicht terug te keren na een tijdelijke storing (in dit geval door het uitvallen van één boom respectievelijk van groepen van bomen); hoe sneller de terugkeer en hoe geringer de fluctuaties, des te stabielier het systeem. Bij veerkrachtige systemen daarentegen is er sprake van periodieke afwisseling van twee duidelijk

verschillende toestanden, b.v. door het beurtelings optreden van twee dominante houtsoorten. De veerkracht is dan de mate van persistentie van het totale systeem, zijn capaciteit om deze schommelingen te verwerken en niettemin de interrelaties tussen de populaties der samenstellende soorten te handhaven. Een voorbeeld vinden we in de *Picea-Abies*-bossen van oostelijk Canada in hun relatie met periodieke plagen van de "spruce budworm" (*Choristoneura fumiferana*), een proces gedurende 28 jaar nauwgezet bestudeerd door Morris (1963). Sinds het begin van de 18e eeuw zijn hier zes plagen van dit insect opgetreden, en tussen deze gradaties in was het een hoogst zeldzame verschijning. Als de gradatie optreedt gaat in alle rijpe bossen *Abies balsamea* op grote schaal te gronde, waarbij de minder vatbare *Picea mariana* en de niet vatbare berk zich handhaven en een dichte regeneratie van *Abies* en *Picea* optreedt. De jonge opstanden lijden minder van de plaag, zodat daarin meer *Abies* overleeft. Tussen de plagen in groeien de regeneratiecomplexen uit tot dichte opstanden waarin *Abies* steeds meer gaat overheersen, totdat deze in het rijpe bos weer domineert. Plagen treden slechts op na een opeenvolging van een reeks ongewoon droge jaren. Valt zo'n reeks samen met een stadium waarin *Abies* domineert, dan ontsnapt de populatie van de "spruce budworm" aan de predatoren en parasieten die haar anders in bedwang houden.

Tussen de plagen is *Abies* dus in het voordeel in de concurrentie met *Picea* en berk; tijdens de plagen zijn *Picea* en berk in het voordeel, omdat zij beter tegen de plaag bestand zijn. Door deze interferentie met de "spruce budworm" kunnen *Picea* en berk zich handhaven, *Abies* handhaaft zich dankzij haar vermogen tot regeneratie, en het samenspel tussen de groeisnelheid van het bos en de klimaatschommelingen die de gradatie van de plaag veroorzaken.

Behalve door insectenvraat kunnen zulke resillente systemen ook door andere storingen, met name door brand, bepaald worden. In Amerika is dit o.a. bekend van de brandcyclus in de bossen van Wisconsin (Loucks 1970). In Europa en de Orient kennen we dit verschijnsel het best uit het mediterrane gebied, met name in de afwisseling van loofhout-maquis waarin *Quercus coccifera*, *Q. ilex* en andere altijdgroene houtgewassen domineren met een stadium waarin *Pinus halepensis* overweegt, in het meer continentale Turkije vervangen door *Pinus brutia*. De dennen kiemen alleen na brand en vormen dan lichte opstanden, waarin alle bomen tot dezelfde leeftijdsklasse behoren. Hierin worden ze geleidelijk verdrongen door de loofhoutsoorten. In de schaduw van de maquis kunnen de dennen niet kiemen, zodat regeneratie van de *Pinus*-populatie pas weer mogelijk is na een volgende brand.

Hoewel de branden in het mediterrane gebied overwegend mensenwerk zijn, kan een dergelijke brandcyclus of "pyroclimax" ook onder natuurlijke omstandig-



Brand als beheersmaatregel in het natuurreservaat de Kogelberg ten oosten van Kaapstad, met als doel het voortbestaan van de fijnbos-formatie. Men ziet o.a. de endemische *Brunia nodiflora* in een vegetatie van *Restionaceae*.

heden optreden. Een voorbeeld daarvan is de instandhouding van de zgn. "fijnbos"-formatie in het florarijk *Capensis*, dat wil zeggen in het winterregengebied van de zuidpunt van Afrika. Met name in het natuurreservaat Kogelberg ten oosten van Kaapstad is duidelijk gebleken, dat deze uitermate soortenrijke formatie, rijk aan endemen, bij het achterwege blijven van branden op de duur aanzienlijk verarmt, en dat periodiek branden als beheersmaatregel noodzakelijk is voor de instandhouding van de flora. Het is moeilijk aan te nemen, dat een dergelijk resiliënt systeem zou kunnen bestaan zonder de invloed van periodieke natuurlijke branden, al mag niet uit het oog verloren worden, dat de mens de populaties der grote herbivoren in het gebied in de laatste drie eeuwen heeft gedeclineerd.

