

Vegetatiestructuur en dynamiek van twee natuurlijke bossen: het Neuenburger en Hasbrucher Urwald



H. Koop

Vegetatiestructuur en dynamiek van twee natuurlijke bossen: het Neuenburger en Hasbrucher Urwald

With summary:

Vegetative structure and dynamics of primaeval forests at Neuenburg and Hasbruch (West Germany)



Centrum voor Landbouwpublikaties en Landbouwdocumentatie

Wageningen - 1981

15N-157412-00

ISBN 90 220 0781 2

© Centrum voor Landbouwpublikaties en Landbouwdocumentatie, 1981.

Niets uit deze uitgave mag worden verveelvoudigd en/of openbaar gemaakt door middel van druk, fotocopie, microfilm of op welke andere wijze ook zonder voorafgaande schriftelijke toestemming van de uitgever.

No part of this book may be reproduced or published in any form by print, photoprint, microfilm or any other means without written permission from the publishers.

Abstract

Koop, H. (1981). Vegetatiestructuur en dynamiek van twee natuurlijke bossen: het Neuenburger en Hasbrucher Urwald / Vegetative structure and dynamics of primeval forests at Neuenburg and Hasbruch (West Germany). Versl. landbouwk. Onderz. (Agric. Res. Rep.) 904, ISBN 90 220 0781 2, (viii) +112 p. 62 figs, 21 photographs, 13 tables, 195 refs, app., Eng. summary

Aspects of forestry, soil science and phytosociology of two formerly grazed forests in Niedersachsen (F.R.G.) that have not been managed for over 100 years are studied. The geophysical nature of the forest areas are discussed: climate, geology, soil and water regime. The management history of the forests is analysed, based on old maps and forest descriptions. Vegetation structure and composition of the forests are illustrated by transects showing plan, sideview, soil profile and presence of plant species. The forests are classified based upon species composition. The forest types are placed in an ecological diagram. Special attention is paid to forest dynamics. The mosaic of different stages and phases of succession that originate after forest disturbance, is analyzed. Frequencies of disturbances of various size are estimated for each forest type. A model for forest development after disturbance, and a sequence of stages and phases of succession is reconstructed. The role of the tree species in this process is discussed. The climax concept is evaluated theoretically and the application of transect analyses is discussed. The effects of uprooting of trees upon soil are reported for different soil types and water regimes. Form and size of soil disturbances and ratios of breaking and uprooting of trees are compared. The process of the levelling out of the microrelief with time after uprooting is traced back; the total area disturbed by uprooting since glacial times is estimated. The effects on vegetation of gradients on a different scale caused by spontaneous forest dynamics are summarized. Complications with classification in the syntaxonomy that is worked out for man-made landscapes are illustrated. The main differences with managed forests are enumerated and recommendations are made for practical nature-management of forests based on the knowledge of the spontaneous processes.

Die Natur hat sich so viel Freiheit vorbehalten, dass wir mit Wissen und Wissenschaft ihr nicht durchgängig beikommen oder sie in die Enge treiben können.

Sie schafft ewig neue Gestalten; was da ist, war noch nie; was war, kommt nicht wieder - alles ist neu und doch immer das alte.

Sie hat sich einem eigenen allumfassenden Sinn vorbehalten, den ihr niemand abmerken kann.

Alles ist immer da in ihr. Vergangenheit und Zukunft kennt sie nicht.

Gegenwart ist ihr Ewigkeit.

Sie ist ganz, und doch immer unvollendet.

Johann Wolfgang Goethe (1749 - 1832).

Aan mijn ouders

Inhoud

1	Inleiding	1
1.1	Ligging van de onderzochte bossen	1
1.2	Klimaat	3
1.3	Algemene geologische gesteldheid	4
2	Historie	5
3	Neuenburger Urwald	15
3.1	Bodem	15
3.2	Waterhuishouding	17
3.3	Vegetatie	17
4	Hasbrucher Urwald	
4.1	Bodem	32
4.2	Waterhuishouding	32
4.3	Vegetatie	33
5	Bostypologie	39
6	Bosarchitectuur en bosontwikkeling	46
6.1	Methode	46
6.1.1	Algemeen	46
6.1.2	De kartering van het structuurmozaïek	46
6.1.3	Transect eerste niveau	46
6.1.4	Transect tweede niveau	47
6.1.5	Transect derde niveau	47
6.1.6	Reconstructies	47
6.2	Bosarchitectuur en schaal van verjongingsmozaïeken	48
6.2.1	Algemeen	48
6.2.2	Bosarchitectuur en schaal van verjongingsmozaïeken per bostype	51
6.3	De rol van enkele boomsoorten in de bosontwikkeling	52
6.4	Model voor de cyclische bosontwikkeling (sylvigenese)	56
6.5	Theoretische achtergrond	59
6.6	De toepasbaarheid van de transectenmethodiek	63
7	De invloed van ontworteling van bomen op de bodemgesteldheid	65
7.1	Inleiding en methodiek	65
7.2	Vorm en diepte van de bodemverstoringen	65
7.3	Nivellering	66
7.4	Verbreiding van ontwortelde bomen	74
7.4.1	Aantallen per hectare per bodemtype en nivelleringsstadium	74
7.4.2	De totale oppervlakte van de bodemverstoringen	74
7.5	Valrichting en datering	75
7.6	Vergelijking van de resultaten met de literatuur	75
8	Gradiënten in het natuurbos	77
8.1	Macrogradiënten	77
8.1.1	Aard van de macrogradiënten	77
8.1.2	Bostypegrenzen	77
8.2	Mesogradiënten	77
8.2.1	Invloed van de mesogradiënten op de macrogradiënt	77
8.2.2	Invloed van een open plek op de diversiteit en soortensamenstelling van de vegetatie	79
8.2.3	Verschillen in diversiteit en soortensamenstelling tussen structuurfases	80
8.2.4	Invloed van de boomsoort op de diversiteit en soortensamenstelling	82
8.3	De microgradiënten	82
8.3.1	Boomlijken	82
8.3.2	De bodemverstoringen als gevolg van de ontworteling van bomen	84
8.4	Gradiënten in een oerbosituatie	85
9	Vergelijking cultuurbossen met natuurbossen	87
10	Aanbevelingen voor het beheer van bossen en bosreservaten	91
10.1	Cultuurbossen	91
10.2	Bosreservaten ter handhaving en mogelijk herstel van bestaande biologische kwaliteiten	92
10.3	Strikte bosreservaten	92

Samenvatting	94
Summary	96
Literatuur	98
Bijlagen	103
Bijlage 1 Oude Duitse teksten	103
Bijlage 2 Beschrijving van enkele profielkuilen	105
Bijlage 4 Vegetatietabel	108
Bijlage 3 Aanvullingen van de vegetatietabel	112

1 Inleiding

Sinds enige tijd genieten het Neuenburger en Hasbrucher Urwald in Oost-Friesland (BRD) een toenemende belangstelling van natuurbeheerders, bosbouwers en geïnteresseerde natuurliefhebbers. In een artikelenreeks in het Nederlands Bosbouw-tijdschrift van de studiekering van de Nederlandse Bosbouwvereniging door Doing (1976) en in de discussies over de natuurlijkheid van de Nederlandse bossen werden deze 'oerbossen' herhaaldelijk als voorbeelden van natuurlijke bosvegetaties van ons klimaatgebied genoemd. Vergeleken met het bosreservaat van Białowieża in oostelijk Polen zijn deze bossen in het verleden sterker beïnvloed door intensieve beweiding, selectieve kap van beuken en haagbeuken, het planten van eiken, het branden en strooiselroof. De betreffende bossen bestaan uit inheemse, ter plaatse thuishorende boomsoorten, de bodem is voor het grootste deel ongestoord en heeft altijd onder bos gelegen. Sinds circa 100 jaar ontwikkelen deze bossen zich spontaan, zodat ze nu 'de potentieel natuurlijke vegetatie' benaderen, maar het zijn nog geen 'natuurlijke bossen'. Het woord 'natuurlijk' wordt in deze publikatie niet gebruikt als nulwaarde van kunstmatigheid, maar in de zin van het meest spontaan, dus een absoluut 'natuurlijk' het dichtst benaderend. De groeiende belangstelling vanuit natuur- en bosbeheer voor bovengenoemde bossen en het voor West-Europa unieke feit dat deze bossen een spontane ontwikkeling van 100 jaar hebben doorgemaakt, waren de redenen om het Neuenburger- en Hasbrucher Urwald aan een nader onderzoek te onderwerpen.

Het doel van dit onderzoek was:

- De historie van de bossen achterhalen, om tegen deze achtergrond de mate van spontaniteit van de vegetatie te beoordelen (hoofdstuk 2).
- De relatie tussen bodem- en bosvegetatie analyseren. In relatief spontane bossen is dit weinig gebeurd, terwijl deze relatie juist hier het minst door antropogene invloeden is vertroebeld (hoofdstuk 3, 4 en 5).
- Verschillen in bosarchitectuur en bosontwikkeling per groeiplaats bestuderen met behulp van schaaltekeningen van zij aanzicht en plattegrond van stroken bos (Hallé et al., 1978; Leibundgut, 1978). Daarbij wordt speciale aandacht besteed aan de relatie tussen groeiplaats en schaal van het verjongingsmozaïek en aan de ruimtelijke en temporele samenhang van ontwikkelingsfasen en stadia van het bos. De methodiek wordt op zijn bruikbaarheid geëvalueerd (hoofdstuk 6).
- De invloed van ontworteling van bomen op de bodemgesteldheid analyseren (hoofdstuk 7).
- De ruimtelijke afwisseling in floristische samenstelling relateren aan verschillen in de totale structuur van de vegetatie, verschillen in bodemgesteldheid en lokale verschillen van het substraat door ontworteling van bomen en liggend dood hout (hoofdstuk 8).
- Een totaalbeeld geven van een zo spontaan mogelijk bos, de verschilpunten met cultuurbossen aangeven en gegevens leveren die voor het praktische natuur- en bosbeheer bruikbaar zijn (hoofdstuk 9 en 10).

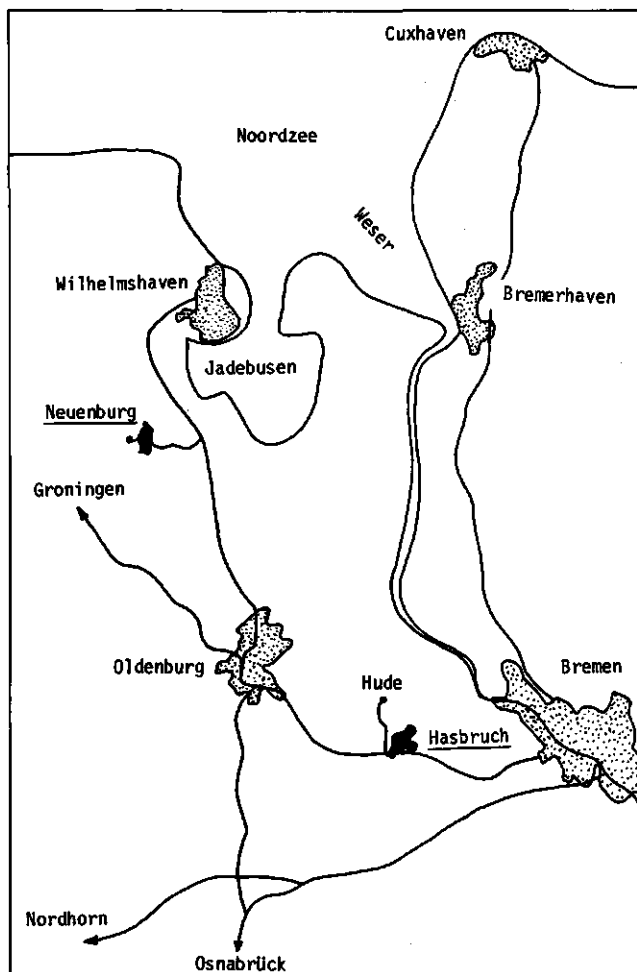
In vergelijking met het Hasbrucher Urwald heeft het Neuenburger Urwald de grootste oppervlakte, de geringste variatie in bodemgesteld-

heid en de relatief soortenarmste flora. De kans om voor het onderzoek voldoende representatieve fragmenten bos van vergelijkbare leeftijd en soortensamenstelling te vinden is daardoor in Neuenburg het grootst. Daarom concentreert deze studie zich meer in detail op het Neuenburger Urwald.

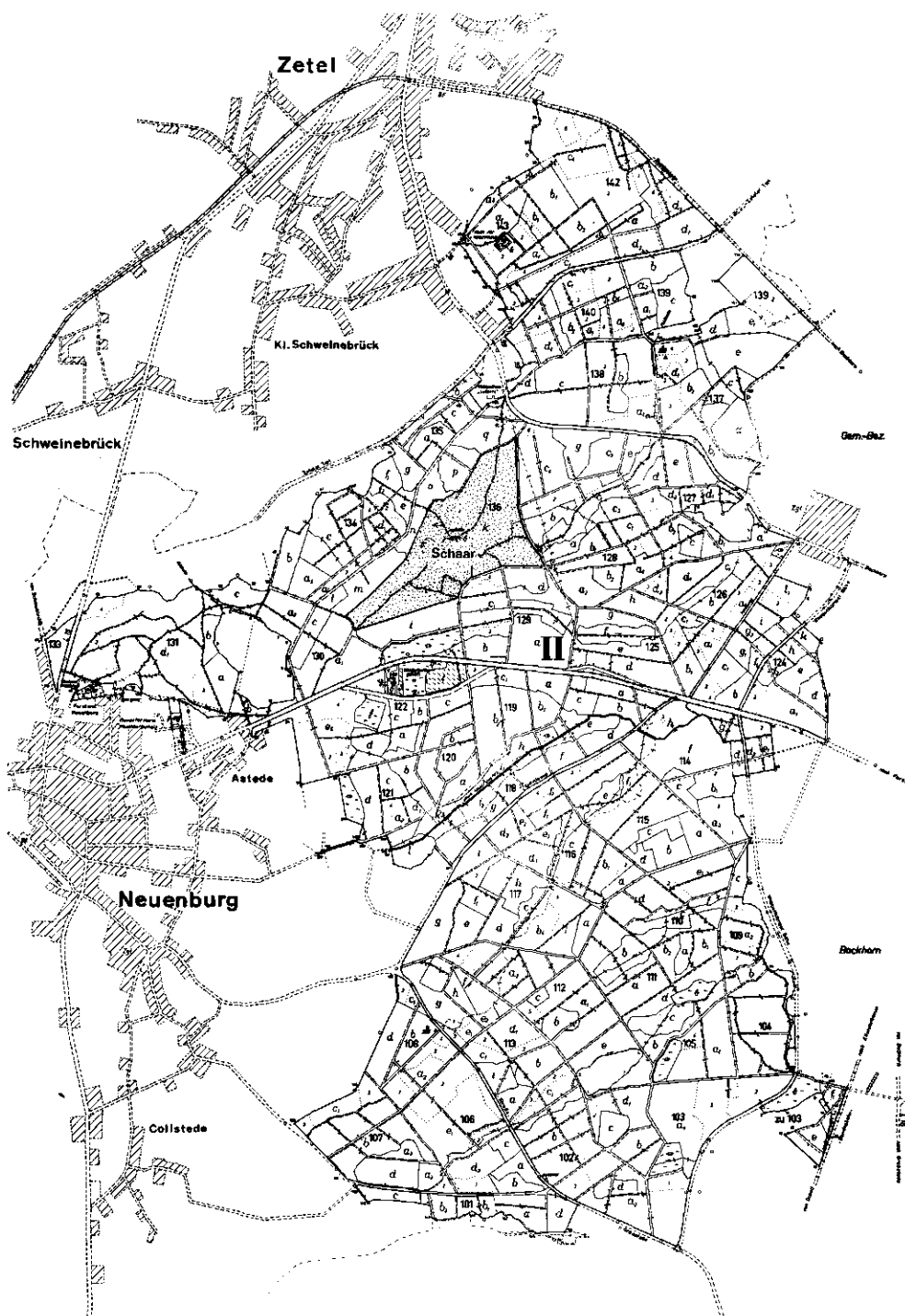
1.1 LIGGING VAN DE ONDERZOCHE BOSSEN

Beide Oostfrieze 'oerbossen' liggen in de Westduitse bondsstaat Niedersachsen in het district Weser-Ems (fig. 1).

Het Neuenburger Urwald (topografische Karte 1:50.000 Blatt L 2712 Westerstede, 53° 24' NB., 7° 58' O.L., fig. 2). Aan weerszijde van de 'Bundesstrasse 437' tussen de plaatsjes Neuenburg en Varel ligt het 627 ha grote Neuenburgerholz. In dit bosgebied ligt het natuurreservaat Neuenburger Urwald. De oppervlakte van het huidige reservaat bedraagt circa 25 ha. Het gebied is zwak golvend. De hoogteligging bedraagt 7,5-10 m boven de zeespiegel (Normal Null). Het Urwald ligt midden op een west-zuidwest naar oost-noordoost verlopende rug in het diluvium (Duits: Geest). Aan weerszijden bevinden zich beekdalen.



Figuur 1. Ligging van het Neuenburger- en Hasbrucher Urwald in Niedersachsen (B.R.D.).



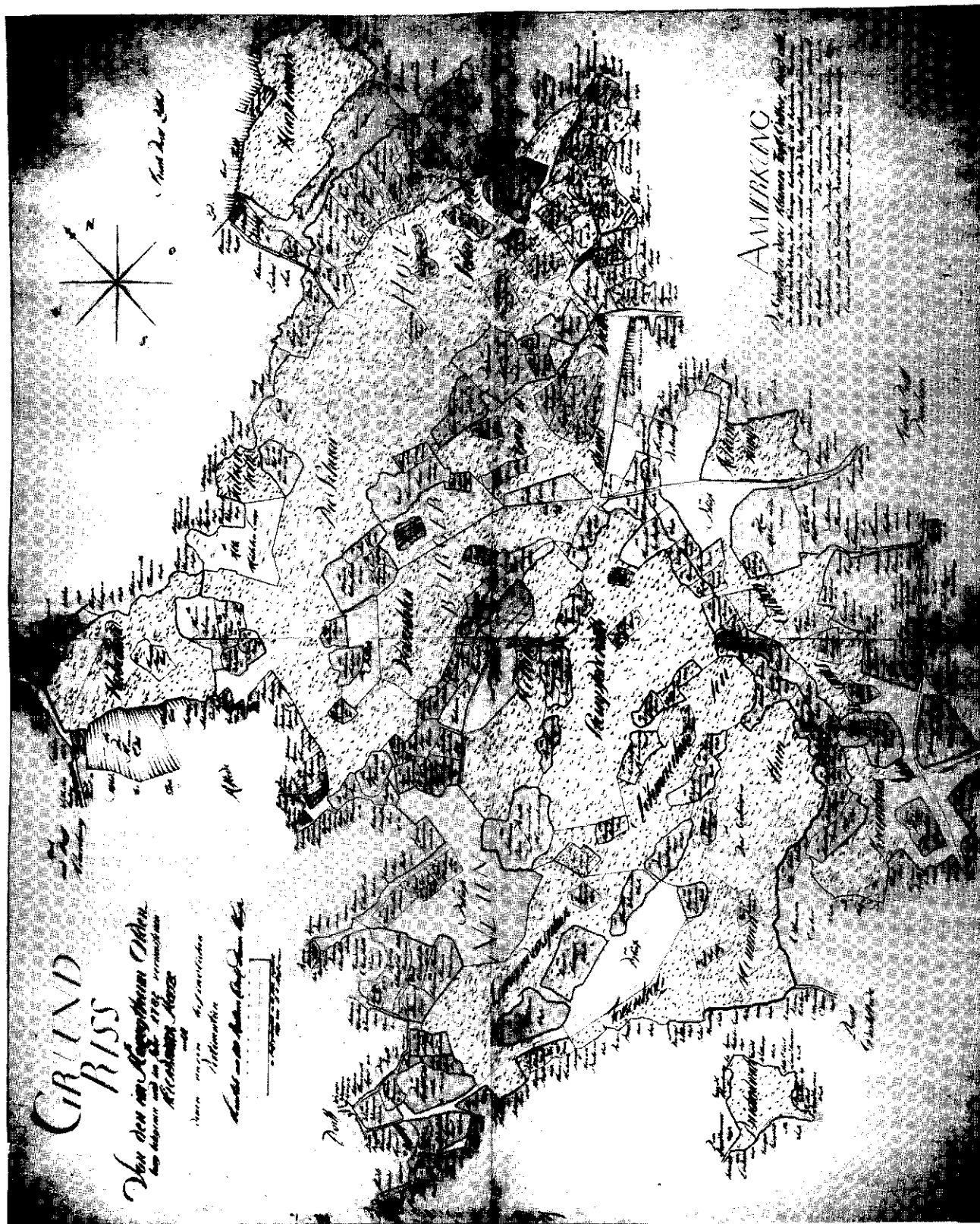
Figuur 2. Ligging van het natuureservaat Neuenburger Urwald (Schaar) in de boswachterij Neuenburg.

In het noorden die van het Zeteler Tief, voor de kanalisatie Mühlenbäke geheten, en in het zuiden de Woppenkamperbäke. Beide waterlopen monden uit in de Jadebusen via het nieuwe gemaal bij Petershörn (in de buurt van Dangast). Het reservaat is ontsloten door vele met schelpzand verharde wandelpaden, daarnaast worden vele, onverharde sluipweggetjes door de bezoekers in stand gehouden. Van twee kanten is het Urwald goed te bereiken. Vanaf de weg Zetel-Bockhorn in het noordoosten en vanaf de 'Bundesstrasse 437' Neuenburg-Varel in het zuidwesten. Beide ingangen zijn uitgerust met uithangborden en grote parkeerplaatsen. In het centrum van het reservaat bevindt zich de 'Jagdhütte'. Het reservaat is omgeven door een landschapsreservaat.

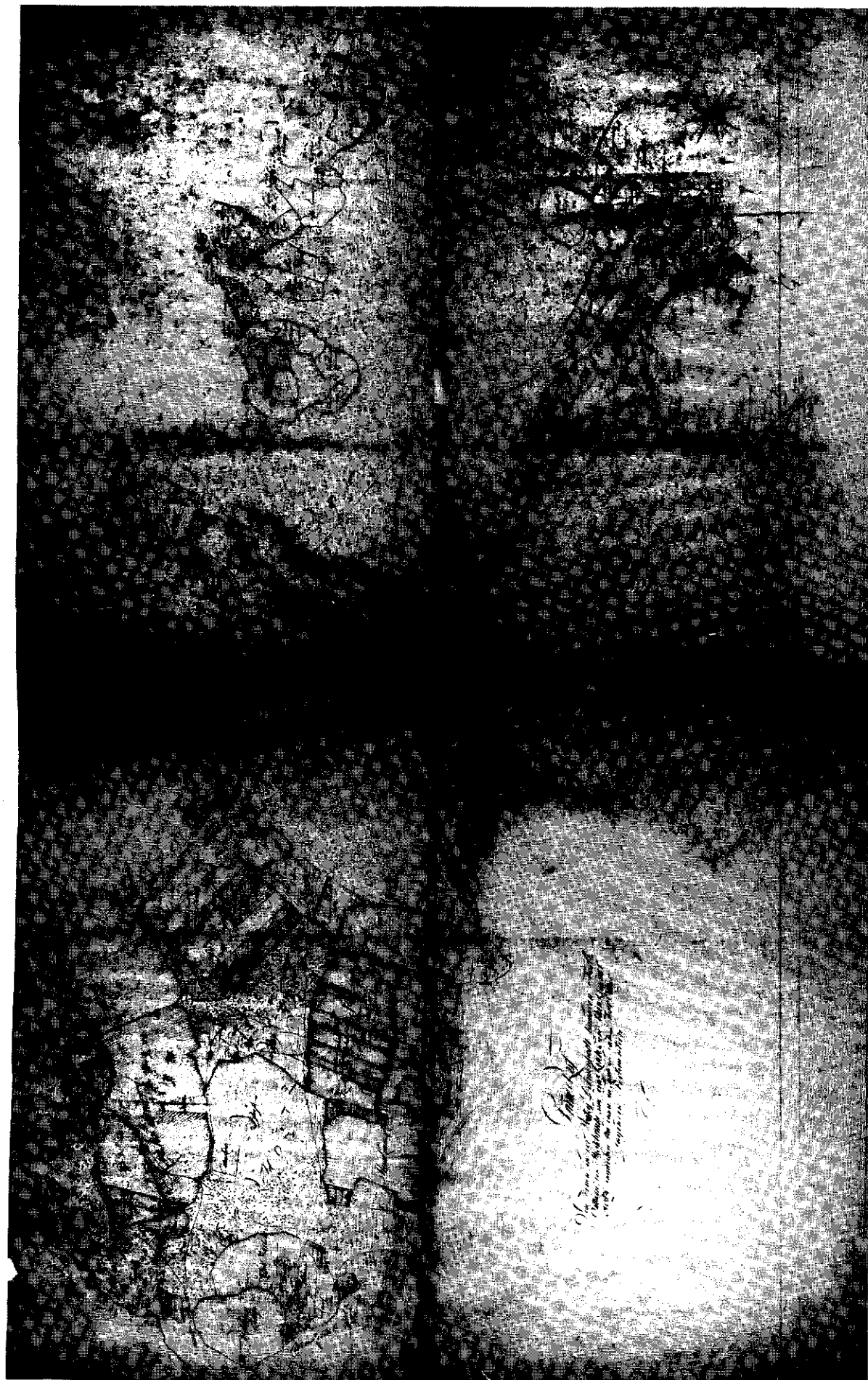
- Het Hasbrucher Urwald (topografische Karte 1:50.000 Blatt L 2916 Delmenhorst, 53° 4' N.B., 8° 29' O.L., fig. 3). Ten noorden van de 'Bundesstrasse 75' Oldenburg-Delmenhorst, ter hoogte van de afslag Hude bevindt zich het circa 650 ha grote, aaneengesloten bosgebied Hasbruch (fig. 1). In het centrum dicht bij de 'Jagdhütte' bevinden zich de twee delen van het natuureservaat 'Hasbrucher Urwald'. De oppervlakten van de twee delen bedragen 6,1 en 9,4 ha. De terreinen liggen op de zwak hellende oevers van respectievelijk de Brookbäke en de Hohlebäke. De hoogteligging bedraagt 23-30 m boven de zeespiegel (Normal Null). Het padennet is hier minder dicht dan in Neuenburg. Slechts één wandelpad door ieder deel, sluipweggetjes komen minder voor omdat

Tabel 2. Belangrijke jaartallen in de historie van het Neuenburger en Hasbrucher Urwald.

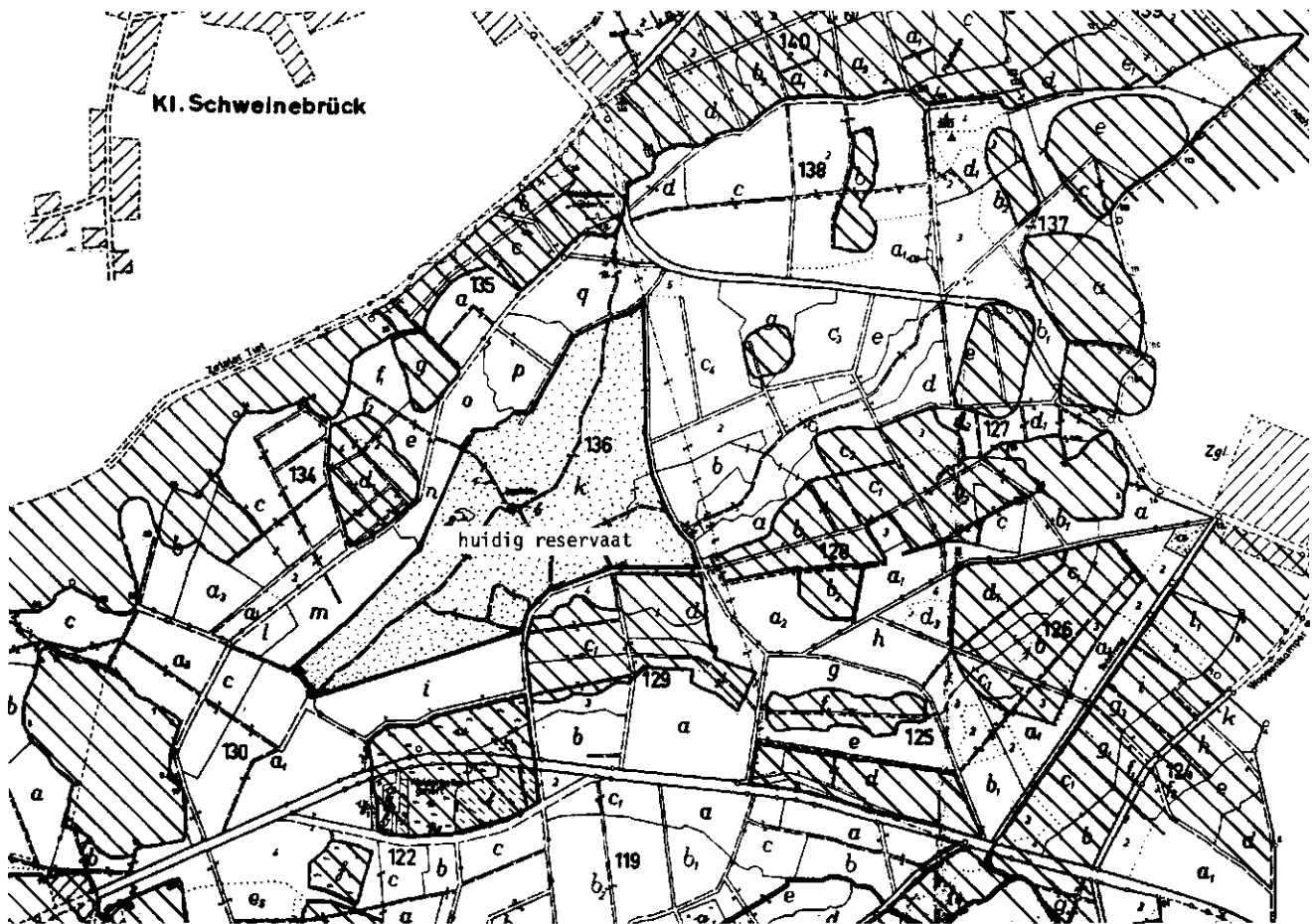
	Neuenburger Urwald	Hasbrucher Urwald
Praeboreaal 8200-7500 v. Chr.	Einde Würmijstijd; er vestigt zich een berken-dennenbos.	
Boreaal 7500-5500 v. Chr.	Overgang naar een bos met meer warmte minnende soorten als eik, iep, hazelaar, es, linde en els.	
Atlanticum 5500-3000 v. Chr.	Droger klimaat met naar gelang standplaats eiken- en elzenbossen met bijmenging van linde, iep en een struiklaag van hazelaar.	
Subboreaal 3000-700 v. Chr.	De beuk doet zijn intrede, de eerste vondsten van menselijke bewoning in Oost Friesland (jonge steentijd).	
500 v. Chr.	De haagbeuk doet zijn intrede, door het koelere klimaat worden beuk en haagbeuk bevoordeeld. Door invoering van metalen bijlen wordt de invloed van de mens op het bos groter. Door branden, beweiden en selectieve kap van beuk en haagbeuk wordt de eik bevoordeeld.	
1100 na Chr.	Ontginningen door de Johanniterheren vanuit de kloosterhoven Bredehorn, Grabhorn en Lindern.	
1258		Oorkonde vermeldt dat het Hasbruch eigendom is van het klooster Hude.
1428	Uit akten blijkt dat het bos in handen van de graven van Oldenburg respectievelijk Delmenhorst komt. De boeren behouden het weiderecht en het recht om dorre bomen te oogsten. Er volgt een periode van rooibouw, ondanks wetten. Geen herplant van jonge bomen en veel diefstal van bomen.	
1462	Stichting van de nieuwe burg 'Neuenburg'.	
1610	Op de kaart van Blaeu (fig. 4) worden de bosgebieden Neuenburger Holz en Hasbruch aangegeven.	
1667-1773	Tijd van Deense overheersing. Er worden vele stukken bos ontgonnen (zogenaaamde 'kampen') om het recht tot veeweide af te kopen. In Neuenburg is tot 80 % van het huidige oppervlak bos ontgonnen geweest (fig. 5). De huidige reservaatdelen zijn niet ontgonnen.	
1780	Hernieuwde interesse van de adel voor de bossen in het graafschap Oldenburg. Er worden uitvoerige beschrijvingen gemaakt van de bossen door Kunze (1779) en Otto (1780). Er wordt een begin gemaakt met een regelmatig bosbouwkundig beheer, onder andere door groepsgewijze aanplant van eikenboompjes in een wijd plantverband (om voldoende grasgroei voor de veeweide te doen ontstaan), ontwatering etc.	
ca. 1800	Steeds meer interesse van de adel voor de bosbouw en het behoud van de bossen. Dichtere beplantingen en kunstmatige bezaaiingen. Plenterachtige opstanden worden omgevormd. Er komen wetten om het weiderecht te beperken ('Weideablösungsgesetz' 1858).	
1815-1882	Pogingen om het weiderecht af te kopen mislukken keer op keer.	Het weiderecht wordt geleidelijk afgekocht. In 1882 zijn alle rechten vervallen en is er geen beweiding meer.
ca. 1870	Graaf Nikolaus Friedrich Peter verklaart de Schaar in Neuenburg en de Gruppenbührer Seite en de Heue in Hasbruch uit esthetisch oogpunt tot reservaat.	
ca. 1930	Laatste beweiding met koeien, in principe blijft het weiderecht bestaan.	
1938		Staatsnatuurreservaat.
1943	Staatsnatuurreservaat.	
1947	De helft van beide reservaten wordt geveld voor de brandhoutvoorziening wegens de nood door stagnerende kolenvoorziening.	
1970	Beuken geveld om oude eiken vrij te stellen en zo het karakter van het oude beweide bos als cultuurmonument te handhaven. Tevens jonge eiken geplant.	In dit bos is sinds 1870 vrijwel niets meer geveld en geplant.



Figuur 5. Kaart van het Neuenburger Holz uit 1782 (Niedersächsisches Staatsarchiv).



Figuur 6. Kaart van het Hasbruch uit 1779 (Niedersächsisches Staatsarchiv).



Figuur 7. Het huidige reservaat Neuenburger Urwald (gestippeld) met daaromheen de ontginningen (gearceerd) ontleend aan de kaart van 1782 en de topografie van het gebied.

de gevolgen van een achterstallig knotbeheer van wilgen).

In de beschrijvingen van Otto (1780) en Kunze (1779) is er voor het eerst sprake van horstgewijze en solitaire aanplant van eiken en beuken tussen de oude eiken. Het plantverband was ten behoeve van de veeweide erg ruim (6-8 voet). Vele van de huidige zeer oude eiken staan inderdaad nog op rijen (pers. med. Meinrenken). Een groot probleem was de beschadiging van de verjonging door het vee. Uit voorzorg hiertegen maakte men gebruik van groot plantmateriaal, de zogenaamde 'Eichheister' en om het jonge boompje te beschermen tegen veevraat plantte men het samen met een meidoornstruik. Een andere methode om zich van het slagen van de verjonging te vergewissen was de zogenaamde 'Büschelpflanzung', vooral bij beuken. Men plantte dan meerdere jonge boompjes in één plantgat. Als er meer dan één boompje aan de veevraat ontkwam, vergroeiiden de stamvoeten. Op een hoogte van 2-3 m groeiden ze dan weer uiteen. Dit leverde een merkwaardige boomvorm op, de zogenaamde 'Armleuchterbuchen' (foto 2). Het aandeel beuken was in de periode van de 16e tot 18e eeuw vrij laag, in het Neuenburger Holz 12,5 % en in het Hasbruch 50 % (Hesmer & Schröder, 1963). Van de andere bedreigingen van het bos noemt Otto (1780) het houtskoolbranden en de strooiselwinning.

Tegen het eind van de 18e eeuw kwam een geregeld bosbouwkundig beheer op gang. De horstgewijze aanplanten in een ruim plantverband werden

vervangen door kunstmatig zaaien en dichtere beplantingen. Er werden wegen en sloten aangelegd en de femelachtige oude eikenopstanden werden opgeruimd. Pogingen om de weiderechten van



Foto 1. Zware geknotte haagbeuken (1925, zogenaamde 'Kopfhainebuchen'). De doorgeschoten haagbeuken zijn begroeid met vele mossen en plantensoorten als bosklaverzuring, klimop en eikvaren (Nitzschke, 1932).



Foto 2. Zware zogenaamde 'Armleuchterbuchen' (1925) ontstaan door vergroeiing van meerdere in een plantgat geplante beuken. Op de plaats van de vertakking groeien weer mossen, bosklaverzuring, eikvaren en smalle stekelvaren (Nitzschke, 1932).

de boeren af te kopen hadden in het Hasbruch meer succes dan in het Neuenburger Holz. In het Hasbruch vond in 1882 de laatste beweiding plaats, terwijl in Neuenburg het weiderecht in principe nu nog bestaat. Tot 1927 is hiervan actief gebruik gemaakt. De begrazingsintensiteit nam de laatste jaren echter geleidelijk af (Anonymus, 1894; bijlage 1).

In het midden van de 19e eeuw waren de nog resterende oude Hudewälder met hun grillige eiken een bron van inspiratie voor een kunststroming met een sterke hang naar het verleden. Kunstenaars verenigden zich in de zogenaamde 'Hainbunde', een naam die ze ontleenden aan de 'Haine', de heilige eikenwouden van de Germanen. Beïnvloed door deze stroming besloot groothertog Nikolaus Friedrich Peter van Oldenburg rond 1870 onder andere de 'grosse Schaar' in het Neuenburger Holz (ca. 50 ha) en de 'Gruppenbührer Seite' en de 'Heu' (samen ca. 30 ha) in het Hasbruch te reserveren. Het bosbedrijfsplan (Anonymus, 1894) motiveert en omschrijft de status van deze reservaten als volgt: 'Aus ästhetischen Rücksichten zu reservieren, Die Nützigungen beschränken sich auf abgestorbenes und Windfallholz'. Uit de beschrijving van het Neuenburger Urwald door een botanicus uit Bremen (Focke, 1871) ontstaat een beeld van het toenmalige reservaat dat nauw aansluit bij een tekening van Friedrich Schaad uit 1868 (fig. 8). 'Mächtige, knurrige Eichen und



Figuur 8. Tekening van het Neuenburger Urwald uit 1868 door Friedrich Schaad.

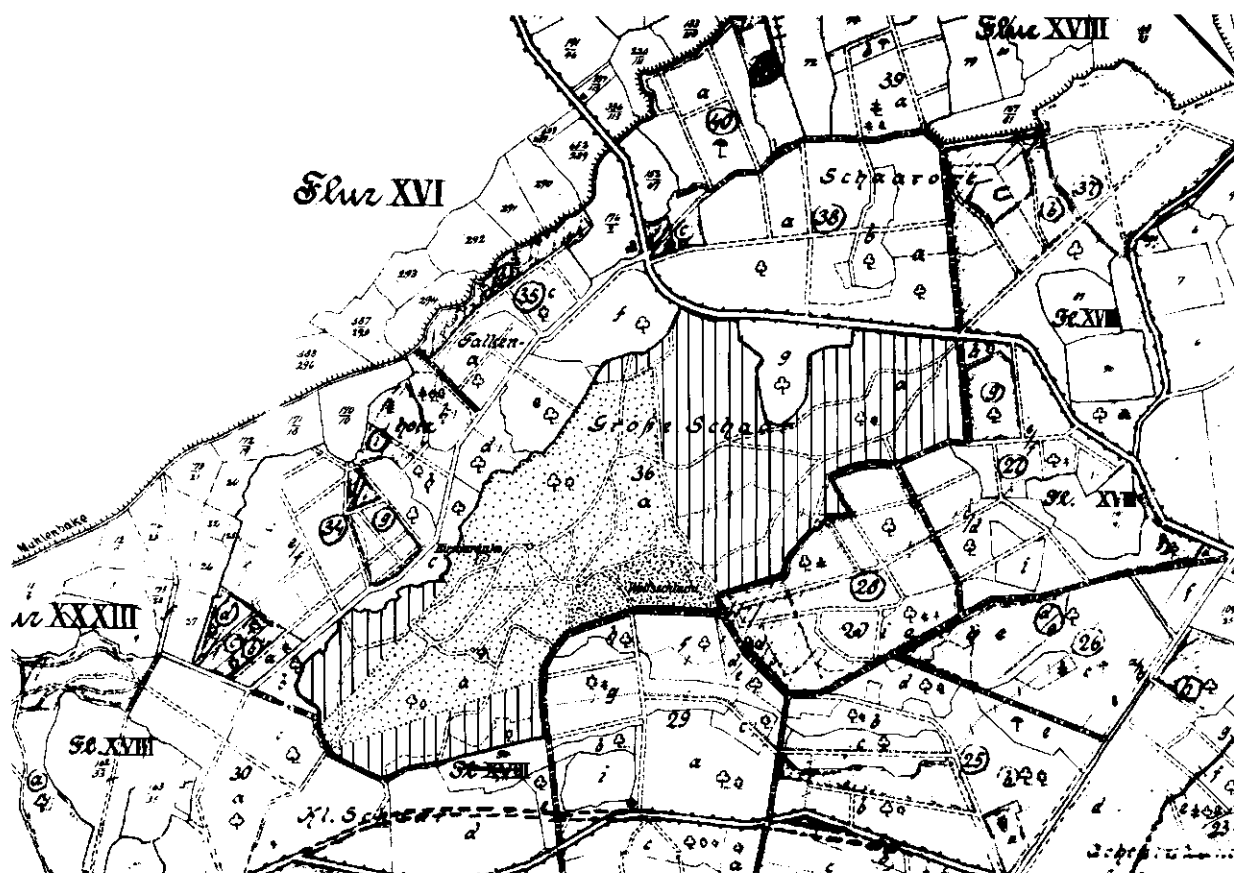
dicht belaubte Buchen, die bald in Gruppen zusammengedrängt sind, bald auch grössere grüne Rasenflächen freilassen. Das weidende Vieh lässt nur stacheliges Gebüsch aufkommen... Der erste Eindruck, den man beim Eintritt in dem Urwald empfängt ist keineswegs der einer grossen Wildheit, vielmehr wird man zuerst an schöne Parkszenen erinnert.... Vorherrschend ist im allgemeinen die Eiche an einzelnen Stellen aber auch die Rotbuche'.

In overeenstemming met de overwegend esthetische waardering en recreatieve functie van de reservaten is op een bedrijfskaart van 1906 (fig. 9) een groot aantal wandelpaden te zien. Naast de 'Jagdhütte' is er ten zuidwesten daarvan een uitspanning genaamd de 'Waldschenke' aanwezig. Na een storm in 1898 zijn enkele stormgaten ingeplant met lariks, gele berken en Amerikaanse eiken. Blijkbaar was de aanplant van exoten destijds goed met de doelstellingen van het reservaat te verenigen (pers. med. Meinrenken).

In 1930 is de flora van het Neuenburger Urwald uitvoerig beschreven en geïllustreerd met foto's door Nitzschke (1932) (foto 3, 4, 5 en 6). Hoewel het bos in 1930 gedeeltelijk door sloten was ontwaterd, bleef het water toch stagneren als bij lange periodes met westenwinden de ontwateringssluizen gesloten bleven, vanwege te hoge buitendijkse waterstanden. Grote delen van het bos waren zelfs in zeer droge zomers moerasig, zodat men er zonder waterdichte laarzen niet kon lopen. Nitzschke merkt verder op dat er geen eiken van 10 tot 50 jaar voorkwamen. Kiemplanten verdwenen na 3-4 jaar weer. De open plekken ('Waldwiesen') groeiden dicht met beuken.

In respectievelijk 1938 en 1943 werden het Hasbrucher- en Neuenburger Urwald op grond van de rijksnatuurbeschermingswet van 26 juni 1935 staatsnatuurreservaat. Het werd verboden dieren of planten te verontrusten, te beschadigen of mee te nemen, zich buiten de paden te begeven, vuur te stoken, lawaai te maken, afval weg te werpen en kuilen te graven. Wel mocht de jacht worden uitgeoefend en mochten zieke, zelfs scheef gegroeide, maar ook zeer waardevolle bomen worden geoogst!

Na de Tweede Wereldoorlog is de helft van beide natuurreservaten geveld voor de brandhoutvoorziening van de plaatselijke bevolking en de



Figuur 9. Bedrijfskaart van het Neuenburger Urwald uit 1906 met de grenzen van het toenmalige reservaat. Het gearceerde deel is in 1947 gekapt; het gestippelde deel is het huidige reservaat; het dicht gestippelde deel is eind zestiger jaren aan de kap van beuken ontkomen.

vele Oostduitse vluchtelingen, omdat de steenkoolvoorziening nog niet weer op gang was gekomen (fig. 9). Ook in de overgebleven delen zijn boomlijken weggehaald en takken gesprokkeld. Door de plotselinge kaalkap onstonden in de resterende reservaatdelen vele windworpgaten.

In de jaren 1968-1970 zijn drie van dergelijke gaten in Neuenburg weer dichtgeplant met 7 à 8 jarige eiken (pers. med. Meinrenken), met de bedoeling de oude beheersvorm te continueren, zoals Wiepking (1970) bepleit. Tegelijkertijd werden er ongeveer 50 grote beuken (ca. 200 m³) geveld die eiken dreigden te overgroeien, onder het motto: 'Der Eichenmörder muss beseitigt werden' (pers. med. Meinrenken). Al eerder zijn er op advies van Nitzschke (1950) in het Neuenburger Urwald eiken vrijgesteld door beuken te kappen (winter 1949-1950) getuige correspondentie van de president van de bestuurskring Oldenburg met de plaatselijke afdeling voor natuurbescherming. Op advies van Tüxen is een deel van het 'Urwald' echter strikt reservaat gebleven. Ook in 1933 is er al sprake van het vrijstellen van eiken vooral in de directe omgeving van de 'Jagdhütte'. Het Hasbruch (Fischer & Klingenberg, pers.med.) als in het Neuenburger Holz (Meinrenken, pers. med.) is er sprake van een grondwaterstandsaling. In de sloten in het Hasbruch staat zelden nog water, wellicht als gevolg van een verdere ontwatering van de om-



Foto 3. 'Waldwiese' in 1919 met eiken met brede kronen en zonder oude beuken. Er zijn wel veel jonge beuken aanwezig. De vegetatie bestaat uit gewoon struisgras, ruw beemdgras, schaduwgras, gierstgras, moeraswalstro, gewone vogelmuur, kruipende boterbloem, kruipend zenegroen, moerasrolklaver, pitrus, brunel, bosaardbei, gewoon heksenkruid en nagelkruid (Nitzschke, 1932).