In het algemeen mag men stellen dat climaxvegetaties des te meer resiliëntie vertonen naarmate het milieu extremer is, daarentegen des te meer stabiliteit in engere zin naarmate wij meer met een zonaal ("normaal") systeem te maken hebben.

Wij willen thans nagaan, wat de gevolgen zijn van de verschillende vormen en maten van menselijk ingrijpen in de bosclimaxvegetaties der gematigde luchtstreken van het noordelijk halfrond, waarbij dan zal blijken, in hoeverre deze inbreuken vergelijkbaar zijn met van na-

ture optredende storingen. Wij zullen daarbij de volgende gevallen onderscheiden:

- 1 Invloed primair op de flora
- 2 Invloed primair op de vegetatie
  - a Invloed direct (kap)
  - b Invloed indirect, via effect op klimaat en (of) bodem.

Van invloed primair op de flora is sprake bij invoer van exoten, hetzij rechtstreeks (door aanplant), hetzij indirect (door subspontane verwildering). Uit een oogpunt van instandhouding van het bos als oecosysteem kan deze invloed zowel positief als negatief te beoordelen zijn; dit hangt in hoofdzaak af van de houtsoort, doch mede van klimaat en bodem in het gebied van aanplant c.q. verwildering. In de bijdrage van Sissingh worden de implicaties van een en ander voor het Nederlandse bos duidelijk geschetst. In de meer continentale streken van Europa zijn vooral aanplant en verwildering van *Robinia pseudacacia* ten opzichte van de instandhouding van de climaxvegetatie negatief te beoordelen; in het mediterrane Europa geldt zulks voor *Eucalyptus*; in het "mediterrane" uiterste zuiden van Afrika voor de "wattles", dat wil zeggen de uit Australië ingevoerde doornloze *Acacia*-soorten. In de regenrijke laag-montane streken van Europa zijn door deze factor

op grote schaal beukenbossen vervangen door aanplantingen van *Picea abies*.

Wij komen thans tot de invloed door de mens primair op de vegetatie uitgeoefend, en wel vooreerst de directe invloed, hetzij op kleine schaal — door uitkap —, hetzij op grote schaal — door kaalkap of brand. Wanneer hier geen indirecte invloed, met name door beweiding, aan wordt toegevoegd, en de ingreep niet binnen de omlooptijd van de dominante houtsoorten wordt herhaald, is dit proces meestal reversibel tenzij (zoals in het tropisch regenwoud, zie hieronder) de bodemerosie terstond in destructieve mate gaat optreden. Er zijn echter gevallen (Gaussen, 1951), waarin ook een eenmalige ingreep leidt tot het irreversibele optreden van een stationair secundair stadium. Dit is in het bijzonder het geval, wanneer het betreffende bos een homeostatisch relict is uit een vroegere klimaatperiode, dat onder de huidige klimatologische omstandigheden niet meer kan regenereren. Een karakteristiek voorbeeld hiervan is het beroemde nevelwoud van Fray Jorge ten zuiden van de Atacama-woestijn in Noord-Chili. Hier groeit in een gebied met een klimaat met gemiddeld slechts 1500 mm neerslag per jaar een woud met een samenstelling, overeenkomstig aan het woudtype dat eerst 1000 km zuidwaarts bij Valdivia in Zuid-Chili zonaal optreedt, en wel in een klimaat met 1000 tot 2500 mm neerslag per jaar (Schmithüsen 1956, Kummerov 1962, Walter 1968). De dominante boomsoorten zijn *Aextoxicum punctatum* (verwant aan Euphorbiaceae), *Myrceugenia correaefolia* (Myrtaceae), *Drimys winteri* (verwant aan Magnoliaceae) en *Griselinia scandens* (Cornaceae), die evenals nog tien andere houtsoorten karakteristiek zijn voor het Valdiviaanse regenwoud; er komen voorts epifytische varens en dito fanerogamen voor, en alle takken zijn dicht met mossen en lichenen (*Usnea*) behangen. Het woud begint ongeveer 3 km van de oceaan op een westhelling en strekt zich uit van 400 m zeehoogte tot de kam op 680 m. Uit metingen is gebleken, dat het woud zijn waterbehoefte dekt door dit water op te nemen uit de permanent aanwezige nevel. Kapt men het woud echter, dan is regeneratie uitgesloten, daar de zich dan installerende lage begroeiing niet in staat is, uit de nevel voldoende water op te nemen om bosgroei mogelijk te maken. Het bos moet dan ook ontstaan zijn in een periode met een veel regenrijker klimaat.

Tenslotte komen we dan tot de indirecte menselijke invloed, die werkzaam is via het effect op klimaat en bodem. Op korte termijn fataal is deze invloed in het tropische regenwoud, waarop Boerboom in zijn bijdrage nader ingaat. In de gematigde luchtstreken werkt de hier bedoelde invloed op langere termijn. Een deel van de primaire produktie wordt hier na vertering als humus aan de bodem toegevoegd en met de bodem geïntegreerd; eerst na langdurige inwerking kunnen dergelijke storingen eventueel irreversibel worden.

Wij moeten hierbij nog onderscheid maken tussen

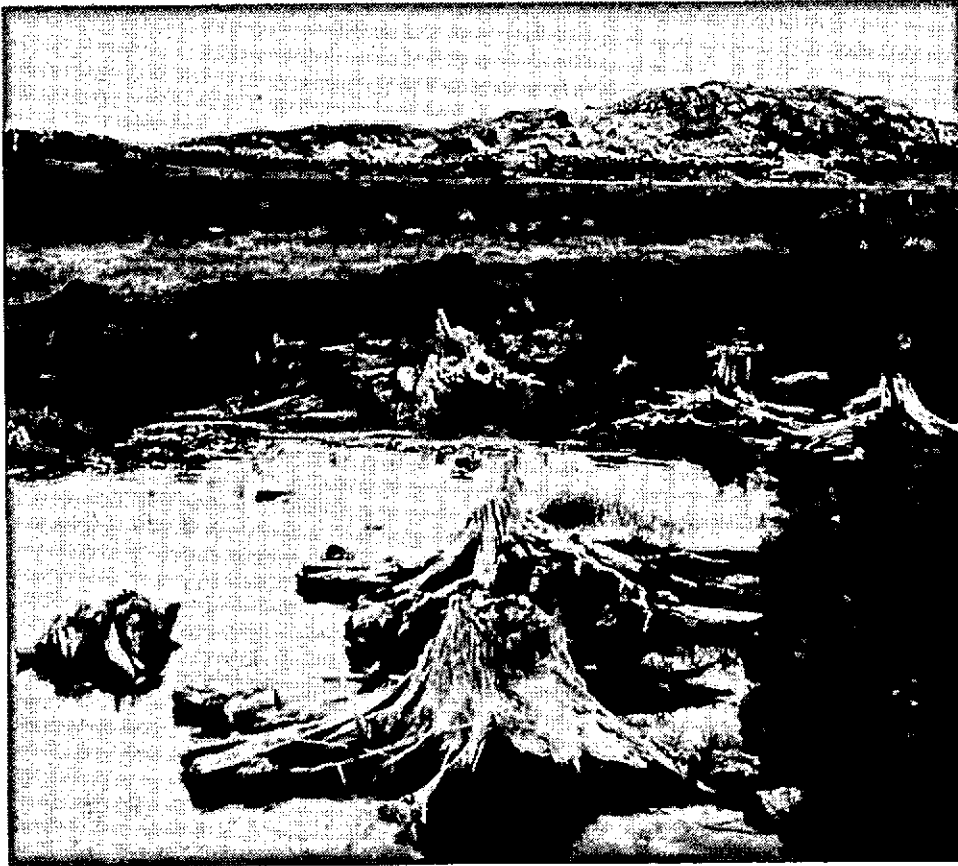
twee mogelijkheden: 1 de hier bedoelde menselijke invloed werkt voornamelijk via een effect op het klimaat; 2 het effect uit zich voornamelijk op de bodem.