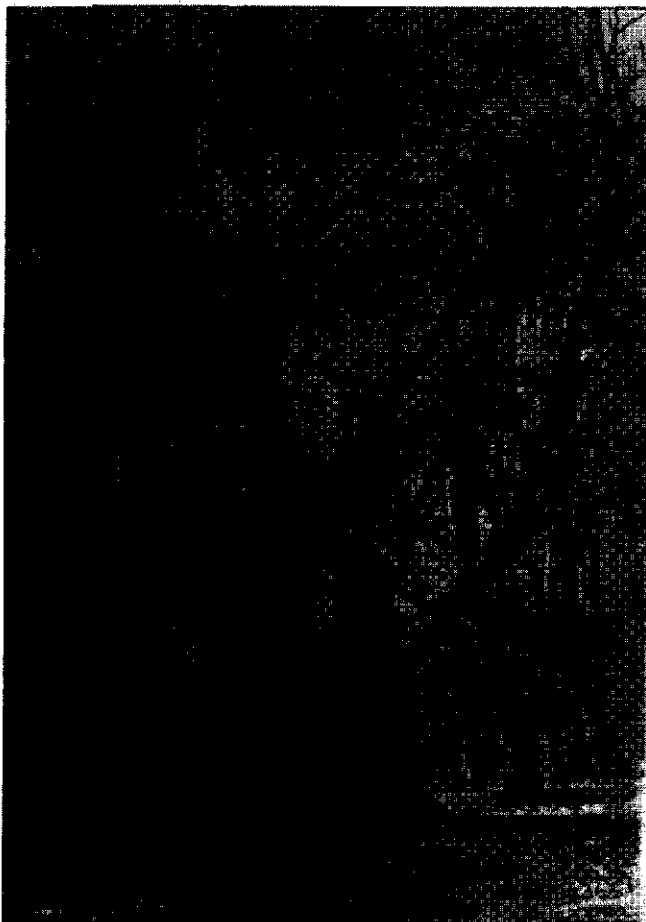


Foto 4. Een foto uit 1922 van een overgroeide eik die in de takken van een beuk is gestort. De kruidlaag onder de beuk is veel ijler geworden. De pH bedraagt 3,75 (Nitzschke, 1932).

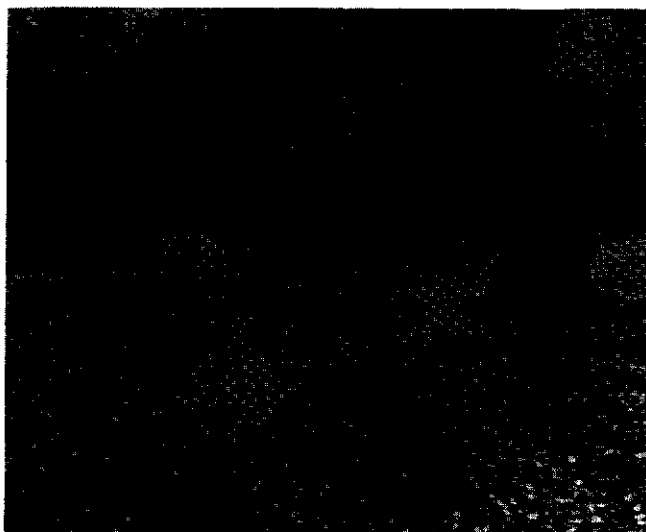


Foto 5. Voorjaarsaspect in een bosdeel met beuken en eiken in 1924. Er zijn weinig struiken en de pH is er 4,51. De bodem is bedekt met bosanemoon, gele dovenetel en bosklaverzuring (Nitzschke, 1932).

ringende cultuurgronden. De verdroging van het Neuenburger Urwald is ingrijpender en is een gevolg van de kanalisatie van het 'Zeteler Tief' en de bouw van het nieuwe gemaal bij Dangast. Dit voorkomt de overstromingen die vooral 's winters voorkwamen als de oude ontwateringsluizen bij voortdurende noordwesten winden gesloten bleven. Een andere oorzaak ligt vermoedelijk in de afgraving van leem, waartoe een verdere optie op het gehele bosgebied ligt. Met het droger worden hangt mogelijk ook de uitbreiding van de beuk en het verdwijnen van de dichte ondergroei samen (Meinrenken & Fischer, pers. med.).

Op grond van de voorgaande historische analyse kunnen we de mate van natuurlijkheid van beide bosgebieden beoordelen en vergelijken met de minst onnatuurlijke bossen van Nederland en de meest natuurlijke bossen in Białowieża in oostelijk Polen.

- Beide onderzochte bosreservaten zijn altijd bos geweest behoudens één ontginning in het Neuenburger Urwald. Deze ontginning is in de middeleeuwen alweer verlaten (hoofdstuk 3).

- Met uitzondering van het eerder genoemde ontgonnen perceel in het Neuenburger Urwald is de bodem ongestoord (niet bewerkt, bemest of ontwaterd). Lokaal zijn er kleine verstoringen doordat er leem is gedolven, of door het graven van zaagkuilen om dikke bomen ter plaatse te kunnen bewerken. Verder zijn er de spontane verstoringen door het ontwortelen van bomen en de graaf-

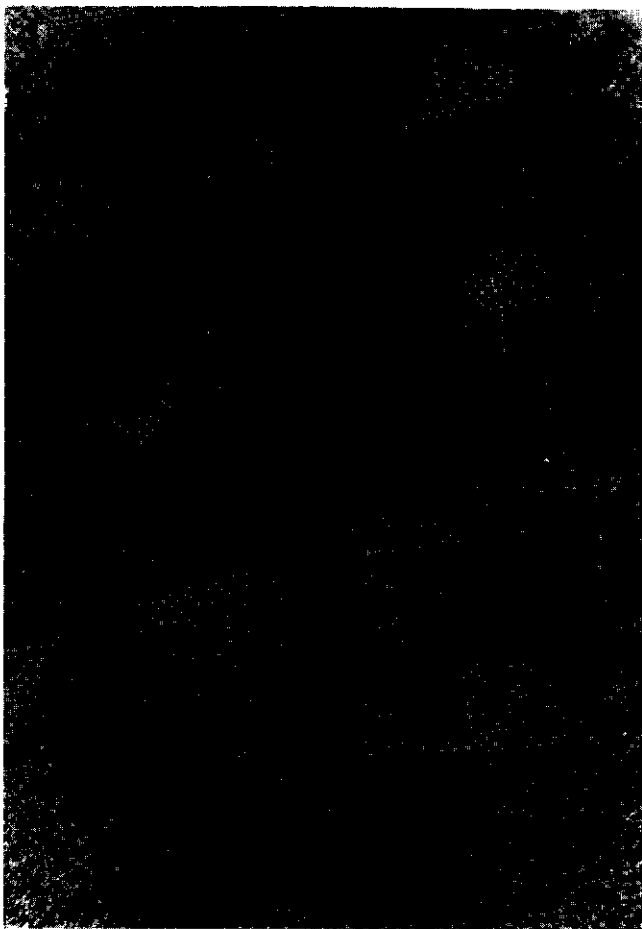


Foto 6. Eik bedekt met dikke stammen van klimop, met een omvang van 50 cm en tot een hoogte van 25 m (Nitzschke, 1932).

activiteiten van onder andere vossen en dassen.
- Ondanks de bemoeienis van de adel met de bossen sinds de middeleeuwen is er in beide bossen tot aan het eind van de vorige eeuw sprake geweest van een vrij intensieve beweiding, van strooiselroof, branden van de vegetatie en een wilde uitkap. Dit had een zekere mate van degradatie van de groeiplaats tot gevolg.

Tot zover zijn er nog geen noemenswaardige verschillen in de natuurlijkeheidsgraad van bijvoorbeeld een oude Nederlandse bosgroeiplaats als het Norgerholt, het Neuenburger en het Hasbrucher Urwald en het bosreservaat van Białowieża. Ten aanzien van het bos van Białowieża is er een gradatie van beïnvloeding te constateren. Het gebied rond Białowieża is nog maar sinds enkele eeuwen bewoond en het bos genoot een zeer strenge bescherming door de overheid, zodat de groeiplaats hier minder is gedegradeerd. Maar ook in Białowieża is sprake geweest van beweiding, een zeer hoge wilddruk (Derkman & Koop, 1977), branden van de vegetatie (Escherich, 1927) en zelfs van kaalkap (Faliński, 1966). Dit leidde tot de relatief hoge aandelen van de lichtboomsoorten eik en grove den, waarvan de natuurlijke verjonging na het instellen van het strikte reservaat sterk terug liep.

De huidige begroeiing van het Neuenburger en Hasbrucher Urwald is belangrijk onnatuurlijker dan in Białowieża. Alle oude eiken, behoudens enkele zeer oude, zijn geplant, evenals de oudste beuken. Vele haagbeuken dragen nog de sporen van een vroeger knotbeheer. Met uitzondering van de op kleine schaal in het Neuenburger Urwald ingebrachte exoten zijn alle boomsoorten inheems. In vergelijking met de minst onnatuurlijke bossen in Nederland is de natuurlijkeheidsgraad echter aanzienlijk hoger, door een 100-jarige, ongestoorde, spontane ontwikkeling. Door het achterwege blijven van de uitkap van beuken en de aanplant van jonge eiken rond 1970 is de natuurlijkeheidsgraad van het Hasbrucher Urwald hoger dan die van het Neuenburger Urwald.

3 Neuenburger Urwald

3.1 BODEM

Op grond van een eigen kartering van de bodem in het Neuenburger Urwald zijn de volgende bodemtypen naar de Duitse typologie (Mückenhausen, 1977) onderscheiden:

Gley Humuseisenpodsolen in zandgrond

- Dit bodemtype heeft een zandbovengrond die varieert van 50 cm tot meer dan 120 cm dikte op een zwaardere ondergrond. In het profiel zijn humus, ijzer- en aluminiumoxiden uit de bovenste bodemlagen in een B-horizont ingespoeld. De grondwaterstanden varieerden tijdens de kartering in september 1978 van 40 tot 100 cm beneden maaiveld (-mv.). Op grond van roestverschijnselen heeft dit bodemtype een grondwatertrap V (tabel 3).

- De profielopbouw is als volgt: De A₀-horizont is 15 cm dik en bestaat uit slecht verterend beukenstrooisel. De biologische activiteit is gering. De A₁-horizont is ca. 15 cm dik en bevat veel versmeerbare zwarte humus. Een A₂-uitspoelingshorizont is niet altijd aanwezig. Ze ontbreekt, vermoedelijk vanwege langdurig hoge grondwaterstanden, op de lagere terreingedeelten langs de erosiegeulen en op de overgang naar de gronden langs de beek in het zuiden. Er is hier wel een ontijzerde A₁-horizont. Waar de A₂ aanwezig is, varieert de dikte van 10 tot 25 cm. De B₁-horizont heeft humus- en ijzerinspoeling. Het onderste deel bestaat vaak uit een ijzeroerbank

('Ortsteinschicht'). De ondergrens van de B-horizont ligt in de diepzandige profielen tussen 50 en 70 cm -mv. Een ondiepe ligging van de zwaardere ondergrond beperkt de diepte van de B-horizont. Bij de chemische analyse (tabel 4) vallen de lage pH-KCl waarden op samen met het extreem hoge C/N-quotiënt. Het hoogste stikstofpercentage komt voor in de A-horizont. Uit het verloop van het percentage koolstof blijkt het sterk humeuze karakter van de A₁-horizont en de humusinspoelingshorizont tussen 30 en 60 cm.

- De verbreiding van het bodemtype beperkt zich tot een kaartvlak in het zuidoosten en een kleiner vlak ten westen van de 'Jagdhütte' (fig. 10). Otto (1779) spreekt al over de slechte toestand van de bodem bij de 'Schweinehörnerheisterkamp'. Er was sprake van een ijl eikenbos met heideondergroei (bijlage 1). Om de bodem te verbeteren adviseerde Otto van Pohlde ontwatering en plaggensteken, vermoedelijk om de minerale ondergrond te ontdoen van een moerige bovengrond.

Gley Braunerden in zandgrond

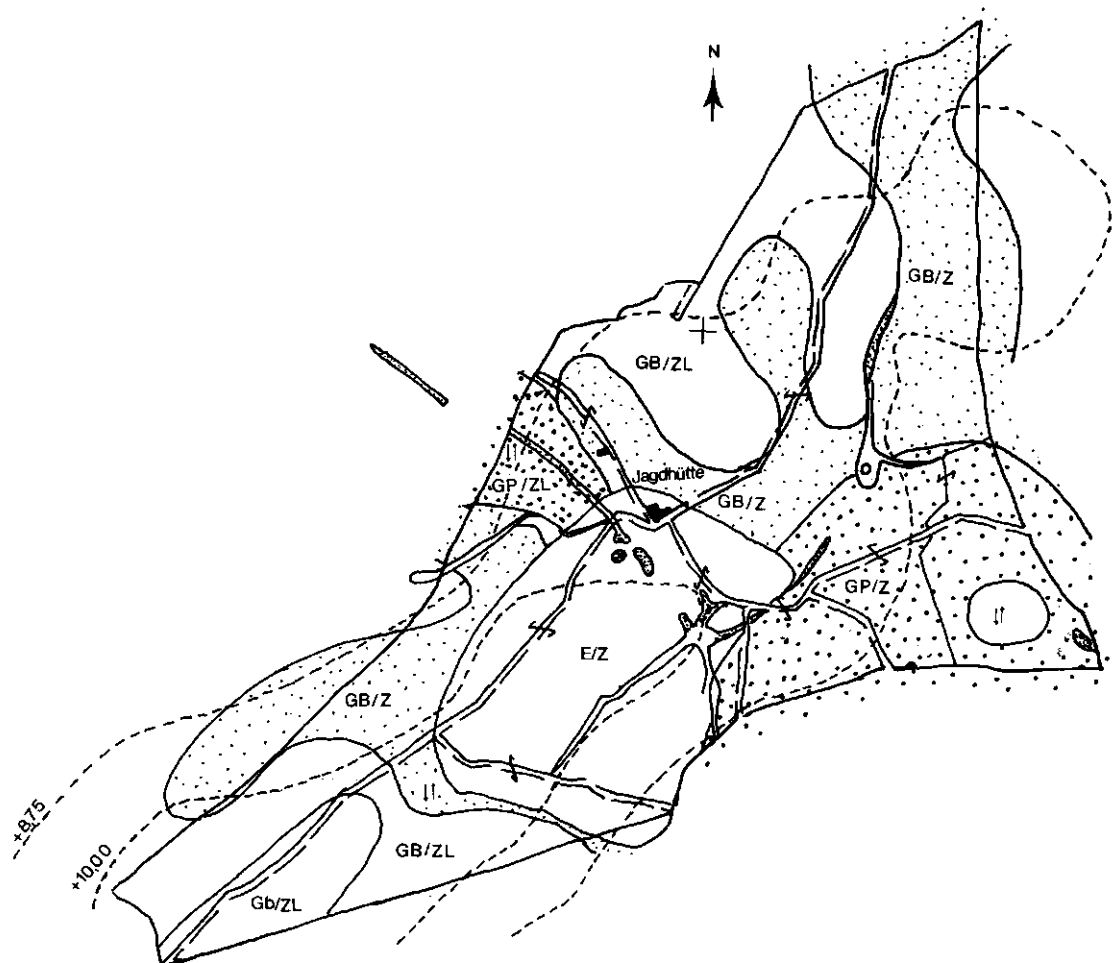
- Dit bodemtype bestaat uit een 40 tot meer dan 120 cm diepe zandbovengrond op een zwaardere ondergrond. In sommige gevallen komen dunne leemlagen (minder dan 20 cm dik) hoger in het profiel voor. Er is sprake van inspoeling van ijzer- en aluminiumoxiden in een B-horizont. Bij de kartering werd zelden binnen 120 cm grondwater aangetroffen. De meeste gronden hebben

Tabel 3. Hoofddeling van de grondwatertrappen. (grondwaterstand in cm. beneden maaiveld). GHG = gemiddeld hoogste grondwaterstand; GLG = gemiddeld laagste grondwaterstand.

	I	II	III	IV	V	VI	VII
GHG	-	-	< 40	> 40	< 40	40- 80	> 80
GLG	< 50	50-80	80-120	80-120	> 120	> 120	> 120

Tabel 4. Chemische analyses van vier profielen in het Neuenburger Urwald. pH-KCl is bepaald. Het koolstofpercentage (C %) is bepaald volgens de methode van Karmies. Waarden lager dan 0,1 % zijn beschouwd als niet bepaalbaar (nb) vanwege de analytische onbetrouwbaarheid. Het stikstofpercentage (N %) is bepaald volgens de methode van Kjeldal. Waarden lager dan 0,03 % zijn eveneens als niet bepaalbaar (nb) beschouwd. Voor zover mogelijk zijn de C/N quotiënten berekend. 1 = gley Humuseisenpodsol in zandgrond; 2 = gley Braunerde; 3 = akkerbodem; 4 = gley-pseudogley Braunerde in leemgrond.

Diepte (cm)	pH KCl				C(%)				N(%)				C/N			
	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4
0-10	2.7	3.3	2.9	3.4	5.11	2.71	5.33	1.94	0.06	0.15	0.05	0.13	85	18	106	14
10-20	3.3	3.3	3.0	3.6	1.00	1.29	4.73	1.45	nb	0.09	0.25	0.15	nb	14	18.9	9.7
20-30	3.3	4.0	3.3	3.8	0.85	0.25	2.09	0.65	nb	nb	0.11	0.07	nb	nb	19	9.3
30-40	3.6	4.0	3.6	3.9	1.64	nb	1.39	0.17	nb	nb	0.07	nb	nb	nb	19.9	nb
40-50	3.9	4.0	4.0	3.9	0.99	nb	0.69	0.10	nb	nb	0.04	nb	nb	nb	17.2	nb
50-60	4.1	4.1	4.1	3.9	0.93	nb	0.40	nb	nb	nb	nb	nb	nb	nb	nb	nb
60-70	4.1	3.8	4.4	3.8	nb	nb	0.20	nb	nb	nb	nb	nb	nb	nb	nb	nb
70-80	4.4	3.6	4.3	3.8	nb	nb	0.14	nb	nb	nb	nb	nb	nb	nb	nb	nb



Figuur 10. Bodemkaart van het Neuenburger Urwald, boorpuntsdichtheid 4 per hectare.

GP/Z gley Humuseisenpodsol in zandgrond, grondwatertrap (Gt) V

GB/Z gley Braunerden in zandgrond, Gt VI

E/Z zandgronden met humeuze eerdlaag (oude akkerbodem), Gt VI, VII

GB/zL gley-pseudogley Braunerden in leemgrond, Gt V

Gb/zL gley-pseudogley Braunerden in leemgrond, met ondiepe ontwikkeling van de B-horizont, Gt V

— geulen met open water; gestippeld zonder water.

--- hoogtelijn.

↑↓ vergraven bodems.

grondwatertrap VI (tabel 3).

- De profielopbouw is als volgt: De strooisellaag of A_0 -horizont is maar 2 à 3 cm dik en de biologische bodemactiviteit is voldoende om het strooisel voortdurend om te zetten. De A_1 -horizont is kruimelig, donkerbruin en ca. 10 cm dik. De B-horizont bestaat uit bruine, lemige, zwak humeuze, kruimelige zanden. De ondergrens van de B-horizont ligt bij 40 à 50 cm -mv. Direct onder die grens beginnen roestverschijnselen die naar beneden toenemen. De gley Braunerde in zand heeft een hogere pH en een lager C/N-quotiënt dan de podsol (tabel 4). Dit duidt op de betere strooiselvertering, waardoor meer voedingsstoffen in kringloop zijn.

- De verbreiding van dit bodemtype ligt in het centrum van het reservaat op de hoogste terreingedeelten. In het noordwesten wigt het lobsgevijs uit tegen de gley-pseudogley Braunerden in leemgrond en in het zuiden gaat het over in de zandgronden met een podsolprofiel (fig. 10).

Gley-pseudogley Braunerden in leemgrond

- Dit bodemtype heeft een zware ondergrond die binnen 40 cm diepte begint. De bovengrond bestaat uit lemig zand. De actuele grondwaterstand van september 1978 varieerde van 20 tot meer dan 120 cm -mv. Deze verschillen worden op korte afstand geaccentueerd door het microreliëf van ruggen en dalen (par. 1.3). In het centrum van de kaartvlakken zijn de hoogste grondwaterstanden waargenomen, aan de randen, op de overgang naar de zandgronden de laagste. Vanwege het geringe waterbergende vermogen en de slechte doorlatendheid kunnen er snelle fluctuaties in de grondwaterstand optreden. In tijden met lage grondwaterstand kan het regenwater ook korte tijd de bovenste lagen van het profiel verzadigen (pseudogley). Vroeger waren deze gronden vermoedelijk natter. Nog in 1930 is er sprake van 'sumpfige Waldwiesen'. Door de verbeterde ontwatering zijn deze moerassige plekken verdwenen. Nu heeft dit bodemtype een grondwatertrap V (tabel 3).

- De profielopbouw is als volgt: de A_0 -horizont is dunner dan 2 cm. De A_1 -horizont is vrij dun (minder dan 10 cm) en bestaat uit donkerbruin,

kruimelig, lemig zand. De B-horizont bestaat uit bruine, kruimelige, zandige leem of lemig zand. Er bevinden zich vele grote en kleine bioporïen, waardoor een zekere homogenisatie optreedt. Op de natste gronden is de B-horizont het ondiepst. Aan de hand van drie slijpplaatjes van monsters, genomen boven, in en onder een zwaardere laag, is onderzocht of het verschil in zwaarte een gevolg is van de wijze van afzetting of van inspoeling van kleideeltjes. Boven de zwaardere laag was de inspoeling het sterkst. Hoewel ook in deze laag een geringe inspoeling plaats vond, is de zwaarte toch in de eerste plaats een gevolg van de wijze van afzetting. De gley-pseudogley Braunerde in leem heeft nagenoeg gelijke pH waarde als de gley Braunerde in zand (tabel 4). Het C/N-quotiënt ligt lager, is zeer gunstig en gaat samen met een zeer goede strooiselverteering. Het profiel is tot grote diepte (ca. 50 cm) koolstofrijk als gevolg van homogenisatie door biologische activiteit en meer produktie van organische stof door een intensieve beworteling.

- De verbreiding van het bodemtype is beperkt tot twee vlakken; een in het noordwesten en een in het zuidwesten (fig. 10).

Gronden met een humeuze eerdlaag (oude akkerbodem)

- Dit bodemtype bestaat uit een 50 tot meer dan 120 cm dikke zandbovengrond, waarvan de bovenste 50 cm sterk humeus zijn, op een zwaardere ondergrond. De bodems hebben grondwatertrap VI of VII (tabel 3).

- De profielopbouw is als volgt: De A_0 -horizont is 3-4 cm dik. De A_1 -horizont is gemiddeld 50 cm dik en bestaat uit bruin, humeus, fijn lemig zand waarin houtskoolresten en stukjes gebakken leem voorkomen. Deze artefacten zijn waarschijnlijk afkomstig uit een haardplaats en zijn met potstalmest aangevoerd. Deze akkerbodems zijn ontstaan uit Braunerden en podsolen. In het zuidoosten van het complex zijn onder het eerddek resten van een A_2 -horizont van het oorspronkelijke podsolprofiel gevonden op 50 cm diepte. Vergeleken met een oorspronkelijk profiel, waarin de A_2 begint op 10-15 cm, is dus tenminste (de variabele dikte van de A_2 niet meegerekend) 35-40 cm van het humeuze dek opgebracht. Direct onder de A_0 -horizont is een dunne, donkerbruine A_1 -horizont gevormd in het eerddek. Onder het eerddek zijn naast de podsolresten in het zuidoosten, in het noordwesten resten van Braunerden aanwezig. In vergelijking tot de overige bodemtypen (tabel 3) heeft de oude akkerbodem een duidelijk hoger koolstofpercentage in de bovenste 50 cm eerddek. Ook daaronder komt nog een relatief hoog percentage koolstof voor, hetgeen kennelijk verband houdt met een begraven Braunerde profiel. De pH en het C/N-quotiënt vertonen grote overeenkomst met de gley Braunerde in zand.

- De verbreiding van de akkerbodem beperkt zich tot een ca. 5 ha groot complex ten zuiden van de 'Jagdhütte', op droge, lichte zandgronden (fig. 10). De ouderdom is moeilijk te achterhalen. In de oudste beschrijving van de 'Schaar' uit 1705 (hoofdstuk 2) wordt al vermeld dat er in de 'Schaar' zwaar hout staat. Als we aannemen dat deze bomen 100-200 jaar oud waren, dan moet de akker al voor 1550 verlaten zijn. Ook in latere beschrijvingen van Kunze (1779), Otto (1780) (Bijlage 1) en op de kaart uit 1782 (fig. 5 en 7) komen geen ontginningen binnen de 'Schaar'

voor. Wellicht hebben we hier te maken met een kleine 'Wüstung', een akker die tijdens de agrarische crisis in de 14e en de 15e eeuw is verlaten (Slicher van Bath, 1960). De naam Schaar heeft in het middel-hoog Duits meerdere betekenissen, maar o.a. betekent het open plek (Lücke), ploeg of oogst. De naam zou dus kunnen samenhangen met het gebruik als akker. Op grond hiervan moeten we aannemen dat de akker meer dan 400 jaar geleden moet zijn verlaten.

Vergraven gronden

In de uiterste zuidoosthoek van het reservaat komt een omvangrijke vergraving voor, die het gevolg is van graafactiviteit van vossen. De bovengrond is over ruim een meter gehomogeniseerd. Ten westen van de 'Jagdhütte', en aan de hoofdweg in het zuidwesten van het gebied zijn vergravingen geconstateerd, die wellicht een gevolg zijn van leemwinning.

3.2 WATERHUISHOUDING

Gezien de ondiepe oxidatie-reductie-grens (figuur 11 en figuur 12, (diepte ca. 200 tot 250 cm) is er in het reservaat sprake van gleyprofielen doch met sterke fluctuatie in grondwaterstand. Deze is het gevolg van de lage ligging en het vlakke karakter van het gebied, de geringe vochtberging en de slechte doorlatendheid van 'Lauenburger Ton' en keileem. Vooral in de winter en het voorjaar is er sprake van zeer hoge grondwaterstanden. Boven de zone van gleyverschijnselen komen, vooral in zwaardere gronden, ook pseudo-gleyverschijnselen voor wegens het tijdelijk verzadigd raken van de bovenste bodemlagen door het regenwater.

Als gevolg van de sterke fluctuatie van het grondwater hebben grote delen van het reservaat een grondwatertrap V, met actuele grondwaterstanden die in september 1978 varieerden van 20 cm -mv. tot zelden onder 120 cm -mv. De hoge zandige delen in het centrum van het reservaat hebben een grondwatertrap VI. De grondwaterstand tijdens de kartering in september 1978 was hier meestal dieper dan 120 cm -mv. Ten zuidwesten van de 'Jagdhütte' is in enkele gevallen een grondwatertrap VII geconstateerd (Heesen & Westerveld, 1966) (tabel 3).

3.3 VEGETATIE

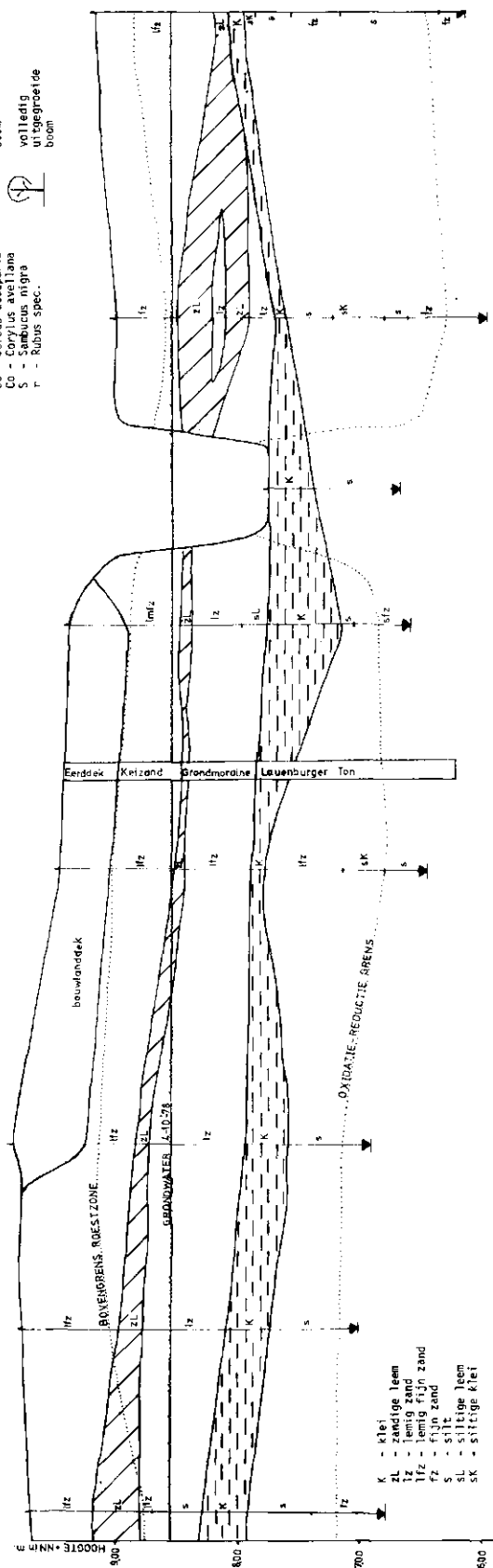
De vegetatie van de bosreservaten is onderzocht met behulp van de transectenmethode. Er zijn transecten getekend op drie niveaus. Op het eerste niveau is een strook bos van enkele honderden meters lengte getekend, op het tweede niveau is een segment hieruit van 30 m lengte gedetailleerder opgenomen en op het derde niveau is de kruidlaag in detail getekend. Verder zijn er vegetatieopnamen gemaakt die een indeling in vegetatietypen mogelijk maakten. Voor de gevolgtrokken onderzoeksmethodieken en nadere documentatie van de resultaten wordt verwezen naar de hoofdstukken 5 en 6. Voor Latijnse plantennamen wordt verwezen naar de vegetatietabel (bijlage 3). Als de soorten niet in de vegetatietabel voorkomen, wordt de Latijnse naam in de tekst gegeven.

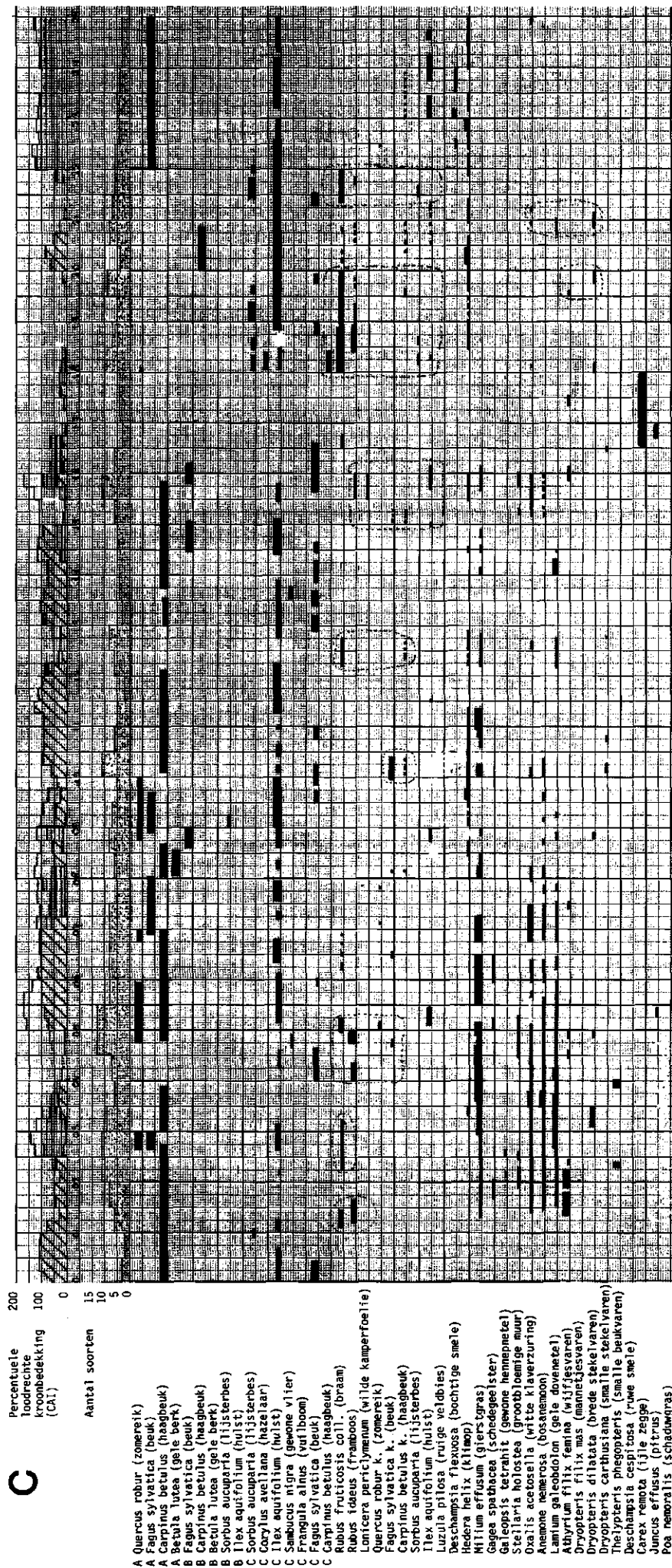
Op de voedselarmste zandbodems van het Neuenburger Urwald (de gley Humuseisenpodsolen) komt het beuken-eikenbos (Fago-Quercetum) voor. In het transect (fig. 11 en 12) wordt dit type aangetroffen in de transectdelen N18-26 en N42-47. In de vrij soortenarme kruidlaag van het bos

a



b

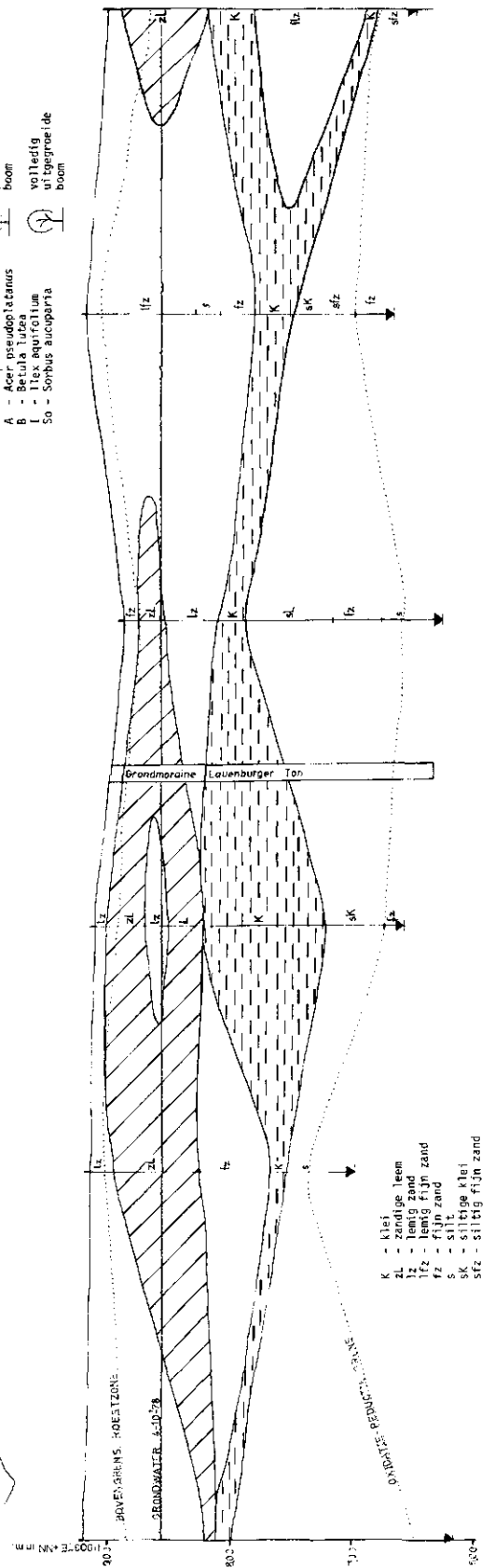
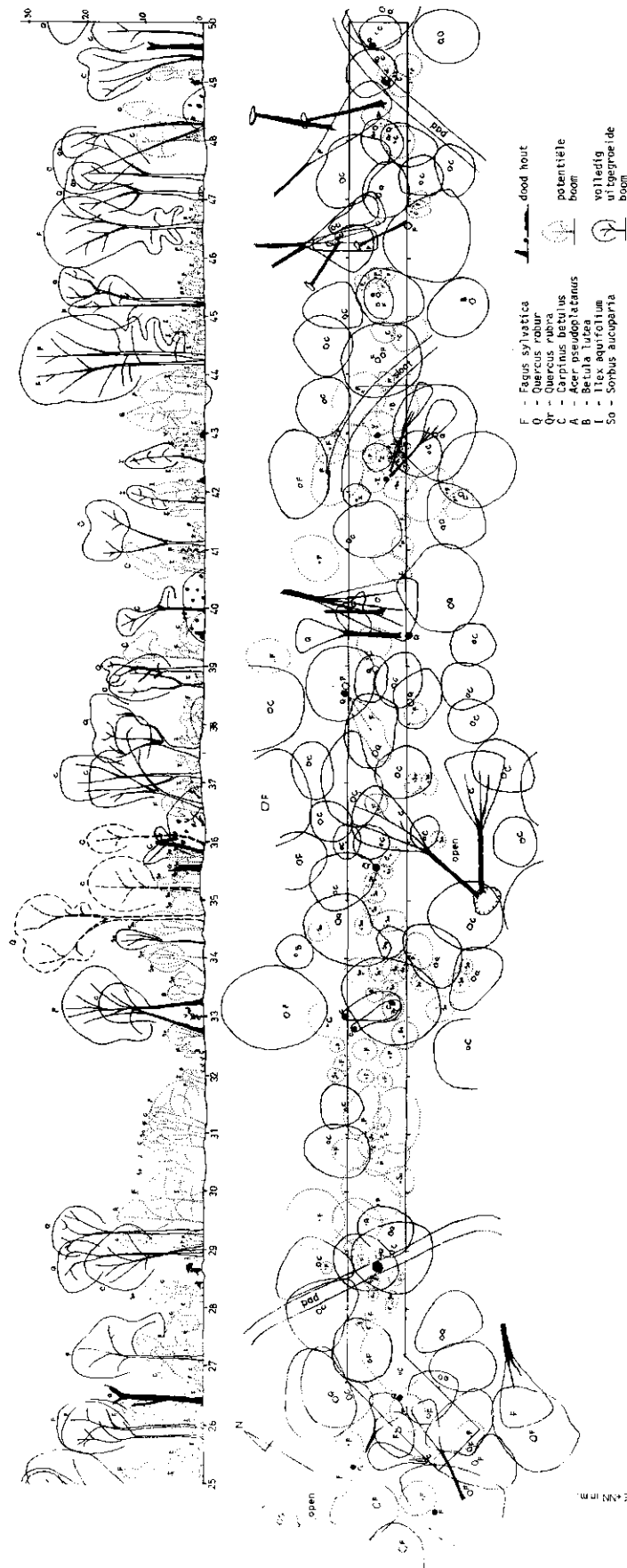


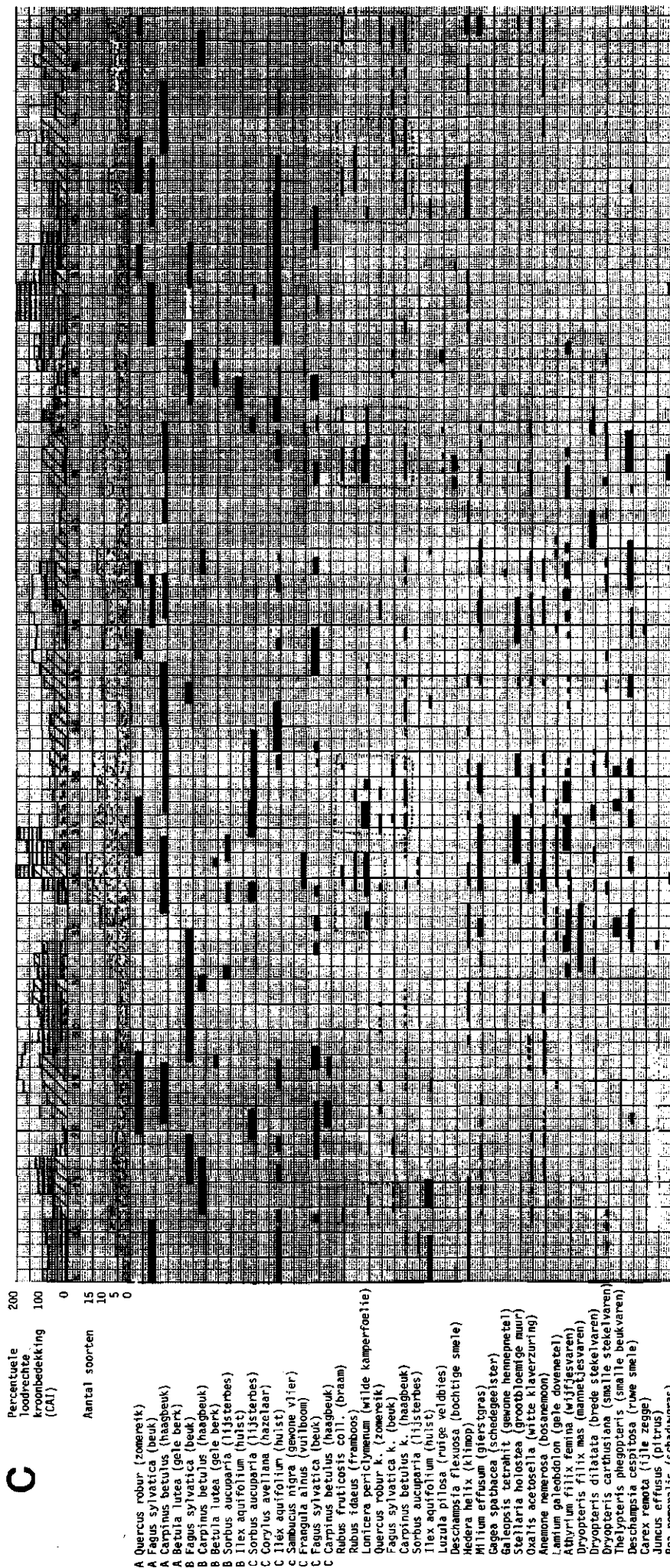


Figuur 11. Transect eerste niveau (oorspronkelijke schaal 1:500) Neuenburger Urwald eerste 250 meter (00-25).

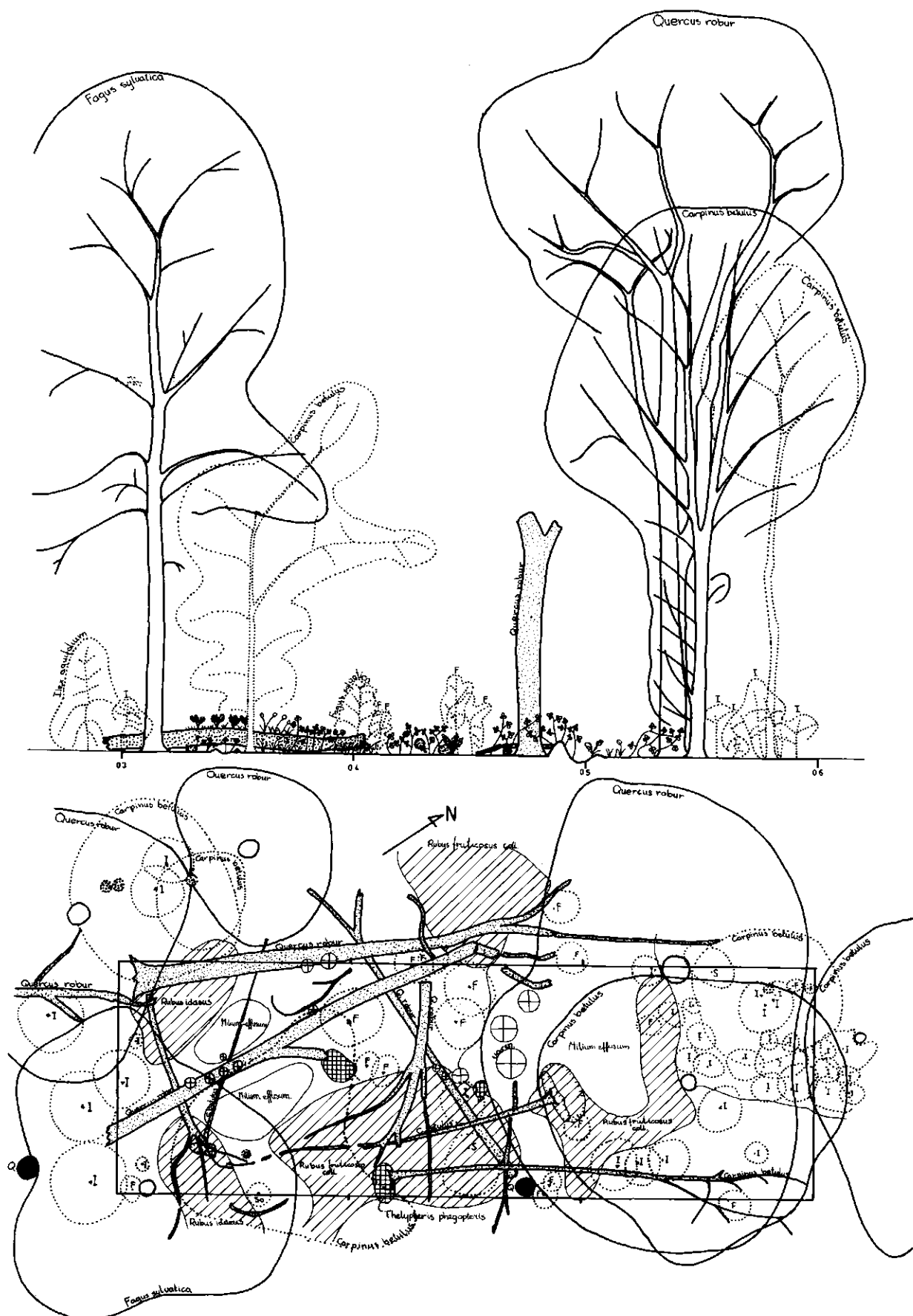
a) zij aanzicht van een strook van 10 m breed, bomen en struiken lager dan 15 m in het zij aanzicht in een strook van 5 m breed en plattegrond van dezelfde strook van 10 m breed.

b) Bodemprofiel onder het transect, pijlen geven de plaats van een boring aan, grondwater niveau op 4-10-1978 is verondersteld vlak te verlopen. c) Vegetatiesamenstelling in een strook van 2 m breed, midden in de 10 m brede strook, per vegetatielaag namelijk A = bomen hoger dan 15 m, B = bomen en struiken lager dan 15 m en hoger dan 2 m, C = jonge bomen lager dan 2 m, overige soorten zijn kruiden en kiemplanten van bomen en struiken. Bedekkingen van respectievelijk minder dan 5 %, 5-25 % en meer dan 25 % zijn weergegeven met drie toenemende lijndiktes. De percentage loodrechte uitwendige kroonbedekking of Crown Area Index (CAI) afgeleid uit de plattegrond is per soort weergegeven. Schuin gearceerd haagbeuk; horizontaal gearceerd beuk; blanco eik; gestippeld gewone esdoorn; So = lijsterbes; I = hulst en V = vuilboom. Per transectinterval van 5 m (10 m²) is het totaal aantal soorten in een blokdiagram weergegeven. De soorten omgeven door een stippellijn reageren op extra lichttoevoer.