Het eerste geval doet zich met name voor in het meest oceanische klimaat van West-Europa, te weten in West-Ierland, waar de neerslag 1750-2500 mm per jaar bedraagt en gelijkmatig over het jaar verdeeld is. Het huidige landschap aldaar is zeer arm aan bos (Ierland, niet Engeland, is met 1% bosoppervlakte het bosarmste land van Europa); het is gekenmerkt door de formatie "sprelhoogveen" (blanket bog), d.w.z. een ombroetroof (door neerslagwater gevoed) veen, dat in tegenstelling tot de gewelfde hoogvenen in oostelijker en minder vochtige gebieden het reliëf volgt, en dus zowel de dalen als de hellingen en toppen der bergen bekleedt. Aan de basis van dit veen vindt men evenwel een dichte stand van subfossiele boomstronken, die overwegend uit *Pinus sylvestris* bestaan en in het neolithicum een woud gevormd moeten hebben. Thans is *Pinus sylvestris* in Ierland een niet of nauwelijks inheemse soort. Het spreelhoogveen vertoont geen neiging tot enige regeneratie tot bos. Op het eerste gezicht is men geneigd dit toe te schrijven aan de alomtegenwoordigheid der schapen, temeer omdat de ellanden in de meren (voor schapen ontoegankelijk) wel met bos begroeid zijn. Men dient echter niet uit het oog te verliezen, dat deze ellanden goed gedraineerd zijn, in tegenstelling tot het zich over tienduizenden hectaren uitstreckende spreelhoogveen. Uit onderzoek aan een afgerasterd, aan de beweiding onttrokken spreelhoogveen bij Glenamoy in Co. Mayo is gebleken, dat daar ook na vele jaren geen sprake is van enige regeneratie van bos. Bebossing van het veen is wel mogelijk en geschiedt plaatselijk op vrij grote schaal, doch vereist voorafgaande ontwatering door begreppeling, gevolgd door bemesting met kalk en superfosfaat.

Deze toestand kan men als volgt verklaren. De in het Neolithicum op grote schaal ingezette bosverwoesting heeft geleid tot het verbreken van het evenwicht tussen neerslag en verdamping. De verdamping nam sterk af, waardoor de waterspiegel steeg en de veengroei bevorderd werd. Daar beweiding de regeneratie van het bos verhinderde, escaleerde dit proces steeds verder, tot het irreversibel werd.

Wij komen dan tot het laatste geval, waarin op lange termijn werkzame indirecte menselijke invloed voornamelijk op de bodem inwerkt. Hierbij is in het algemeen sprake van een steeds intensiever wordende en escaleerende beweiding van het bos. In West- en Midden-Europa is dit als de normale situatie van het neolithicum en de historische tijd te beschouwen, een toestand die eerst omstreeks de achttiende eeuw en in sommige streken nog veel later beëindigd werd. Deze gang van zaken is duidelijk en uitvoerig besproken door Ellenberg (1963).

Hoewel de bosbeweiding tot voor ongeveer 200 jaar algemeen gebruikelijk was en zelfs het voornaamste



Stobben van *Pinus sylvestris* (fossiel) aan de basis van spreelhoogveen (blanket bog), Co. Mayo, westen van Ierland.

gebruik van het bos vormde, kan men deze cultuurvorm thans nog slechts op enkele plaatsen bestuderen. In de Alpen en Pyreëën komen bewelde bossen nog wel voor, doch zo goed als uitsluitend in de naaldwoudzone. Om de uitwerking van bewelding op loofbos te bestuderen moet men thans oostelijk Polen, Joegoslavië of Roemenië bezoeken.