Figuur 12. Transect eerste niveau (oorspronkelijke schaal 1:500) Neuenburger Urwald tweede 250 meter (25-50). Voor verklaring zie figuur 11.



Figuur 13. Transect tweede niveau (oorspronkelijke schaal 1:100) Neuenburger Urwald 03-06, open plek in het gierstgras-beukenbos. Zijaanzicht en plattegrond van een 10 m brede strook van 30 m lang. Bomen en struiken lager dan 15 m in zijaanzicht in een strook van 5 m breed. Op de plattegrond is een plaatselijk dichte begroeiing met bramen schuin gearceerd; horizontaal geblokt is de smalle beukvaren, vooral op oude ontwortelingen. Cirkels met kruis zijn varens. Blanco omliggende delen zijn dichte begroeiingen met gierstgras. De plaats van het transect van het derde niveau ligt over de hele lengte 03-06 midden in de strook van 10 m breed (fig. 14).

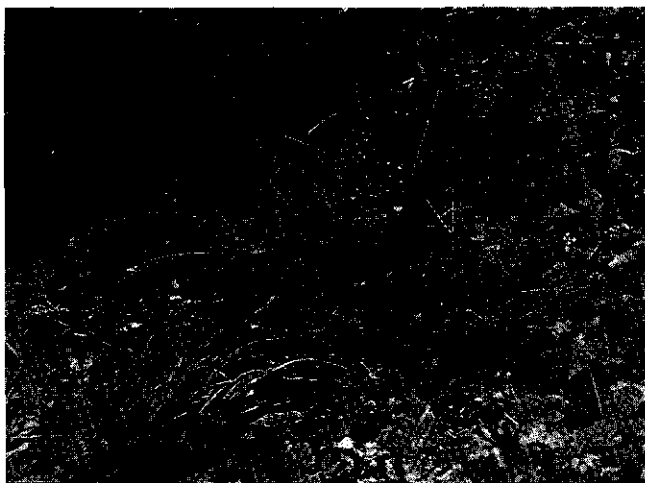


Foto 7. Kruidlaag van een bos met beuken en eiken aan de rand van een open plek in het Neuenburger Urwald met bochtige smeile, pijpestrootje, dal-kruid, klimop, ruig haarmos, hulst, beuk en een eikenkiemplant (zomer 1978).

trede soorten als bochtige smeile en klimop het meest op de voorgrond. Verder zijn onder andere het pijpestrootje, de blauwe bosbes en het gerimpeld platmos kenmerkend voor dit type (foto 7). In dit bostype domineert de beuk. De weinige eiken worden overgroeid (bij N45 en 47) en zijn gedeeltelijk afgestorven (bij N21 en 26). De haagbeuk komt met geringe dichtheden voor (tabel 5). Onder de beuken bevindt zich een dichte aaneengesloten struiklaag van hulst, die zich uitbreidt door bovengrondse uitlopers of afleggers. De scherpe grens tussen de struiklaag hoger dan 1 m en de struiklaag lager dan 1 m wordt veroorzaakt door wildvraat. De lage struiken worden kort gehouden, de hoge zijn buiten het bereik van het wild (transect 2e niveau N22-25, fig. 18). Bij het ontstaan van open plekken (transect 2e niveau N18-21, fig. 16 en foto 8) in een beukenbos (reconstructie N18-21, fig. 15) groeien de hulststruiken door tot een dichte stakenfase. Daar waar de hulst door de val van de kronen is vernietigd, vestigt zich een dicht bramendek. Naast hulst komen beuk en lijsterbes voor in open plekken. Soms kan de hulst 15 m hoog worden en een dichte boomfase vormen (transect 1e niveau N42-43, fig. 12), waarin zich eerst andere bomen verjongen als deze boomfases, meestal door ontwortelingen, in verval geraken.

Op de droge lemige zandbodems (gley Braunerden) en op het droogste deel van de leembodems

Tabel 5. Stamtal per hectare in de drie bostypen van het Neuenburger Urwald. Alle volwassen heersende bomen van de drie belangrijkste soorten zijn geteld in de transecten van het eerste niveau (fig. 11 en 12).

	Eiken-haagbeukenbos	Gierstgras-beukenbos	Beuken-eikenbos
Zomereik	27 (38 %)	24 (30 %)	10 (12 %)
Haagbeuk	33 (47 %)	43 (53 %)	18 (21 %)
Beuk	11 (15 %)	14 (17 %)	56 (67 %)
Totaal	71 (100 %)	81 (100 %)	84 (100 %)

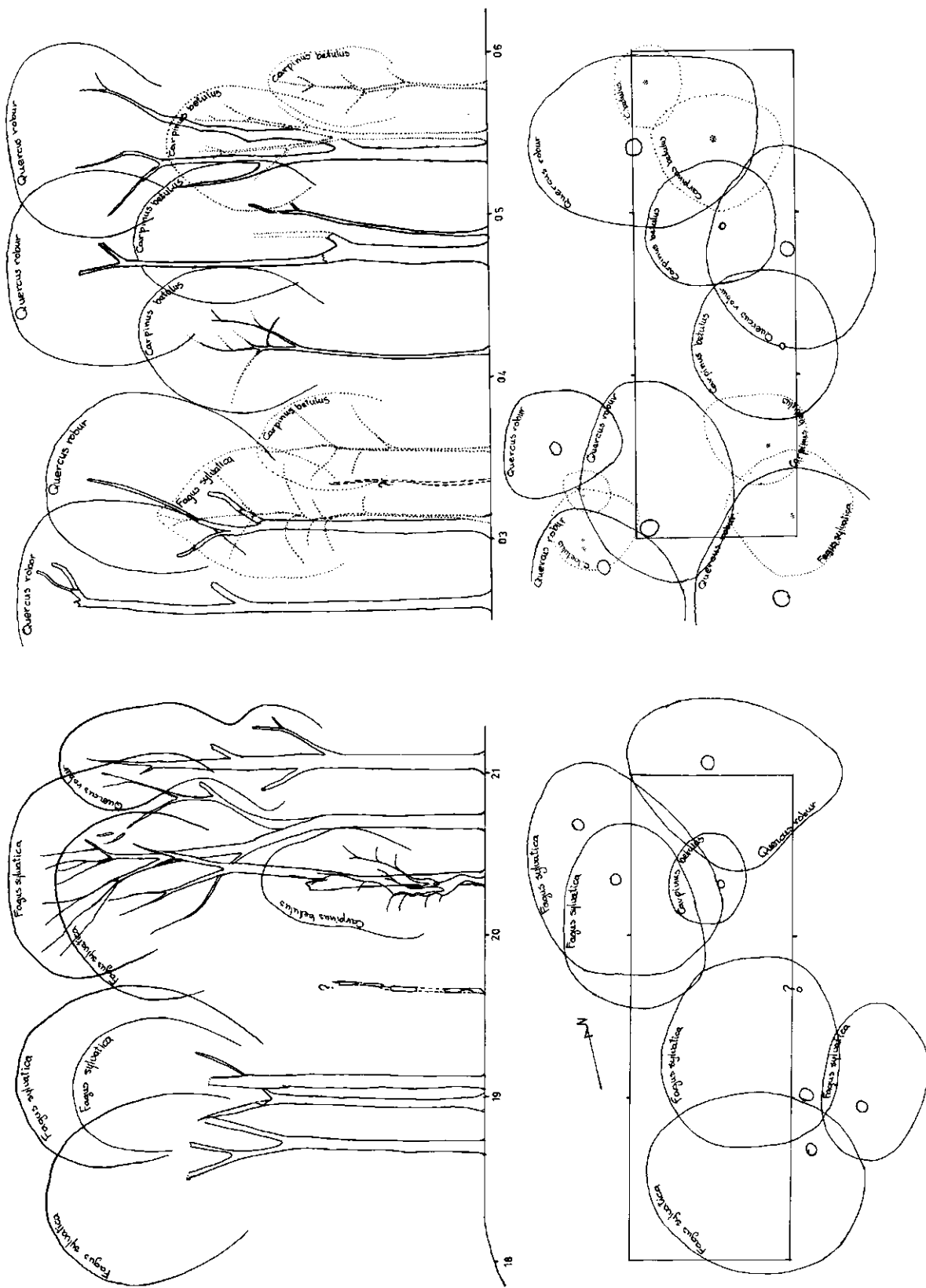


Foto 8. Het transect Neuenburg 21-23 vanuit het westen. Rand tussen boomfase van beuken met een struiklaag van hulst en de tijdens de stormen van 1972/73 ontstane open plek met hulst, lijsterbes en beuk. Rechts op de foto in de open plek bleef een oude niet afgetakelde eik over-eind.

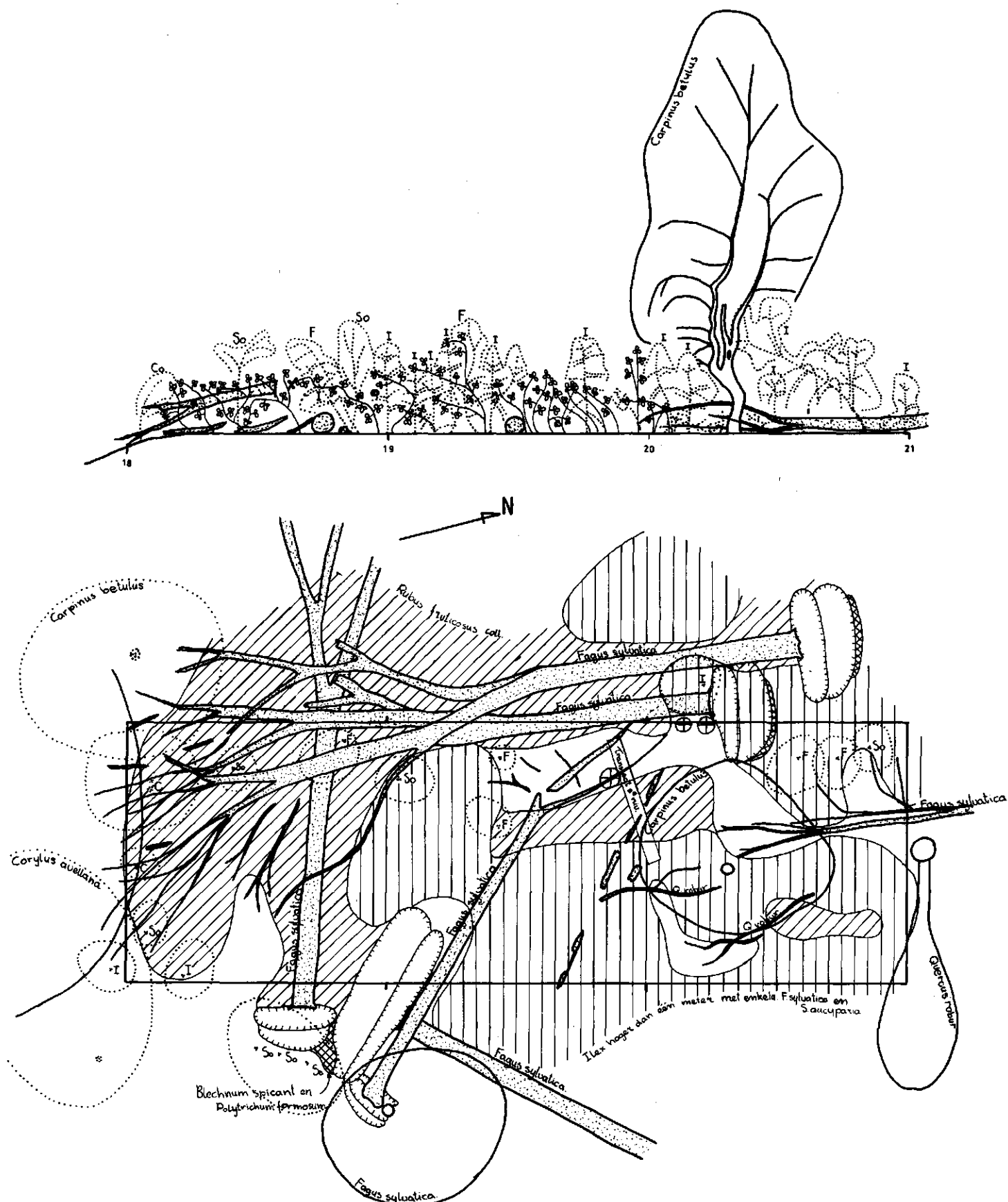
(pseudogley-gley Braunerden) komt het gierstgras-beukenbos (Milio-Fagetum) voor. In het transect (fig. 11 en 12) komt dit type voor in de transectdelen 1e niveau N00-16 en N26-33. In de kruidlaag komen naast veel soorten van het beuken-eikenbos ook soorten als bosklaverzuring, gele dovenetel, grootbloemige muur, gierstgras en bosanemoon voor (fig. 14 en foto 9). De ken-



Foto 9. Kruidlaag van een gierstgras-beukenbos in een beuken boomfase met bosanemoon, bosklaverzuring, gierstgras en ruig haarmos in het Hasbrucher Urwald (voorjaar 1979).



Figuur 15. Reconstructie van de transecten van het tweede niveau Neuenburg 03-06 en 18-21 door het overeenind zetten van boomlijken op de plaats van de stomp of ontworteling. De begrenzing van de boomkroon is een ruwe schatting.



Figuur 16. Transect tweede niveau (oorspronkelijke schaal 1:100) Neuenburger Urwald 18-21, open plek in het beuken-eikenbos. Zijaanzicht en plattegrond van een strook van 10 m breed en 30 m lang. Struiklaag in het zijaanzicht in een strook van 5 m breed ingetekend. Verticaal gearceerd hulststruweel hoger dan 1 m met een enkele beuk en lijsterbes. Schuin gearceerd bramendeken op plaatsen waar door de val van de boomkronen de onderstandige hulstboompjes zijn vernietigd. Cirkels met een kruis zijn varens. Schuin geblokte delen zijn dichte begroeiingen met dubbelloof, pitrus, fraai haarmos en rimpelmos op de randen van de kuilen van de ontwortelingen (zie ook fig. 44). In het centrum van de plattegrond is de plaats van het transect van het derde niveau aangegeven (fig. 17).

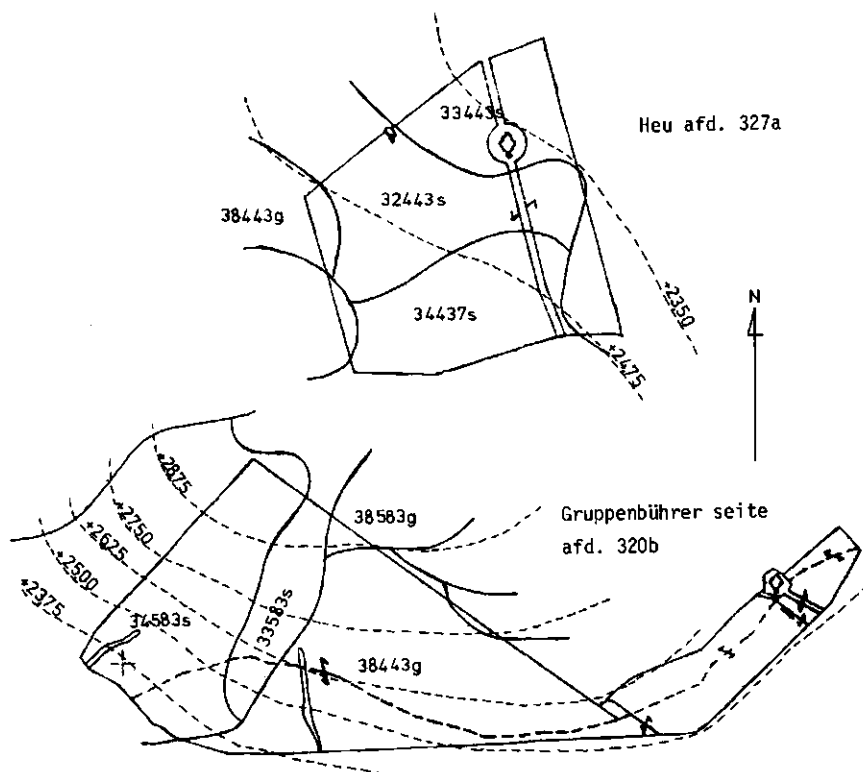
4 Hasbrucher Urwald

4.1 BODEM

De groeiplaatskartering (fig. 22) van het Hasbrucher Urwald (Fischer, 1974) is gebaseerd op de codering volgens Otto (1972). In de 'Heu' (afdeling 327a, fig. 3) komen matig voedselrijke zandgronden voor. In de zuidelijke helft bestaan ze uit een laag zwak tot sterk lemig grindhoudend zand van ca. 60 cm op keileem. Soms ligt direct op de keileem een laagje niet-lemig zand. Dit bodemtype is vergelijkbaar met de gley Braunerde in zand in Neuenburg. Het dek van lemig zand wordt naar het noorden en westen dunner, zodat binnen 20-60 cm diepte de keileem wordt aangetroffen. In alle gevallen is de keileem kalkarm. In de 'Gruppenbührer Seite' (afdeling 320b) komen zandprofielen voor die bestaan uit 20 à 60 cm lemig tot zwak lemig zand op keileem. Dit bodemtype is vergelijkbaar met de gley-pseudogley Braunerde in leem in Neuenburg. Vooral in de westelijke helft is de keileem binnen 50 tot 250 cm -mv. kalkrijk. De boomwortels zijn in staat de vrije kalk te bereiken, waardoor de voedingsstoffenvoorziening beter is.

4.2 WATERHUISHOUDING

In het zuidelijk deel van de 'Heu' en de oostelijke strook van de 'Gruppenbührer Seite' varieert de gemiddelde grondwaterstand tijdens de vegetatieperiode tussen 100 en 140 cm -mv. Dit komt overeen met grondwatertrap VII (tabel 3). Er is tijdelijke stagnatie van regenwater in de bovenste bodemlagen. In het centrum van de 'Heu' en de 'Gruppenbührer Seite' komen zeer sterk door het grondwater beïnvloede bodems voor overeenkomend met grondwatertrap II (tabel 3). De gemiddelde stand in de vegetatieperiode varieert van 30 tot 60 cm -mv. In het noordwesten en westen van de 'Heu' bevinden zich vochtige bodems met een gemiddelde grondwaterstand die tijdens de vegetatieperiode varieert tussen 60 en 100 cm -mv. Dit komt overeen met grondwatertrap IV (tabel 3). De westelijke helft van de 'Gruppenbührer Seite' en de uiterste noordoosthoek van de 'Heu' hebben een periodiek sterk wisselende grondwaterstand, met relatief lange stagnatie van regenwater in het profiel, wat overeenkomt met grondwatertrap V. In vergelijking tot het Neuenburger Urwald ontbreken in het Hasbrucher Urwald diepzandige profielen en oude akkerbodems.



Figuur 22. Groeiplaatskartering van het Hasbrucher Urwald (Fischer, 1974)

- 38443g 20-60 cm lemig zand op keileem, periodiek sterk wisselend grondwater en pseudogley
- 38583g idem, keileem binnen 50-250 cm, kalkrijk
- 34437s 60 cm lemig zand op keileem, grondwater in de vegetatieperiode gemiddeld ca. 120 cm (100-140 cm)
- 34583s 20-60 cm lemig zand op keileem, binnen 50-250 cm kalkrijk, grondwater idem
- 33443s 20-60 cm lemig zand op keileem, grondwater in de vegetatieperiode gemiddeld ca. 80 cm (60-100 cm)
- 33583s idem, keileem binnen 50-250 cm, kalkrijk
- 32443s 20-60 cm lemig zand op keileem, grondwater in de vegetatieperiode gemiddeld ca. 40 cm (30-60 cm)
- geulen met kwelwerking (bronniveau)
- hoogtelijn

4.3 VEGETATIE

De twee transecten van het eerste niveau kruisen beide een groeiplaatsgrens van een droog gierstgras-beukenbos (*Milio-Fagetum*) naar een nat goudveil-essenbos (*Carici-remotae-Fraxinetum*).

Het gierstgras-beukenbos groeit op de droge, matig rijke zandgronden. Het komt voor in transect HI 00-12 en in transect HII 00-10 (fig. 23 en 24). De soortensamenstelling van de kruidlaag is vrijwel gelijk aan die van het gierstgras-beukenbos in het Neuenburger Urwald (foto 9). Het transectdeel HI 04-08 vertegenwoordigt een boomfase met eiken in de hoge boomlaag en daaronder haagbeuken en een enkele beuk. De transectdelen HI 08-12 en HII 00-10 zijn gezien de enkele resterende oude eiken en haagbeuken en de vele boomlijken aftakelingsfases van een soortgelijk bos met eiken en haagbeuken (zie foto 12). Onder de zeer ijle eerste en tweede boomlaag vestigde zich een derde boomlaag van beuken. Alleen waar recentelijk een boom omviel, vertoont de beukenlaag een discontinuïteit, zoals bij HI 09, HI 10-11, HII 02, HII 05-06 en HII 08-09. Het transectdeel HI 00-03 vertegenwoordigt een beukenboomfase. Er zijn nog enkele eikestobben achter gebleven (HI 00) (foto 13). Ten noorden van het transect HI 02 bevindt zich een zware stobbe van een beuk die circa 30 jaar geleden de afmetingen had van de beuk ten zuiden van transect HI 09 (pers. med. Fischer). Het boomlijk is in die tijd geheel verteerd. Deze en nog een paar andere grote beuken in de 'Heu' stammen wellicht nog uit de 17e eeuw, toen alleen nog in de 'Heu' beuken voorkwamen (Witzleben, 1676). Bijna overal treffen we in dit bostype een struiklaag van hulst aan. In open plekken kan de hulst uitgroeien en ontstaat er vaak een dicht 'liaandek' van kamperfoelie zoals bij HII 08-09 of van bramen zoals bij HI 08-09 en net ten noorden het transect HI 02-03 (foto 13).

Het goudveil-essenbos (*Carici-remotae-Fraxinetum*) komt voor in de natste delen van het Hasbrucher Urwald met een grondwatertrap II. Het komt in de transectdelen HI 12-20 en HII 10-20 voor. De zeer soortenrijke kruidlaag van dit type wordt gekenmerkt door een aantal vochtindicerende planten zoals verspreidbladig goudveil,



Foto 13. Het transect Hasbruch I 00-03. Een gierstgras-beukenbos met op de voorgrond een open plek met bramen en frambozen. In de boomfase op de achtergrond zijn de resterende staande boomlijken van oude eiken overgroeid door beuken.

moerasspirea, pinksterbloem, kruipende boterbloem, slanke sleutelbloem en gulden boterbloem (foto 14). In het transectdeel HI 12-20 komt een boomfase voor die bestaat uit een enkele eik en een tweede boomlaag van elzen en haagbeuken. Daaronder bevinden zich jonge haagbeuken en beuken. De beuken bereiken hoogtes van circa 20 m en zijn erg windworpg gevoelig op de zeer natte bodem. De haagbeuken zijn ten dele geknot (transect HI 14-15, fig. 23 en foto 15). De open plek in transect HI 19-20 is al 40 jaar permanent open (pers. med. Fischer). De bodem is er moerassig en verjonging van bomen ontbreekt. In transect HII 10-20 komt een aftakelingsfase

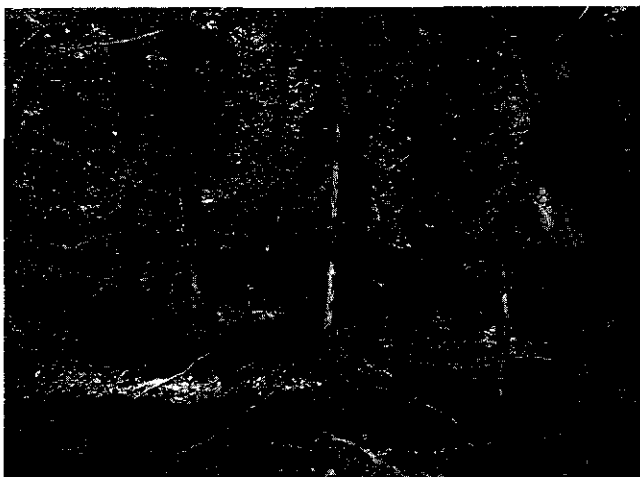


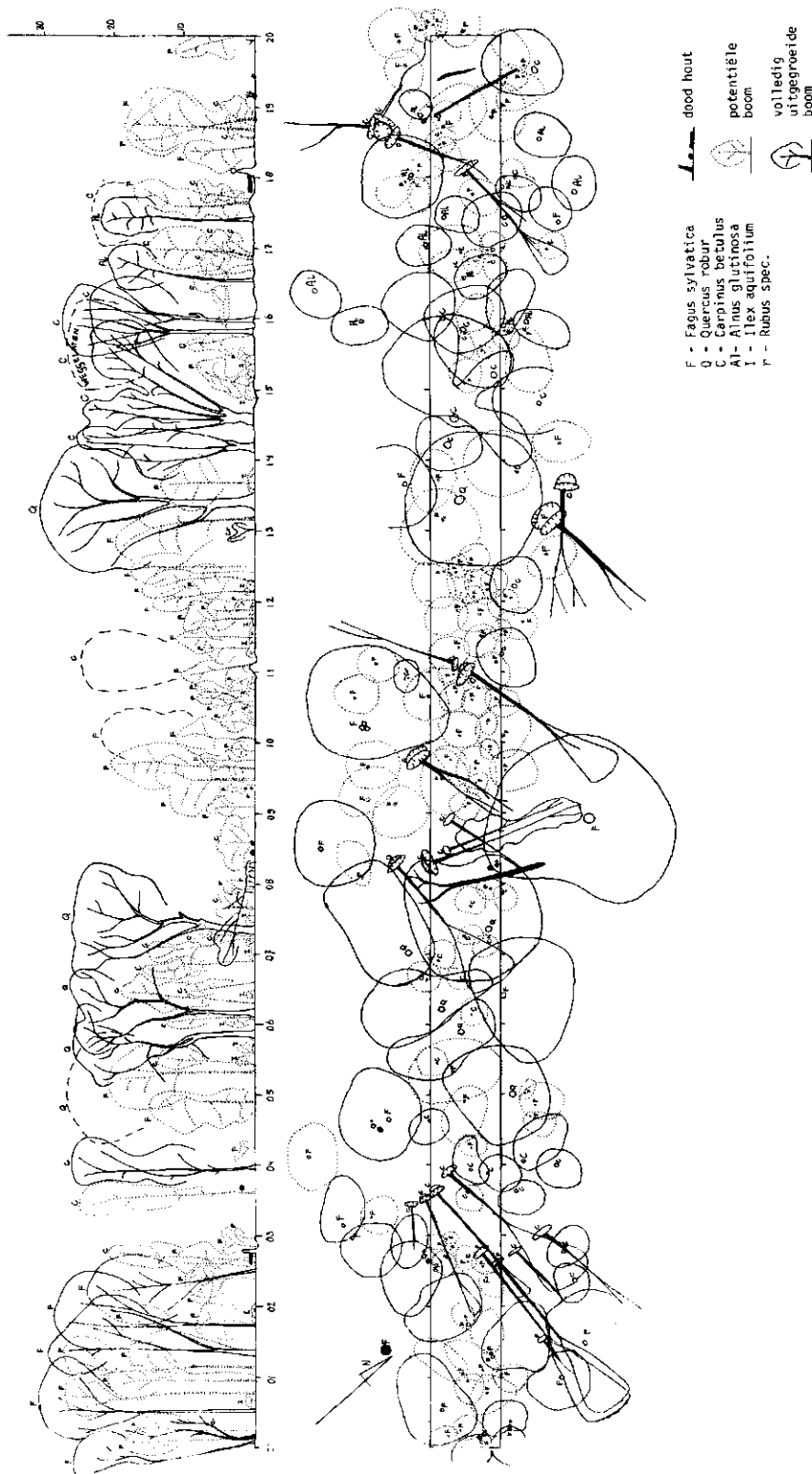
Foto 12. Een stakenfase in gierstgras-beukenbos in het transect Hasbruch II 00-03 met een ondergroei van hulst en vele boomlijken van een vroegere boomfase met eiken en haagbeuken.



Foto 14. Kruidlaag van goudveil-essenbos met slanke sleutelbloem, pinksterbloem, speenkruid, verspreidbladig goudveil, muskuskruid en dode bladeren van een wijfjesvaren (Hasbrucher Urwald, voorjaar 1979).

Figuur 23. Transect eerste niveau (oorspronkelijke schaal 1:500). Hasbrucher Urwald I afdeling 327a, Heu.

a) Zijaanzicht van een strook van 10 m breed en 200 m lang. Bomen en struiken lager dan 15 m in het zijaanzicht in een strook van 5 m breed.
 b) Vegetatiesamenstelling in een strook van 2 m breed midden in de 10 m brede strook. A = bomen hoger dan 15 m; B = bomen lager dan 15 m en hoger dan 2 m, C = jonge bomen en struiken lager dan 2 m, overige soorten zijn kruiden en kienplanten van bomen en struiken. Bedekkingen van respectievelijk minder dan 5 %, 5-25 % en meer dan 25 % zijn weergegeven met drie toenemende lijndiktes. De percentuele loodrechte kroonbedekking of Crown Area Index (CAI) afgeleid uit de plattegrond is per soort weergegeven. Schuin gearceerd haagbeuk; horizontaal gearceerd beuk; blanco eik en gestippeld els. Per transectinterval van 5 m (10 m²) is het totaal aantal soorten in een blokdiagram weergegeven. De soorten omgeven door een stippellijn reageren op extra lichttoevoer.



a

b

Percentuele
loodrechte
kroonbedekking
(CAI)

Aantal soorten

A	Quercus robur (zomereik)	200	
A	Fagus sylvatica (beuk)	100	
A	Carpinus betulus (haagbeuk)	0	
A	Alnus glutinosa (zwarte els)	15	
B	Fagus sylvatica (beuk)	10	
B	Carpinus betulus (haagbeuk)	5	
C	Ilex aquifolium (hulst)	0	
C	Crataegus laevigata (tweestijlige meidoorn)		
C	Fagus sylvatica (beuk)		
C	Carpinus betulus (haagbeuk)		
	Rubus fruticosus coll. (braam)		
	Rubus idaeus (framboos)		
	Lonicera periclymenum (kamperfoelie)		
	Quercus robur (zomereik)		
	Fagus sylvatica (beuk)		
	Carpinus betulus (haagbeuk)		
	Acer pseudoplatanus (gewone esdoorn)		
	Sorbus aucuparia (hijstamboom)		
	Ilex aquifolium (hulst)		
	Luzula pilosa (ruige veldbies)		
	Carex pilulifera (pijzege)		
	Hedera helix (klimop)		
	Milium effusum (gierstgras)		
	Galeopsis tetrahit (gewone hennepnetel)		
	Stellaria holostea (grootbloemige muur)		
	Oxalis acetosella (witte klaverzuring)		
	Anemone nemorosa (bosanemoon)		
	Athyrium filix femina (wijfjesvaren)		
	Lamium galeobdolon (gele dovenetel)		
	Dryopteris dilatata (brede stekeivaren)		
	Dryopteris carthusiana (smalle stekeivaren)		
	Thelypteris phegopteris (smalle beukvaren)		
	Deschampsia cespitosa (ruwe snele)		
	Mohringia trinervia (drienerfmuur)		
	Polygonatum multiflorum (veelbloemige salomonszegel)		
	Adiantum reptans (krupend zegenroos)		
	Gagea spathulata (scheidenster)		
	Lysimachia nemorum (boswederik)		
	Carex sylvatica (boszegge)		
	Ficaria verna (speenkruid)		
	Asperula odorata (lievevrouwebedstro)		
	Mercurialis perennis (overblijvend bingelkruid)		
	Sanicula europaea (heekkruid)		
	Adoxa mochatellina (muskuskruid)		
	Pulmonaria officinalis (breedbladig longkruid)		
	Ranunculus repens (kruipende boterbloem)		
	Ranunculus auricomus (gulden boterbloem)		
	Geranium robertianum (robberskruid)		
	Primula elatior (slanke sieutelbloem)		
	Cardamine spec. (veldkruis)		
	Circaea lutetiana (groot heksenkruid)		
	Urtica dioica (grote brandnetel)		
	Brachypodium sylvaticum (boskortsteel)		
	Festuca gigantea (reuzenzwenkgras)		
	Glechoma hederacea (hondsdrad)		
	Gallium aparine (kleefkruid)		
	Gallium palustre (moeraswalstro)		
	Chrysosplenium alternifolium (verspreidbl. goudveil)		
	Agrostis spec. (struisgrassoorten)		
	Valeriana officinalis (echte valertaan)		



Foto 15. Het transect Hasbruch I 14-15; goudveil-essenbos met een boomfase bestaande uit doorgeschoten vroeger geknotte haagbeuken en opgaande haagbeuken, elzen en tot 20 m hoge jonge beuken.

voor, die bijna alleen uit haagbeuken bestaat. Aan de noordzijde van het transect staan enkele zeer oude eiken. Opvallend zijn de asymmetrische kronen van de haagbeuken die aan de rand van open plekken groeien. Onder de haagbeuken komen veel meidoornstruiken voor. Afgezien van jonge beuken en meidoornstruiken is er geen verjonging van boomsoorten. De kruidlaag is vooral op de



Foto 16. Aftakelingsfase in het goudveil-essenbos in het verlengde van transect Hasbruch II. Vele dode half omgevallen haagbeuken met een struiklaag met veel meidoorn en plaatselijk verruiging in de open plekken met wijfjesvaren en ruigtkruiden. Door de afwisseling met beschaduwde plekken onder de resterende bomen is de aftakelingsfase zeer soortenrijk.



Foto 17. Kruidlaag van een soortenrijke variant van het eiken-haagbeukenbos met bosanemoon, lievevrouwebedstro, breed longkruid, overblijvend bingelkruid, speenkruid, schedegeelster, gulden boterbloem en gierstgras (Hasbrucher Urwald, voorjaar 1979).

lichtere plekken erg dicht en hoog. Er is een grote chaos en structuurarmoede ontstaan door het omvallen van vele bomen (foto 16).

Buiten de transecten komt op de kalkrijke leemgronden een zeer soortenrijke variant van het eiken-haagbeukenbos voor. Enkele typische soorten zijn het lievevrouwebedstro, overblijvend bingelkruid, heekruid, breed longkruid, muskuskruid en bosereprijs (foto 17). De structuur van het bostype komt sterk overeen met het eiken-haagbeukenbos in het Neuenburger Urwald.

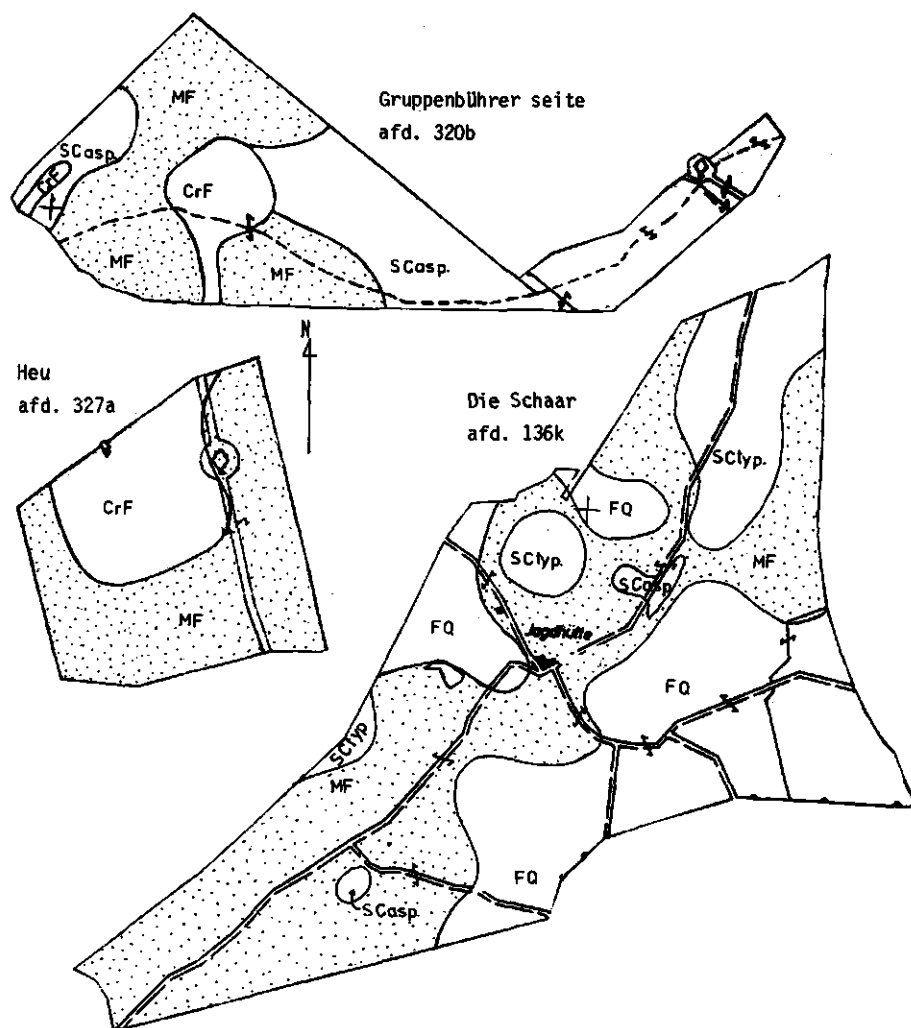
5 Bostypologie

Om de relatie tussen bodem en vegetatie te kunnen analyseren, is op grond van de floristische samenstelling van de vegetatie een bostypologie gemaakt. De bostypen zijn gekarteerd (fig. 25) en vergeleken met de bodemkaart (fig. 10 en 22). Verschillen in de floristische samenstelling als gevolg van een andere structuur van de boomlaag (faseverschil in de bosontwikkeling) komen in hoofdstuk 8 aan de orde.

In 49 kwadraten van 10x10 m² in het Neuenburger (N1-N49) en 37 kwadraten in het Hasbrucher Urwald (H1-H37) zijn vegetatie-opnamen gemaakt. Een deel van deze opnamen lag binnen het transect een deel daarbuiten (fig. 26). Ter vergelijking zijn in de cultuurbossen rond de reservaten in Neuenburg en Hasbruch opnamen gemaakt (respectievelijk CN1-CN4 en CH1-CH7). Binnen een kwadraat is voor iedere plantensoort een schat-

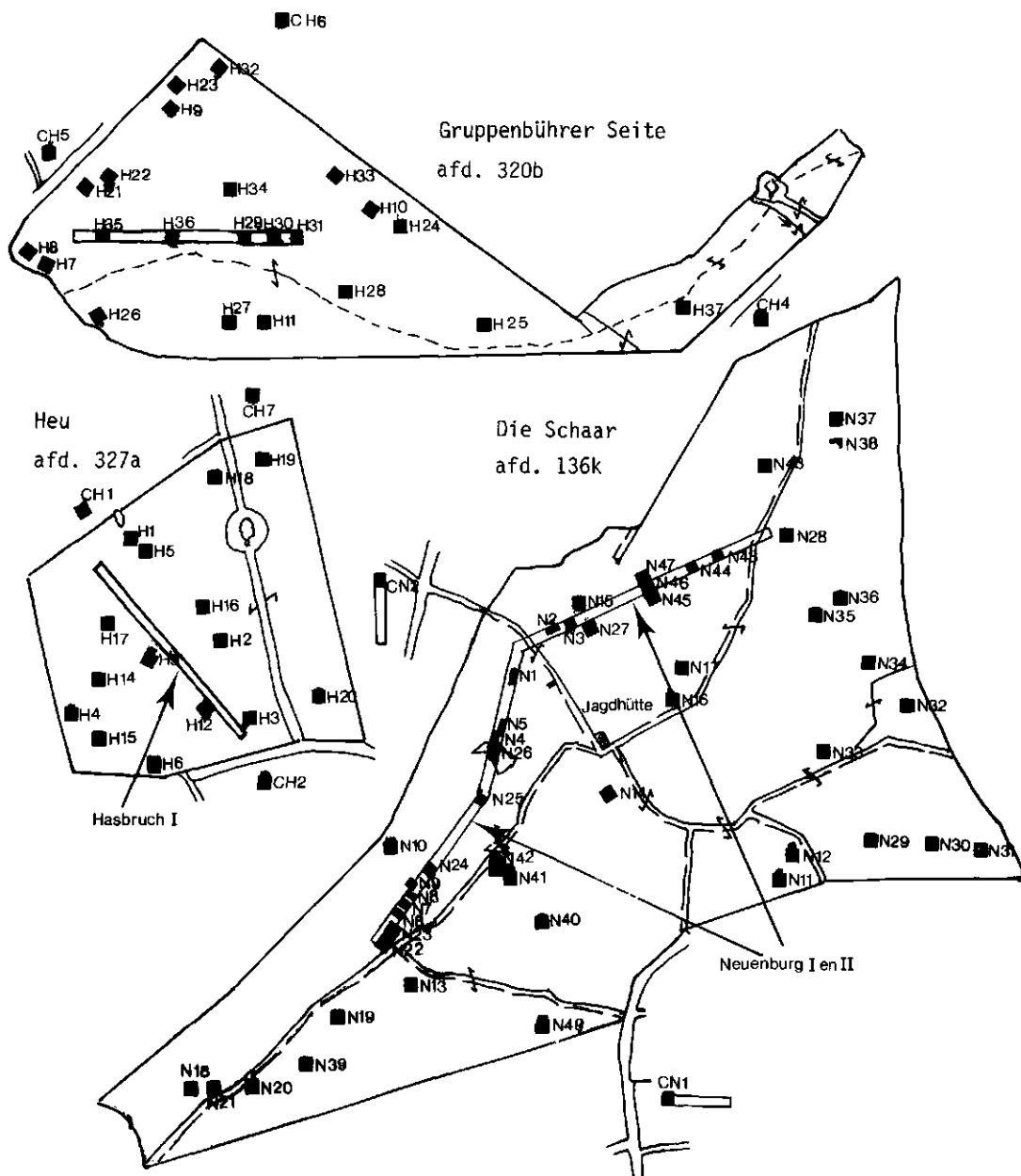
ting gemaakt van de bedekking (dominantie) en de overvloedigheid (abundantie) volgens de schaal van Segal & Barkman (1960):

- r = sporadisch, 1-2 ex. in de gehele fytocoenose
 +r = sporadisch, 1-2 ex. in het proefvlak
 +p = weinig talrijk (3-20 ex.), bedekking <1%
 +a = weinig talrijk (3-20 ex.), bedekking 1-2%
 +b = weinig talrijk (3-20 ex.), bedekking 2-5%
 lp = talrijk (20-100 ex.), bedekking <1%
 la = talrijk (20-100 ex.), bedekking 1-2%
 lb = talrijk (20-100 ex.), bedekking 2-5%
 2p = zeer talrijk (>100 ex.), bedekking <1%
 2m = zeer talrijk bedekking 1-5%
 2a = aantal individuen willekeurig, bedekking 5-12,5%
 2b = aantal individuen willekeurig, bedekking 12,5-25%



Figuur 25. Vegetatiekaarten van het Hasbrucher Urwald (Gruppenbührer Seite en Heu) en het Neuenburger Urwald.

- FQ = beuken-eikenbos (Fago-Quercetum)
 MF = gierstgras-beukenbos (Milio-Fagetum)
 SCtyp = typische variant van het eiken-haagbeukenbos (Stellario-Carpinetum typicum)
 SCasp = soortenrijke variant van het eiken-haagbeukenbos (Stellario-Carpinetum asperuletosum)
 CrF = goudveil-essenbos (Carici-remotae-Fraxinetum)



Figuur 26. Ligging van de vegetatieopnamen en de situering van de transecten van het eerste niveau in het Neuenburger- en Hasbrucher Urwald.

- 3 = aantal individuen willekeurig,
bedekking 25-50%
- 4 = aantal individuen willekeurig,
bedekking 50-75%
- 5 = aantal individuen willekeurig
bedekking 75-100%

De percentuele reële bedekking van de verschillende vegetatielagen is eveneens opgenomen. De hogere planten zijn gedetermineerd met de Flora van Nederland (Heukels & Ooststroom, 1975) en de mossen met de 'mossentabel' (Margadant & During, 1976) en de 'mossenatlas' (Landwehr, 1966). De opnamen zijn in juli 1978 gemaakt en voor enkele voorjaarsplanten aangevuld in begin mei 1979.

In de vegetatietabel (bijlage 3) zijn de vegetatieopnamen zo gerangschikt, dat opnamen met veel gemeenschappelijke soorten dicht bij elkaar staan. Omdat bepaalde planten in het veld gewoonlijk samen of althans statistisch gezien

meer samen dan afzonderlijk worden aangetroffen, zijn deze soorten verenigd in de zogenaamde sociologische soortengroepen (Zonneveld, 1977). In de verdere tekst zal naar deze sociologische soortengroepen worden verwezen door middel van de twee naaangevende soorten die in de vegetatietabel en in tabel 6 met een punt zijn gemerkt. Bij de karakterisering van een bostype is van alle voorkomende sociologische soortengroepen gebruik gemaakt. Deze werkwijze levert meer informatie omtrent de groeiplaats dan het al dan niet voorkomen van één of enkele, veelal zeldzame, kensoorten of differentiërende soorten, zoals die in de literatuur (bijvoorbeeld Westhoff & Den Held, 1969) worden genoemd. Opnamen van één ontwikkelingsfase van een bostype, bijvoorbeeld de boomfase of de kale fase, zijn binnen de rangschikking naar de bostypen bij elkaar geplaatst. Enkele zeer soortenarme opnamen geven weinig informatie voor de bostypologie en zouden

voor dit doel geschrapt kunnen worden. Deze opnamen illustreren het mozaïekkarakter van een spontane vegetatie (hoofdstuk 7) en zijn daarom gehandhaafd. Voor de plaatsing van de opnamen in de vegetatietabel is bij wijze van uitzondering gelet op bodemovereenkomsten en de ligging ten opzichte van andere opnamen. Bij het opnemen van de vegetatie is speciaal gelet op het lokaal voorkomen van soorten op plaatsen van boomlijken en bodemverstoringen door ontworteling van bomen. De bedekkingswaarden van dergelijke soorten zijn in de vegetatietabel tussen haakjes geplaatst.

De vegetatietabel is in vereenvoudigde vorm weergegeven in de presentietabel (tabel 6). Deze tabel geeft per bostype de percentages aan van de opnamen waarin een soort voorkomt. De codes tussen haakjes duiden de maximum en minimum bedekkings- en abundantiewaarden van de soort aan. Op grond van deze bewerking van de opnamen kunnen bostypen worden onderscheiden. De indeling in bostypen is vervolgens vergeleken met classificatiesystemen uit de literatuur. Bij grote gelijkenis is voor de naamgeving verwezen naar Van de Brink & Van der Werf (1977), Diemont & Van der Broek (1966), Doing (1962), Jahn (1975; 1979), Runge (1969), Trautmann (1972), Lohmeyer (1967) en Westhoff & Den Held (1966).

Beuken-eikenbos (Fago-Quercetum)

Dit type is onder andere beschreven door Trautmann (1972) en Van de Brink & Van der Werf (1977). Het bostype is vrij soortenarm en wordt gekenmerkt door de soortencombinatie van de bochtige smele-bosbesgroep met de haagbeuk-grootbloemuurgroep. Het onderscheidt zich van de andere bostypen door het voorkomen van de eerste groep. De heersende soorten zijn in de boomlaag de beuk en in de struiklaag de hulst. De kruidlaag is soortenarm en heeft een geringe bedekking. Nitzschke (1932) vond echter in 1924 een dicht kruidlaag, bij een dominantie van eik en lijsterbes. Vanwege het voorkomen van pijpestrootje kunnen de opstanden tot een vochtige variant van het beuken-eikenbos (Fago-Quercetum molinietosum, Trautmann, 1972) of de molinia variant van het Deschampsia-flexuosae Fagetum dicranetosum (Jahn, 1972) worden gerekend. Het type is gekarteerd op het ontbreken van de bosanemoon-gele dovenetelgroep en het voorkomen van de bochtige smele-bosbesgroep. Het bostype komt voor op de gley Humuseisenpodsolen in zandgrond met een grondwatertrap V en op een deel van de daarop aansluitende akkerbodems (fig. 10). In het Hasbrucher Urwald ontbreken deze bodemtypen en het beuken-eikenbos komt hier bijna niet voor.

Gierstgras-beukenbos (Milio-Fagetum)

Dit type is onder andere beschreven door Trautmann (1972) en Van de Brink & Van der Werf (1977). In de zin van de Frans-Zwitserse school (Braun-Blanquet, 1964), die uitgaat van kensoorten en differentiërende soorten, is dit type slechts een verarmde variant van het eiken-haagbeukenbos, omdat juist differentiërende soorten ontbreken. Het type heeft echter genoeg negatief differentiërende soortengroepen om te worden onderscheiden. De soorten uit de bochtige smele-bosbesgroep ontbreken. Het aandeel van de haagbeuk-grootbloemige muurgroep neemt ten opzichte het beuken-eikenbos toe. De aanwezigheid van de vlier-hennepnetelgroep en de bosanemoon-gele do-

venetelgroep differentieert dit type van het beuken-eikenbos. De meer eisende soorten van de boswederik-thujamosgroep en de muskuskruid-longkruidgroep ontbreken in het gierstgras-beukenbos en maken een onderscheid met het eiken-haagbeukenbos mogelijk. Het type komt voor als een haagbeuken- en eikenbos met bijmenging van beuken of soms als beukenbos alleen. Het bostype komt in het Neuenburger Urwald op gley Braunerden in zand met grondwatertrap VI en VII voor en in het Hasbrucher Urwald op overeenkomstige droge lemige zandgronden. Voorts komt het type voor op gley-pseudogley Braunerden in leemgrond in het Neuenburger Urwald, vooral op hoge delen en aan de periferie van de kaartenheden. De daar waargenomen pseudogleyverschijnselen zijn waarschijnlijk van fossiele aard vanwege grondwaterdaling door ontwatering van de omgeving (Meinrenken, pers. med.).

Eiken-haagbeukenbos (Stellario-Carpinetum)

Deze associatie komt in de vorm van twee subassociaties voor:

- een typische vorm (Stellario-Carpinetum typicum). Deze subassociatie is onder andere beschreven door Trautmann (1972), Van de Brink & Van der Werf (1977), Westhoff & Den Held (1966) en Lohmeyer (1967). De haagbeuk-grootbloemuurgroep is in dit type sterker vertegenwoordigd dan in het gierstgras-beukenbos, terwijl de dal-kruid-berkengroep, die in het beuken-eikenbos en het gierstgras-beukenbos voorkomen, ontbreken. Als indicatoren van een grotere voedselrijkdom komen incidenteel soorten uit de boswederik-thujamosgroep voor. De overgang van deze subassociatie naar het gierstgras-beukenbos is geleidelijk en de grens is op grond van de weinige indicerende soorten moeilijk te trekken. De subassociatie is alleen in het Neuenburger Urwald op de gley-pseudogley Braunerden in leemgrond aangetroffen waar de leemondergrond hoog in het profiel voorkomt (fig. 12, p. xx). Het vegetatietype wordt steeds omringd door het gierstgras-beukenbos. Voorts komt het type zeer plaatselijk voor in ondiepe geulen langs de opgehoogde paden, waar lemig materiaal uit de ondergrond omhoog is gebracht. De verbreiding is vroeger vermoedelijk groter geweest, maar door verdere ontwatering afgenomen (Nitzschke, 1932). Het karakter van de vegetatie is daar verschoven naar een gierstgras-beukenbos

- een soortenrijke vorm (Stellario-Carpinetum asperuletosum). Deze subassociatie is beschreven door Diemont & Van de Broek (1966), Westhoff & Den Held (1969) en als 'Artenreicher Sternmieren-Stieleichen-Hainbuchenwald' door Trautmann (1972) en Runge (1969). Naast de soorten van de boswederik-thujamosgroep komen in dit bostype soorten uit de muskuskruid-longkruidgroep voor als indicatoren van een betere voedingsstoffenvoorziening. Het type komt in het Neuenburger Urwald sporadisch voor op twee plaatsen. Op één van deze plaatsen is de bodem vergraven en is leem uit de ondergrond aan de oppervlakte gekomen. In het Hasbrucher Urwald komt de subassociatie over grote oppervlakten voor op vrij vochtige pseudogleybodems met veelal kalkrijk materiaal binnen bereik van de boomwortels. Hoewel dit kalkrijke materiaal soms dieper dan 2,5 m onder het maaiveld zit, is het blijkbaar toch in de kringloop betrokken. Het criterium bij deze kartering was het voorkomen van soorten uit de muskuskruid-longkruidgroep en het ontbreken van elementen uit de elzen-goudveilgroep.

Tabel 6. Percentage van alle opnamen van één bostype, waarin een plantensoort voorkomt. De codes tussen haakjes duiden op het maximum en minimum van de bedekkingswaarden waarmee de soort optreedt. Plantensoorten die statistisch gezien meer samen dan afzonderlijk voorkomen zijn onder elkaar geplaatst en verenigd in zogenaamde sociologische soortengroepen. Deze soortengroepen zijn genoemd naar twee karakteristieke plantensoorten die met een punt zijn gemerkt. De grenzen tussen de soortengroepen zijn met getrokken lijnen aangegeven.

	Fago-Quercetum	Milio-Fagetum	Stellario-Carpinetum typicum	Stellario-Carpinetum asperuletosum	Carici-remotae Fraxinetum
Blechnum spicant	11,8% (r-p)				
●Deschampsia flexuosa	11,8% (r-2a)	2,5% (r)			
Frangula alnus	35,3% (+p-2b)	7,5% (+r)			
Molinia caerulea	17,6% (r-2b)				
●Vaccinium myrtillus	17,6% (r-3)				
Plagiothetium denticulatum	29,4% (+p)	2,5% (+p)			
●Maianthemum bifolium	5,9% (r)	10 % (r-2a)			
Hypnum cupressiforme	23,5% (+p)	7,5% (+p)			
Carex pilulifera	17,6% (+p)	15 % (r-p)			
Dicranum scoparium	11,8% (+p)	7,5% (+p)			
●Betula pendula	11,8% (r-2b)	5 % (+p-3)	12,5% (r)		
Sorbus aucuparia	76,5% (r-3)	47,5% (+r-2b)	100 % (r-5)	10% (+r)	
Dicranella heteromalla	11,8% (+p)	10 % (+p)	12,5% (+p)	20% (+p)	
Luzula pilosa	29,4% (r-p)	22,5% (r-1p)	25 % (r-p)	10% (+p)	
Dryopteris carthusiana	47,1% (+p-2b)	32,5% (+r-1a)	37,5% (+r-1b)	20% (+p-1p)	
Polytrichum formosum	35,3% (+p-b)	37,5% (+p-3)	25 % (+p-1a)	20% (+p)	18,2% (+p)
Rubus fruticosus coll.	35,3% (r-4)	52,5% (r-5)	75 % (+p-4)	40% (+p-1a)	9,1% (+r)
Rubus idaeus	35,3% (+p-2b)	45 % (+r-5)	25 % (+p)	30% (1p-1b)	54,5% (+p-2a)
●Ilex aquifolium	100 % (r-5)	95 % (+p-4)	87,5% (+r-2b)	70% (+r-2b)	45,5% (+r-a)
Lonicera periclymenum	35,3% (r-a)	17,5% (+p-5)	37,5% (+p-1p)	40% (+r-1p)	27,3% (+r-p)
Quercus robur	64,7% (r-3)	80 % (r-4)	50 % (r-3)	90% (r-3)	72,8% (r-2a)
Fagus sylvatica	76,5% (r-5)	95 % (r-5)	75 % (+p-2a)	100% (r-5)	90,9% (r-5)
●Hedera helix	82,3% (+r-2m)	92,5% (+r-2a)	50 % (+r-1a)	90% (+r-1p)	45,4% (+p-1p)
Mnium hornum	35,3% (+r-p)	22,5% (+p-1a)	12,5% (+r)	30% (+p)	36,4% (+p)
●Carpinus betulus	52,9% (+r-2b)	92,5% (r-5)	75 % (r-5)	100% (+a-5)	100 % (r-4)
Athyrium filix-femina	23,5% (r-p)	62,5% (+r-3)	100 % (+p-4)	90% (+r-5)	81,8% (+r-4)
Milium effusum	29,4% (r-p)	82,5% (+r-4)	100 % (1p-3)	100% (+p-3)	81,8% (+p-1b)
Oxalis acetosella	29,4% (+r-2m)	75 % (r-4)	100 % (+r-2m)	100% (1a-2a)	63,6% (1p-2m)
Deschampsia cespitosa	35,3% (r-a)	25 % (+p-1b)	75 % (+r-1a)	80% (+p-2b)	90,9% (+p-3)
●Stellaria holostea	11,8% (r-r)	40 % (+r-1b)	87,5% (+p-1a)	90% (+p-1b)	72,7% (+r-2a)
Atrichum undulatum	11,8% (+p)	25 % (+p)	75 % (+p)	50% (+p)	45,5% (+p)
●Sambucus nigra		17,5% (+r-2b)	37,5% (+r-b)	10% (+p)	
Moehringia trinervia		12,5% (+r-p)		10% (+r)	
●Galeopsis tetrahit		22,5% (+r-p)	25 % (2m)	60% (+r-1p)	9,1% (+p)
●Lamium galeobdolon		42,5% (+p-2b)	87,5% (+p-1a)	90% (+p-3)	54,5% (r-2a)
●Anemone nemorosa		45 % (+p-2b)	87,5% (+p-3)	90% (+p-5)	72,7% (+p-2a)
Thelypteris phegopteris		37,5% (+p-1b)	12,5% (+p-2a)	10% (r)	9,1% (r)
Viola riviniana		5 % (+r)		20% (+r-p)	18,2% (+r-1p)
Crataegus monogyna		40 % (r-2a)	12,5% (+r)	80% (+r-1b)	54,5% (+p-2b)
Gagea spathacea		15 % (+r-1p)	12,5% (2m)	30% (1p-2m)	72,7% (+p-1a)
Eurhynchium prealongum		2,5% (+p)	25 % (+p)	20% (+p)	54,5% (+p)
Eurhynchium striatum		2,5% (+p)		30% (+p)	36,4% (+p)
●Lysimachia nemorum			25 % (+p-2m)	10% (1p)	45,5% (+p-2m)
Carex sylvatica			12,5% (+r)	40% (+r-p)	72,7% (+r-3)
●Thuidium tamariscum			25 % (+p)	20% (+p)	45,5% (+p)
Ficaria verna			25 % (+r)	70% (+r-3)	81,8% (1a-4)
Urtica dioica			25 % (r-r)	40% (r-2b)	36,4% (+r-4)
Circaea lutetiana			12,5% (+r)	80% (+r-2a)	100 % (1p-2m)
Veronica montana				30% (+r-2m)	27,3% (+p-1p)
Asperula odorata				40% (+p-2b)	27,3% (r-1p)
Mercurialis perennis				50% (+r-p)	27,3% (+r-1b)
Sanicula europaea				50% (+r-1a)	36,4% (+p-1a)
Fraxinus excelsior				50% (+r-2a)	36,4% (+r-3)
●Adoxa moschatellina				60% (r-2m)	72,7% (+r-2m)
Brachypodium sylvaticum				30% (1p-4)	72,7% (r-3)
●Pulmonaria officinalis				60% (+r-p)	72,7% (+r-1p)
Festuca gigantea				50% (+r-1a)	72,7% (+p-3)
Mnium undulatum				30% (+p)	45,5% (+p)
Mnium affine				20% (+p)	18,2% (+p)
Glechoma hederacea				30% (+p-2m)	90,9% (+r-2a)
Galium aparine				20% (r-1p)	54,5% (+r-1b)
Ranunculus repens				10% (+p)	90,9% (+p-2a)
Ranunculus auricomus				10% (1a)	81,8% (+r-1a)
●Alnus glutinosa				10% (r)	54,5% (+a-3)
Geranium robertianum				10% (r)	90,9% (+r-1a)
Primula elatior				10% (+r)	81,8% (+r-1a)
Geum urbanum				10% (+p)	45,5% (+r-p)
Galium palustre				10% (+r)	18,2% (+p)
Crataegus leavigata					45,5% (1a-2a)
●Chrysosplenium alternifolium					90,9% (r-2m)
Potentilla sterilis					27,3% (r-1a)
Rumex sanguineus					27,3% (+r-p)
Cardamine pratensis					54,5% (+p-2m)
Cardamine flexuosa					45,5% (+r-2m)
Filipendula ulmaria					63,6% (+p-1a)
Heracleum sphondylium					27,3% (+r-p)
Cirsium palustre					27,3% (+r-1p)

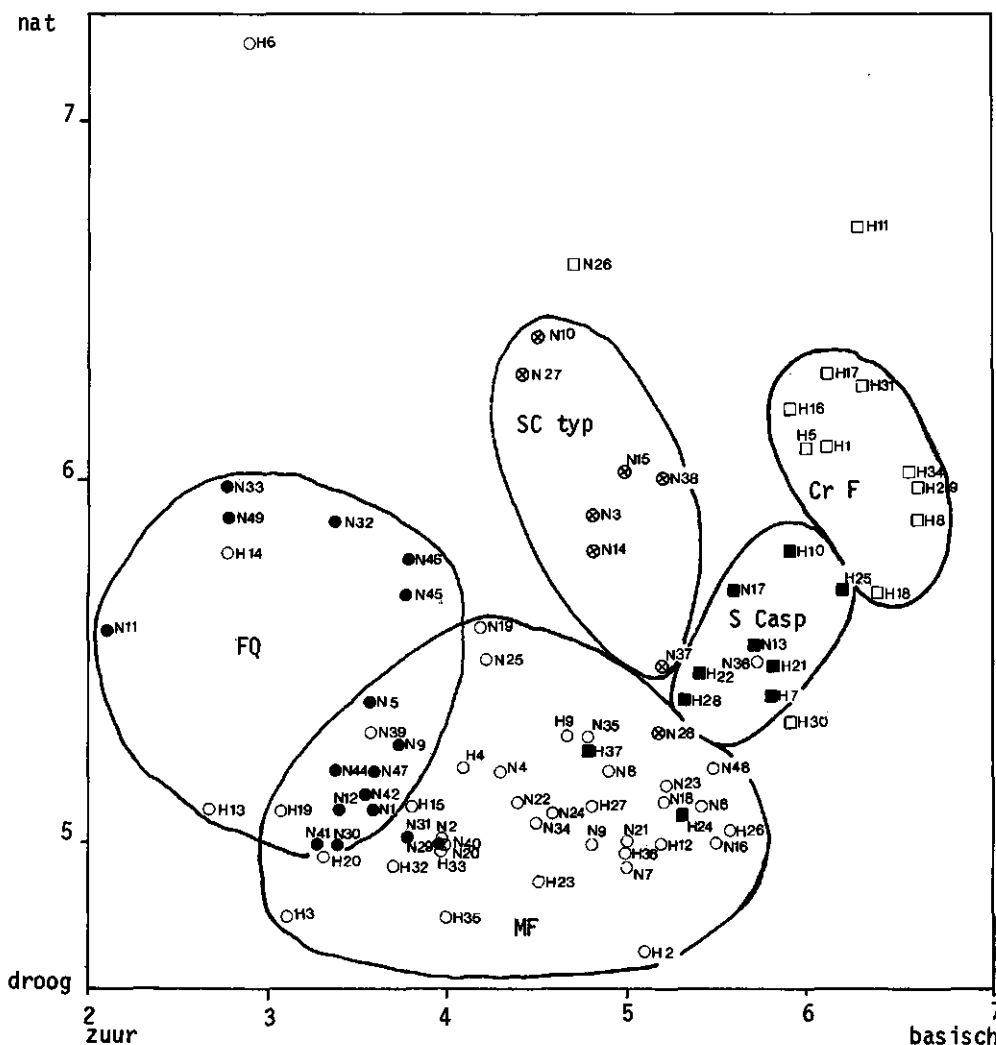
Goudveil-essenbos (Carici-remotae-Fraxinetum)

Dit type is beschreven door onder andere Doing (1962) en Westhoff & Den Held (1969). Volgens Westhoff & Den Held (1969) vormt het type een overgang tussen het eiken-haagbeukenbos en het elzen-essenverbond. Het wordt gekenmerkt door het voorkomen van soorten uit de elzen-goudveilgroep. Daarnaast komen soorten van de boswederik-thujamos- en de muskuskruid-longkruidgroep voor. De afwezigheid van elementen uit de vlier-hennepnetelgroep differentieert de associatie ten opzichte van het eiken-haagbeukenbos. Het type komt voor in de natste delen van het Hasbrucher Urwald in ondiepe kommen die via smalle erosiegeulen afwateren op de beekdalen (fig. 22). In het Neuenburger Urwald komt het type fragmentarisch in de erosiegeulen voor (fig. 10). Deze moerassige geulen zijn sinds 1924 veel soortenarmer geworden (Nitzschke, 1932).

Zonder ervaring is het vaak moeilijk een bepaalde soortencombinatie in een vegetatieopname te interpreteren als uiting van groeiplaatsomstandigheden. Om de relatie tussen vegetatiesamenstelling en enkele groeiplaatsfactoren direct overdraagbaar te maken is gebruik gemaakt van de indicatiewaarden van hogere planten volgens Ellenberg (1971) en voor de mossen volgens Barkman (1975) en Landwehr (1966). Sommige plantesoorten kunnen op grond van ervaring en analyses worden geordend voor een bepaalde groeiplaatsfactor. De hiervoor gebruikte schaal heeft over het algemeen niet geijkt te zijn, maar kan worden verdeeld in negen niveaueklassen. De volgnummers 1 t/m 9 hiervan heten indicatiewaarden. Voor de vocht- en zuurgraadindicatiewaarde is de indeling als volgt: Vochtgetal 1 is 'Starktrockniszeiger' en 9 is 'Nässezeiger'. Zuurgraadgetal 1 is 'Starksäurezeiger' en 9 is 'Basen- und Kalkzeiger'. Voor vocht- en zuurgraad is per vegetatieopname de gewogen gemiddelde indicatiewaarde berekend van alle soorten volgens:

$$I = \frac{\sum (i_s \times ad_s)}{\sum (ad_s)}$$

I = indicatiewaarde voor de opname
i_s = indicatiewaarde voor soort *s*
ad_s = abundantie-dominantie schatting voor soort *s*, omgerekend naar de tiendelige schaal voor 'Artemachtigkeit' volgens Barkman et al. (1964):



Figuur 27. Ecologisch diagram met naar abundantie-dominantie gewogen gemiddelde vocht- en zuurgraad indicatiewaarden van de vegetatieopnamen (Ellenberg, 1971). Punten van één vegetatietype zijn omlijnd en niet meer dan 3 punten van één type liggen buiten de omlijning. Voor legenda bostypen zie figuur 25.

6 Bosarchitectuur en bosontwikkeling

Dit hoofdstuk behandelt de structuren en processen die de bosverjonging zonder menselijk ingrijpen bepalen. Bij de analyse van de huidige structuur van het bos is in het bijzonder gelet op de volgende punten:

- Onder natuurlijke omstandigheden komen binnen een in evenwicht verkerend bostype grote verschillen in de structuur en de soortensamenstelling van de boomlaag voor. Hoe komen deze verschillen in de onderzochte bossen tot uiting?
- Hoe verschillen structuurmozaïeken van de voorkomende bostypen onderling in hun meest natuurlijke c.q. spontane staat?
- Hoe is de temporele samenhang van de verschillende structuurfacetten en hoe kunnen deze gerangschikt worden in een model voor een cyclische bosontwikkeling?
- Is de toegepaste transectenmethode om de bosstructuur te visualiseren zinvol om de bosarchitectuur en de bosontwikkeling te bestuderen in bossen in noordwest Europa?

6.1 METHODE

6.1.1 Algemeen

De structuur van de bossen is vastgelegd door een kartering van het structuurmozaïek op een schaal 1:5.000 (fig. 30). In beide reservaten zijn vervolgens in transecten van het eerste niveau de plattegrond en het zijaanzicht van de opstand getekend op een schaal 1:500 (fig. 11, 12, 23, 24). Het Neuenburger Urwald is gedetailleerder onderzocht. Representeratieve delen van een structuurfase binnen het transect van het eerste niveau zijn opgenomen op een schaal 1:100. Dit leverde de transecten van het tweede niveau (fig. 13, 16, 18, 20). In een verdere detaillering, de transecten van het derde niveau, is de kruidlaag opgenomen op schaal 1:20 (fig. 14, 17, 19, 21). Aan de hand van boomlijken, resten van vroegere vegetatie en bodemverstoringen door ontworteling van bomen, is een reconstructie van de structuur van de transecten van het tweede niveau in een voorafgaande fase gemaakt (fig. 15).

6.1.2 De kartering van het structuurmozaïek

Het structuurmozaïek (fig. 30) is gekarteerd aan de hand van het wegpatroon en de reser vaatgrenzen, door inmeten met behulp van een kompas. Afhankelijk van de dominerende boomsoorten kunnen verschillende successiestadia worden onderscheiden (Knapp, 1974) zoals een kruidenstadium, een stadium met pioniersoorten als berk, lijsterbes en eik, een hoofdstadium met beuken en haagbeuken en een eindstadium met hulst of taxus (par. 6.4). De stadia kunnen onderverdeeld worden in ontwikkelingsfases, afhankelijk van de leeftijd en de structuur van de opstand (Leibundgut, 1959; Houtzagers, 1954):

- De kale fase is een boomloze fase waarin de kruidlaag domineert.
- De jonge fase bestaat naast een vaak dichte kruidlaag uit zaailingen en jonge bomen tot twee meter hoogte.
- De dichte fase bestaat uit een gesloten struweel van jonge bomen van twee tot tien meter

hoogte. Er is een sterke concurrentie tussen de bomen onderling en een dichte kruidlaag ontbreekt meestal.

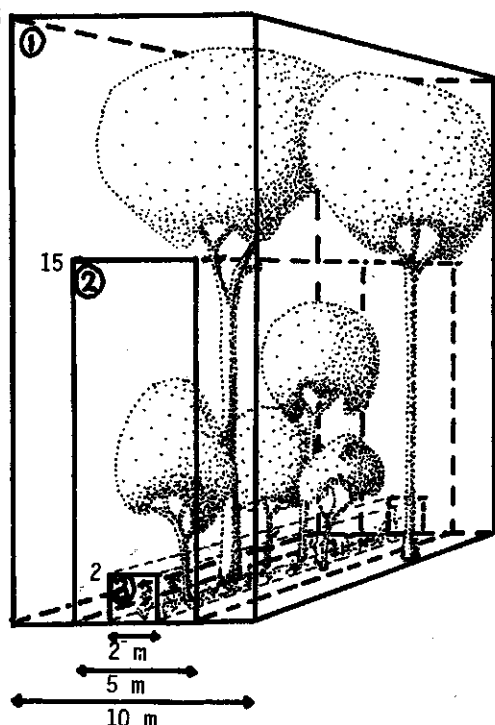
- De stakenfase of jonge boomfase is opgebouwd uit één boomlaag van bomen die tien tot twintig meter hoog zijn.
- De boomfase bestaat uit een meerlagige opstand of uit één boomlaag die hoger is dan twintig meter.
- De aftakelingsfase is een mozaïek van bovengenoemde fases die te klein zijn om afzonderlijk te karteren. Een algehele aftakelingsfase komt overeen met een kale fase.

De percentuele aandelen van stadia en fases zijn in tabel 9 en 10 samengevat. Bij het lezen van figuur 30 dient men te bedenken dat de structuureenheden geen putten zijn met rechte wanden, maar in de ruimte vaak grillig begrensd zijn (Oldeman, 1978).

6.1.3 Transect eerste niveau

Binnen een strook van tien meter breedte en enkele honderden meters lengte werd een plattegrond getekend. Boomkroonprojecties, de plaats van de stammen, herkenbare boomlijken en bodemverstoringen door ontworteling van bomen werden ingemeten aan de hand van piketten, die om de tien meter aan weerszijden van de strook werden geplaatst. Bomen buiten het transect werden ingetekend als ze van belang waren voor de structuur binnen het transect; bijvoorbeeld om de grens van een open plek aan te geven.

Bij het tekenen van het zijaanzicht van de strook werd de boomhoogte, de onderzijde van de kroon en de plaats in de strook gemeten. Overige details werden ingeschetst, voorzover op de betreffende schaal van belang. Bomen die met hun stam buiten de strook stonden, maar met hun kroon de structuur in het transect mede bepalen, werden met een onderbroken lijn aangeduid. De lagere struiklaag werd in een strook van vijf meter breedte binnen het transect ingetekend. Van de kruidlaag werden alleen lianen en varens ingetekend in een strook van twee meter breedte (fig. 29). Bomen en struiken die achter elkaar stonden, werden voor de duidelijkheid iets uit elkaar ingetekend op de zijaanzichten. Op de plattegrond is hun exacte positie terug te vinden. In dichte fases en jonge-boomfases werden, voorzover de schaal het toeliet, zoveel mogelijk struiken en bomen ingetekend. Ten behoeve van de overzichtelijkheid zijn er soms enkele weggelaten. Ook die staan wel op de plattegrond (transect eerste niveau NI 18-20 (fig. 11), trs. tweede niv. N20-25 (fig. 18), trs. eerste niv. HI, 15-16 (fig. 23)). Hoogteverschillen van meer dan één meter over honderd meter zijn ingetekend aan de hand van de bestaande hoogtekaarten. In de transecten is naar Hallé et al. (1978) onderscheid gemaakt tussen bomen die onder gunstige omstandigheden verder kunnen uitgroeien, de zogenaamde potentiële bomen of 'trees of the future' (gestippeld getekend); bomen die hun maximale afmetingen al hebben bereikt, de heersende bomen of 'trees of the present' (getrokken getekend) en de dode of aftakelende bomen, de 'trees of the past' (geheel zwart getekend). Deze code geeft de dynamiek van het bos aan. Enerzijds



Figuur 29. Werkwijze bij het tekenen van de transecten

1. Volume waarin de boomlaag hoger dan 15 m wordt getekend.
2. Volume waarin bomen en struiken lager dan 15 m worden getekend.
3. Volume waarin de kruiden worden getekend en waarin de soortensamenstelling wordt opgenomen.

leest men de historie eraan af, anderzijds de potentiële ontwikkeling. De plaats van de transecten is zo gekozen, dat er slechts weinig beïnvloeding door de mens is in de vorm van wandelpaadjes en sluipteggetjes. Voor zover bekend heeft er in de transecten in Neuenburg de laatste tientallen jaren geen kap van beuken of aanplant van eiken plaats gehad. In het Hasbrucher Urwald is bovendien getracht de transecten loodrecht op een groeiplaatsgrens van een droog naar een nat bostype te situeren.

6.1.4 Transect tweede niveau

De transecten van het tweede niveau vertegenwoordigen representatieve delen van een structuurfase en hebben de afmetingen van tien maal dertig meter. De plattegrond werd getekend aan de hand van om de vijf meter in vierkantsverband geplaatste piketten. Op dit niveau kunnen struiken en jonge bomen en de kruidlaag worden gekarteerd. Duidelijke verschillen in hoogte van de struiklaag zijn ook aangegeven.

Bij het tekenen van het zij aanzicht is zoveel mogelijk elk detail van vertakkingen van bomen en struiken gemeten. Voor de struik- en de kruidlaag werd het zij aanzicht getekend in een smallere strook van respectievelijk vijf en twee meter breedte. Het onderscheid tussen potentiële bomen (gestippeld), bomen met reeds maximale afmetingen (getrokken) en dode bomen (zwart) is ook hier toegepast.

6.1.5 Transect derde niveau

De transecten van het derde niveau zijn stroken van twee meter breed waarin de floristische samenstelling van de boomlagen, struiklaag en kruidlaag is vastgelegd (fig. 29). De floristische samenstelling is aangeduid met drie toenemende lijndiktes die overeen komen met een oplopende driedelige schaal voor de reële bedekking van een soort: 1= bedekking minder dan 5 %, 2= bedekking tussen 5 % en 25 %, 3= bedekking meer dan 25 %. De soorten zijn in tabellen gerangschikt naar strata in de vegetatie, vervolgens zijn lichtminnende soorten onder elkaar gezet en is verder de volgorde van de sociologische affiniteit uit de vegetatietabel (bijlage 3) aangehouden. Boven de tabellen is de cumulatieve percentuele loodrechte bedekking van alle boomkronen, ofwel de Crown Area Index (CAI) naar Hallé et al. (1978) uitgezet en met behulp van een eigen signatuur onderverdeeld naar boomsoorten. De CAI is afgeleid uit de plattegrond van het transect van het eerste niveau. Het totale aantal soorten per interval van 5 m lengte is onder het CAI diagram uitgezet als maat voor de diversiteit.

Voor enkele soorten zijn onderlinge affiniteitscoëfficiënten berekend naar Barkman (1974) met de formule:

$$A = \frac{c \times n}{a \times b}$$

c = transectintervallen waarin soorten a en b samen voorkomen.

n = aantal transectintervallen dat onderzocht is.

a = totaal aantal transectintervallen waarin soort a voorkomt.

b = totaal aantal transectintervallen waarin soort b voorkomt.

A = affiniteitscoëfficiënt tussen soort a en b. Als $A > 1$ dan positieve affiniteit; als $A < 1$ dan negatieve affiniteit.

De affiniteitscoëfficiënt geeft een maat voor het meer of minder samen voorkomen van twee soorten. Deze affiniteitscoëfficiënten zijn in hoofdstuk 8 verwerkt. Om de kruidlaag te kunnen tekenen zijn stroken van 50 cm breed uitgezet binnen de transecten van het tweede niveau. De kruiden zijn per soort met gestyleerde vormen weergegeven (fig. 14). Naar analogie van de overige transecten zijn, voor de overzichtelijkheid, in het zij aanzicht soms planten weggelaten die op de plattegrond wel zijn ingetekend. De transecten geven een direct beeld van lokale faciesvorming in de kruidlaag.

6.1.6 Reconstructies

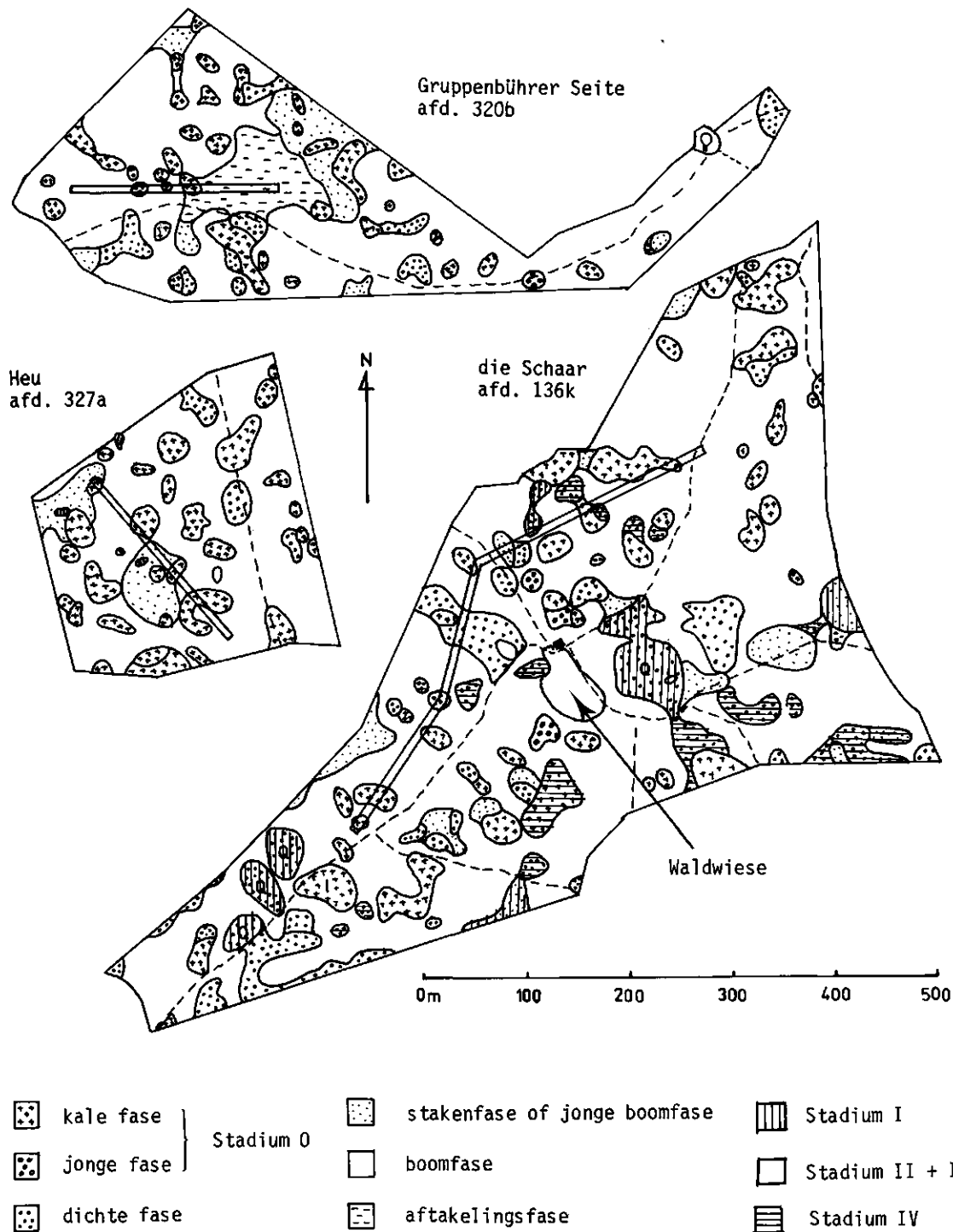
Reconstructies van de structuur van een voorafgaande fase van de transecten van het tweede niveau zijn gemaakt door de boomlijken op de plaats van de ontworteling of op de stobbe verticaal in te tekenen. De projecties van de boomkronen zijn vanzelfsprekend ruwe schattingen. Maar bij benadering geven de reconstructies toch een indruk van de structuur en dynamiek van de opstand in een voorafgaande fase (fig. 15).

6.2 BOSARCHITECTUUR EN SCHAAL VAN VERJONGINGS-MOZAÏEKEN

6.2.1 Algemeen

Uit de kartering van de structuurfases blijkt de grote diversiteit in bosstructuur. In het Neuenburger Urwald valt de noordwest-zuidoost oriëntering van veel open plekken op. De overheersende windrichting en de oriëntering van de meeste windworpen komt hiermee overeen (fig. 30).

Door de val van één boom kunnen meerdere bomen worden meegenomen. Ze vallen in dezelfde richting en veroorzaken een 'kegeleffect'. In enkele gevallen komen ontwortelingen en breuken, onafhankelijk van de wind voor, doordat bomen bij open plekken bijvoorbeeld een asymmetrische kroon vormen naar de kant van het licht. Ze worden topzwaar door eigen gewicht of door sneeuw, ijzel of motregen en vallen om naar de open plek toe. Oliver & Stephens (1977) beschrijven deze processen als allogene successie. Het komt onder



Figuur 30. Kaart met het structuurmozaïek van het Hasbrucher Urwald (Gruppenbührer Seite en Heu) en het Neuenburger Urwald.

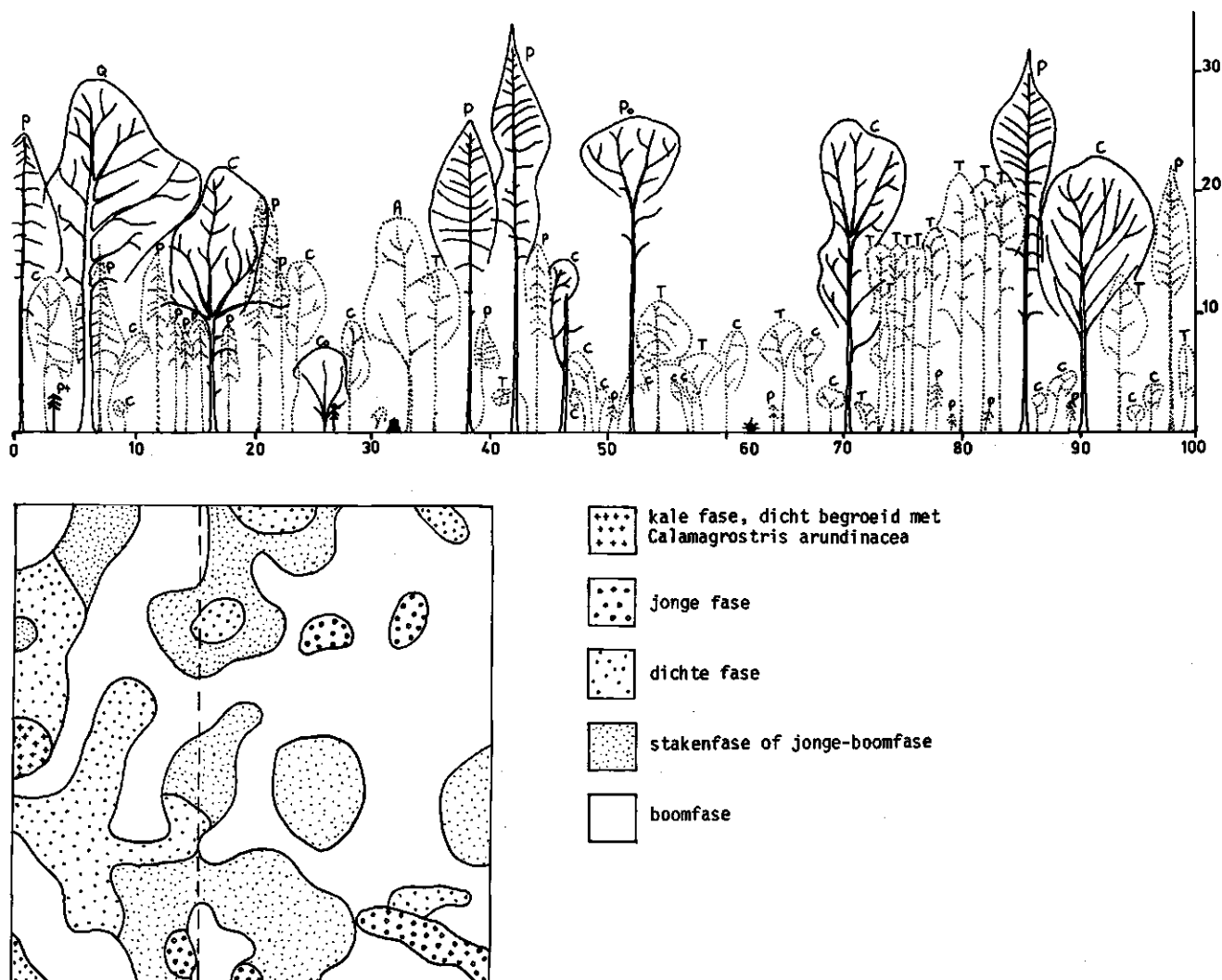
andere voor in het transect le niveau HII 14-20. In het Neuenburger Urwald vertonen vooral beuken in noordranden van open plekken en overgebleven beuken uit een oude boomfase, als gevolg van de plotselinge vrijstelling schorsbrand en verdrogingsverschijnselen. Ze verminderen in vitaliteit of sterven af.

Doordat in het Neuenburger Urwald in 1947 een strook aan de noordwestzijde van het huidige reservaat is gekapt, hadden de stormen vat op de resterende smalle strook bos en ontstonden er vele windworp-gaten. In het Hasbrucher Urwald is de noordwest-zuidoost tot west-oost oriëntering van de open plekken eveneens herkenbaar.

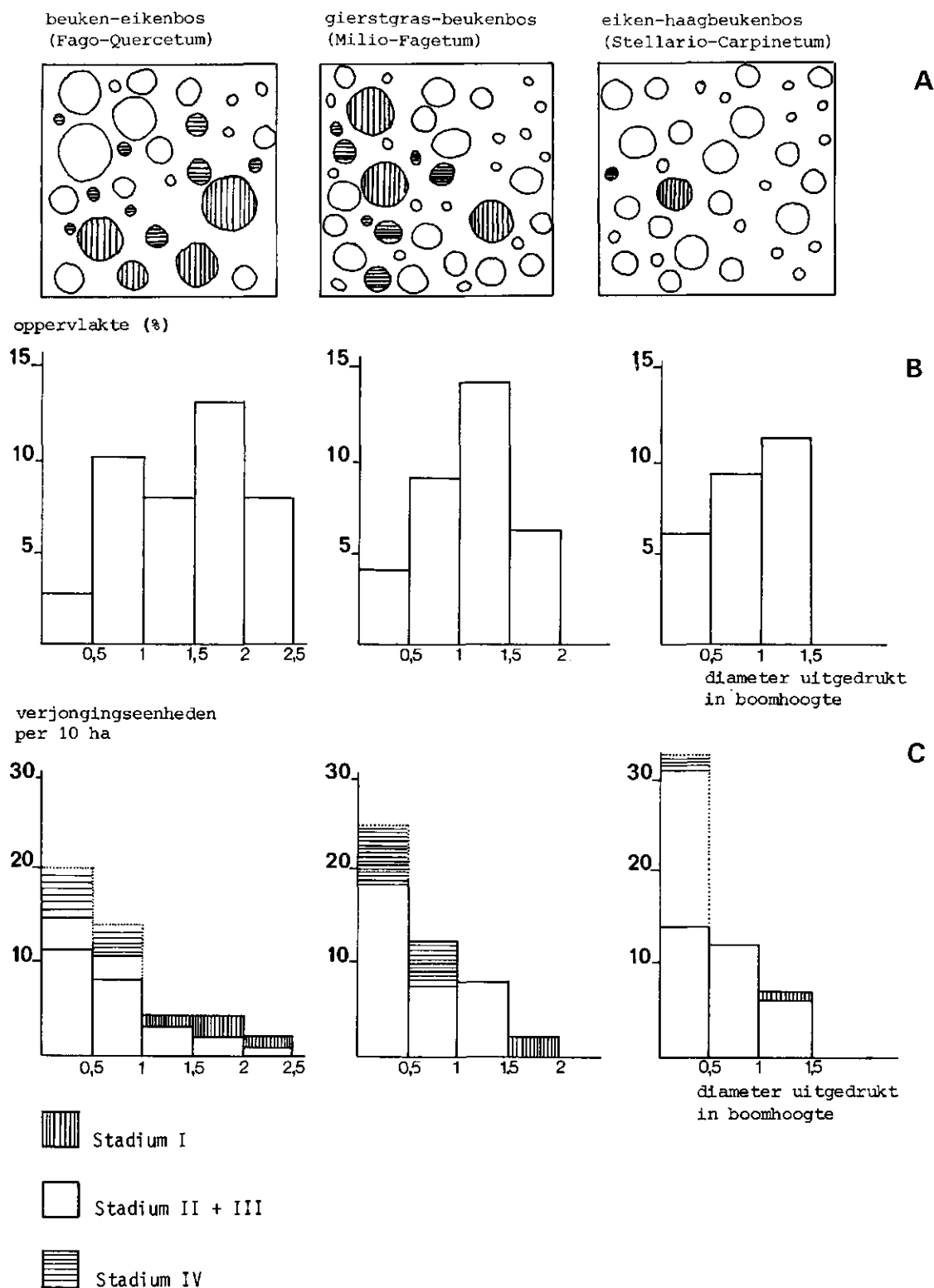
Soms ontstaat er door de val van één boom een kleine dichte fase van vrijgestelde onderstandige boompjes rond de stobbe of wortelkluit. Op de plaats waar de ondergroei door de val van de kroon is vernietigd, ontstaat een kale fase. De kronen van de omgevallen bomen blijven vaak nog enige seizoenen groen. Ze vormen een tijdelijk kronendak op enkele meters hoogte, waardoor er na de val eerst zeer geleidelijk meer licht op de bodem doordringt. Enkele open plekken zijn dichtgegroeid met lianen als bramen en kamper-

foelie. In de natste delen van het Hasbrucher Urwald komen open plekken voor, waar alleen resten van omgevallen bomen uit de rand te herkennen zijn. Volgens Fischer (pers. med.) zijn deze plaatsen de laatste 40 jaar steeds open geweest. Een opmerkelijk verschil met het bos van Białowieza is het voorkomen van een struiklaag van hulst en in de rijke bostypen soms meidoorn. Volgens Faliński (1966, 1977) ontbreekt in het oerbos een struiklaag of ze bestaat alleen uit jonge bomen (fig. 31). Malmer et al. (1978) toonden in een oud beweid loofbos in zuidelijk Zweden, dat sinds 1916 strikt reservaat is, een afname van de hazelaar en de meidoorn in de struiklaag aan. Jonge iepen en beuken namen de plaats van deze struiken in. Trautmann (1972) wijst eveneens op het spaarzame voorkomen van struiken in de meeste natuurlijke bossen. Struweelgezelschappen met echte struiken komen in Białowieza alleen voor aan stabiele randen op grenzen met het ontginningslandschap. In de onderzochte bosreservaten zijn struweelsoorten als sleedoorn, hazelaar en twee meidoornsoorten en rozen (*Rosa* spp.) relatief zeldzaam.