De door de bosbewelding teweeggebrachte regressieve successie voert steeds van gesloten bos via een open parkstadium naar boomloos grasland, waarbij de bodem vooral door betreding en voedselonttrekking zowel compacter wordt als verarmt. Dringt het vee in een tot dusver onbeweld opgaand bos binnen, dan vindt het daar nauwelijks voedsel, daar de kronen onbereikbaar zijn, de struiklaag schaars is en de meeste voorjaarsgeofyten, varens en bosplanten voor huisdieren giftig of oneetbaar zijn. Het vee zoekt dus de open plekken die door het langs natuurlijke weg afsterven van bomen ontstaan zijn (zie boven) en vreet hier alle jonge opslag en kiemplanten van houtgewassen weg. Deze duidelijke voorkeur van het vee voor bladen en jonge twijgen van houtgewassen leidde er toe, dat vroeger een belangrijk deel van het wintervoer van het vee verkregen werd door het afsnijden van takken ("schnelteln"). Aangezien de voedingswaarde van dit produkt gering is, had men niet minder dan 1000 bos-

sen "loofhout" per koe per halfjaar nodig; hieruit blijkt, dat ook deze oogst een belangrijke extra aanslag op het bos betekend moet hebben, vooral in zoverre hierdoor de bloei en voortplanting der bomen verhinderd werd. De es en de iep genoten de voorkeur, doch ook berk, linde, haagbeuk, esdoorn en hazelaar werden gebruikt. Van Zelst (1959) is van mening, dat het snijden van iepentakken voor veevoer de oorzaak is geweest van de plotselinge daling van het aandeel van *Ulmus* in de pollendiagrammen, een verschijnsel dat zich in geheel Midden-Europa van Zwitserland tot Denemarken omstreeks 3000 v. Chr. heeft voorgedaan. Heybroek (1963) had door overeenkomstige oorzaken grote moeite, in de loofwoudzone van de Himalaya bloeiende iepen te vinden.

Beuk en elk werden zelden voor het snijden van voedertakken gebruikt, doch zij werden wel het gehele jaar door het vee bevroten.

Een en ander leidde mede tot een selectie ten gunste van die boomsoorten die door het vee gemeden werden, zoals *Picea abies*, *Pinus sylvestris*, *Alnus incana* en *Juniperus communis*. In dit opzicht nam de elk een intermediaire positie in. Weliswaar werden de bladen en twijgen wegens hun looizuurgehalte minder graag door het vee gegeten, maar de eikels en kiemplanten waren geliefd bij de zwijnen, die daartoe de bossen in

gedreven werden. In de late middeleeuwen moest men terwille van het zwijnevoer zelfs elkenbossen aanplanten, vooral in de nabijheid van de nederzettingen.

Zolang de bosbeweiding extensief is, beperkt ze slechts de regeneratie der bomen. Dit leidt niettemin tot een steeds lichter worden van het bos, daar de open plekken zich niet meer kunnen sluiten. Op deze open plekken breiden zich nu echter lichtbehoevende grassen en kruiden uit, die voor het vee een veel hogere voedingswaarde hebben dan de bosplanten. Boer en herder zien dit gaarne en bevorderen dit proces actief, in de nabijheid der nederzettingen door het kappen van gerief- en brandhout, daarbuiten echter ook door branden en ringen van bomen, met het doel de boomvrije ruimte zoveel mogelijk te vergroten. Bovendien werd verarming van het totale oecosysteem sterk bevorderd door strooiselroof, zowel rechtstreeks ten behoeve van de bemesting der akkers als indirect in de vorm van strooisel in de potstallen.

De strooiselroof onttrok aan de bosbodem vooral stikstof. Deze stikstofhoeveelheid kwam per eenheid van tijd en oppervlak overeen met die van een halve tot hele rogge-oogst. Bovendien werd de hoeveelheid en activiteit van micro-organismen in de bodem aanzienlijk verminderd.

Ellenberg (l.c.) komt dan ook tot de conclusie, dat de huidige bosbodems in Midden-Europa overal armer zijn dan zij van nature waren. Vooral de lichtere en zandige bodems waren vóór de bosbeweiding aanzienlijk minder gepodsoleerd dan men ze thans aantreft. Het is vooral deze omstandigheid, die een herstel van de "oorspronkelijke" bostoestand verhindert, en die tevens met zich meebrengt, dat slechts onder groot voorbehoud uit bestudering van het regeneratieverloop onder de tegenwoordige omstandigheden conclusies getrokken mogen worden aangaande de wijze, waarop het West- en Middeneuropees bos-oecosysteem zich zonder deze ver en diep reikende menselijke invloed in stand gehouden kan hebben.