Gezien het grote aantal dichte fases en sta-



Figuur 31. Boven: Zijaanzicht van een strook bos van 2,5 m breed in het bosreservaat van Białowieza in oostelijk Polen in een bostype nauw verwant aan het eiken-haagbeukenbos namelijk het linden-haagbeukenbos (*Tilio-Carpinetum*). Q = eik, C = haagbeuk, P = fijnspar, Po = ratelpopulier, T = winterlinde, A = Noorse esdoorn, Co = hazelaar
Onder: Plattegrond van een hectare bos, met het mozaïek van structuurfases in het reservaat van Białowieza; met een onderbroken lijn is de plaats van het zijaanzicht aangegeven (Derkman & Koop, 1977).



Figuur 32.

A) Plattegronden van steeds 10 ha bos met schematische verdeling van eenvoudigheidshalve ronde verjongingseenheden, met de per bostype kenmerkende frequentieverdeling naar grootte.

B) Procentuele oppervlakte aandelen van de naar diameter ingedeelde verjongingseenheden. De diameters zijn uitgedrukt als meervoud van de maximale boomhoogte van het omringend bos (30 m).

C) Frequentieverdeling van de verjongingseenheden naar diameterklasse per 10 ha. Indien de aantallen berekend uit het oppervlaktepercentage (32b) bij een ronde vorm van de eenheden sterk van het reële aantal afweek (meer dan 2) dan is deze waarde gestippeld aangegeven (zie ook figuur 33).

kenfases met beuk en hultst zijn deze twee soorten buiten de natste groeiplaatsen de belangrijkste toekomstige bomen. Daarnaast komen er ook enkele dichte en stakenfases voor met haagbeuk en lijsterbes, de laatste ook in menging met ruwe berk. Een enkele keer komen gewone vlier en boswilg voor.

In het Neuenburger Urwald zijn van 1968 tot 1970 vier grote open plekken, direct ten oosten van de 'Jagdhütte' en ten zuidwesten daarvan langs de hoofdwandelpad, ingeplant met eiken (Meinrenken, pers. med.). Plaatselijk komen in het Neuenburger en Hasbrucher Urwald exoten voor, zoals gewone esdoorn (*Acer pseudoplatanus*), Noorse esdoorn (*Acer platanoides*) in beide reservaten en alleen in Neuenburg gele berk (*Betula lutea*), Amerikaanse eik (*Quercus rubra*) en Europese lariks (*Larix decidua*). Volgens Meinrenken (pers. med.) zijn deze exoten na de storm van 1898 in enkele toen ontstane gaten in het Neuenburger Urwald geplant. Met uitzondering van de gele berk en de gewone esdoorn verjongen de exoten zich niet spontaan.

6.2.2 Bosarchitectuur en schaal van verjongingsmozaïeken per bostype

De bostypen hebben een duidelijk eigen bosarchitectuur, hoewel er binnen een bostype verschillende stadia van secundaire successie naar een beukenrijker bos voorkomen. In respectievelijk het eiken-haagbeukenbos, het gierstgras-beukenbos en het beuken-eikenbos neemt het aandeel van beuken in de boomlaag en van hultst in de struiklaag toe. Tegelijkertijd wordt de structuur homogener zoals uit de transecten van het eerste niveau blijkt. Brünig (1976) constateerde eveneens een afname van de complexiteit van de bosstructuur op extremere groeiplaatsen in de tropische regenbossen van Amazonas.

Ieder bostype heeft bovendien een eigen schaal van het verjongingsmozaïek. Door vergelijking van de vegetatiekaart (fig. 25) met de kartering van het structuurmozaïek (fig. 30) was het mogelijk een modelmatig verjongingsmozaïek voor de bostypen te tekenen (fig. 32a.). Ter vereenvoudiging zijn ronde verjongingseenheden aangegeven met de frequentieverdeling naar grootte. Voor de overdraagbaarheid is er een indeling gemaakt naar de gemiddelde diameter van de verjongingseenheden, die gerelateerd is aan de maximale boomhoogte van het omringende bos (in dit geval dertig meter). Dit leverde diameterklassen voor de verjongingseenheden op, waarvoor vervolgens de oppervlaktepercentages zijn berekend (fig. 32b). De frequentieverdeling van het aantal verjongingseenheden per diameterklasse van de verjongingseenheden is grafisch weergegeven in figuur 32c.

Uit het model fig. 32a-c blijkt dat de dia-

meter van de grootste verjongingseenheden per bostype toeneemt van 1,5 maal de boomhoogte in het eiken-haagbeukenbos, via 2 maal de boomhoogte in het gierstgras-beukenbos tot 2,5 maal de boomhoogte in het beuken-eikenbos. Ook de frequentieverdeling per diameterklasse is per bostype anders. In het beuken-eikenbos en het gierstgras-beukenbos komen kleine verjongingseenheden relatief minder en grote relatief meer voor dan in het eiken-haagbeukenbos. Deze trend blijkt eveneens uit de oppervlaktepercentages per diameterklasse. Het totale oppervlaktepercentage van de verjongingseenheden neemt in dezelfde reeks af van 43 %, 33 % naar 26 % (tabel 8) en het percentage pionierstadia neemt eveneens af (tabel 9). Dit gegeven is vergelijkbaar met waarnemingen in Ecuador (Oldeman, 1978), waar op extreme groeiplaatsen meer boomlijken en meer pionierstadia werden aangetroffen.

Kosir (1970) komt bij een vergelijking van twee natuurlijke beukenbossen in Tsjecho-Slowakije tot de conclusie dat de voedselrijkste groeiplaats de meest gedifferentieerde verticale structuur bezit. Dit hangt volgens hem samen met het vermogen van jonge bomen om in de heersende boomlaag in te groeien (vergelijk Korpel, 1967 en Markgraf & Dengler, 1931). Op de extreme groeiplaats is het verjongingsmozaïek grofkorreliger. Het frequentiediagram (fig. 32c) kan ook opgevat worden als een frequentieverdeling over een zekere periode (fig. 33). Immers alle verjongingseenheden zijn naar schatting vijftig tot honderd jaar herkenbaar en daarna niet meer van de omringende rijpe boomfase te onderscheiden. Omdat er op één plaats in de loop der tijd meermaals een open plek kan ontstaan en daarmee de herkenbaarheid van vroegere verjongingseenheden uitgewist is, zullen de frequenties van vooral de kleine eenheden waarschijnlijk hoger liggen.

Analoog aan de bovengenoemde reeks treedt in het bosreservaat van Białowieża eveneens alleen in de voedselarmste bostypen (Peucedano-Pinetum en Pino-Quercetum) een algehele aftakelingsfase

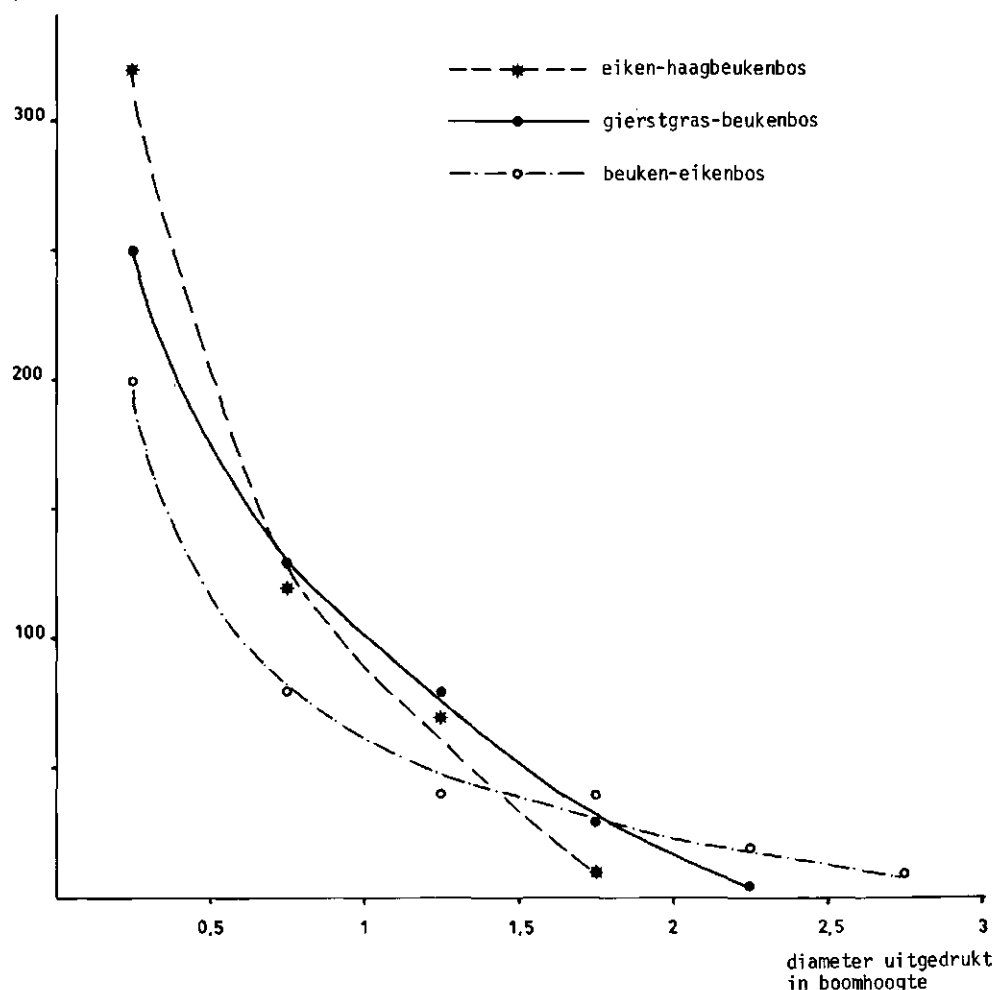
Tabel 9. Oppervlaktepercentages van de ontwikkelingsstadia per bostype (voor stadia zie fig. 35).

	Stadium			
	0	I	II+III	IV
Beuken-eikenbos	12	11	72	5
Gierstgras-beukenbos	18	2	78	2
Eiken-haagbeukenbos	16	1	82	1
Linden-haagbeukenbos	8	1	91	0

Tabel 8. Oppervlaktepercentages van de ontwikkelingsfases per bostype (voor fasen zie par. 6.1.2).

	Kale en jeugdfase	Dichte- fase	Staken- fase	Boom- fase
Beuken-eikenbos	11	25	7	57
Gierstgras-beukenbos	18	9	6	67
Eiken-haagbeukenbos	15	6	5	74
Linden-haagbeukenbos	8	14	23	55

verjongingseenheden
per 100 ha en 100 j



Figuur 33. Frequentieverdeling van de verjongingseenheden naar diameter (uitgedrukt als meervoud van de boomhoogte) op 100 ha over een periode van 100 jaar in drie bostypen (curven uit de hand getrokken); ontleend aan tellingen (fig. 32C) en verondersteld dat de verjongingseenheden 100 jaar van de omringende rijpe boomfase zijn te onderscheiden. Door versmelting van meerdere één-boomsgaten (kegeleffect) ontstaan verjongingseenheden die een langgerekte vorm hebben. De gemiddelde diameter van dergelijke eenheden blijft kleiner dan 0,5 maal de boomhoogte terwijl de oppervlakte aanzienlijk kan zijn. De aantallen van deze verjongingseenheden in de figuur zijn berekend uit het oppervlaktepercentage (fig. 32b), als veelvoud van denkbeeldige ronde eenheden met een diameter van 0,5 maal de boomhoogte.

op, met als gevolg grote open plekken. Deze bostypen zijn het meest homogeen in hun verticale structuur. In de voedselrijkere bostypen met een grotere gestructureerdheid (o.a. *Tilio-Carpinetum*) vinden we geen grote open plekken. De talrijke potentiële bomen uit de lagere strata vulLEN openingen in het kronendak snel weer op (fig. 31). De ijle structuur van het goudveil-essenbos met vele kleine open plekken, die lange tijd open kunnen blijven, lijkt het meest op die van de beekbegeleidende bossen (*Circaeo-Alnion*) in het bosreservaat van Białowieza (Faliński, 1976; Derkman & Koop, 1977), en de bosstructuur van de Rijnsoeverbossen (*Quercus-Ulmetum*) van de Elzas (Walter 1972; 1979).

6.3 DE ROL VAN ENKELE BOOMSOORTEN IN DE BOS-ONTWIKKELING

Zomereik (*Quercus robur*)

De eik komt in alle onderzochte bostypen voor. Het aandeel blijkt de laatste eeuwen sterk te

zijn teruggelopen (tabel 10). We vinden nu slechts weinig juveniele eiken en die zijn allen sterk aangetast door het steeds opnieuw afvreten door en het vegen van het wild. Naast de zeer oude exemplaren, volgens jaarringtelling aan enkele boomlijken 200 tot 350 jaar oud bij een diameter van circa één meter, zijn er nauwelijks jongere bomen. Ook Nitzschke (1932) merkte dit al op. Van de natuurlijke verjonging bij intensieve beweiding kwam vroeger ook weinig terecht. De eik was de meest gewenste soort voor de beweide bossen. Volgens Otto (1780) en Kunze (1779) zijn er vanaf het begin van de 18e eeuw eiken geplant. De verjongingshorsten werden door de herders en hun vee ontzien. De beuk en de haagbeuk, die door hun grotere schaduwtolerantie de eik nu sterk beconcurreren, werden vroeger doelgericht kortgehouden. Men verkreeg meer grasgroei door het bos te branden en daartegen was de eik met zijn dikke bast het best bestand.

In Białowieza was eveneens sprake van vele bosbranden. De branden ontstonden door blikseminslag of werden door boeren aangestoken om de

Tabel 10. Stamtal per hectare van de belangrijkste boomsoorten in het Neuenburger Urwald in het verleden en het heden. Ontleend aan Otto (1780), de reconstructie N03-06 (fig. 30) en tellingen in het transect van het eerste niveau in het Neuenburger Urwald (fig. 25 en 26). + = aanwezig; - = niet aanwezig.

	Otto (1780)	Reconstructie	Huidig stamtal
Zomereik	122 (91 %)	100 (60 %)	20 (26 %)
Haagbeuk	9 (7 %)	66 (40 %)	31 (39 %)
Beuk	+	+	27 (35 %)
Zwarte els	3 (2 %)	-	-
Totaal	134 (100 %)	166 (100 %)	78 (100 %)

weideoppervlakte te vergroten. Ook staken Russische dwangarbeiders en boeren, die verplicht waren bij de jacht te assisteren, het bos uit wraak in brand (Escherich, 1927). In loofbossen, veelal eikenbossen met een grazige ondergroei, bleef het bij bodemvuur en alleen in droge naaldbossen met veel dood hout breidde het vuur zich tot in de kronen uit. De vuurzee kwam pas tot stilstand bij de door de Russen gekapte brandgangen of bij complexen moerasbos (Gruber & Voit, 1917; vergelijk Müller, 1929). Nu de bosbranden tot het verleden behoren, breiden schaduwverdragende boomsoorten met een dunne bast zich sterk uit en ontbreekt de eikenverjonging (Faliński & Falińska, 1981; Derkman & Koop, 1977). Possemiers & De Lust (1978) onderzochten een na een bosbrand spontaan opgeslagen bos in België. Eiken bleken direct na de brand te kiemen. Het is daarom waarschijnlijk dat eiken door branden sterk worden bevoordeeld. Kozłowski & Ahlgren (1974) wijzen eveneens op de rol van het vuur bij het in stand blijven van eikenbossen in het noordoosten van de Verenigde Staten van Amerika. De uitbreiding van de schaduwverdragende boomsoorten vindt in bijna alle bossen van de gematigde zone op het noordelijk halfrond plaats (Brewer & Merritt, 1978; Nicholson et al., 1978; Barden, 1980; Bray, 1956). Faliński (pers. med.) veronderstelt dat dit verschijnsel samenhangt met een verandering in het klimaat. Een klimaatverandering is vermoedelijk niet de enige oorzaak en wordt op zijn minst versterkt door het achterwege blijven van de bovengenoemde menselijke invloeden.

Een andere methode om de grasgroei ten behoeve van de veeweide te bevorderen was het knotten van de meest schaduwgevende bomen zoals beuk en haagbeuk. Het loof van de haagbeuk werd als veevoer geoogst, een exploitatievorm die in slechte hooi-jaren in het noordwesten van Duitsland tot omstreeks 1930 is toegepast (Wegehage, 1930).

Door beweiding van het bos worden de bovenste bodemhorizonten verdicht tot circa twintig centimeter diepte (Remozov & Pogrebnyak, 1969). Vooral in vochtige bodems wordt de doorluchting bemoeilijkt. Eiken en elzen zijn hiertegen bestand, beuken en haagbeuken in mindere mate. Door de beweiding ontstond een opener bos. Zo er door de beweiding nog natuurlijke verjonging mogelijk was, beoordeelde dit de lichteisende boomsoorten zoals eik en els. In de 'Waldwiese' voor de 'Jagdhütte', waar kunstmatig het beeld van het Hudewald in stand is gehouden onder andere door de betreding van de toeristen, komen vele jonge eikjes voor. Zij zijn tot twintig centimeter hoog met een dichtheid van circa acht per vierkante meter, maar groeien blijkbaar niet verder door. Als het bos niet als 'Hudewald' was beheerd, waardoor de eik bevoordeeld werd, zou

circa 500 jaar voor Chr. de eik sterk zijn teruggedrongen door de opkomst van de beuk en de haagbeuk, die uit de pollenanalyses blijkt (Brinkmann, 1934). De invloed van de mens vanaf dat tijdstip heeft de dominantie van de eik tot voor kort in stand gehouden. Bij het achterwege blijven van het vroegere beheer wint de beuk terrein, zoals dat in verschillende stadia in de reservaten is waar te nemen (vergelijk Doing Kraft & Westhoff, 1959). De eik volgt het groei-model van Rauh (fig. 34). Dit model wordt echter snel de drager van een overvloedig reïteratiepatroon. Sommige oude bomen vertonen laag aangezette gaffels, wat duidt op een vrije stand in hun jeugd.

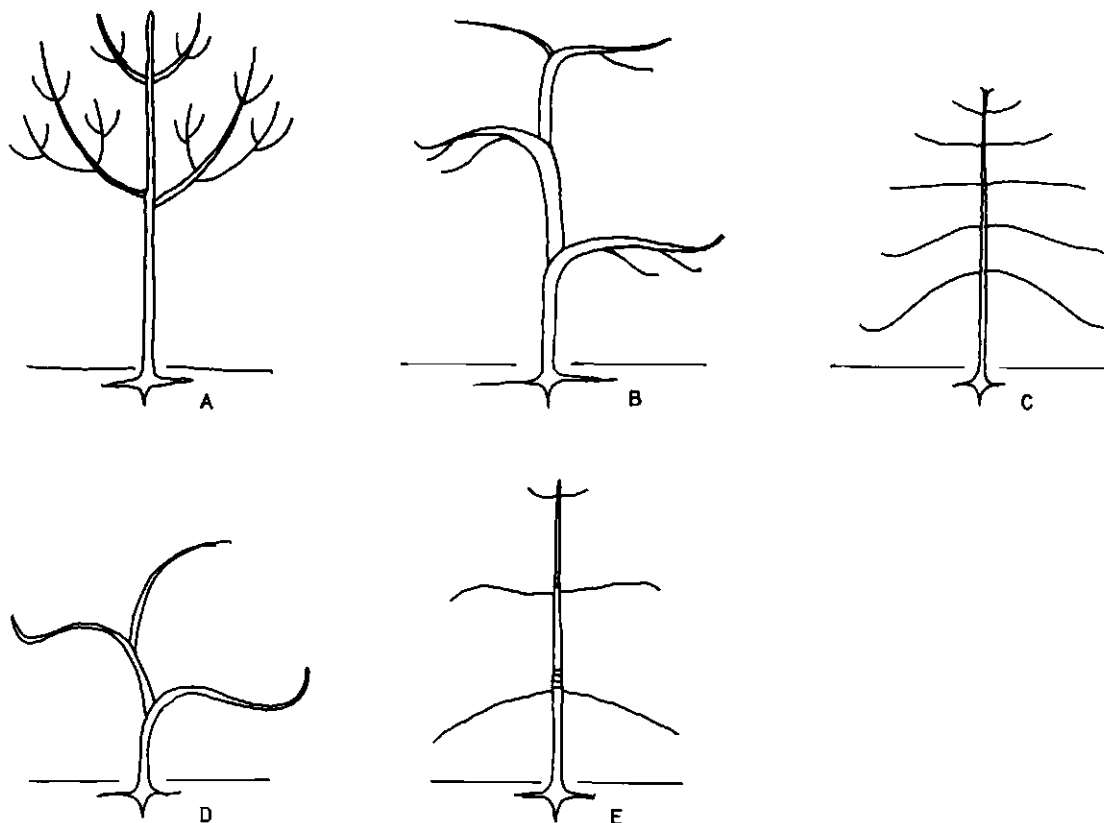
Haagbeuk (*Carpinus betulus*)

De haagbeuk komt in alle bostypen voor. Na het actieve beheer van het knotten schoten veel bomen door tot zogenaamde 'Kopfhainebuchen' (foto 1). Deze bomen zorgden na het instellen van het reservaat rond 1870 voor een snelle verbreiding van de soort door middel van het relatief lichte zaad, getuige de reconstructie N03-06 (fig. 15). De verjonging van de soort kan op plaatsen waar de beuk zich massaal heeft gevestigd door concurrentie worden geremd (Houtzagers, 1954). De haagbeuk volgt het groei-model van Troll (fig. 34). In figuur 13 bij N06 is dit het best te zien. Het beeld wordt ook bij deze soort vertroebeld door een zeer overvloedig reïteratiepatroon. Bij randstelling vormt de haagbeuk asymmetrische kronen, zoals in de aftakelingsfase in transect HII.

Beuk (*Fagus sylvatica*)

De beuk komt hoofdzakelijk voor in de drogere bostypen als beuken-eikenbos, gierstgras-beukenbos en eiken-haagbeukenbos (tabel 5). Op de natste groeiplaatsen komt in het goudveil-essenbos ook beuk voor en daar verjongt zij zich zelfs overvloedig. Ze wordt daar echter niet hoger dan twintig meter en is zeer windworpg gevoelig door een ondiepe beworteling. De beuk stierf uit door de sterke bevoordeling van de eik tijdens het 'Hudewaldbeheer', wellicht mede door haar geringe regeneratievermogen. De hernieuwde kolonisatie van het bos door de relatief zware zaden verloopt langzamer dan die van de haagbeuk en concentreert zich rond enkele oude, waarschijnlijk circa 1600 geplante moederbomen.

Witzleben (1676) vond in het Hasbruch enkele beuken in of nabij het huidige reservaat (bijlage 1). Deze bomen vinden we in afdeling 327a nu terug als zeer oude beuken. In Neuenburg zijn beuken geplant getuige de huidige 'Armleuchterbuchen'. Deze zijn het resultaat van het planten



Figuur 34. Groeimodellen volgens Hallé et al. (1978), voor zover van toepassing op de voorkomende boomsoorten.

- A) Model Rauh (eik, grove den, es). De opgaande stam van de boom ontstaat uit één topmeristeem (groeipunt). De groei en de vertakking in kansen is ritmisch. De takken richten zich rechtop en gedragen zich bij hun verdere vertakking als hoofdstam, wat herhaling van het patroon teweeg brengt.
- B) Model Troll (beuk, haagbeuk, iep, esdoorn). De stam ontstaat door steeds nieuwe zijmeristemen die oorspronkelijk horizontaal afstaande takken vormen. Na verloop van tijd richt de basis van de tak zich rechtop en vormt een deel van de verticale hoofdstam, terwijl het takeinde horizontaal blijft afstaan. Vaak is de stam iets slingerend omdat de takbasis zich niet altijd geheel loodrecht opricht.
- C) Model Roux (berk). De opgaande stam is ontstaan uit één topmeristeem. De groei en de takvorming zijn ononderbroken. De takken staan meestal horizontaal af (als model Massart, maar niet ritmisch).
- D) Model Champagnat (vlier, hazelaar, bramen). De oorspronkelijk verticaal opgaande stam gaat in tweede instantie afhangen terwijl het uiterste takeinde zich weer opricht. Nabij het hoogste punt van de doorgebogen stam wordt een nieuwe tak gevormd die de functie van hoofdstam aanneemt. Op zijn beurt hangt ook deze stam weer af na verloop van tijd. Het genoemde proces herhaalt zich, waardoor een sterk slingerende hoofdstam ontstaat.
- E) Model Massart (hulst en taxus). De hoofdstam ontstaat uit één topmeristeem. De groei en takvorming zijn ritmisch en er ontstaan op regelmatige afstanden takkransen van horizontaal afstaande takken (als model Roux, maar nu ritmisch).

van meerdere boompjes in een plantgat (foto 2). In het Neuenburger Urwald komt de beuk voornamelijk voor in het beuken-eikenbos (tabel 5). Een verklaring hiervoor kan zijn, dat de beukenmoederbomen op plaatsen werden geplant waar het bos het zwaarst te lijden had van de beweiding en dat was vooral in het armste bostype: het beuken-eikenbos. Dit beeld bevestigt niet de veronderstelling van onder andere Doing Kraft & Westhoff (1959), dat de eik zich juist in de armste bostypen het langst zou handhaven, omdat daar de concurrentiekracht van de beuk verminderd zou zijn. De beuk volgt het groeimodel van Troll (fig. 34) zoals in figuur 13 bij N03, maar meestal is er een overvloedig reïteratiepatroon aanwezig.

De verbreiding van de beuk in de reservaten is wellicht versneld door de verdere ontwatering. Door zijn oppervlakkige beworteling en sterke verdamping zorgt de beuk voor het droger worden

van zijn eigen groeiplaats, zoals blijkt uit het voorkomen van de soort in het natste bostype in het Hasbrucher Urwald. Door hun schaduwverdragend vermogen weten vele jonge beuken zich als voorverjonging onder het gesloten kronendak te handhaven. De natuurlijke concurrenten van de beuk, zoals fijnspar (*Picea abies*) en zilverspar (*Abies alba*) zijn na de ijstijd niet teruggekeerd in het Westeuropese laagland (Trautmann, 1972). De beuk heeft daarom bij het ontstaan van open plekken als gevolg van de aanwezige voorverjonging en door een snelle jeugdgroei een voorsprong op alle nieuwe kiemplanten. Op de voedselrijkere groeiplaatsen ondervindt de beuk enige concurrentie van de haagbeuk (Houtzagers, 1954).

Door de toename van beuken in de boomlaag nam de diversiteit in de kruidlaag af (Meinrenken & Fischer, pers. med.; Nitzschke, 1932). Oude, minder vitale eikebomen werden overgroeid en de

verjonging van andere boomsoorten werd belemmerd. Van Dort et al. (1979) vonden bij een vergelijking van eiken- en beukenmalebossen op de Veluwe dat het ontbreken van een kruidlaag onder beuken hoofdzakelijk een gevolg is van de concurrentie door de zeer oppervlakkige en intensieve beworteling van de beuk. Er bleek nauwelijks een verschil in lichttransmissie te bestaan tussen eiken- en beukenmalebossen. Trepl (1980) toonde de invloed van de wortelconcurrentie van vooral de beuk aan als bepalende factor voor het verspreidingspatroon van klein springzaad (*Impatiens parviflora*). Door Bublit (1953; 1959) werd aangetoond dat het beukenstrooisel allelopatie veroorzaakt. Uit een vergelijking van oude vegetatie-opnamen in cultuurbossen in oostelijk Nederland (Kop, ongepubliceerd; Kop & Stapelveld, 1951; Meyer-Drees, 1936; De Jong, 1959) met het huidige vegetatiebeeld blijkt dat de kruidlaag veelal is verarmd (Van der Werf, pers. med.). Deze verarming hangt mogelijk samen met de accumulatie van strooisel door het achterwege blijven van strooiselwinning (Van der Werf, pers. med.). De oppervlakkige wortelconcurrentie van onder andere beukenwortels in de strooisellaag neemt daardoor toe, omdat de haarwortels niet meer regelmatig worden beschadigd en verwijderd.

Uit de pollenanalyse (Brinkmann, 1934) en uit het feit dat andere boomsoorten de concurrentie met de beuk hebben overleefd vóór het ingrijpen van de mens, blijkt dat er een coëxistentie tussen beuken en bijvoorbeeld eiken mogelijk was. Heeft de beuk ergens een zwak punt in zijn cyclus dan geeft dat andere soorten een verjongingskans. Door de relatief korte levensduur van de beuk kan de eik meerdere malen zo'n cyclus overleven en zo de slechts sporadisch voorkomende optimale omstandigheden voor zijn verjonging afwachten (Leibundgut, 1978). De oudste eiken in het Hasbrucher Urwald bleken volgens jaarringtellingen door Erdmann (In: Becker, 1893) 1100 tot 1500 jaar oud. De oudste beuken zijn circa 300 jaar oud (Witzleben, 1976). De bijna zuivere beukenbossen in transect NI 22-25 en HI 00-03 hebben een homogene structuur. De kale opgaande stammen vormen een zogenaamd 'Hallenbestand'. Vooral op de door het grondwater beïnvloede groeiplaatsen wortelt de beuk zeer oppervlakkig, waardoor de windworpgewoetheid en de kans op verdroging in droge jaren sterk toeneemt (Derkman, 1979).

Bij stormen kunnen grote open plekken ontstaan. Door de blootstelling van de volwassen beuken aan het macroklimaat in de randsituaties van open plekken sterven vele bomen af of verminderen in vitaliteit. Zonnebestraling van de kale stam kan schorsbrand veroorzaken en de vrije stand heeft een plotselinge versterkte verdamping tot gevolg. Derkman (1979) toonde aan dat vrijstaande laanbomen droogtegevoeliger zijn dan beuken in een gesloten bos. Een verzwakte of beschadigde beuk ziet in de meeste gevallen geen kans zich te herstellen. Het aftakelingsproces wordt in de hand gewerkt door zwakteparasieten zoals de honingzwam en de wollige beukenstamluis (Ten Cate-Van Elsland, 1977). Op deze wijze kunnen grote opstanden van beuken binnen korte tijd oprollen door windbreuk of ontworteling. Meer lichteisende soorten zouden dan een kans kunnen krijgen zich te vestigen. Hesmer (1930) wees op de invloed van schorsbrand en verdroging van beuken bij het ontstaan van een totale aftakelingsfase in natuurlijke beukenbossen op het zuidelijk Balkanschiereiland. Hij verklaarde

daarmee de schijnbare gelijkjarigheid van deze bossen. We kunnen een soortgelijk verschijnsel waarnemen na de aanleg van brede nieuwe verkeerswegen door beukenbossen. In het Neuenburger en Hasbrucher Urwald komen nog maar weinig oude beukenbossen voor en totale aftakelingsfases zijn nog zeldzaam. Een voorbeeld vinden we in de open plek van transect NI 18-21, waarin een eik en een haagbeuk het totale verval van het beukenbos overleefden. In de zuidoost hoek van het Neuenburger Urwald zijn door het ontstaan van enkele open plekken in het beukenbos jonge boomfases ontstaan met ruwe berken en lijsterbessen. In deze jonge boomfases komen ook jonge eikebomen voor, die volgens Meinrenken (pers. med.) zijn geplant.

Els (*Alnus glutinosa*)

Komt voor op de natste plaatsen zoals in het goudveil-essenbos. Vroeger kwam de els ook voor in het Neuenburger Urwald (tabel 10), maar door de concurrentie van de beuk én door de verdere ontwatering is de els daar verdwenen. In het 'Hudewald' was de els in het voordeel als licht-boomsoort in een open bos, ze wordt door het vee en het wild gemeden (Westhoff, 1976) en verdraagt slechte doorluchting door verdichting en vernatting van de bovengrond goed (Remozov & Pogrebnjak, 1969). Ook in het linden-haagbeukenbos van het bosreservaat van Białowieża verdwijnt de els meer en meer uit het bosbeeld, hetgeen samengaat met het opdringen van schaduwverdragende soorten als linde en haagbeuk (Faliński, 1981). Momenteel is er in het Hasbruch alleen verjonging door vegetatieve vermeerdering via wortelopslag uit de stronk na het afsterven van de hoofdstam. Vyskot (1978) wijst eveneens op de vegetatieve vermeerdering van de elzen in de oobossen van het bosreservaat Súr in de Donauvlakte in Tsjechoslowakije, dat voor 79 % uit deze soort bestaat. We zouden dit een natuurlijke equivalent kunnen noemen van het hakhoutbeheer.

Es (*Fraxinus excelsior*)

Komt voor in open plekken in het goudveil-essenbos in het Hasbrucher Urwald. Volgens Nitzschke (1932) kwamen in 1924 ook jonge essen voor in het Neuenburger Urwald in de erosiegeulen. Scheve essenstammen vertonen sterke reiteratieverschijnselen. De soort volgt het groei-model van Rauh (fig. 34).

Berk (*Betula pendula*)

Komt plaatselijk voor in grotere open plekken, hoofdzakelijk in het beuken-eikenbos. Ze vormt daar samen met de lijsterbes een pionierstadium. De soort volgt het groei-model van Roux (fig. 34).

Lijsterbes (*Sorbus aucuparia*)

Komt hoofdzakelijk voor in het beuken-eikenbos, het gierstgras-beukenbos en het eiken-haagbeukenbos. Volgens Nitzschke (1932) breidde de lijsterbes zich sinds 1917 sterk uit. De soort komt vooral voor in open plekken en kan in een pionierstadium samen met ruwe berk een hoogte tot circa twintig meter en een diameter tot vijftig centimeter bereiken. De toename sinds 1917 hangt wellicht samen met de toename van het aantal open plekken en de afname van het stamtal.

Hulst (*Ilex aquifolium*)

Komt voor in het beuken-eikenbos en het gierstgras-beukenbos en incidenteel ook in andere bostypen. In de genoemde bostypen kan deze wintergroene soort zich lange tijd onder een scherm van beuken handhaven en zich vegetatief voortplanten door uitlopers boven de grond. Bij vrijstelling komt de soort tot bloei en kan doorgroeien tot een boomvorm, tot circa vijftien meter hoogte en een diameter tot 26 cm. De hulstbomen kunnen boomfases vormen, vooral in het beuken-eikenbos, waarin vroeg of laat ruwe berk, lijsterbes of beuken indringen. Bij toenemende hoogte worden de boomvormen van lijsterbes en hulst zeer windworpgewoelig vanwege hun ondiepe beworteling (hoofdstuk 7). Bij strenge vorst loopt de wintergroene hulst risico te bevriezen. Ondanks zijn stekelige bladeren is de hulst niet gevrijwaard van wild- en veevraat, zoals blijkt uit transect 2e niveau N22-25 (fig. 18). Tijdens de periode van intensieve beweiding zal de soort daarom waarschijnlijk zijn teruggedrongen en een minder belangrijke rol hebben gespeeld in de ondergroei. Qua groeimodel komt de hulst overeen met het model van Massart (fig. 34).

Hazelaar (*Corylus avellana*)

Komt weinig voor in de onderzochte bossen. Het meest nog in het gierstgras-beukenbos en het eiken-haagbeukenbos. Malmer (1978) constateerde de sterke teruggang van de hazelaar na beweiding en instelling van een strikt bosreservaat in een loofbos in zuidelijk Zweden. De soort volgt het groeimodel van Champagnat (fig. 34).

Vlier (*Sambucus nigra*)

Komt soms voor in open plekken. De soort volgt het groeimodel van Champagnat (fig. 34).

Eenstijlige meidoorn (*Crataegus monogyna*) en Tweestijlige meidoorn (*C. laevigata*)

Komt met uitzondering van het beuken-eikenbos in alle bostypen voor, vooral in de aftakelingsfases en open plekken. De tweestijlige meidoorn komt het meest in gesloten bos voor. De meidoorns werden niet door het vee gegeten. Men maakte hier gebruik van door jonge eiken samen met meidoornstruikjes in een plantgat te planten (Otto, 1780). De meidoorn nam, evenals de hazelaar, af na het instellen van het strikte reservaat.

Boswilg (*Salix caprea*)

Komt in het Hasbrucher en Neuenburger Urwald sporadisch voor in jonge boomfases met haagbeuken.

Liaanachtige planten

In de onderzochte bossen komt klimop voor, die in alle bostypen in de bomen klimt. Bomen met lichtdoorlatende kronen genieten hierbij de voorkeur. Volgens Nitzschke (1932) had deze soort een stamdiameter tot vijftig centimeter en krom hij tot een hoogte van vijftientwintig meter in eikebomen. Omdat de klimop de eiken dreigde te overgroeien zijn de stammen doorgehakt. Kamperfoelie en bramen zijn liaanachtigen, die speciaal op open plekken groeien.

Exoten

Binnen de reservaten komen enkele exoten voor (hoofdstuk 2).

Gele berk (*Betula lutea*)

Deze soort verjongt zich plaatselijk spontaan. In zijn ecologie lijkt de soort veel op de haagbeuk. Jonge bomen vestigen zich in de schaduw en vormen een tweede boomlaag onder de eiken, evenals de haagbeuken.

Gewone esdoorn (*Acer pseudoplatanus*) en Noorse esdoorn (*A. platanoides*)

Deze soorten verjongen zich spontaan in het bos. Westra (1978) stelt voor soorten die zo ingeburgerd zijn niet langer als exoten te beschouwen.

Amerikaanse eik (*Quercus rubra*) en Europese lariks (*Larix decidua*)

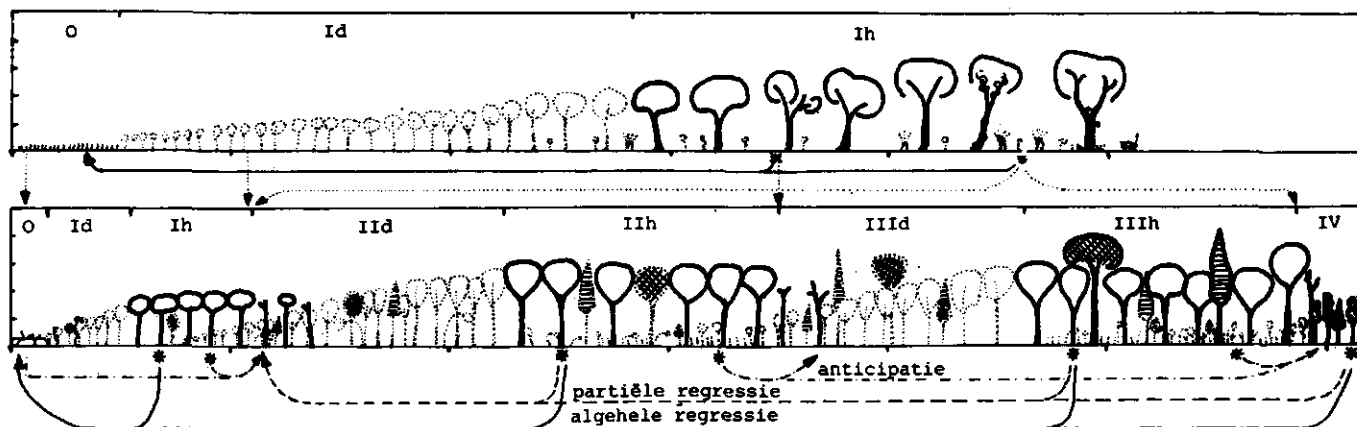
Komen voor als oude geplante bomen maar verjongen zich niet spontaan.

Uit reconstructie van transectdeel N03-06 (fig. 15), blijkt dat het stamtal van de eik vroeger hoger was. Deze constatering wordt bevestigd door Witzleben (1676), Kunze (1779) en Focke (1871). Uit een telling van Otto (1780) blijkt dat het stamtal van de eik nog hoger is geweest dan uit de reconstructie blijkt (tabel 10). Pas in de laatste eeuw is de beuk sterk op de voorgrond getreden. Het totale stamtal van volwassen bomen is sinds 1780, vergeleken met de tellingen in het huidige transect afgenomen, omdat het bos meer open plekken en stakenfases ging bevatten. Heiseke (1980) constateerde in het 'Naturwaldreservat Göhrder Eichen' (Niedersachsen) op grond van een bosinventarisatie uit 1777 eveneens een afname van het totale stamtal (deels door natuurlijke zelfdunning en deels door menselijk ingrijpen) en een toename van het beukenaandeel, terwijl de berken verdwenen). De elzen die in 1780 nog voorkwamen zijn geheel uit het Urwald verdwenen.

6.4 MODEL VOOR DE CYCLISCHE BOSONTWIKKELING (SYLVIGENESE)

In figuur 35 is getracht een model voor de cyclische bosontwikkeling op te stellen van het vroegere 'Hudewald' en van de huidige reservaten. Het onderscheid tussen stadia is gemaakt volgens Knapp (1974).

- De 'Hudewald'-cyclus. De cyclus voor het 'Hudewald' is eenvoudig. Door de horstgewijze aanplant van eiken ontstond een langdurig pionierstadium (I). Het werd kunstmatig in stand gehouden door branden, beweiden, knotten en hernieuwde aanplant van eiken. Resten van dit beeld vinden we in transect HI 05-08 en voor de 'Jagdhütte' in het Neuenburger Urwald. Na het beëindigen van het 'Hudewaldbeheer' groeiden de 'Kopfhainebuchen' door en zij leverden samen met de enkele geplante beuken de aanzet voor het op gang komen van de secundaire successie. Onder de oude eiken vestigde zich een tweede etage beuken en haagbeuken; in figuur 35 een verbinding met stadium III van de huidige cyclus, zoals in transect NI 05-09 en HII 00-10. Door het achterwege blijven van aanplant van eiken, met uitzondering van enkele open plekken in het Neuenburger Urwald,



Figuur 35. Model voor de cyclus van de bosontwikkeling (sylvigeneetische cyclus) in het vroegere beweidde bos en in de huidige bosreservaten. Laatste mede gebaseerd op waarnemingen in het bosreservaat van Białowieza (oostelijk Polen). Het proces van de bosontwikkeling kan worden verdeeld in successiestadia (Knapp, 1974), met ieder een dynamische groeiperiode (jonge fase, dichte fase, stakenfase of jonge boomfase) aangeduid met Id, IId, ect. en een periode met minimale groei (homeostatische periode: boomfase eindigend met aftakelingsfase, Ih, IIh, ect.). Sterren vertegenwoordigen het ontstaan van een open plek door ontwortelingen of stambreuk (met een oude Franse bosbouwkundige term ook 'chablis' genaamd). In grote 'chablis' kan algehele teruggang naar het pionierstadium optreden (getrokken pijlen, regressie). In kleinere 'chablis' treedt gedeeltelijke teruggang (partiële regressie) op naar de eigen dynamische groeiperiode of naar het voorafgaande stadium (onderbroken lijnen). Zijn er genoeg potentiële bomen en is de schade door omgevallen bomen niet te groot dan vindt een vooruitlopen (anticipatie) plaats naar een later successiestadium (streep-punt lijnen). Overgangen van de vroegere cyclus van het beweidde bos naar de huidige cyclus zijn met gestippelde lijnen aangegeven.

Stadium I bestaat uit berk, ratelpopulier, eik en lijsterbes.
 Stadium II bestaat uit beuk, haagbeuk, linde, fijnspar en eik.
 Stadium III bestaat uit eik, fijnspar, linde met daaronder beuk, haagbeuk, fijnspar en linde.
 Stadium IV bestaat uit hultst of taxus.

daalde het stamtal per hectare van deze soort (tabel 10). De oude eiken stierven af en er ontstonden opstanden met alleen beuken, zoals in transect NI 22-25, HI 00-03 en met haagbeuken, zoals in transect HII 13-19. Hiermee zijn we al in stadium II van de sylvigeneetische cyclus van de huidige reservaten beland. Beide cycli hebben vele onderlinge verbanden.

- De huidige bosontwikkelingscyclus. Het model van de huidige cyclus is mede gebaseerd op waarnemingen in het bosreservaat van Białowieza in oostelijk Polen (Derkman & Koop, 1977). Op grond van de kartering van het structuurmozaïek en de transecten in het Hasbrucher en Neuenburger Urwald en in het reservaat van Białowieza, de reconstructies van delen uit de transecten en door een integratie met de gegevens van het vegetatiekundig onderzoek kon de temporele samenhang van de stadia en fases worden gereconstrueerd.

De cyclus begint met een kruidenstadium (0) dat 10 tot 15 % van het mozaïek inneemt (tabel 9) met veel kruiden en lage liaanachtige planten zoals bramen en kamperfoelie, die vooral in grote open plekken de verjonging van bomen geruime tijd kunnen belemmeren (vergelijk Budowski, 1961; Fanta, 1981).

In de grootste open plekken waar het bosmicroklimaat ernstig is verstoord en waar de voorverjonging van schaduwverdragende soorten door de val van boomkronen is vernietigd, vestigen zich pioniersoorten (stadium I), zoals ruwe berk, lijsterbes, gewone vlier, bergvlier (*Samolus racemosa*), boswilg (*Salix caprea*), zomereik, Noorse esdoorn (*Acer platanoides*), ratelpopulier (*Populus tremula*) en grove den (*Pinus sylvestris*). De laatste vier soorten komen niet in het Neuenburger Urwald voor, maar wel in Białowieza. Pintarić (1978) vond in het Purucica-oer-

woud in Joegoslavië in pionierstadia dezelfde soorten. In stadium I spelen liaanachtigen vaak nog een grote rol. De zomereik loopt in eerste instantie een achterstand op bij de overige snel groeiende soorten. Na verloop van tijd, bij de aftakeling van stadium I heeft de eik een voor-sprong op de dan pas kiemende schaduwverdragende soorten van stadium II. Possemiers & De Lust (1978) illustreerden door jaarringanalyse van een spontaan na brand opgeslagen bos in België een soortgelijke vestigingsstrategie van de zomereik. Eerst na de aftakeling van de gelijktijdig gekiemde grove dennen en berken komen de eiken tot dominantie. Opvallend was de geringe sterfte onder de eiken in vergelijking tot de berken en grove dennen. Oliver (1975) en Oliver & Stephens (1977) constateerden in een bosreconstructie met behulp van een jaarringanalyse een vergelijkbaar vestigingsgedrag van de Amerikaanse eik ten opzichte van rode esdoorn en gele berk in Central New England.

De vestiging van eiken is afhankelijk van pionierstadia of wellicht zelfs van herhaalde pionierstadia. In pionierstadia in cultuurbossen in Nederland, België en Noord-Duitsland komen vaak eiken voor onder een scherm van grove dennen. De kans op blijvende vestiging van de eiken is het grootst in de armste en rijkste bostypen. In de intermediaire typen zijn wel eikekiemplanten aanwezig, maar ze handhaven zich zelden. Dit hangt samen met de concurrentie van beuken en bramen die bij geringe lichting optreden (Koop, 1979).

In het beuken-eikenbos met grote open plekken worden pionierstadia (I) het meest aangetroffen (tabel 9). In het gierstgras-beukenbos en het eiken-haagbeukenbos is het stadium I, met lijsterbes en vliersoorten, althans in het Neuenbur-

ger en Hasbrucher Urwald slechts sporadisch optimaal ontwikkeld. Het wordt snel overgroeid door soorten uit stadium II. In Białowieza komen ook in het linden-haagbeukenbos (*Tilio-Carpinetum*) oude pionierstadia voor van ratelpopulieren en ruwe berken, die ondergroeid zijn met jonge winterlinden, haagbeuken en fijnsparren (Derkman & Koop, 1977) (fig. 31).

Het optreden van pionierstadia is gebonden aan een minimum afmeting van de open plek. Bastiaens et al. (1980) toonden in cultuurbossen aan dat bij een diameter van de verjongingsvlakte groter dan twee tot drie maal de boomhoogte het microklimaat duidelijk van het bosmicroklimaat ging afwijken door de toenemende blootstelling aan het macroklimaat. De vorm en oriëntatie van de open plek zijn van groot belang in verband met de inwerking van wind en zon op het microklimaat. Vooral in het eiken-haagbeukenbos met kleine vaak langwerpige open plekken speelt dit een grote rol. De openheid van het omringende bos is in dit verband eveneens bepalend. Een open plek met een diameter van minder dan twee tot drie maal de boomhoogte is in een pionierstadium met een ijl en lichtdoorlatend kronendak al voldoende voor het zich opnieuw vestigen van pioniersoorten. Een geringe lichting is voldoende voor de vestiging van soorten uit een later stadium.

Het is opvallend dat zelfs op vrij grote open plekken in een natuurlijk bos nog geen terugval naar een pionierstadium plaatsvindt. Dit hangt samen met de bedekking van de bodem met dood hout, groen blijvende kronen van omgevallen bomen en dichte kruidvegetaties. Het microklimaat wordt daardoor gebufferd en de vóór het ontstaan van de open plek verjongde soorten van een later successiestadium kunnen zich handhaven. Spurr (1956) constateerde op grote stormvlakten na de orkaan van 1938 in Central New England waar het hout niet was geruimd, eenzelfde gedrag van climaxsoorten als beuk (*Fagus grandifolia*) en hemlockspar (*Tsuga canadensis*). Ook Fanta (1981) vond in dichte adelaarsvarenvegetatie in open plekken op de Veluwe alleen verjonging van beuken.

In de reservaten spelen in stadium II haagbeuk en beuk een belangrijke rol. In stadium II doorgroeien de langlevende, lichteisende boomsoorten zomereik en Noorse esdoorn de boomlaag van de schaduwverdragende boomsoorten, mede omdat ze in stadium I een voorsprong hebben opgebouwd. In stadium III verjongen zich dezelfde schaduwverdragende boomsoorten van stadium II, maar nu kleinschaliger en mozaïekachtig (Korpel, 1967). Ze vormen een ongelijkjarige en onregelmatige tweede etage onder de overlevende woudreuzen als zomereik, fijnspar en winterlinde (Leibundgut, 1978). Om de levenscyclus van zomereik en fijnspar te kunnen volgen zijn deze soorten gearceerd. Bij het afsterven van de oude eiken kan het bos lange tijd over grote oppervlaktes zonder eikenaaandeel zijn. Het toevalskarakter van de vestiging van eikekiemplanten is hierboven al besproken. Het geringe aandeel jonge eiken kan worden verklaard door het relatief snel doorgroeien in de hoogste boomlagen in verhouding tot de lange perioden van vele eeuwen dat een eik zich daar handhaaft. Als er in een periode van 500 jaar per hectare een paar honderd eiken tot dominantie kunnen komen is dat voldoende om het eikenaaandeel te handhaven (Leibundgut, 1978). In dezelfde periode moet de tweede etage zich meerdere keren verjongen. In de huidige situatie in Neuenburg en Hasbruch

vervullen de geplante eiken meestal de rol van overstaander. De spontane secundaire successie is pas 100 jaar op gang, daarom is het aandeel dichte fases en jonge boomfases van beuken zonder eiken erg groot (stadium IIId). Pas bij het ontstaan van grotere open plekken in oude beukenopstanden zal de eik weer verjongingskansen krijgen, voorzover de onnatuurlijk hoge wildstand dit niet belet. Voordat dan stadium III bereikt zal zijn met een natuurlijk, niet geplant eikenaaandeel zullen nog vele eeuwen verstrijken. Samen nemen stadium II en III 70 à 80 % van het mozaïek in.

Strikt genomen is de hultsboomfase, die zich voordoet bij aftakeling van stadium II of III bij weinig schade door omvallende bomen, het eindstadium. De hult heeft vele kenmerken van een climaxsoort. De soort is altijd groen en kan profiteren van het weinige licht dat doordringt onder een scherm van zelfs beuken. In open plekken vermeerderd de hult zich generatief en onder een boomfase handhaaft ze zich door zich vegetatief te vermeerderen. Bij vrijstelling lopen de lage struiken snel opnieuw uit en vormen bomen. De bomen kunnen zeer oud worden, tot 300 jaar (Hegi, 1965). Budowski (1961) stelde in de tropen vast dat climaxsoorten worden gekenmerkt door dikke bladeren met een donkere kleur en door hout met een zeer grote hardheid. Ook merkte hij op dat sommige climaxstadia worden gedomineerd door één soort, deze stadia zijn dan lager en soortenarmer dan de voorafgaande stadia. De hult vertoont grote overeenkomst met dit beeld uit de tropen. Beuken en hult, beide soorten van latere successiestadia, zijn door de beweiding lange tijd onderdrukt (Meinrenken, pers. med.) en hebben zich eerst na beëindiging daarvan opnieuw uitgebreid. De hultsboomfase komt het meest voor in het beuken-eikenbos, zoals in transect NII 42-43 (tabel 9). De boomfase is erg onstabiel in verband met de verstgevoeligheid bij blootstelling aan het macroklimaat, wat nog wordt versterkt doordat de lagere hultsopstanden vorstgaten vormen temidden van de hogere boomfases van andere boomsoorten. Door de ondiepe beworteling is hult bovendien erg windworpg gevoelig. Bij aftakeling treedt algehele of partiële regressie op. Maar nooit verjongt de hult onder eigen scherm. In de rijkere bostypen treedt de hultsboomfase minder op door de grotere concurrentiekracht van de overige soorten, die in de stakenfase de hult al weer overgroeien en weer doemen tot onderstandigheid.

Géhu (1975) beschrijft in het New Forest in Engeland in open plekken een stadium bestaande uit hult en taxus, het *Frangulo-Ilicetum aquifolii*. Hij beschouwt dit stadium als een degradatiestadium van het eiken-beukenbos. Ook in Normandië en Bretagne komen eiken-beukenbossen voor die zeer rijk zijn aan hult en taxus en andere altijd groene struiken en die met *Ilici-Fagetum* en *Rusco-Fagetum* worden aangeduid (Durin et al., 1967). Ondanks het ontbreken van enkele zuidelijke soorten is de verwantschap met het hultstrijke beuken-eikenbos van Neuenburg en Hasbruch groot.

De taxus die zowel in het Neuenburger en Hasbrucher Urwald als in het bosreservaat van Białowieza is uitgestorven, vertoont in het taxusreservaat Leona Wyczółkowskiego in de puszcza Tucholski in het noordwesten van Polen een soortgelijk gedrag als dat van de hult. De groeiplaats komt overeen met die van het eiken-haagbeukenbos in Neuenburg en Hasbruch. De verjonging onder eigen scherm ontbreekt en na zich

lange tijd onderstandig te handhaven groeit de altijd groene struik door tot een hoogte van circa zeventien meter (eigen waarneming). Watt (1926) beschrijft de taxusbossen van de South Downs in Engeland in samenhang met beukenbossen en concludeert dat het taxusstadium als eindstadium naast het beukeneindstadium moet worden gezien. Het hout is evenals dat van de hultst zeer hard en duurzaam. In de middeleeuwen was het taxushout zeer begeerd, onder andere voor de produktie van bogen. De overexploitatie van de taxus leidde tot het bijna volledige uitsterven van de soort (Muhle, 1979). Ook de hultst werd ten behoeve van het harde hout voor tandwielen en tanden in eggen en harken geëxploiteerd. Zowel hultst als taxus worden graag door vee en wild gevreten. In beweidde bossen bestreed men de taxus vanwege zijn giftigheid voor paarden. Omdat taxus in Neuenburg, Hasbruch en Białowieża ontbreekt, is stadium IV in het eiken-haagbeukenbos en het linden-haagbeukenbos zeldzaam (tabel 9).

Tot slot nog iets over de enigszins afwijken- de bosontwikkeling in het goudveel-essenbos. Door het optreden van een dichte kruidenvegetatie in de open plekken met veel ruigtkruiden, kan de verjonging van bomen lange tijd achterwege blijven. Het aandeel van de kale fase kan daarom erg hoog zijn, evenals in de beekbegeleidende bossen (Circaeo-Alnion) in Białowieża (Derkman & Koop, 1977). Verjonging van haagbeuken en beuken komt vooral op de verhogingen in het microreliëf voor. De beuk is erg windworpgewoelig door ondiepe beworteling vanwege de hoge grondwaterstand.

De huidige wildstand in beide reservaten van ruim vijftien reeën per honderd hectare is vrij hoog. Vroeger was de stand nog aanzienlijk hoger, namelijk veertig tot vijftig per honderd hectare (Wegehage, 1930). De invloed van de wildstand op de vegetatie is moeilijk te bepalen. Schmidt (1978) stelde na vijfjarige observatie op wel en niet ingerasterde permanente kwadraten bij een hoge reeëstand een toename van het aantal soorten én een toename van de bedekking van de kruidlaag vast in West-Duitsland. Het aandeel houtige gewassen in de struiken en kruidlaag, zoals kiemplanten en jonge boompjes nam echter af. Wolf & Henrichfreise (1977) constateerden in ingerasterde proefvlakken in de 'Naturwaldreservate' in Nordrhein-Westfalen een hoog aantal eikezaailingen, daarbuiten ontbraken ze bijna geheel. De weinige jonge eiken die in het Neuenburger en Hasbrucher Urwald zijn gevonden, zijn door het steeds afvreten van de jaarscheut en door het vegen van het wild sterk aangetast. Ook andere boomsoorten worden hierdoor aangetast, maar vooral soorten die het van sporadisch voorkomende verjongingskansen moeten hebben lijden er extra onder.

De invloed van de begrazing door een hoge wildstand is vergelijkbaar met de invloed van de vroegere beweiding. Door de intensieve begrazing werden vooral de oudere successiestadia zoals het hultst- en taxusstadium (IV) en het beuken- en haagbeukenstadium (II en III) het sterkst aangetast. De begeleidende beheersmaatregelen bij de veeweide, zoals branden en knotten versterkten de aantasting zodat deze stadia geheel uit het mozaïek verdwenen (fig. 35). Een periode met zeer hoge wilddichtheden aan het eind van de 19e eeuw in het bos van Białowieża veroorzaakte een discontinuïteit in de natuurlijke verjonging. Ook nu ontbreken er enkele leeftijdsklas-

sen (Derkman & Koop, 1977). Door zeer intensieve begrazing kan, met name op de voedselarmste groeiplaatsen, ook nog het pionierstadium afvallen. Er blijft dan een kale fase over met heidesoorten. Mayer (1975) stelt bij een onderzoek in bosreservaten in de Alpen dat de generatiewisseling in de ecologische evenwichtstoestand en bij een natuurlijke bosstructuur met een zeer gering aantal overlevende zaailingen wordt verwezenlijkt. De natuurlijke wildstand schaadt dit proces niet. Bij onnatuurlijk hoge wildstanden ten behoeve van jacht of recreatie is actieve bescherming van bossen die men in natuurlijke staat wil houden of terug wil brengen, tegen de invloeden van het wild nodig. Reductie van het wild of inrastering van de reservaten zou een oplossing zijn.

6.5 THEORETISCHE ACHTERGROND

Patroon en proces in een ecosysteem zijn de resultanten van het samenspel van atmosfeer, hydrosfeer, lithosfeer en biosfeer (Both & Van Wirdum, 1979). Daarbij is de atmosfeer dominant over de hydrosfeer, de hydrosfeer over de lithosfeer etc. Een onstabiel of dynamisch klimaat (atmosfeer) met vele onvoorspelbare variabelen legt een grote 'stress' op de ontwikkeling van het ecosysteem (May, 1974). Alle hulpbronnen moeten worden aangewend om de onregelmatigheid naar tijd en plaats te overbruggen. Er is voortdurend sprake van een ontwikkeling (successie) naar rijpheid (Margalef, 1974) en een terugvallen (regressie) naar minder rijpheid als gevolg van aantasting door de omgeving. Naarmate het klimaat onstabiel is, weegt de regressie zwaarder. Systemen in een onstabiel klimaat vertonen daarom een simpele bouw of een geringe rijpheid. Er heeft een voortdurende bouw plaats met relatief hoog energiegebruik ten opzichte van de voortgebrachte biomassa (Margalef, 1974). Zij zijn wat hun handhaving van de status quo betreft robuust en weinig kwetsbaar maar worden gekenmerkt door een hoge graad van interne dynamiek.

In een stabielere gematigd klimaat kunnen hulpbronnen adequater worden gebruikt. Met eenzelfde energieaanbod kan meer biomassa worden geproduceerd. Er behoeven slechts kleine onregelmatigheden in plaats en tijd te worden overbrugd. Omdat regressie als gevolg van aantasting door de omgeving minder frequent en ingrijpend is kan meer energie worden besteed aan ontwikkeling naar meer rijpheid (successie). De bouw van een rijp systeem is complexer bij de gratie van een stabielere omgeving. De inwendige dynamiek is geringer, het geheel is kwetsbaarder bij verstoring. Een hoge mate van dynamiek of onstabieliteit in de hydrosfeer (bijv. overstromingen) en de lithosfeer (bijv. aardverschuivingen) bewerkstelligen eveneens een sterkere regressie, hetgeen leidt tot minder rijpe systemen. Daarbij zijn bossen gebonden aan een omgeving met een minimaal vereiste stabiliteit. Te hoge dynamiek leidt tot boomloze vegetaties (bijv. kwelders, buitenduinen, toendra's en woestijnen). Gedooft een groeiplaats een bosvegetatie dan is dit tevens de vegetatievorm met de bij dat klimaat en die bodem en waterhuishouding hoogst realiseerbare stabiliteit (constantie). De uitwendige dynamiek wordt door een bos optimaal gedempt.

Onder extreme klimaatomstandigheden zoals in noordelijk Zweden worden alle mogelijkheden van de groeiplaats gebruikt in de voortdurende strijd tegen de externe dynamiek. Verschillen in

bodemvruchtbaarheid komen niet tot uiting in meer of minder rijpe boscossystemen (Sarvas, 1959). In de gematigde luchtstroken van West-Europa kan het surplus aan mogelijkheden van de groeiplaats, dat niet strikt noodzakelijk is ter handhaving van het bos, gebruikt worden voor groei (successie) naar een rijper systeem. Verschillen in bodemvruchtbaarheid en vochtvoorziening leiden ertoe dat naast elkaar ook binnen één klimaatgebied verschillen in rijpheid ontstaan. Een bos op rijke bodem en met een goede vochtvoorziening kan meer weerstand bieden aan eenzelfde 'stress' door het klimaat dan een bos op arme bodem met slechte vochtvoorziening.

De verschillen in rijpheid gaan samen met verschillen in interne dynamiek. Onafhankelijk van de rijpheid en de interne dynamiek zijn zowel een ecosysteem in een dynamische omgeving als in een stabiele omgeving over een zekere oppervlakte onveranderlijk in hun verschijningsvorm. Beide uitersten kunnen derhalve worden beschreven in termen van een 'steady state'. Er moet daarom worden gewezen op het misverstand dat een 'steady state' een statische toestand zou zijn met geringe interne dynamiek (Odum, 1971). Het laagst bereikbare niveau van interne dynamiek binnen een 'steady state' hangt af van het niveau van de uitwendige dynamiek en de beschikbare hulpbronnen (bodem en vochtvoorziening) om de uitwendige dynamiek te dempen (Margalef, 1974).

De inwendige dynamiek van het bos verandert met het klimaat en de bodem. Samenvattend kan gesteld worden dat in de onderzochte bossen het voedselarmste bostype samengaat met een groot-schalig verjongingsmozaïek en een geringe verticale gestructureerdheid. Het voedselrijkste type bezit daarentegen het kleinschaligste verjongingsmozaïek en de hoogste verticale gestructureerdheid. De mogelijke oorzaken van dit verband zijn:

- Een betere groeiplaats verhoogt de vitaliteit en levensduur van een boom. De bomen van een min of meer gelijkvormige of zelfs gelijkjarige opstand sterven niet alle tegelijkertijd. De kleinschalige plenterfase of aftakelingsfase duurt daarom langer en neemt een grotere totale oppervlakte in dan op extremere groeiplaatsen. De mogelijkheid tot fragmentatie en het vormen van ruw kronendak neemt toe.

- Een betere groeiplaats verhoogt het schaduwverdragend vermogen van een boomsoort (Vanselow, 1940). Daarmee is de kans dat jonge bomen kleine open plekken met maar weinig licht kunnen opvullen groter. Pionierstadia met lichtdoorlatende kronen hebben een opstandsklimaat dat meer lijkt op dat van het vrije veld (Ellenberg, 1978). Dit verhoogt eveneens de kans op het opvullen van kleine open plekken of zelfs van het vormen van een tweede boomlaag, een zogenaamd 'übergangswald' (Leibundgut, 1978). Dit schaduwverdragend vermogen vergroot de mogelijkheid een ruw kronendak te handhaven.

- De consistentie van de bodem speelt een grote rol bij de verankering van de boom door zijn wortels. Oppervlakkige beworteling, veroorzaakt door hoge grondwaterstanden of ondoordringbare lagen verminderen de resistentie tegen windworp.
- Met de verandering van de aerodynamische ruwheid van het kronendak veranderen ook de boomvormen, hetgeen belangrijke fysiologische en ecologische gevolgen met zich meebrengt. De variatie in slankheidsgraad en de gemiddelde slankheidsgraad (hoogte-diameter verhouding) nemen bij een ruw kronendak toe (Brünig, 1978). De slankheidsgraden nemen van lagere naar hogere

bomen af, omdat naar gelang een boom meer aan de wind is blootgesteld en meer heen en weer zwiept, het cambium reageert met extra diktegroei (Jacobs, 1956; Larson, 1965; Bosman, 1979). Tegelijkertijd nemen de kroondorsneden toe, maar dusdanig dat de stormvastheid toeneemt. Bij een minder ruw kronendak is de variatie in slankheidsgraden geringer. De windkracht kan bij een constante inwerking zonder stoten een normale boom niet ontwortelen of afbreken. In een storm treden echter windstoten op. Als een zwiepende boom op het moment van de grootste uitslag een extra windstoot te verduren krijgt, kan de boom vallen (Bosman, 1979). Doordat een ruw kronendak een grotere variatie in slankheidsgraad bezit en een grotere ongelijkheid in eigen frequenties van de zwiepende stammen, zullen bij een windstoot slechts enkele bomen tegelijkertijd worden aangeslagen. Zij dempen de windstoten voor de andere bomen. Zodoende treden er weliswaar regelmatig windworpen op, maar steeds van individuele bomen. Door deze in plaats en tijd gespreide windworpen kan het ruwe kronendak in takt blijven. Bij een eenvormiger kronendak zijn er minder verschillen in slankheidsgraad en eigen frequenties van de bomen. Meerdere bomen worden bij een windstoot aangeslagen en de kans dat er maar één omvalt is gering. De individuele bomen zijn daardoor beschermd, maar het risico dat meerdere bomen bij snel afnemende vitaliteit op hogere leeftijd gelijktijdig omvallen is groter. Dit leidt tot een grofkorreliger verjongingspatroon, waarin met langere tussenpozen meerdere bomen gelijktijdig worden geveld.

Doordat in het eiken-haagbeukenbos vrij regelmatig steeds individuele windworpen plaatsvinden, wordt het bosmicroklimaat zelden ingrijpend verstoord. De regelmaat in de tijd leidt tot een fijnkorreligheid van het patroon en tot een hoge diversiteit (aantal soorten per oppervlakte-eenheid) zoals blijkt uit tabel 13 (p. 90). Brünig (1978) vond in rijk gestructureerde tropische bossen met een ruw kronendak een hogere diversiteitswaarde voor de boomsoorten. Bossen met een minder ruw kronendak op extremere groeiplaatsen zijn daarentegen minder divers. In het beuken-eikenbos treden onregelmatig grote open plekken op. Dit leidt tot veel verandering van microklimaat in de tijd en een lagere diversiteit. Bovengenoemde correlatie past in de relatietheorie van Van Leeuwen (1966, 1965) en Margalef (1974). Afwisseling of variatie in de tijd gaat samen met ruimtelijke eentonigheid en omgekeerd gaat ruimtelijke variatie gepaard met nivellering in de tijd. Van de Maarel (in: Prusinkiewicz, 1970) wees reeds op de mogelijke verklaring van de hogere diversiteit van de voedselrijkere bostypen (van oligotroof tot mesotroof) door verschillen in inwendige dynamiek. Natuurlijk kunnen meer veranderingen in hydro-sfeer of lithosfeer ook direct bijdragen tot een afnemende diversiteit.

Extrapolatie van de relatie tussen schaal van de verjonging en de groeiplaatseigenschappen naar nog armere groeiplaatsen, waar de verjongingsprocessen nog grootschaliger zouden verlopen, is niet zondermeer verantwoord. Op de armste groeiplaatsen van het beuken-eikenbos neemt het aantal en de gemiddelde omvang van de open plekken in het beuken-stadium toe. In grote open plekken wordt door het extreme microklimaat de verjonging van beuken bemoeilijkt en vestigen zich steeds meer lichteisende boomsoorten. Anderzijds blijft de verjonging van beuken door

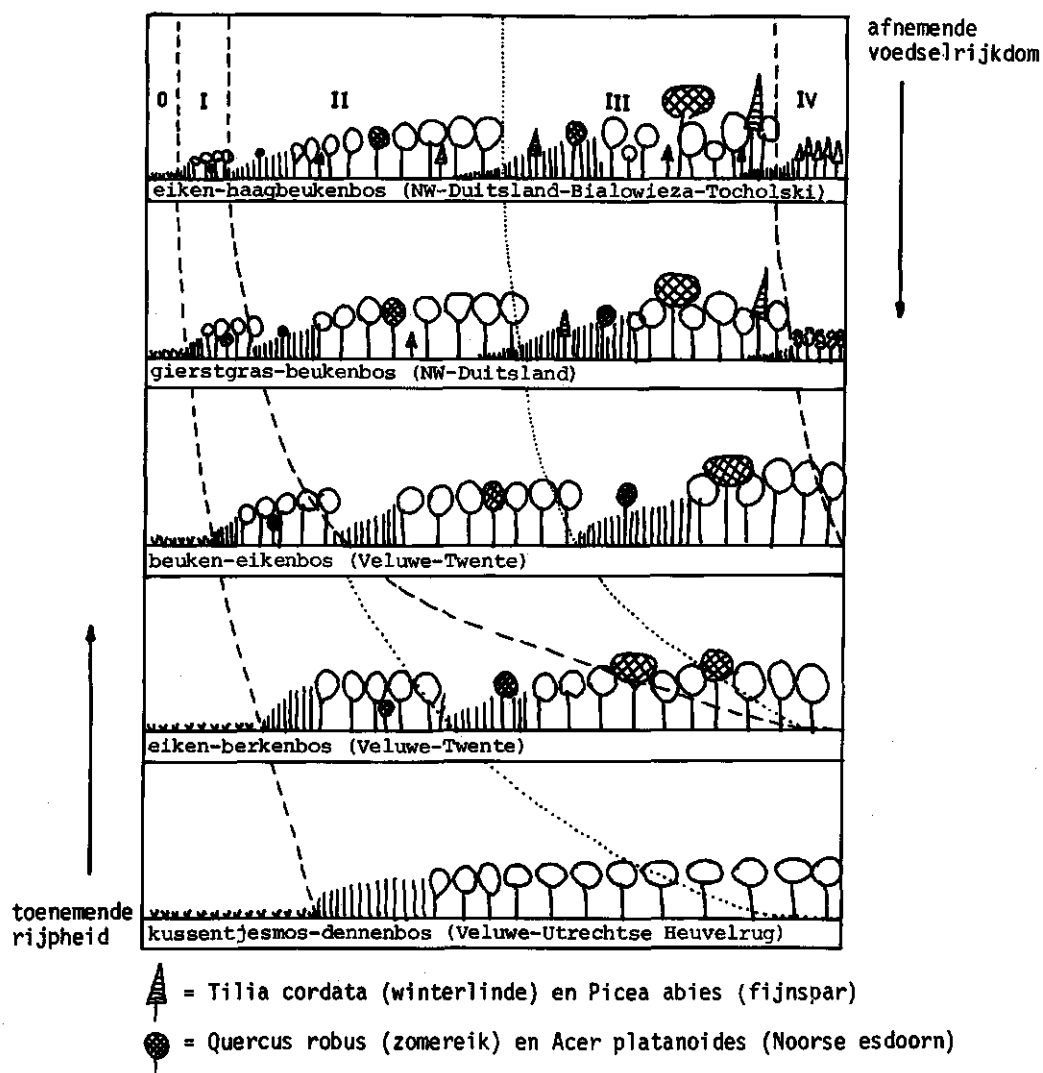
het afnemende schaduwverdragende vermogen steeds meer beperkt tot de relatief lichtdoorlatende pionierstadia. Het totaal aandeel pionierstadia neemt daardoor toe (tabel 9). De relatie tussen schaal en groeiplaatseigenschappen, die voor het beukenstadium is aangetoond, gaat niet zonder meer op voor verjongingsprocessen in pionierstadia.

Leibundgut (1978) en Van Miegroet (1980) stellen dat pionierstadia via tijdelijke kleinschalige plenterfases oplossen. Let wel, door de tussenschakeling van meer pionierstadia neemt de gemiddelde grootte van alle open plekken af.

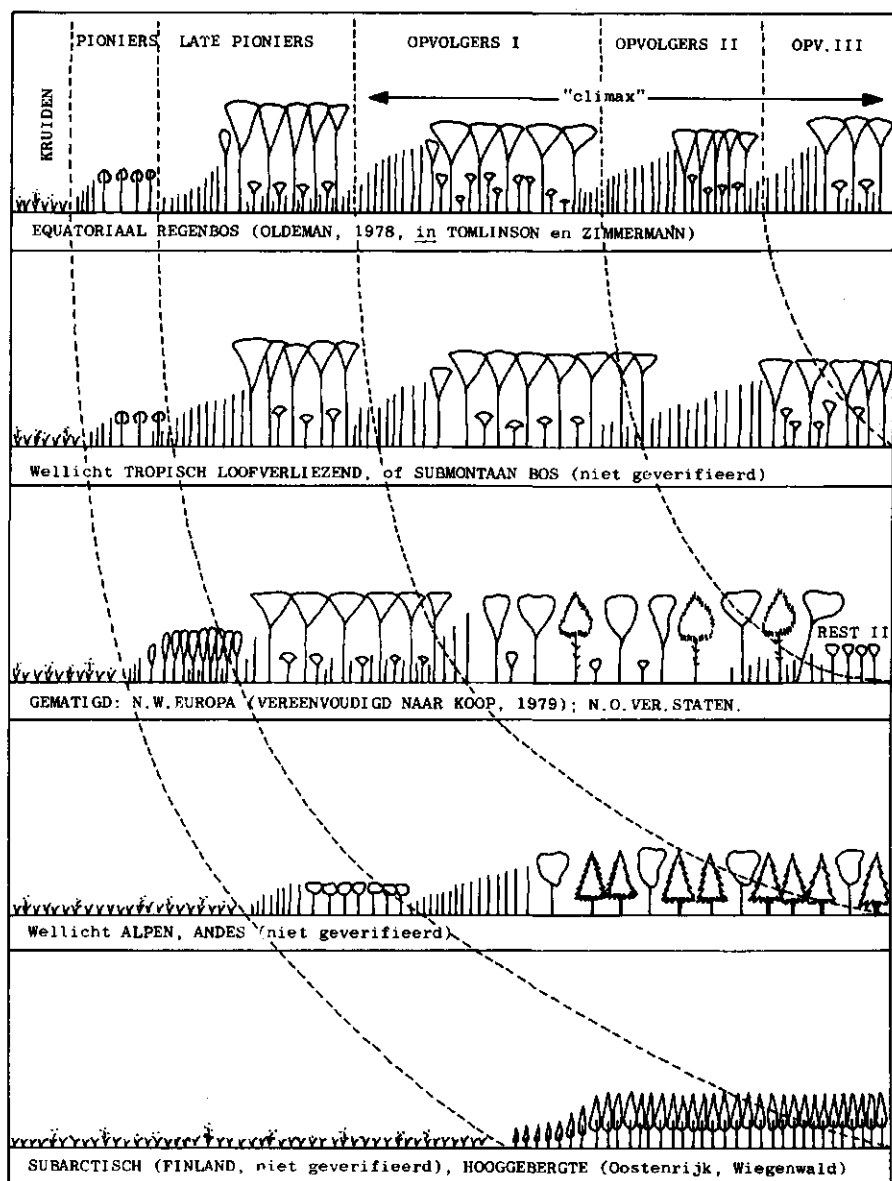
Op nog armere bodems gaat het terugvallen naar het eigen eerste successiestadium, ook wel regressie genoemd, bijna even zwaar wegen als de progressieve successie naar een later stadium. Er ontstaat een successiemosaïek dat steeds ar-

mer aan latere stadia wordt. Pionierstadia met eik, berk of grove den gaan steeds meer overheersen. Op een dergelijke extreme groeiplaats valt er als het ware een successiestadium van de cyclus af, (fig. 36) of het stadium wordt zo zeldzaam, slechts één enkele kromme beuk, dat de naamgeving van het bostype op het overheersende eiken-berkenstadium zinvoller is. Horn (1975) beschrijft dat ook op droge groeiplaatsen in de staat New York het beukenstadium van de successiereeks afvalt. Oldeman (1980) beschrijft een soortgelijk verschijnsel onder invloed van het in grote lijnen extremer wordende macroklimaat vanaf de tropen naar de boreale streken (fig. 37).

De op de armste en droogste groeiplaatsen overblijvende, bijna permanente pionierstadia bestaan uit soorten als berken, ratelpopulieren



Figuur 36. Ruimtelijke verdeling van groeifasen en successiestadia binnen de bosmozaïeken van vijf bos-typen in een gradiënt van voedselrijk naar voedselarm binnen één klimaatgebied. Sterk vereenvoudigd kwalitatief schema gereconstrueerd aan bossen van Bialowieza, Neuenburger en Hasbrucher Urwald en spontane bosontwikkeling in Nederlandse bossen. Gestippelde lijnen geven een tweedeling aan binnen één successiestadium met dezelfde soortensamenstelling in een andere ruimtelijke rangschikking (fig. 35). Stadium 0 bestaat uit kruiden, liaanachtigen of grassen en kan lange tijd open blijven. Stadium I bestaat uit berk, lijsterbes, ratelpopulier, vlier, grove den en onderstandige eik (schuin geblokt gearceerd). Stadium II bestaat uit beuk en haagbeuk, linde, fijnspar en eik. Stadium III idem, maar met bovenstandige eik, fijnspar en linde (laatste twee horizontaal gearceerd) en een kleinschalig verjongingsmozaïek van de overige soorten. Stadium IV bestaat uit taxus en hulst. In het eiken-berkenbos is eveneens een tweedeling in stadium I aangebracht, waarbij eiken eerst onderstandig en vervolgens bovenstandig voorkomen (vergelijk de tweedeling in stadium II en stadium III).



Figuur 37. Ruimtelijke verdeling van groeifases en successiestadia binnen bosmozaïeken van verschillende klimaatzones. Kwalitatief sterk vereenvoudigd schema naar Oldeman (1980).

en grove dennen, alle met lichtdoorlatende kronen. Dit geeft deze soorten de gelegenheid zich onder eigen scherm of in kleine verjongingseenheden te verjongen, zoals dat hierboven in verband met het ontstaan van pioniersstadia is aangeduid. Op zeer voedselarme groeiplaatsen, zoals in uitgestoven laagten in stuifzandgebieden, vertonen spontane dennenbossen (*Empetro-Pinetum* en *Leucobryo-Pinetum*) wederom een kleinschalig verjongingsmozaïek met open plekken van één tot tweemaal de boomhoogte (Huse, 1965, Koop, in voorbereiding). De invloed van branden speelt in deze typen onder natuurlijke omstandigheden wellicht een grotere rol, hetgeen de grootschaligheid bevordert (Sarvas, 1959). Zoals in het mozaïek van de voedselrijkere typen als eikenhaagbeukenbos en gierstgras-beukenbos pioniersstadia zeldzaam zijn (tabel 9), zo zijn de latere stadia een zeldzaamheid in de armste bos-typen.

Een belangrijke bouwsteen bij de modelvorming is de kleinste oppervlakte waarbinnen alle representatieve stadia en fases van de bosontwik-

keling door zelfregulatie van het bos vertegenwoordigd blijven. Deze oppervlakte is het minimum structuurareaal. Het temporele aspect van het minimum structuurareaal is moeilijk te beoordelen. Gedurende de leeftijd van de oudste deelnemende soorten, in dit geval eiken met een leeftijd van driehonderd tot duizend jaar of beuken van 300 jaar behoren alle aspecten voortdurend aanwezig te zijn. Het is echter de vraag of factoren als macroklimaat in dergelijke perioden niet veranderen. Bovendien is de periode van spontane ontwikkeling in de onderzochte bossen nog veel korter.

Het minimum structuurareaal is de kleinste oppervlakte van het mozaïek, waarbij er nog sprake is van een voortdurende en ononderbroken 'steady state' (Connell & Sloner, 1977; Van Miegroet, 1980). De grootte van het minimum structuurareaal is afhankelijk van de mate van interne dynamiek, dus van de factoren bodem, vochtvoorziening en klimaat. De soortenrijkdom van de flora kan het minimum structuurareaal eveneens beïnvloeden, bijvoorbeeld door een grotere

nichedifferentiatie in zeer oude door de ijs-tijden onaangetaste bossen in de tropen (Oldeman, 1980). Door de toegevoegde dynamiek van het onregelmatig optreden van orkanen, droge perioden met een onvoorspelbaar risico van branden zoals in de noord-oostelijke Verenigde Staten (Kozlowski & Ahlgren, 1974) of van het onregelmatig optreden van aardverschuivingen, zoals in de Andes in Chili (Velben, 1980) wordt het minimum structuurareaal zeer groot. Het begrip wordt dan zelfs hypothetisch.

In het Neuenburger en Hasbrucher Urwald is de oppervlakte van ieder bostype te klein om aan de eisen van het minimum structuurareaal te kunnen voldoen. Het is erg onwaarschijnlijk dat alle facetten van bosontwikkeling binnen een dergelijke oppervlakte tegelijkertijd aanwezig kunnen zijn. Het meest volledig zijn alle stadia en fases vertegenwoordigd in het gierstgras-beukenbos. De gesommeerde oppervlakte van dit bostype in beide bosreservaten bedraagt circa twintig hectare. De pionierstadia met berken en de verjonging van eiken ontbreekt nog. Voor dit bostype is meer dan twintig hectare vereist. Grotere bosreservaten met een spontane ontwikkeling ontbreken in het noordwesten van Europa. Voor een schatting van het minimum structuurareaal is men daarom aangewezen op waarnemingen in het Neuenburger en Hasbrucher Urwald, die in feite kleiner zijn dan het minimum structuurareaal.

De diameters van de verjongingseenheden in de drie bostypen eiken-haagbeukenbos, gierstgras-beukenbos en beuken-eikenbos verhouden zich ongeveer als 2:3:4.

De oppervlakte van de minimum structuurarealen van deze bostypen zouden zich verhouden als de oppervlakten of de kwadraten van de diameters van de verjongingseenheden, namelijk als 4:9:16. Daarbij is gemakshalve verondersteld dat de bosontwikkelingscyclus van de bostypen onderling niet verschilt noch in tijdsduur, noch in opeenvolging der stadia. Pionierstadia in het eiken-haagbeukenbos zijn echter relatief zeldzamer dan in het beuken-eikenbos, vanwege het geringere aantal grote open plekken (tabel 9). Door het benaderde minimum structuurareaal van het intermediaire gierstgras-beukenbos als uitgangswaarde te nemen om daaruit de arealen voor de andere typen te extrapoleren, kan deze fout geminimaliseerd worden. Op grond van de waarnemingen moet voor het eiken-haagbeukenbos, het gierstgras-beukenbos en het beuken-eikenbos gedacht worden aan oppervlakten van minimaal respectievelijk 10, 25 en 40 ha.

Niemann (1968) komt op grond van literatuurgegevens over de oerwouden in midden Europa tot een gemiddelde oppervlakte van de verjongingseenheden van 0,3 tot 0,5 hectare. Hij neemt deze oppervlakte vier keer en voegt een bufferzone van één à twee maal de boomhoogte toe. Zo stelt hij de minimaal vereiste oppervlakte voor een strikt bosreservaat op vijf hectare. Het is onvoldoende de oppervlakten waarbinnen zich een fase of stadium van de bosontwikkelingscyclus zou kunnen ontwikkelen te sommeren. Dat kan alleen in strak geplande bosbedrijfsystemen. In een zelfregulerend bos speelt het toevalsaspect, de kans waarmee zich binnen een bepaald oppervlak de gelegenheid voordoet voor het ontstaan van stadia en fases, een grote rol. Scamoni (1953), Grosser et al. (1967) en Genssler (1980) stellen circa twintig hectare als norm voor een strikt bosreservaat.

6.6 DE TOEPASBAARHEID VAN DE TRANSECTENMETHODE

De transectenmethode ter visualisering van de bosstructuur is geen nieuwe methode. De eerste vergelijkbare methode is door Blomqvist (1879) beschreven. In de loop der tijd hebben verschillende onderzoekers in de bosbouwwetenschap die zich met de complexe structuren van plenterbossen en oerwouden bezig hielden de methode gebruikt, onder andere Knuchel (1944), wiens transecten ook door Ammon (1937) zijn opgenomen, en verder Köstler (1953). Bij het onderzoek in oerwouden werd de methode onder andere gebruikt door Watt (1923), Fröhlich (1930), Mauve (1931), Leibundgut (1945), Mayer-Wegelin et al. (1952), Richards (1952), Oldeman (1974), Hallé et al. (1978) en Lamprecht (1980).

De vraag, die in een tijd van hoge arbeidskosten al snel wordt gesteld, is: 'Wat is het rendement van deze relatief arbeidsintensieve methode?' De arbeidstijd voor het tekenen van de transecten is afhankelijk van de nauwkeurighedsgraad die wordt nagestreefd. Opname van een transect van het eerste niveau (hoofdstuk 4) kost per honderd meter ruim een mandag. Samenwerking tussen twee mensen, waarbij de een meet en de ander tekent kan de arbeidsbelasting en de arbeidsduur verminderen. Leibundgut (1959) stelt een veldgroep van drie personen voor. Een tekenaar, een taxateur voor hoogtemeting, boomklassebepaling en het vaststellen van de boomkroonprojecties en een assistent die de meetband hanteert, boomprojecties met piketten markeert en boomdiameters meet. Deze groep kan ongeveer honderd meter per dag bewerken. Köstler (1955) schat de arbeidsduur voor de opname van een transect van honderd meter voor een tekenaar en een assistent eveneens op een dag. Voor het uitwerken van honderd meter transect van het eerste niveau is eveneens ruim een mandag gemoeid.

Voor de transecten van het tweede niveau (hoofdstuk 4) is vanwege de gedetailleerdheid meer tijd nodig, circa anderhalve mandag per strook van tien maal dertig meter.

Voor de transecten van het derde niveau was voor het tekenen van een strook van twintig meter maal vijftig centimeter een mandag nodig.

Een voordeel van de transectenmethode is dat het een relatief objectief beeld geeft van een bos. Alle in het bos voorkomende aspecten van de bosontwikkeling worden willekeurig aangesneden. Op deze wijze worden ook aspecten, die door een onderzoeker op het eerste gezicht niet als representatief voor een ideaalbeeld worden verondersteld, opgenomen. Bovendien blijft de ruimtelijke samenhang, die bij het kiezen van afzonderlijke proefvlakken verloren gaat, behouden.

De visualisering van het bos met de transectenmethode biedt de onderzoeker de mogelijkheid een 'gemeten beeld' van een complexe structuur van een plenterbos of een oerwoud mee te nemen naar zijn bureau, om het daar in alle rust te bestuderen. Hij hoeft daarbij niet uit zijn geheugen te putten, hetgeen een vertekening van het beeld voorkomt. Foto's kunnen het beeld van de structuur verduidelijken maar ze kunnen het getekende transect niet vervangen (vergelijk foto 8, 10, 12, 13, 15). In een bos kan men immers geen afstand nemen van een boom zonder dat het bos het uitzicht belemmert. Laat staan dat men een hele strook bos kan waarnemen zonder 'door de bomen het bos niet meer te zien'. Door een coupe uit het bosweefsel (het transect) te tekenen met een dikte aangepast aan de dichtheid ervan is dit wel mogelijk. Tabellen met kwantita-

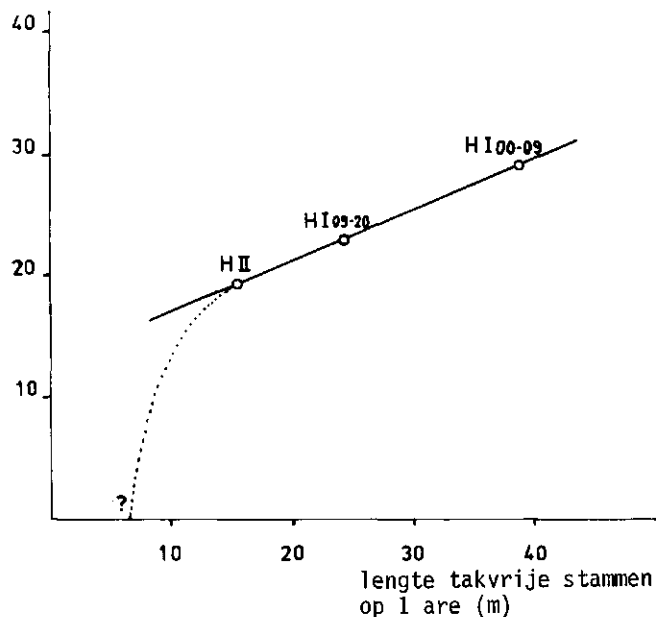
tieve gegevens over het bos, zoals boomdiameters, boomhoogten, hoogte-diameter verhoudingen, kroonlengten en kroonoppervlakten, heterogeniteitscoëfficiënten (Van Berkel, 1979) enz. vullen de transecten aan en voor een deel zijn ze eruit af te lezen en te berekenen. De tabellen kunnen de visualisering door de getekende transecten niet vervangen. Zolang nog niet bekend is welke de relevante kwantitatieve maten zijn voor de bosontwikkeling, blijft een tekening van de structuur onontbeerlijk (Oldeman, 1979).