## Literatuur

- Braun, E. L., 1950. Deciduous forests of eastern North America. 596 pp. Philadelphia.
- Dansereau, P. 1974. Types of succession. In: R. Knapp (ed.), *Vegetation dynamics. Handbook of vegetation science* 8: 123-135.
- Daubenmire, R. 1968. *Plant communities*. 300 pp. New York-London.
- Ellenberg, H. 1963. *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen*. 943 pp. Stuttgart.
- Gaussen, H. 1951. Le dynamisme des blocénoses végétales. *Année Biol.* 3e Sér. 27: 89-102.
- Heybroek, H. M. 1963. Diseases and lopping for fodder as possible causes of a prehistoric decline of *Ulmus*. *Acta bot. neerl.* 12: 1-11.
- Holling, C. S. 1973. Resilience and stability of ecologi-

- cal systems. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 4: 1-23.
- Jones, E. W. 1945. The structure and reproduction of the virgin forests of the north temperate zone. *New Phytol.* 44: 130-148.
- Kummerow, J. 1962. Quantitative Messungen des Nebelniederschlags im Walde von Fray Jorge and der nordchilenischen Küste. *Naturwiss.* 49: 203-204.
- Loucks, O. L. 1970. Evolution of diversity, efficiency and community stability. *Am. Zool.* 10: 17-25.
- Morris, R. F. 1963. The dynamics of epidemic spruce budworm populations. *Mem. Entomol. Soc. Can.* 31: 1-332.
- Schmithüsen, J. 1956. Die räumliche Ordnung der chilenischen Vegetation. *Bonn. Geogr. Abh.* 17: 1-86.
- Tansley, A. G. 1935. The use and abuse of vegetational concepts and terms. *Ecology* 16: 284-307.
- Walter, H. 1968. *Die Vegetation der Erde in öko-physiologischer Betrachtung, Band II: Die gemässigten und arktischen Zonen*. 1001 pp. Jena.
- Westhoff, V. 1967. De invloed van het wild op de vegetatie. *Ned. Bosbouw Tijdschr.* 39: 218-232.
- Whittaker, R. H. 1953. A consideration of the climax theory: The climax as a population and pattern. *Ecol. Monogr.* 23: 41-78.
- Whittaker, R. H. 1970. The population structure of vegetation. In: R. Tüxen (ed.), *Gesellschaftsmorphologie. Ber. Int. Symp. Rinteln 1966*: 39-62. Den Haag.
- Whittaker, R. H. 1974. *Communities and ecosystems*. 2nd. ed. 387 pp. New York-London.
- Whittaker, R. H. 1975. Climax concepts and recognition. In: R. Knapp (ed.), *Vegetation dynamics. Handbook of vegetation science* 8: 137-154.
- Whittaker, R. H. & G. M. Woodwell. 1969. Structure, production and diversity of the oak-pine-forest at Brookhaven, New York. *J. Ecol.* 57: 155-174.
- Zeist, W. van. 1959. Studies on the post boreal vegetational history of S.E. Drenthe (Netherlands). *Acta bot. neerl.* 8: 156-185.

## Stellingen

- 1 De in de Europese bosbouw voorkomende verjongingspraktijken met uitzondering van de aanplant van exoten, vinden alle hun voorbeeld en hun equivalent in natuurlijke verjongingsprocessen.
- 2 Bij de natuurlijke verjonging van bossen in de gematigde luchtstreken zijn de schommelingen om een evenwicht des te groter naarmate het milieu extremer is, dus des te geringer naarmate het systeem meer zonaal is.
- 3 Als gevolg van eeuwenlange bosbeweiding zijn de bodems der West- en Middeneuropese bossen zodanig verarmd, dat de oorspronkelijke bostypen slechts onder groot voorbehoud gereconstrueerd kunnen worden.