Tijdens de analyse van de transecten vallen steeds nieuwe aspecten op die tijdens een veldbezoek of zelfs bij de intensieve waarneming tijdens het tekenen aan de aandacht zijn ontsnapt. De extra tijd van de veldopname wordt hierdoor ruimschoots gecompenseerd. Voor de onderzoeker zijn de getekende transecten niet alleen onderling vergelijkbare studieobjecten binnen handbereik, maar zijn het ook kristallisatiepunten voor zijn gedachten. Vandaar dat voor de theorievorming over de meest complexe bosstructuur zoals oerwouden en plenterbossen de transecten het meest zijn gebruikt. Door de beperkingen van de taal kunnen structuurbeschrijvingen een verkeerd beeld overdragen op de lezer. Een voorbeeld is de veel beschreven gelaagdheid van natuurlijke bossen. Een transect (fig. 31) laat zien dat de structuur complexer is en dat de gelaagdheid van plaats tot plaats verschilt. Ook wanneer het transect als een harmonica ineen wordt geschoven, kan slechts met grote moeite gelaagdheid worden vastgesteld. Eenzelfde ineen-schuiven vindt plaats bij een opeenvolging van indrukken, waarbij slechts relatieve hoogteverschillen worden waargenomen. Door de convergentie van indrukken in de herinnering wordt de indruk van gelaagdheid gewekt. Niet alleen voor de onderzoeker zelf, maar ook ter wille van de overdraagbaarheid van complexe structuren is de transectenmethode een goed middel. Köstler (1953) wijst in dit verband op het nut van transecten bij de planning en het overdraagbaar maken van beheersmaatregelen in kleinschalig beheerde bossen (Koop, 1981).

Ten behoeve van multidisciplinair onderzoek in bossen is de transectenmethode zeer geschikt. Dit blijkt uit de hiervoor vastgestelde relaties tussen groeiplaats en bosstructuur, bosstructuur en vegetatiesamenstelling en het aan de transecten ontleende model voor de bosontwikkeling. Afzonderlijk veldwerk voor deze onderzoeksvelden zou meer tijd hebben gekost. Vooral op het vlak van onderzoek naar de wederzijdse beïnvloeding van fauna en vegetatiestructuur biedt de bovengenoemde methode mogelijkheden. Structuurverschillen bleken van belang te zijn voor de soortensamenstellingen en dichtheden van de broedvogels. Uit een vergelijking van de broedvogelinventarisatie in het Hasbruch (Opdam & Van Bladeren, 1980) met metingen in de transecten (fig. 23 en 24) bleek dat de dichtheid van de stamfou-ragerende vogels (boomkruiper, boomklever en specht) correlatie vertoonde met de totale lengte van de takvrije stam (fig. 38).

Het thuis bestuderen van een totaalbeeld van de vegetatie biedt meer kans op het vinden van de voor de dieren relevante parameters, dan het willekeurig meten van zaken waarvan onbekend is of ze relevant zijn. In vele gevallen zal juist de combinatie van een kartering van structuureenheden en transecten op een steeds grotere schaal, zoals de transecten van het eerste, tweede en derde niveau (fig. 11, 13 en 14) en de kartering van het structuurmozaïek (fig. 30) een

aantal broedparen
per 10 ha



Figuur 38. Correlatief verband tussen de dichtheid (aantal broedparen per 10 ha) van stamfou-ragerende vogelsoorten (Opdam & Van Bladeren, 1980) en de lengte van alle staande takvrije stammen op één are in de bosreservaatpercelen (ontleend aan de transecten HI en HII van 100 m lengte en 10 m breed).

mogelijkheid geven de complexe structuur van biotopen van diersoorten te karakteriseren. Omgekeerd kunnen veranderingen in de structuur veroorzaakt door de fauna, bijvoorbeeld begrazing, eveneens het best in transecten worden vastgelegd.

7 De invloed van ontworteling van bomen op de bodemgesteldheid

7.1 INLEIDING EN METHODIEK

De vraag naar de invloed van ontwortelingen van bomen op de bodemgesteldheid kan worden opgesplitst in drie subvragen:

- Is het mogelijk de invloed van de ontworteling van één boom op de bodemgesteldheid in detail te analyseren?
- Wat is de blijvende invloed van de ontworteling van een boom op het bodemprofiel?
- Hoe vaak komen ontwortelingen voor en welke oppervlakte is tijdens de periode van 10.000 jaar bosbegroeiing na de ijsstijden minstens één keer verstoord?

Voor een goed begrip van het verschijnsel ontwortelen is het van belang iets te weten over de vorm van de wortelstelsels van de aanwezige boomsoorten in relatie tot de bodemgesteldheid en de waterhuishouding. Köstler et al. (1968) beschrijven drie hoofdtypen:

- **Penworteltype.** Bij dit type overheerst één verticale hoofdwortel. De meeste boomsoorten hebben in hun jeugdfase een penwortel. Zo heeft de eik een penwortel die het eerste jaar al een diepte van 27 cm kan bereiken (Krahl Urban, 1959). De penwortel van de beuk is korter, die van de haagbeuk is van begin af aan sterk vertakt. Op latere leeftijd wordt de penwortel meestal overheerst door andere verticale wortels. Daardoor gaat dit type over in een van de volgende typen.
- **Hartworteltype.** Dit type wordt gekenmerkt door dikke hoofdwortels die schuin vanaf de stromk de bodem in groeien en een sterke neiging hebben tot vertakken. Het horizontale deel van het wortelstelsel is zwak ontwikkeld. De bodem wordt in een halve bolvorm doorgroeid. Zowel eik, beuk als haagbeuk vormen op goed doorluchte bodems dit worteltype. De eik heeft daarbij wortels van grote hardheid en stijfheid en weinig fijne wortels. Beuk en haagbeuk hebben vele fijne wortels.

- **Zinkerworteltype.** Bij dit type overheerst het horizontale deel van het wortelstelsel. Vanuit de horizontale hoofdwortels groeien vele dunne wortels loodrecht naar beneden (zinkerwortels). Lijsterbes en hulst vertonen van nature dit worteltype (Köstler et al., 1968). Maar ook de eik, haagbeuk en de beuk hebben op slecht doorluchte bodems dit worteltype. Zinkerwortels onder een bepaald niveau sterven bij hoge grondwaterstanden af, maar na daling van het grondwater volgen nieuwe wortels weer de oude gangen (Köstler et al., 1968). De eik is het best bestand tegen tijdelijke hoge grondwaterstanden en slechte aëratie, de haagbeuk minder en de beuk is het gevoeligst.

Veel bomen breken ook boven de grond af. Zestig procent van alle boomlijken in de transecten in Neuenburg en Hasbruch (98 boomlijken op 0.9 hectare) zijn het gevolg van ontworteling van levende bomen en zeven procent zijn ontwortelingen van dode bomen. Twintig procent van de boomlijken bestaan uit afgebroken takken of stammen van levende bomen en twaalf procent uit afgebroken dode stammen en takken. De oorzaak van het omvallen of afbreken is niet altijd de wind, ook de zwaartekracht velt bomen die topzwaar worden door eigen gewicht, sneeuw, ijzel of motregen.

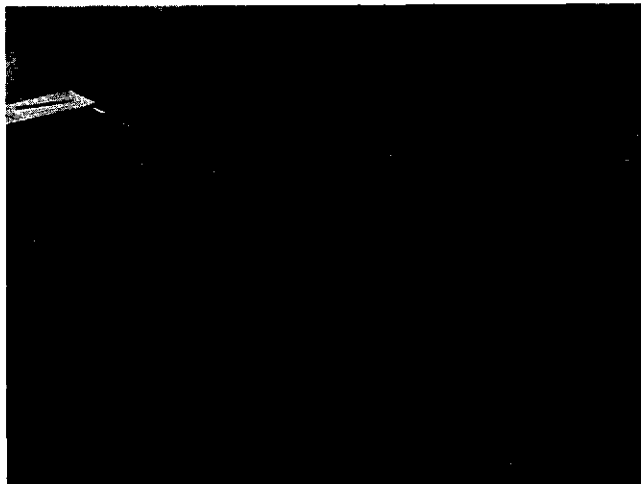


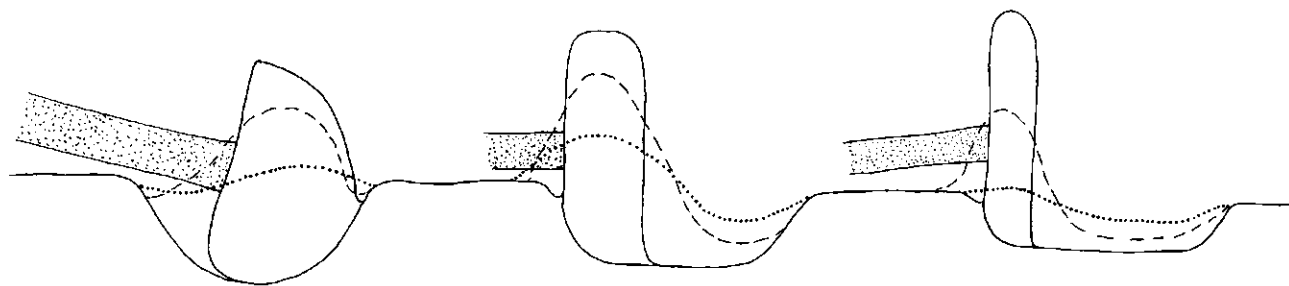
Foto 18. Profielkuil, door kuil en heuvel van een bodemverstoring (fig. 53).

Er is een plattegrond en een profieltekening gemaakt van een aantal bodemverstoringen die in het veld aan het microreliëf herkenbaar zijn (fig. 41 tm 54). In het in 1947 in Neuenburg gekapte reservaatgedeelte zijn loodrecht op de lengterichting van de heuvel smalle profielkuilen gegraven, om de profielwand te kunnen tekenen (foto 18). Binnen het Neuenburger Urwaldreservaat is met 120 cm diepe boringen, om de 50 cm in een kleine raai gewerkt, eveneens loodrecht op de lengterichting van de heuvel. Zo hoefden er in het reservaat geen grote kuilen te worden gegraven.

7.2 VORM EN DIEPTE VAN DE BODEMVERSTORINGEN

Boomsoort, bodemgesteldheid en grondwaterregiem bepalen door hun invloed op het worteltype en de afmetingen van het wortelstelsel de vorm en diepte van de bodemverstoring. De verhouding van de horizontale doorsnede van het doorworteld bodemvolume (na ontworteling de lengte van de wortelkluit) gedeeld door de diepte van het doorworteld bodemvolume (na ontworteling de dikte van de wortelkluit) is van groot belang. De beuk vormt op alle onderzochte bodemtypen zeer grote, ondiepe wortelkluiten. De verhouding tussen lengte en dikte van de kluit is meestal groter dan vier. Ook hulst- en lijsterbesbomen veroorzaken zeer oppervlakkige bodemverstoringen. Alleen de A_0 en de A_1 -horizont worden opgeheven. De verhouding tussen lengte en dikte van de kluit is ook hier groter dan vier. Op de natste bodems met grondwatertrap V (tabel 3) en op de podsolen met een verdichte B-horizont zijn de verhoudingen tussen lengte en dikte van de kluit altijd groter dan vier. Alleen op de akkerbodems en de gley Braunerden met grondwatertrap VI ligt deze verhouding tussen twee en vier.

Voor het microreliëf dat na het verrotten van de omgevallen boom ontstaat, is de verhouding tussen lengte en dikte van de kluit eveneens van groot belang (figuur 39). Bij het draaien van een wortelkluit met een verhouding tussen lengte



Figuur 39. Het vermoedelijke verloop van het nivelleringsproces van ontwortelingen van bomen met verschillende verhoudingen tussen lengte en dikte van de wortelkluut. De onderbroken en gestippelde lijn geven stadia in het nivelleringsproces aan.

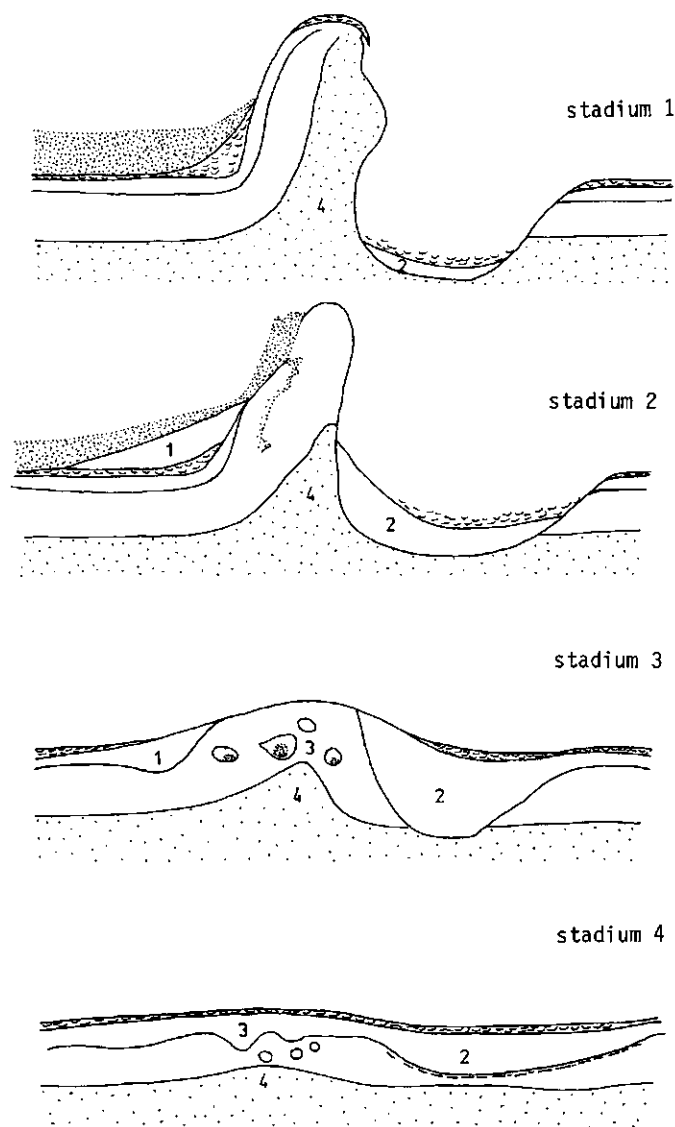
en dikte groter dan vier, wordt maar weinig bodemmateriaal over een relatief grote afstand in horizontale richting verplaatst. Er ontstaan daardoor heuvels en kuilen die ver uit elkaar liggen en maar een gering hoogteverschil vertonen. Ze zijn daardoor moeilijk herkenbaar. Is de verhouding tussen lengte en dikte van de kluut kleiner dan vier en groter dan twee, dan wordt er relatief veel materiaal over een kortere horizontale afstand verplaatst. Dit leidt tot een goed herkenbaar microreliëf van een uitgesproken heuvel direct naast een kuil. Een verhouding tussen lengte en dikte van de kluut van circa twee komt voor bij een ideaal hartworteltype. Zo'n type treffen we in het Neuenburger Urwald niet aan, omdat de bodems te slecht doorlucht zijn vanwege de periodiek hoge grondwaterstanden en de pseudogley. Bij een dergelijk hartworteltype is er bij ontworteling nagenoeg geen horizontale verplaatsing van bodemmateriaal. De half bolvormige wortelkluut draait als het ware ter plaatse een halve slag in de kuil. Het microreliëf is in dergelijke gevallen zeer moeilijk te herkennen.

De vitaliteit van de boom en zijn wortelstelsel tijdens de val is van belang voor de omvang van de verstoring. Ontworteling van een gezonde, levende boom met een stevig wortelstelsel heeft de grootste verstoring van de bodem tot gevolg. Het effect van de ontworteling van een dode boom is gering. In Białowieża bleek 45 % op het moment van omvallen reeds afgestorven (Faliński, 1976), in het Neuenburger- en Hasbrucher Urwald was dit 7 %.

Tot slot heeft het verloop van de val een invloed op de vorm van de bodemverstoring. Bij een ongehinderde val klapt de bodem aan één zijde op en ontstaat er het 'normale' microreliëf van een heuvel en een kuil (figuren 41 t/m 54, behalve 42, 43 en 45). Daarentegen kan de boom bij een val tegen een andere boom door terugslag het scharnierpunt losrukken. Er ontstaat dan aan beide zijden van de kluut een kuil (fig. 43) of de kluut komt vrij boven de kuil te hangen (fig. 42). Als een boom met zijn kroon in de andere boom blijft hangen, komt de wortelkluut scheef boven de kuil te staan (fig. 45). Omdat van begin af aan de eigen kuil wordt opgevuld zijn de ontwortelingen die gepaard gaan met een val tegen een andere boom, na het verteren van het boomlijk moeilijk herkenbaar.

7.3 NIVELLERING

Als we aannemen dat de beschreven ontwortelingen van verschillende ouderdom zijn, dan kan



Figuur 40. Model voor het nivelleringsproces van een ontworteling.

- 1) Materiaal dat boven de hoofdwortellaag heeft gezeten.
- 2) Grond die onder de hoofdwortellaag heeft gezeten en vermengd is met orgaanisch materiaal dat zich in de luwte van de kuil verzameld heeft.
- 3) Los gepakte grondmassa met rottende wortels en vele holtes.
- 4) Omhooggeklapte dieper gelegen horizont. Het boomlijk en de dode wortels zijn gestippeld weergegeven. De strooisellaag is geschulpt weergegeven.

een model voor het proces van nivellering worden gereconstrueerd (fig. 40).

Stadium 1 (fig. 41, 42, 43, 44, 45 en 46)

De boom is kortgeleden ontworteld. Het A_0 -materiaal op de wortelkluit valt het eerst naar beneden op de ongestoorde bosbodem. Na verloop van tijd valt ook de humeuze minerale grond boven de hoofdbewortelingszone terug en vormt een kegel (1) die begroeid raakt met mossen en kruiden. Aan de onderzijde van de kluit valt een deel van de opgeheven grond (4) vrij snel terug, zonder veel bijmenging van strooisel. Het materiaal afkomstig uit de verschillende horizonten wordt enigszins vermengd door het terugvallen, maar de kleur verandert weinig (2).

Stadium 2 (fig. 47)

Al het materiaal boven de hoofdbewortelingszone is teruggevallen (1), de stam en de wortels zijn gedeeltelijk verrot. De kuil wordt langzaam verder opgevuld door grond onder de hoofdwortellaag. Door een voortdurende menging met strooisel dat zich in de luwte van de kuil verzamelt, krijgt de teruggevallen grond in de kuil een sterk humeus karakter en een donkere kleur (2).

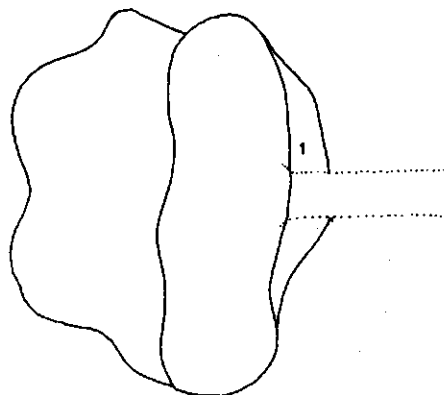
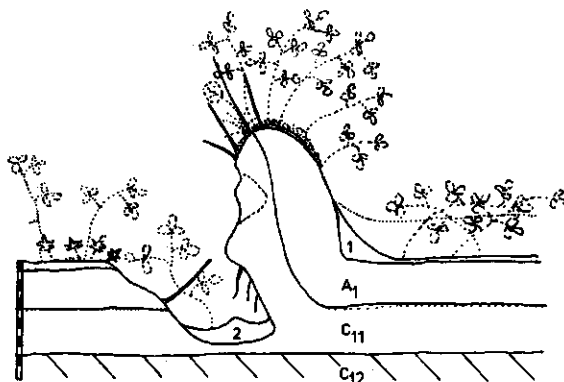
Stadium 3 (fig. 48, 49 en 50)

Het boomlijk is geheel verteerd en de kuil is grotendeels opgevuld (2). In het centrum van de heuvel bevindt zich een losgepakte grondmassa met rottende wortels en vele holten (3). Bovenop de heuvel begint zich een nieuwe A_1 -horizont te ontwikkelen. Een strooisellaag ontbreekt of omdat ze wegwaait of door verhoogde biologische bodemactiviteit. Onder de heuvel is een opduiking van diepere horizonten te zien (4). Dit deel van de ondergrond klapte net boven het scharnierpunt mee omhoog en viel daarna niet terug.

Stadium 4 (fig. 51, 52, 53 en 54)

De hoogte van de heuvel neemt af, doordat de laatste wortelresten verteren, de vele holten in het centrum van de heuvel invallen en mogelijk ook door activiteit van bodemdieren en afspoeling van materiaal. In vergelijking met het ongestoorde profiel is de heuvel tot een diepte van 30-40 cm humeuzer, terwijl de A_1 -horizont juist minder humeus is. De analyse van het koolstofpercentage van het profiel uit fig. 51 is hiermee niet in strijd. De humeuze zones 1 en 2 aan weerszijden van de heuvel zijn niet meer zo dik als gevolg van afbraak van organische stof door oxidatie.

Bij twee objecten (fig. 51 en 53) komt een grijs grenslaagje onderin de kuil voor tussen het terugvallen humeuze materiaal en de geoxideerde ondergrond. De overgang van het grijze laagje naar de geoxideerde ondergrond wordt geaccentueerd door een roestbandje. De grijze kleur kan een gevolg zijn van reductieverschijnselen door oxidatie van de organische stof of verklaard worden als een slemlaagje door wateraccumulatie in de kuil. Door de activiteit van bodemdieren en het proces van bodemvorming worden de kleur- en textuurverschillen van de eerder onderscheiden morfologische eenheden (fig. 40) steeds minder uitgesproken. Er is meer en meer sprake van een aaneengesloten A_1 -horizont.



Figuur 41. (opgenomen door middel van drie boringen).

Bodentype: akkerbodem.

Globale profielopbouw, diepte in cm beneden maaiveld (-mv.):

0-8	A1	zeer donkergrijs tot bruin humeus fijn zand (10 YR 3/2)
8-50	A1	bruin matig fijn kruimelig zand (10 YR 5/3)
50-110	C11	geel matig fijn los zand met weinig roestvlekken (10 YR 7/6)
110-120	C12	lichtgrijze roodbruin gevlekte zandige leem (10 YR 7/2 en 5 YR 5/6)

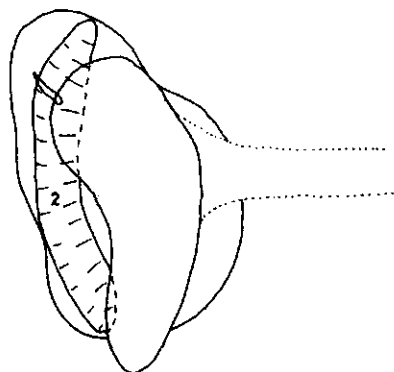
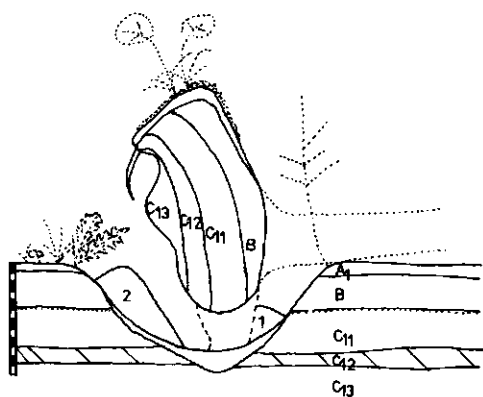
Grondwater: Gt VI, de hoogste grondwaterstand meer dan 50 cm -mv., laagste grondwaterstand meer dan 120 cm -mv.

Aard van het object: kort geleden omgewaaide haagbeuk, nivelleringsstadium 1, lengte-dikteverhouding van de wortelkluit 2 à 3.

Richting van de val: zuid-zuidoost.

1 = zeer humeus donkergrijs zand vermengd met veel strooisel.

2 = geel zand vermengd met strooisel.



Figuur 42. (opgenomen door middel van drie boringen.)

Bodemtype: gley Braunerde.

Globale profielopbouw, diepte in cm -mv.:

0-15	A1	zeer donker grijs-bruin humeus lemig zand (10 YR 3/2)
15-45	B	geelbruin kruimelig lemig fijn zand (10 YR 5/6)
45-90	C11	lichtgrijs zwak lemig fijn zand met veel roestvlekken (10 YR 7/2)
90-105	C12	lichtgrijze zware klei met veel roestvlekken (10 YR 7/2)
105-120	C13	grijs gelaagd siltig fijn zand (10 YR 6/1)

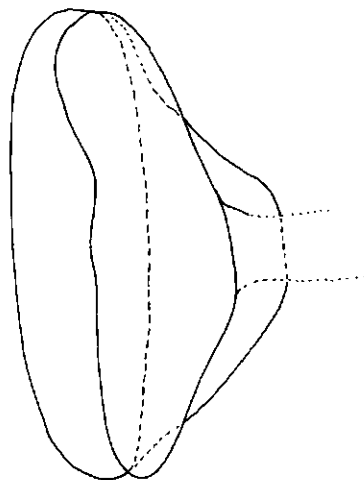
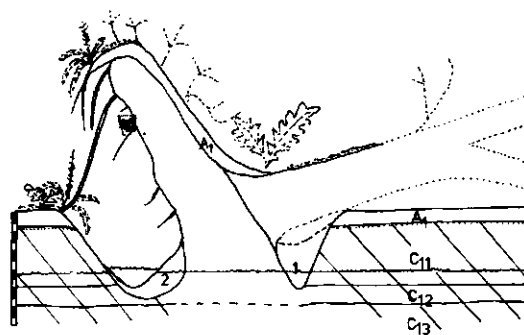
Grondwater: Gt VI, hoogste grondwaterstand 45 cm -mv., laagste grondwaterstand meer dan 120 cm -mv.

Aard van het object: recent omgewaaide eik, nivelleringsstadium I, lengte-dikteverhouding 2 à 3.

Richting van de val: oost.

1 = zeer humeus donkergrijs zand vermengd met veel strooisel.

2 = donkergrijs humeus fijn zand.



Figuur 43. (opgenomen door middel van drie boringen.)

Bodemtype: gley-pseudogley Braunerde.

Globale profielopbouw, diepte in cm -mv.:

0-15	A1	donker roodbruin humeus lemig fijn zand (5 YR 3/2)
15-80	C11	grijsbruine zandige leem met naar onder toenemende roestverschijnselen (10 YR 5/2)
80-100	C12	lichtgrijze siltige fijn zandige leem met zandnesten en met veel roestvlekken (10 YR 7/2 en 10 YR 6/8)
100-120	C13	zwarte klei met veel roestvlekken (10 YR 7/2 en 10 YR 6/8)

Grondwater: Gt V, hoogste grondwaterstand 15 cm -mv., laagste grondwaterstand 60 cm -mv.

Aard van het object: kort geleden omgewaaide haagbeuk, nivelleringsstadium I, lengte-dikte verhouding van de wortelkluut circa 5.

Richting van de val: zuid-zuidoost.

1 = strooisel.

2 = grijsbruine leem.

LEGENDA VOOR DE PROFIELTEKENINGEN

De schaalstok in de tekeningen is 120 cm lang en verdeeld in decimeters.

Verklaring van de codering:

De letters in het profiel geven de bodemhorizonten aan die in de beschrijving van de figuren nader worden beschreven.

De cijfers 1 tm 4 in het profiel verwijzen naar de verstoorde bodemhorizonten die in de tekst worden beschreven.

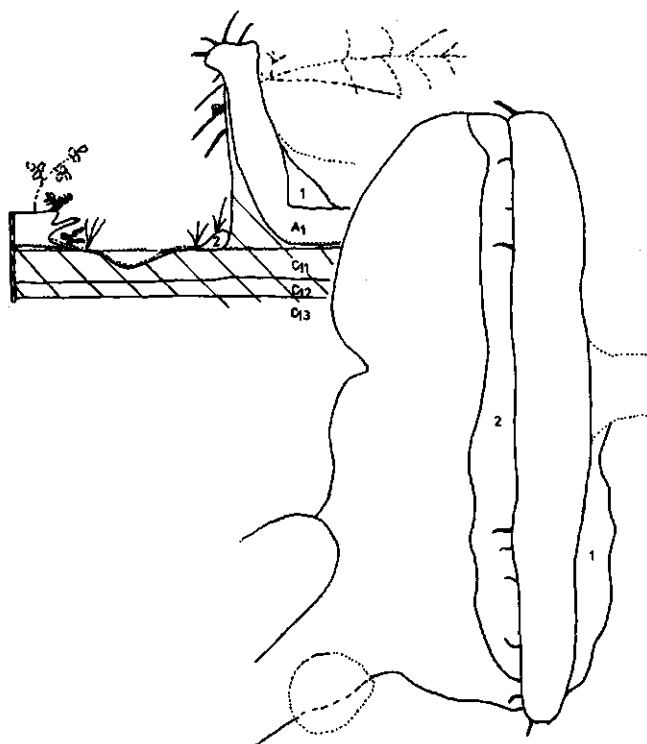
▨ Zwaardere leem- of kleilaag

--- Bovenzijde van de roestzone

--- Roestbandje (fig. 51 en 53)

--- Actuele grondwaterstand september 1978

De vegetatie op de microreliëfeenheden en de resten van bomen en wortels zijn gestippeld en enigszins geschematiseerd ingetekend (fig. 14).



Figuur 44. (opgenomen door middel van drie boringen.)

Bodentype: gley Humuseisenpodsol.

Globale profielopbouw, diepte in cm -mv.:

- | | | |
|---------|-----|---|
| 0-40 | A1 | bruin lemig fijn zand (7.5 YR 5/2) |
| 40-90 | C11 | lichtgrijze zandige leem met weinig roestvlekken (10 YR 7/2) |
| 90-110 | C12 | zwarte lichtgrijze klei met matig veel roestvlekken (10 YR 7/2) |
| 110-120 | C13 | grijze silt met matig veel roestvlekken (10 YR 6/1) |

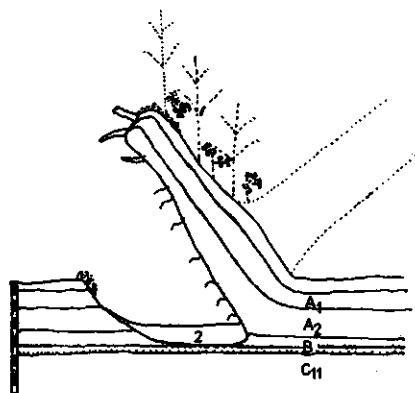
Grondwater: Gt V, hoogste grondwaterstand 40 cm -mv., laagste grondwaterstand meer dan 120 cm -mv., actuele grondwaterstand 47 cm -mv.

Aard van het object: kort geleden omgevallen beuk, nivelleringsstadium I, lengte-dikte verhouding van de wortelkruit circa 5.

Richting van de val: noordoost.

1 = strooisel.

2 = lichtgrijze zandige leem.



Figuur 45. (opgenomen door middel van drie boringen.)

Bodentype: gley Humuseisenpodsol.

Globale profielopbouw, diepte in cm -mv.:

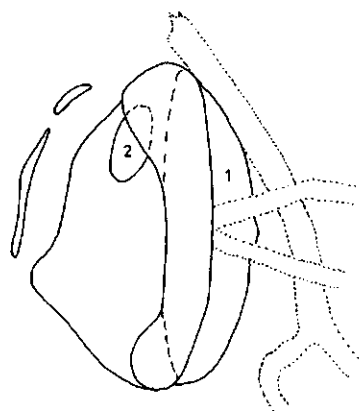
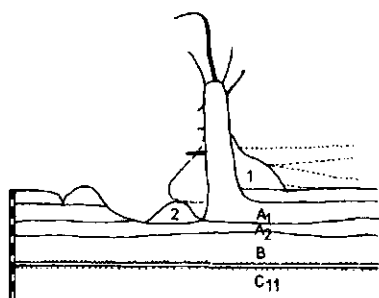
- | | | |
|--------|-----|--|
| 0-20 | A1 | zwart sterk humeus fijn zand |
| 20-35 | A2 | licht bruin grijs fijn zand (10 YR 6/2) |
| 35-70 | B | donker roodbruin fijn zand (5 YR 3/2) |
| 70-120 | C11 | lichtbruin fijn zand met matig veel roestvlekken (10 YR 6/3) |

Grondwater: Gt VI, hoogste grondwaterstand 45 cm -mv., laagste grondwaterstand meer dan 120 cm -mv., actuele grondwaterstand 70 cm -mv.

Aard van het object: kort geleden omgevallen beuk, nivelleringsstadium I, lengte-dikte verhouding van de wortelkruit circa 5.

Richting van de val: oost.

2 = grijsbruin mengsel van fijn zand met strooisel.



Figuur 46. (opgenomen door middel van drie boringen).

Bodemtype: gley Humuseisenpodsol.

Globale profielopbouw: zie figuur 45.

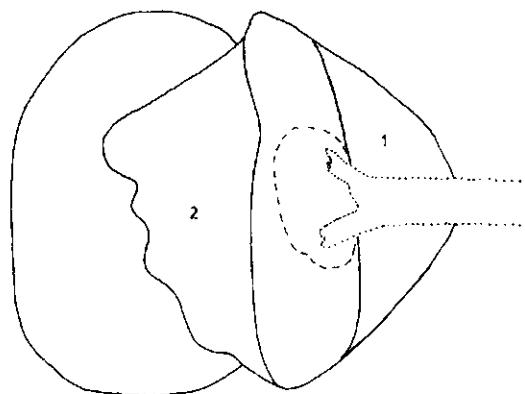
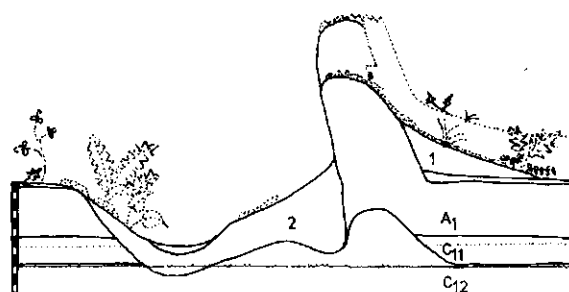
Grondwater: zie figuur 45.

Aard van het object: kort geleden omgewaaide hulstboom, nivelleringsstadium I, lengte-dikte-verhouding van de wortelkluit circa 5.

Richting van de val: oost.

1 = strooisel.

2 = zwart humeus zand.



Figuur 47. (opgenomen door middel van acht boringen.)

Bodemtype: akkerbodem.

Globale profielopbouw, diepte in cm -mv.:

0-8	A1	zeer donker grijsbruin humeus fijn zand (10 YR 3/2)
8-60	A1	donker grijsbruin fijn zand (10 YR 4/2)
60-90	C11	grijsbruin fijn zand (10 YR 5/2)
90-120	C12	zeer lichtbruin lemig fijn zand met matig veel roestvlekken (10 YR 7/3 en 10 YR 7/8)

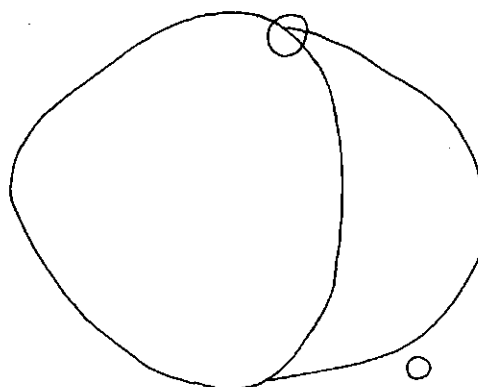
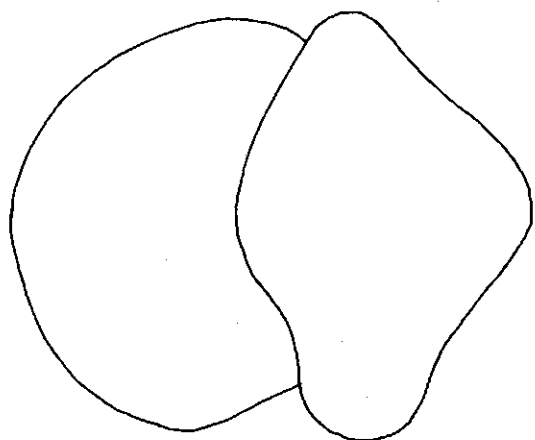
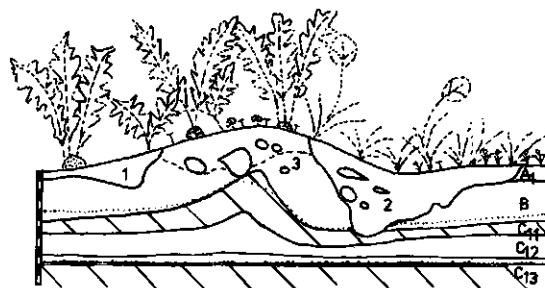
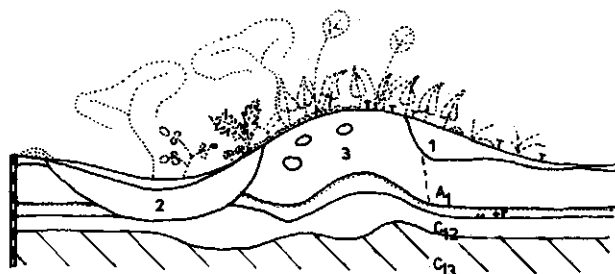
Grondwater: Gt VI, de hoogste grondwaterstand meer dan 70 cm -mv., de laagste grondwaterstand meer dan 120 cm -mv., actuele waterstand 90 cm -mv.

Aard van het object: lang geleden omgewaaide haagbeuk, nivelleringsstadium II, lengte-dikteverhouding van de wortelkluit circa 3.

Richting van de val: oost-zuidoost.

1 = humeus grijsbruin zand.

2 = grijsbruin fijn zand met veel bladeren en stukken dood hout.



Figuur 48. (opgenomen door middel van twaalf boringen.)

Bodentype: akkerbodem.

Globale profielopbouw, diepte in cm -mv.:

0-10	A1	zeer donker, grijsbruin humeus fijn zand (10 YR 3/2)
10-50	A1	donker, grijsbruin zwak lemig fijn zand (10 YR 4/2)
50-65	C11	donker, grijsbruin fijn zand met veel roestvlekken en ijzerconcreties (10 YR 4/2 en 10 YR 6/4 en 5 YR 5/8)
65-80	C12	licht, geelbruin zwak lemig los fijn zand met weinig roestvlekken (10 YR 6/4)
80-120	C13	lichtgrijze zandige leem met veel roestvlekken (10 YR 7/2 en 5 YR 7/8)

Grondwater: Gt VI, hoogste grondwaterstand 50 cm -mv., laagste grondwaterstand meer dan 120 cm -mv.

Aard van het object: oude verstoring, waarbij geen resten van de omgewaaide boom meer te vinden zijn, nivelleringsstadium III, lengte-dikteverhouding van de wortelkruit circa 3.

Richting van de val: noordoost.

1 = zeer donkergrijs humeus fijn zand.

2 = zeer donkergrijs humeus lemig fijn zand.

3 = losgepakt, donker grijsbruin humeus fijn zand met vele grote holten, met daarin resten van dode wortels.

4 = opduiking van de C11-horizont.

Figuur 49. (opgenomen door middel van een zes meter lange profielkuil.)

Bodentype: gley Braunerde.

Globale profielopbouw, diepte in cm -mv.:

0-15	A1	donkerbruin humeus lemig fijn zand (10 YR 3/3)
15-55	B	bruin kruimelig lemig fijn zand (10 YR 5/3)
55-65	C11	lichtgrijze zandige leem (10 YR 7/2)
65-90	C12	geelbruin siltig fijn zand met veel roestvlekken (10 YR 5/8)
90-100	C13	grijsbruin siltig fijn zand met matig veel roestvlekken (10 YR 5/2)
100-120	C14	siltig grijze klei met matig veel roestvlekken (10 YR 7/2)

Grondwater: Gt VI, hoogste grondwaterstand 40 cm -mv., laagste grondwaterstand meer dan 120 cm -mv., actuele grondwaterstand 100 cm -mv.

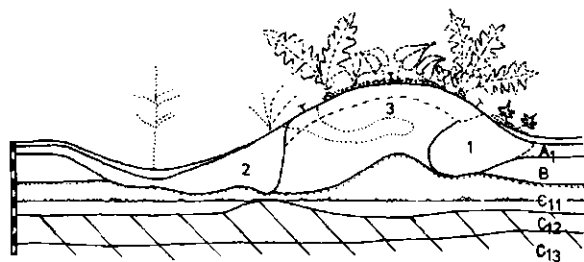
Aard van het object: oude verstoring, waarbij geen resten van de omgewaaide boom meer te vinden zijn, nivelleringsstadium III, lengte-dikteverhouding circa 3.

Richting van de val: zuidoost.

1 = zeer donkergrijs humeus lemig fijn zand vermengd met resten van bladeren.

2 = donkerbruin humeus lemig zand vermengd met kluiten bruin lemig fijn zand en rottend hout omgeven door zwarte grond.

3 = bruin lemig fijn zand met holten van verteerde wortels.



Figuur 50. (opgenomen door middel van vijftien boringen.)

Bodetype: gley Braunerde.

Globale profielopbouw, diepte in cm -mv.:

0-10	A1	zeer donker, grijsbruin humeus lemig fijn zand (10 YR 3/2)
10-40	B	geelbruin kruimelig lemig fijn zand (10 YR 5/4)
40-80	C11	lichtgrijs zwak lemig fijn zand met weinig roestvlekken (10 YR 7/2)
80-110	C12	lichtbruine siltige klei met matig veel roestvlekken (10 YR 6/3)
110-120	C13	lichtgrijze siltige klei met matig veel roestvlekken (10 YR 7/2)

Grondwater: Gt VI, hoogste grondwaterstand 40 cm -mv., laagste grondwaterstand meer dan 120 cm -mv., actuele grondwaterstand 62 cm -mv.

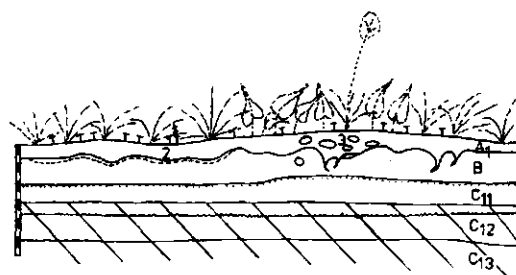
Aard van het object: oude verstoring, waarbij geen resten van de omgewaaide boom te vinden zijn, nivelleringsstadium III, lengte-dikteverhouding van de wortelkruit circa 3.

Richting van de val: noord.

1 = zeer donkergrijs lemig fijn zand, naar boven overgaand in grijsbruin.

2 = kruimelig donkerbruin humeus lemig fijn zand.

3 = bruin kruimelig losgepakt fijn zand met vele holten.



Figuur 51. (opgenomen door middel van een vijf meter lange profielkuil.)

Bodetype: gley Braunerde.

Globale profielopbouw, diepte in cm -mv.:

0-10	A1	donkerbruin humeus lemig fijn zand (10 YR 3/3)
10-40	B	geelbruin lemig fijn kruimelig zand met weinig steentjes (10 YR 5/6)
40-60	C11	zeer lichtgrijs matig fijn zand met weinig roestvlekken en weinig steentjes (10 YR 7/3)
60-100	C12	zeer lichtgrijze zandige leem met veel roestvlekken en weinig steentjes (10 YR 7/3 + 7.5 YR 5/8)
100-120	C13	grijze siltige klei met nesten matig fijn grijs zand met veel roestvlekken (10 YR 6/1)

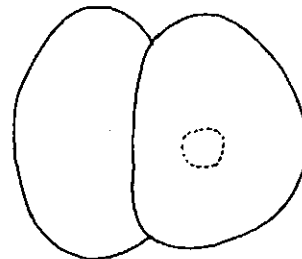
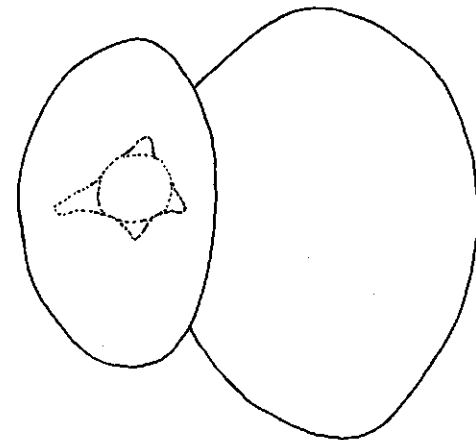
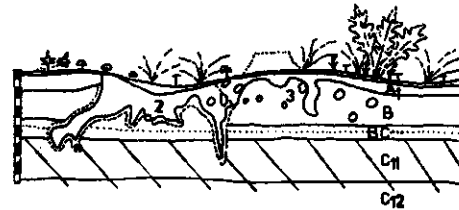
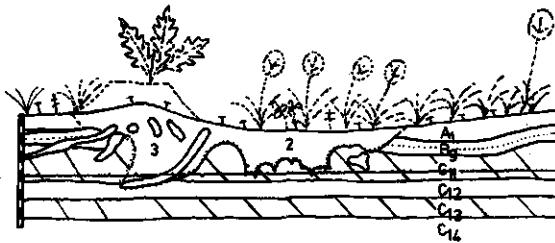
Grondwater: Gt VI, hoogste grondwaterstand 40 cm -mv., laagste grondwaterstand meer dan 120 cm -mv., actuele grondwaterstand 75 cm -mv.

Aard van het object: zeer oude verstoring zonder resten van de omgewaaide boom en met een zeer gering microreliëf, nivelleringsstadium IV, lengte-dikteverhouding van de wortelkruit onbekend.

Richting van de val: noordoost.

2 = donkerbruin humeus lemig fijn zand, aan de onderzijde scherp begrensd met een circa 2 cm dik grijs laagje dat aan de onderzijde overgaat in een dun roestbandje.

3 = geelbruin lemig fijn zand met donkerbruine insluitingen.



Figuur 52. (opgenomen door middel van een zes meter lange profielkuil).

Bodentype: gley-pseudogley Braunerde.

Globale profielopbouw, diepte in cm -mv.:

0-15	A1	zeer donker, grijsbruin kruimelig humeus fijn zand (10 YR 3/2)
15-30	B	lichtbruin sterk lemig zand met weinig roestvlekken (10 YR 3/47)
30-70	C11	lichtgrijs sterk zandige leem met weinig roestvlekken (10 YR 7/1 + 10 YR 6/8)
70-90	C12	geelbruin lemig fijn zand met matig veel roestvlekken (10 YR 5/6)
90-110	C13	lichtgrijs zeer zware gelaagde klei met matig veel roestvlekken (10 YR 7/1 + 5 YR 5/8)
110-120	C14	lichtgrijs siltig fijn zand met veel roestvlekken (10 YR 7/1 + 5 YR 4/8).

Grondwater: Gt V, hoogste grondwaterstand 15 cm -mv., laagste grondwaterstand meer dan 120 cm -mv., actuele grondwaterstand 65 cm -mv.

Aard van het object: zeer oude verstoring met een gering microreliëf en zonder resten van de omgewaaide boom, nivelleringsstadium IV, lengte-dikteverhouding van de wortelkruit circa 5.

Richting van de val: west.

2 = donkerbruin, sterk lemig fijn zand met licht geelbruine insluitingen.

3 = bruin, sterk lemig humeus zand met veel dood hout.

Figuur 53. (opgenomen door middel van een profielkuil van 5 meter).

Bodentype: gley-pseudogley Braunerde.

Globale profielopbouw, diepte in cm -mv.:

0-19	A1	donker, geelbruin humeus sterk lemig zand (10 YR 4/4)
19-49	B	geelbruin kruimelig, sterk lemig fijn zand (10 YR 5/6)
49-67	BC	bruin, sterk lemig zand (7.5 YR 5/6)
67-112	C11	lichtgrijze siltige leem met veel roestvlekken (10 YR 7/2 + 5 YR 5/6)
112-120	C12	lichtgrijze klei met veel roestvlekken (10 YR 7/2 + 10 YR 6/8)

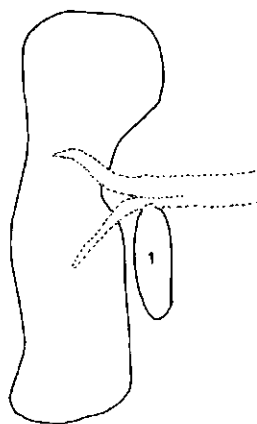
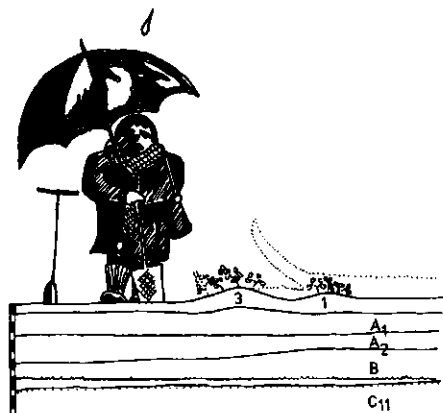
Grondwater: Gt VI, hoogste grondwaterstand 60 cm -mv., laagste grondwaterstand meer dan 120 cm -mv., actuele grondwaterstand 150 cm -mv.

Aard van het object: zeer oude verstoring met weinig microreliëf en zonder resten van de omgewaaide boom, nivelleringsstadium IV, lengte-dikteverhouding van de wortelkruit circa 4.

Richting van de val: noordoost.

2 = donkerbruin humeus lemig zand met geelbruine insluitingen en wortelgangen met sterk humeus geelbruin zand, rond het humeuze materiaal van de kuil en de wortelgangen is een grijs laagje aanwezig, aan de buitenzijde begrensd door een roestlaagje.

3 = sterk lemig fijn zand met enkele humeuze insluitingen.



Figuur 54. (opgenomen door middel van 3 boringen).
Bodemtype: gley Humuseisenpodsol.
Grondwater: zie figuur 45.
Aard van het object: lang geleden omgewaaide
hulstboom, nivelleringsstadium IV, lengte-dikte-
verhouding van de wortelkluit circa 6.
Richting van de val: zuid.
1 = zeer sterk humeus bruin zand.
3 = sterk humeus zwart fijn zand.

7.4 VERBREIDING VAN ONTWORTELDE BOMEN

Alle herkenbare bodemverstoringen als gevolg van ontwortelingen zijn tijdens de bodem- en vegetatiekartering geteld. Oude zaagkuilen kunnen verwarring geven, evenals afgestorven bomen die op stam vergaan en molmkegels vormen, die eveneens microreliëf opleveren.

Tabel 11. Aantallen tijdens de bodemkartering waargenomen bodemverstoringen gerangschikt naar stadium van nivellering en bodemtype. Tussen haakjes zijn de aantallen per hectare vermeld. 1 = gley Humuseisenpodsol in zandgrond; 2 = gley Braunerde in zandgrond; 3 = akkerbodem; 4 = gley-pseudogley Braunerde in leemgrond.

	Bodemtype				Totaal
	1	2	3	4	
Stadium 1	10 (2,00)	14 (1,75)	11 (2,07)	11 (1,60)	46 (7,42)
Stadium 2	1 (0,20)	6 (0,75)	5 (0,94)	2 (0,29)	14 (2,18)
Stadium 3	1 (0,20)	4 (0,50)	10 (1,88)	7 (1,01)	22 (3,59)
Stadium 4	-	4 (0,50)	-	9 (1,31)	13 (1,81)
Totaal	12 (2,40)	28 (3,50)	26 (4,89)	29 (4,21)	95 (15,00)

7.4.1 Aantallen per hectare per bodemtype en nivelleringsstadium

De dichtheden van de ontwortelingen op verschillende bodemtypen verschillen weinig, met uitzondering van de gley Humuseisenpodsolen in zandgrond, waar het aantal per hectare duidelijk het laagst is (tabel 11). Stadium 1 komt het meest voor. Dit hangt wellicht samen met de stormen in 1972 en 1973. Stadium 2 is, waarschijnlijk door zijn korte duur, weinig vertegenwoordigd. De oudere stadia van nivellering zijn het minst gesignaleerd, gedeeltelijk omdat ze moeilijker te herkennen zijn dan recente ontwortelingen en daardoor makkelijk over het hoofd worden gezien. Voor de podsolgronden geldt dit het meest, want de oude ontwortelingen hebben hier het geringste microreliëf (fig. 39). Op de oude akkerbodems ontbreekt het stadium 4. De periode met bosbegroeiing zou hier korter zijn (circa driehonderd jaar) dan de ontwikkelingsduur van een vierde nivelleringsstadium (volgens Stephens (1956) circa vijfhonderd jaar). De meeste ontwortelingen van stadium 4 komen op de leemgronden voor. Het zwaardere, verplaatste materiaal is resistenter tegen het proces van nivellering, zodat de ontwortelingen langer herkenbaar blijven. Bovengenoemde verschillen hangen ook samen met de consistentie van de bodem, die de verhoudingen tussen ontwortelen en afbreken van bomen beïnvloedt.

Op de gley-pseudogley Braunerde in leemgrond en de gronden met zeer hoge grondwaterstanden in het Hasbrucher Urwald wordt, op grond van tellingen in de transecten, van de omgevallen bomen 80 tot 100 % van de bomen ontworteld. Op de ondiep bewortelde Humuseisenpodsolen ontwortelt 69 % van de omgevallen bomen, terwijl op de goed ontwaterde gley Braunerden 61 % ontwortelt en 39 % afbreekt. Door de slechte en de met het bodemtype variërende herkenbaarheid van andere stadia is stadium 1 de beste graadmeter voor frequentie van ontworteling.

7.4.2 De totale oppervlakte van de bodemverstoringen

De 95, tijdens de bodemkartering, waargenomen bodemverstoringen bedekken circa 0,5 % van de totale oppervlakte van het reservaat. Op grond van een nauwkeuriger telling van 13 ontwortelingssporen in de transecten bedekken de bodemverstoringen circa 3,3 % van de totaal oppervlakte. Extrapoleren we deze percentages naar tienduizend jaar post-glaciale bosbegroeiing, aangenomen dat de herkenbaarheid vijfhonderd jaar is (Stephens, 1956) en de verstoringen el-

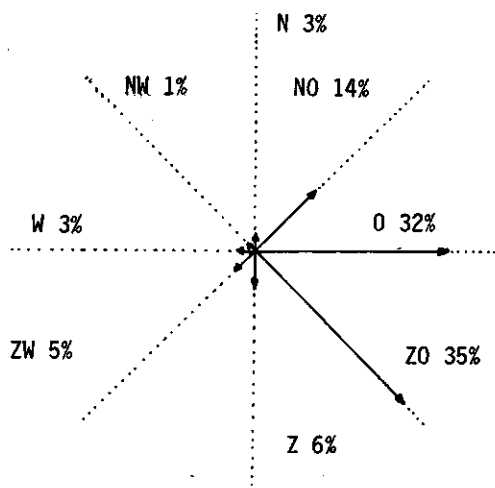
kaar niet overlappen, dan is 10 tot 65 % van de bosbodem één keer verstoord. Door de grote menselijke invloed zijn de laatste vijfhonderd jaar echter niet representatief voor de voorgaande tienduizend jaar. Er zijn de laatste vijfhonderd jaar alleen diep en stevig wortelende eiken geplant en door het wijde plantverband was het bos resistenter tegen windworp. Vanwege het geringe aantal bomen per hectare en de kap van volwassen hoge bomen, konden er eenvoudig minder bomen per oppervlakte-eenheid omvallen. De nivelleringsperiode kan korter dan vijfhonderd jaar zijn en ook de extensieve opsporing van de bodemverstoringen draagt misschien bij aan een te laag oppervlaktepercentage.

7.5 VALRICHTING EN DATERING

De overwegend zuidoostelijke en oostelijke valrichting (fig. 55) wordt bepaald door de westelijke en noordwestelijke windrichting. Sommige, door zijdelingse lichttoevoer, scheef gegroeide bomen kunnen onafhankelijk van de windrichting omvallen. In grote open plekken in het beuken-eikenbos komen groepsgewijs ontwortelingen voor van hetzelfde nivelleringsstadium met eenzelfde oriëntering. Meestal bestond geen correlatie tussen eenzelfde stadium van nivellering en een oriëntering van de bodemverstoringen op een bepaalde windrichting. Een datering van één nivelleringsstadium aan een bepaalde storm, waarvan de datum en windrichting te achterhalen zijn, was daarom niet mogelijk.

7.6 VERGELIJKING VAN DE RESULTATEN MET DE LITERATUUR

In het Neuenburger Urwald blijken verschillen in vorm en diepte van de verstoring te worden veroorzaakt door het type wortelstelsel en bodemtype, de vitaliteit van de boom en het verloop van de val. Lyford & Maclean (1966) constateren dat het sterke microreliëf in New Brunswick (Canada) geen gevolg kan zijn van ontworteling van de huidige boomsoorten zoals onder andere de fijnspar, maar dat het veroorzaakt moet zijn door grote loofbomen en weymouthdennen uit het prekoloniale bos. Zij merken ook op dat omgevallen dode bomen kleinere heuvels veroorzaken



Figuur 55. Oriëntering (valrichting) van de bodemverstoringen in het Neuenburger Urwald.

dan levende. De onderzoeken in de literatuur vinden slechts op één bodemtype plaats, zodat verschillen ten aanzien van het bodemtype niet belicht worden. Blancaneau (1973) beschrijft op overeenkomstige wijze als in paragraaf 7.2, dat er bij een val tegen een andere boom een afwijkende vorm van het microreliëf ontstaat door de terugslag die de stam ondervindt.

Aan de hand van de bestudeerde objecten was het in Neuenburg mogelijk een reconstructie van het proces van nivellering te maken. Stephens (1956) onderscheidt in de verstoringen drie morfologische zones, die grotendeels overeenkomen met de zones 1-2-3 van de in Neuenburg onderzochte objecten (fig. 40). Deze zones vervlakken in de loop der tijd en verliezen hun identiteit, doordat hun kleur steeds meer met het oorspronkelijke profiel overeenkomt. Lyford & Maclean (1966) constateren dat in de recente bodemverstoringen de horizonzen van de humuspodsol fel contrasteerden, terwijl ze in de oudste zijn vervaagd. De oudste verstoringen vertonen weer een dunne aaneengesloten uit- en inspoelingshorizont. Als oorzaken voor de nivellering worden de afspoeeling van bodemdeeltjes, de vorstwerking en de afbraak van wortels in de heuvel genoemd. Mijns inziens moet de activiteit van bodemdieren hier aan worden toegevoegd.

Stephens (1956) en Stephens & Oliver (1977) kunnen op grond van een correlatie tussen het stadium van nivellering en de oriëntering van de bodemverstoring op een bepaalde windrichting, meerdere windworpperioden dateren aan historische gegevens over stormen. De oudste nog herkenbare verstoringen bleken vierhonderdvijftig tot vijfhonderd jaar oud te zijn. Ook Lyford & Maclean (1966) vermoeden dat vele op één windrichting georiënteerde verstoringen veroorzaakt zijn door één zware storm. In het Neuenburger Urwald blijkt er geen correlatie te bestaan tussen het stadium van nivellering en de oriëntering van de bodemverstoring op een bepaalde windrichting (fig. 55). Dit komt, door de hoge frequentie van de overwegend wester- en noordwesterstormen (par. 1.2). Een datering van de nivelleringsstadia aan bepaalde stormen is daarom niet mogelijk.

In het Neuenburger Urwald is het oppervlaktepercentage van de verstoringen met 0,5-3,3 % beduidend lager dan de 14 % in het Harvard Forest, (Central New England) (Stephens, 1956), de 48 % in New Brunswick (Lyford & Maclean, 1966) en komt het meest overeen met de 2 % in het bosreservaat van Białowieża (Faliński, 1976). Het geëxtrapoleerde percentage voor de in de postglaciale periode verstoorde oppervlakte, ligt in Neuenburg eveneens aanzienlijk lager dan in Harvard en New Brunswick, respectievelijk 10-65 %, 100 % en meer dan 100 %. De oorzaken van de verschillen zijn misschien de andere boomsoorten en bodemtypen, het meer catastrofale karakter van de orkanen in Harvard en New Brunswick of een kortere nivelleringsperiode dan 500 jaar. Het beheer als 'Hudewald' is eveneens een belangrijke oorzaak van de lage oppervlaktepercentages.

De opgeworpen heuvels hebben in Neuenburg vaak een karakteristieke, dichtere vegetatie dan de omgeving en de strooisellaag is er erg dun of ontbreekt. In de kuilen is de strooisellaag juist dikker en de vegetatie is er minder overvloedig. Lyford & Maclean (1966) constateren in de heuvels een dichtere beworteling dan in de kuilen. Bomen verjongen zich uitsluitend op de heuvel en geplante bomen groeien daar beter dan in de kuilen en op de ongestoorde profielen. Ook

Stephens & Oliver (1977) spreken over overvloedige verjonging van bomen op de heuvels. Hutnik (1952) toonde het belang van ontwortelingen voor de kieming van boomsoorten aan. Lutz (1940) toonde verschillen aan in chemische en fysische eigenschappen van de gestoorde en ongestoorde bodem. De oppervlaktetemperatuur van de zuidelijke geëxponeerde hellingen van de heuvels was in open plekken hoger dan de temperatuur van de ongestoorde bodem. Poriënvolume, luchtcapaciteit en daarmee de infiltratiesnelheid van water bleek in de heuvel groter dan in de ongestoorde bodem. Het omhoog gebrachte materiaal in de heuvel had een hoger aandeel zware mineralen, een grotere buffercapaciteit en, samen met een hogere pH, een hogere basenverzadiging. Hart et al. (1962) geeft metingen van de strooiseldikte. De strooisellaag blijkt in de depressies drie tot vier maal en op de hellingen twee maal zo dik te zijn als op de top van de heuvels.

8 Gradiënten in het natuurbos

In de voorgaande hoofdstukken is steeds sprake geweest van verschillen in de ruimte, zoals in hoofdstuk 2 en 3 over bodemverschillen die verschillen in bostype tot gevolg hebben (hoofdstuk 5). De verschillen in structuur van het bos van plaats tot plaats in hoofdstuk 6 en tot slot de bodemverschillen die ontstaan door ontworteling van bomen in hoofdstuk 7. Deze verschillen in de ruimte leiden tot gradiënten die als volgt kunnen worden ingedeeld:

- De bostypen onderling. De verschillen leiden tot macrogradiënten (Van Leeuwen, 1966): primair edafische en abiotische gradiënten.
- De structuurfases zoals boomfase, aftakelingsfase, stakenfase, dichte fase en kale fase (par. 6.1.2) met verschillende afmetingen: de verschillen leiden tot mesogradiënten: biotische gradiënten door microklimaat.
- De binnen een structuurfase nog bestaande locale facies van bodemverstoringen als gevolg van ontworteling van bomen en boomlijken. Deze verschillen leiden tot microgradiënten: secundaire edafische en abiotische gradiënten.

8.1 MACROGRADIËNTEN

8.1.1 Aard van de macrogradiënten

De aard van de macrogradiënten wordt bepaald door bodemeigenschappen en grondwaterregiem. De opeenvolging van de contactgezelschappen beuken-eikenbos, gierstgras-beukenbos (de typische variant van het eiken-haagbeukenbos) in het Neuenburger Urwald (fig. 25) sluit geheel aan bij de onderlinge positie van deze bostypen in het ecologisch diagram (fig. 27). Dit wijst op een gradiënt van droog-zuur naar nat-basisch die ongeveer overeenkomt met de pH-KCl waarden van de bovenste tien centimeter van de bijbehorende profielen (tabel 4). De opeenvolging van gierstgras-beukenbos, de soortenrijke variant van het eiken-haagbeukenbos, naar het goudveil-essenbos in het Hasbrucher Urwald komt in het ecologisch diagram overeen met een gradiënt van droog-zuur naar nat-basisch die overeenstemt met de groei-plaatskartering (Fischer, 1974) in figuur 22. Deze gradiënt is in zijn geheel basischer en natter dan die in het Neuenburger Urwald (hoofdstuk 3). De verwantschapscoëfficiënten (hoofdstuk 5) van de onderlinge aangrenzende bostypen zijn veelal het grootst (tabel 7).

8.1.2 Bostypegrenzen

Op grond van de vegetatiesamenstelling in de transecten van het eerste niveau (fig. 11, 12, 23 en 24) en door vergelijking met de vegetatiekaart (fig. 25) blijkt het mogelijk binnen het transect van het eerste niveau globaal bostypen te begrenzen. De grenzen zijn niet scherp, omdat de overgang van de groeiplaatsomstandigheden geleidelijk verloopt. De kans is bovendien klein dat binnen de slechts twee meter brede strook vertegenwoordigers van een kenmerkende soortengroep direct na het overschrijden van de bostypegrens zullen voorkomen. Deze soorten komen immers binnen hun minimumareal, dat meestal groter is dan een transectinterval van enkele meters, maar enkele keren voor.

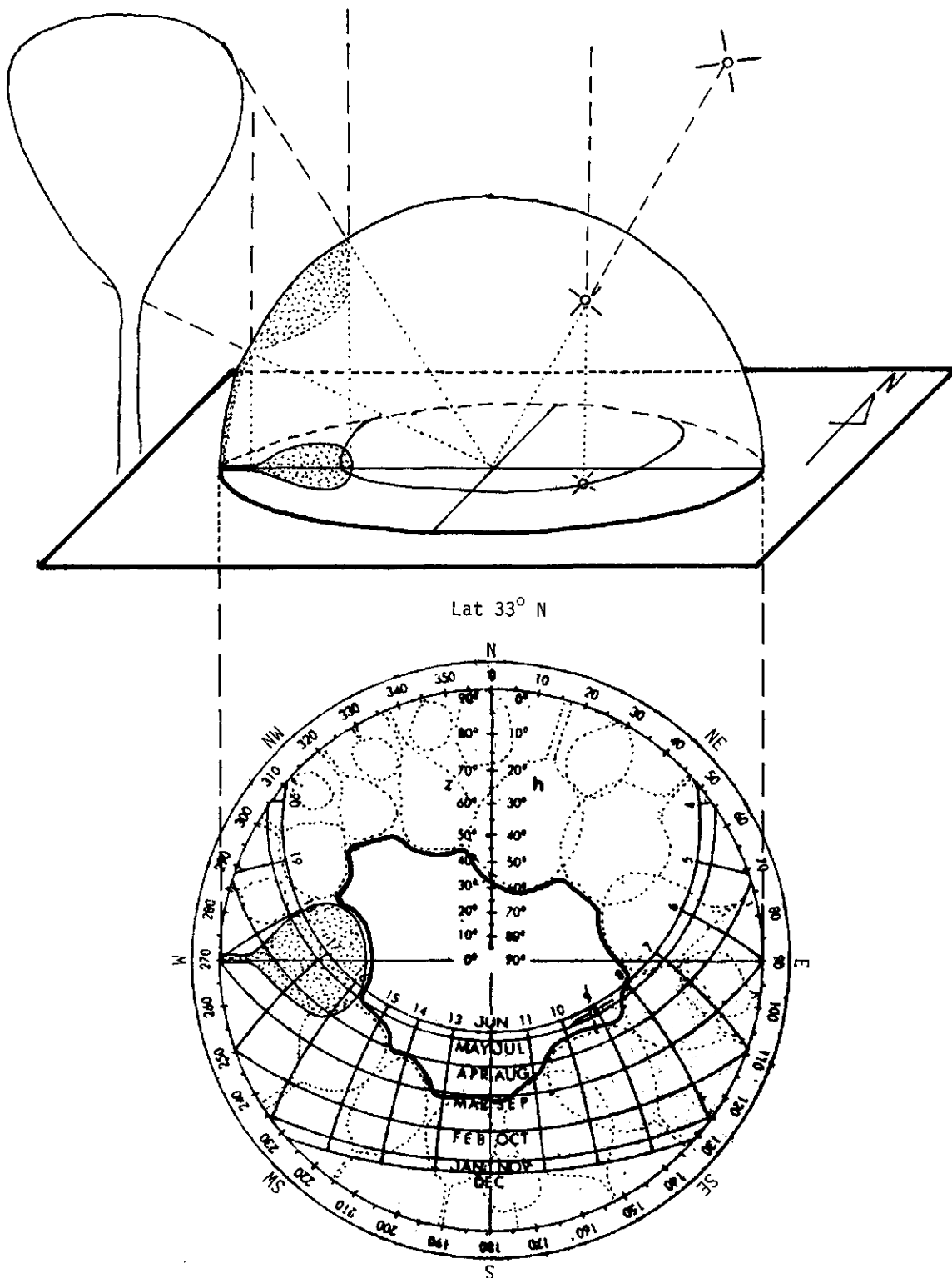
De sociologische groepenindeling kan getoetst worden met behulp van affiniteitsberekeningen (hoofdstuk 5). Deze affiniteitscoëfficiënten zijn groot tussen soorten van één groep en klein tussen soorten van uiteenlopende groepen. Ter illustratie zijn enkele affiniteiten tussen soorten uit de vegetatietransecten berekend. De affiniteitscoëfficiënt tussen muskuskruid en boskortsteel uit één groep is 12,27; tussen ruwe smele en wijfjesvaren uit één groep 2,14; tussen boswederik en heksenkruid uit één groep 7,6 en tussen haagbeuk en gierstgras uit één groep 1,24. De affiniteit tussen twee soorten uit verschillende groepen zoals bochtige smele en gele dovenetel is 0. Deze cijfers zijn in overeenstemming met de groepenindeling van de soorten in de presentietabel (tabel 6).

In het transect in het Neuenburger Urwald (fig. 11 en 12) zijn bostypegrenzen onderscheiden bij N18 van het gierstgras-beukenbos naar het beuken-eikenbos, bij N26 naar het gierstgras-beukenbos, bij N33 naar het eiken-haagbeukenbos, bij N42 via een zeer smalle strook gierstgras-beukenbos naar beuken-eikenbos en bij N47 op soortgelijke wijze weer naar eiken-haagbeukenbos. In de beide transecten in het Hasbruch (fig. 23 en 24) komt halverwege een grens voor van het gierstgras-beukenbos naar het goudveil-essenbos. Uit de vegetatiesamenstelling in figuur 11c, 12c, 23c en 24c blijkt dat de soortenrijkdom van beuken-eikenbos, gierstgras-beukenbos, de typische soortenarme variant van het eiken-haagbeukenbos naar de soortenrijke variant en tenslotte het goudveil-essenbos in de boven genoemde volgorde toeneemt, hetgeen ook uit de presentietabel (figuur 6) blijkt.

8.2 MESOGADIËNTEN

8.2.1 Invloed van de mesogradiënt op de macrogradiënt

Vele planten hebben in een bepaald bereik van de macrogradiënt, in één of twee bostypen het ecologisch optimum (tabel 6). Als gevolg van de grote structuurverschillen varieert het microklimaat en de wortelconcurrentie van bomen sterk binnen één bostype. Door de complementaire of accentuerende werking van deze mesogradiënten ontstaat er plaatselijk een gunstige biotoop voor planten die hun optimum hebben in een ander bereik van de macrogradiënt. De wijfjesvaren, die haar optimum heeft in het eiken-haagbeukenbos vestigt zich in kleine open plekken in het beuken-eikenbos en in het gierstgras-beukenbos (bijlage 3). In grote open plekken en in de boomfase van deze bostypen komt ze nauwelijks voor (fig. 58). Hetzelfde geldt voor soorten als ruwe smele en grootbloemige muur, die in het beuken-eikenbos en gierstgras-beukenbos vrijwel uitsluitend op open plekken voorkomen. De smalle stekelvaren, die zijn optimum in het beuken-eikenbos heeft, komt in het gierstgras-beukenbos op open plekken voor (figuur 58). De vegetatieopname in een grote open plek in het gierstgras-beukenbos (hoofdstuk 6) heeft veel soorten van de dalkruid-berkengroep, die hun optimum in het beuken-eikenbos hebben. In het goudveil-essenbos komen hondsdrif, kleefkruid en enkele soorten uit



Figuur 56. De horizontoscoop bestaat uit een halve doorzichtige plastic bol met spiegelwerking. Onder de bol ligt een grafiek met daarop de noordzuid-as en de geprojecteerde zonnebanen. Door de in de bol spiegelende bomen tegen de ondergrond van de grafiek onder de bol over te tekenen op overeenkomstige grafieken verkrijgt men voor iedere open plek een horizontogram, dat vergelijkbaar is met een fish-eye-foto. Uit de horizontogrammen is de percentuele hemelsafdekking (oppervlakte bedekte hemel gedeeld door de totale oppervlakte van de cirkelvormige grafiek maal 100 %) en het aantal uren zon per dag voor elk jaargetijde af te lezen.

de elzen-goudveilgroep in alle structuurfases voor. In het soortenrijke eiken-haagbeukenbos vindt men ze uitsluitend in open plekken. Ellenberg (1939) vond in gemengde eikenbossen in het noordwesten van West-Duitsland een onderlinge compensatie van licht en pH.

Door een ongunstig microklimaat of door sterke concurrentie van boomwortels kan een soort in het optimumbereik van de macrogradiënt juist ontbreken. Dit komt vooral voor in dichte fases en stakenfases, die daardoor bijzonder soorten-arm zijn, zoals in de fragmentaire opnamen H20, H23, N40, N2, H35 (bijlage 3). Naast de complementaire werking van het extra licht in open plekken is de factor vocht van belang. Planten van vochtiger bossen komen in de drogere typen alleen op open plekken voor. De open plekken zijn waarschijnlijk vochtiger vanwege een verlaagde wortelconcurrentie van bomen en een hogere neerslag. Er vindt geen interceptie plaats en de randbomen druipen vaak naar de open plek toe af. Bastiaens et al. (1980) constateerden in het centrum van een open plek een lichte opbolling van het grondwatervniveau en een hoger vochtgehalte van de bodem.

8.2.2 Invloed van een open plek op de diversiteit en soortensamenstelling van de vegetatie

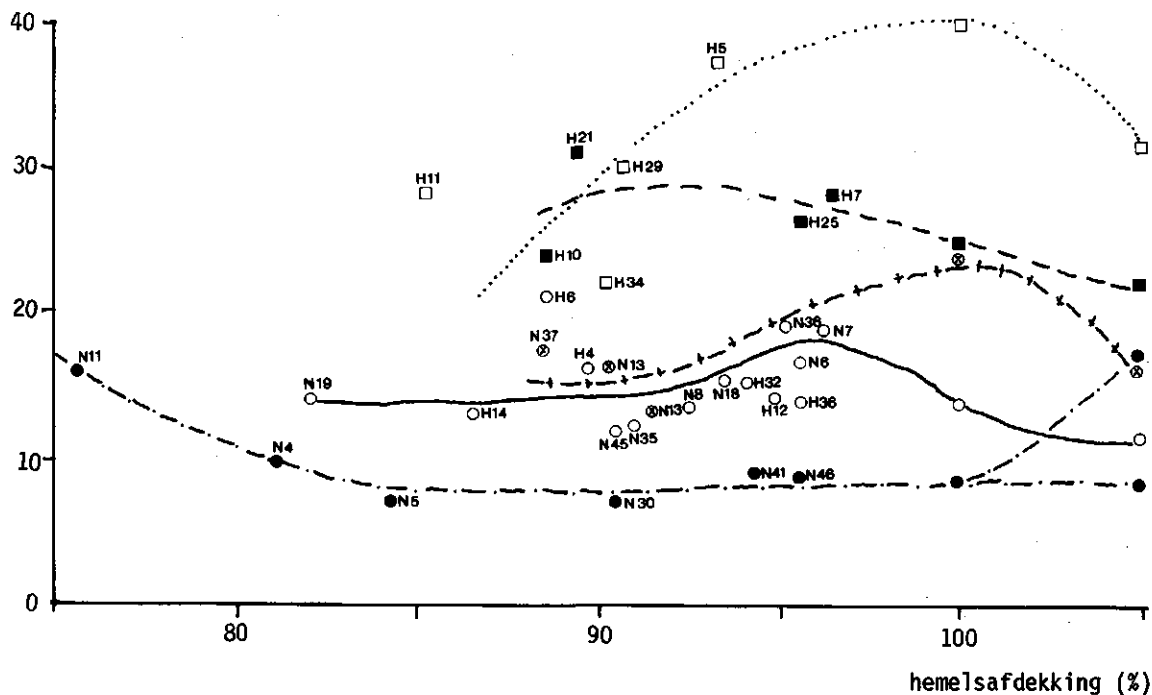
Bij de bestudering van de vegetatie in open plekken is de ouderdom een belangrijke variabele. Wegens tijdgebrek kon deze niet steeds achterhaald worden. Slechts één keer kon, met behulp van luchtfoto's, een uitspraak over de ouderdom worden gedaan. Een goede methode hiervoor is een jaarringanalyse van jonge boompjes en struiken die kiemden na het ontstaan van de open plek en van de omringende bomen, die op de open plek reageerden met een toenemende jaarring-

breedte (Horn, 1975; Oliver, 1975; Oliver & Stephens, 1977; Henry & Swan, 1974). Een verschil met de kapvlakten in cultuurbossen is dat in open plekken in het natuurlijke bos de kronen van omgevallen bomen groen kunnen blijven en pas na enkele jaren afsterven. Dit kan de ontwikkeling van de vegetatie beïnvloeden (par. 6.4.1).

Omdat zonnestralen schuin invallen, is de invloed van een open plek op de kruidlaag ten opzichte van de loodrechte projectie van het gat in het kronendak naar het noorden verschoven. Daarom is deze invloed in de noord-zuid georiënteerde transecten het best waarneembaar. In de meer oost-west georiënteerde transecten vindt men de randinvloed van open plekken aan weerszijden van het transect. Om een indeling van de belichtingsintensiteit en grootte van open plekken mogelijk te maken, is in de opnamen in open plekken een horizontogram gemaakt met behulp van een horizontoscoop (fig. 56). De horizontoscoop werd midden in de opname één meter boven de grond opgesteld, omdat een hoge kruidlaag het beeld van het horizontogram sterk beïnvloedt als het instrument op de bodem wordt geplaatst. Uit horizontogrammen is de percentuele hemelsafdekking en de duur van de zonnebestraling in de maanden mei, juni en juli berekend. Een horizontoscoopopname is vergelijkbaar met een hemisferische foto. Anderson (1964) toonde een sterke correlatie aan tussen de van de foto's afgeleide en de gemeten lichtintensiteitsommen.

De invloed van een open plek op de vegetatie in de relatief voedselarme bostypen beuken-eikenbos, gierstgras-beukenbos en de typische variant van het eiken-haagbeukenbos is duidelijk anders dan in de rijkere typen, zoals het soortenrijke eiken-haagbeukenbos en het goudveil-esenbos. Uit de vegetatiesamenstelling in de transecten van het eerste niveau (fig. 11c, 12c,

aantal soorten per are



Figuur 57. Het verloop van het aantal soorten in de vegetatie-opnamen van 100 m² per bostype in relatie tot percentuele hemelsafdekking en structuurfase. Voor 100 % is het gemiddelde aantal soorten van de opnamen in de boomfase genomen en bij 105 % het gemiddelde aantal in de dichte fase en stakenfase (curven uit de hand getrokken).

23b en 24b) blijkt dat in de voedselarmere typen het aantal soorten per transectdeel in de open plekken toeneemt. Uit figuur 57 blijkt bij afnemende hemelsafdekking eveneens een toename van het aantal soorten. In het beuken-eikenbos gebeurt dat pas in zeer grote open plekken, in het gierstgras-beukenbos het sterkst in kleine open plekken.

In het eiken-haagbeukenbos is de invloed door te weinig waarnemingen moeilijk vast te stellen. De toename van het aantal soorten komt doordat zich bramen, frambozen, kamperfoelie, varens en jonge boompjes en kiemplanten van bomen, die ter plaatse nog niet in de boomlaag voorkwamen, vestigen tussen de al aanwezige kruiden. Frambozen en kamperfoelie komen veel samen voor wat overeenstemt met hun onderlinge affiniteitscoëfficiënt van 2,37. De toenemende bedekkingswaarden van de bovengenoemde soorten blijken eveneens uit fig. 58. De afname van het aantal soorten in de zeer grote open plekken in het gierstgras-beukenbos wordt verklaard door de sterk toenemende bramenbedekking (fig. 57). De bovengenoemde varens en soorten als bosklaverzuring en gierstgras, die in kleine open plekken in vergelijking tot de omringende boomfase in bedekkingswaarde toenemen, worden er verdrongen.

Jonge beukenboompjes vinden we in het gierstgras-beukenbos het meest in kleine open plekken. In de grootste open plekken zijn kiemplanten van beuken aanwezig, maar het dichte bramendek bemoeilijkt de verdere ontwikkeling (fig. 59). In het beuken-eikenbos is de concurrentiekracht van braamsoorten kleiner en er treedt zelfs een toename van het aantal soorten op in grote open plekken. De beuk verjongt zich het best in de grootste open plekken (fig. 59). In open plekken in het beuken-eikenbos komen vrijgestelde hulststruiken voor, die ook onder het gesloten kroonendak al aanwezig waren. De bedekkingswaarden zijn onafhankelijk van de grootte van de open plek (fig. 59). Fluctuaties zijn een gevolg van het al dan niet aanwezig zijn van hulst vóór het ontstaan van een open plek, of van de vernietiging door vallende kronen tijdens het ontstaan van de open plek (fig. 16). In het gierstgras-beukenbos dalen de bedekkingswaarden van de hulst bij toenemende grootte van de open plek snel tot een niveau dat veel lager is dan in de boomfase en in kleine open plekken (fig. 59). Dit is een gevolg van de toenemende concurrentiekracht van bramen en van het feit dat hulststruiken in open plekken afsterven als gevolg van het ringen door muizen, die zich bij voorkeur ophouden in de grazige vegetatie van de kale fase.

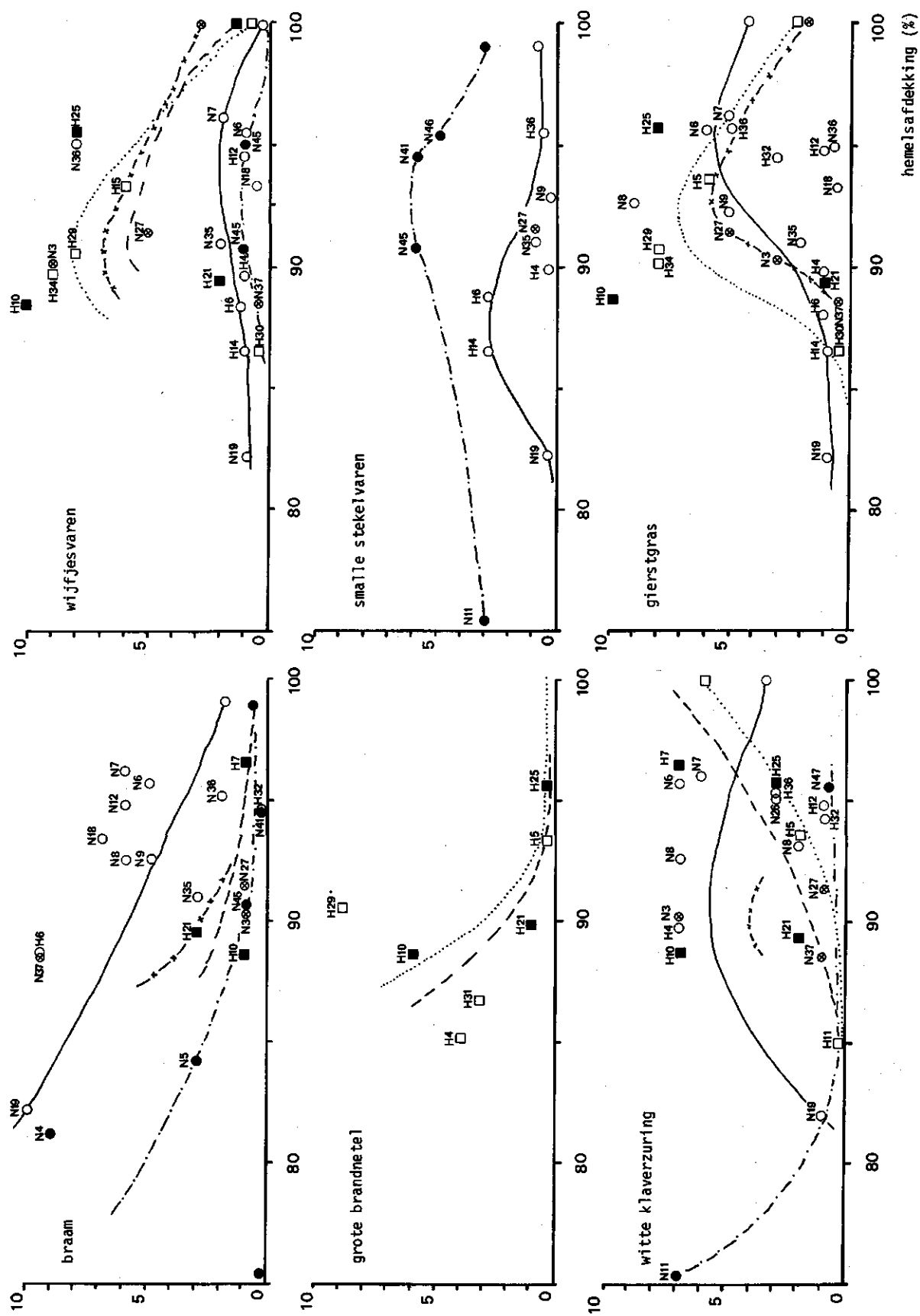
Uit de transecten van het eerste niveau (fig. 11, 12, 23 en 24) en uit figuur 57 blijkt dat in het goudveil-essenbos het aantal soorten in open plekken bij een lage CAI nauwelijks toeneemt en in de grootste open plekken zelfs daalt. Kenmerkende planten voor de open plekken zijn: moeraswalstro, verspreidbladig goudveil, brandnetel, kale jonker, kleefkruid, struisgras, hondsdraf, reuzenzwenkgras, leverkruid, echte valeriaan en moerasvergeet-mij-nietje. De onderlinge affiniteitscoëfficiënt tussen struisgras en hondsdraf is 9.5 en tussen brandnetel en verspreidbladig goudveil 2,8. Faliński (1976) constateerde in een aftakelingsfase van het linden-haagbeukenbos in het bosreservaat van Białowieża eveneens een sterke toename van de brandnetel. Aichinger (1967) beschrijft een soortgelijke ontwikkeling van de vegetatie na kaalkap in voedselrijke vochtige beukenbossen in Oostenrijk. In het

voedselrijke en vochtige goudveil-essenbos zorgt een klein beetje meer licht er al voor dat er zich een dichte kruidlaag van bijvoorbeeld gierstgras, struisgras en wijjesvaren ontwikkelt. In wat grotere open plekken treden hoge grassen en ruigtkruiden sterk op de voorgrond. Faliński (1973) vond dat de bladmassa in de kruidlaag van open plekken vaak in twee lagen verdeeld was, één van hoge ruigtkruiden en één van lage echte 'boskruiden'. Door de sterke toename van de ruigtkruiden, zoals brandnetel, worden lage kruiden als witte klaverzuring verdrongen (fig. 58). Het verdwijnen van deze lage kruiden verklaart de afname van het totaal aantal soorten in de grote open plekken. Piotrowska (1978) constateerde in een vergelijkend onderzoek op voedselrijke groeiplaatsen van het parelgras-beukenbos (*Melico-Fagetum*) een hoger bedekkingsaandeel van ruigtkruiden dan in het beuken-eikenbos. Bovendien reageerde de vegetatie in het parelgras-beukenbos sneller op kaalkap.

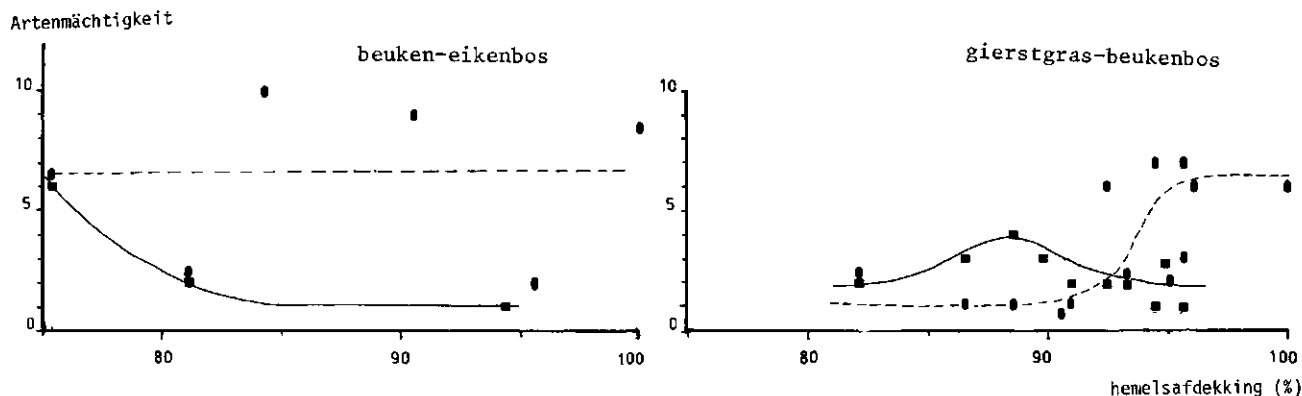
8.2.3 Verschillen in diversiteit en soortensamenstelling tussen structuurfases.

De transecten van het eerste niveau zijn het soortenarmst in de stakenfase tussen N30 en N32 in het Neuenburger Urwald en de stakenfase en dichte fase tussen H09 en 13 in het Hasbrucher Urwald (hoofdstuk 3 en 4). In figuur 57 zijn in alle bostypen de dichte fases en stakenfases soortenarmer dan de boomfases. Dit komt door de dichte sluiting van de boomkronen. Deze laten weinig licht door en de vele boompjes leveren in de wortelzone felle concurrentie. De stakenfases in het beuken-eikenbos vormen hierop een uitzondering. Bestaan deze stakenfases uit hulst of beuken, dan zijn ze nauwelijks soortenarmer dan de eveneens zeer soortenarme boomfase. Stakenfases en boomfases van pionierstadia met lichtdoorlatende soorten als berk, lijsterbes en eik zijn zelfs soortenrijker, omdat de bosbes-bochtige smelegroep (hoofdstuk 5) meer is vertegenwoordigd.

Verschillen in het soorten aantal in de kale fase zijn hiervoor al uitvoerig besproken. Aftakelingsfases zijn vaak zeer soortenrijk omdat kleine-boomfases mozaïekachtig afwisselen met kleine open plekken. Er zijn maar weinig soorten karakteristiek voor dichte fases, stakenfases en boomfases, zoals varens, bramen, kamperfoelie en ruigtkruiden karakteristiek zijn voor de kale fase. De bedekking van soorten die in de boomfase voorkomen neemt in open plekken toe, tenzij ze door ruigtkruiden of bramen worden verdrongen. Het relatieve aandeel van de lage 'boskruiden' is in de boomfases het hoogst. Alleen in de voedselrijkste bostypen komen enkele typische soorten van de boomfase voor die de concurrentie van de agressieve soorten van de kale fase blijkbaar niet kunnen verdragen. In het soortenrijke eiken-haagbeukenbos zijn dat het gewoon bosviooltje, boszegge en bosereprijs en in het goudveil-essenbos eveneens bosviooltje en boszegge met daarnaast witte klaverzuring en bereklauw. Aichinger (1967) noemt, met uitzondering van de bereklauw, dezelfde soorten karakteristiek voor de laatste fase van de bosontwikkeling in voedselrijke vochtige beukenbossen in Oostenrijk.



Figuur 58. Het verband tussen de 'Artemm chtig    ' (Barkman et al., 1964) van enige plantesoorten en de percentuele hemelsafdekking per bostype. Voor 100 % hemelsafdekking is de gemiddelde 'Artemm chtig    ' van de soort in de boomfase genomen (curven uit de hand getrokken).



Figuur 59. De verjonging van hulst en beuk in twee verschillende bostypen. In de figuren is de Artenmachtigheid (Barkman et al., 1964) uitgezet tegen de percentuele hemelsafdekking (zie fig. 55) (curven uit de hand getrokken) --○-- = hulst, --■-- = beuk.

8.2.4 Invloed van de boomsoort op de diversiteit en soortensamenstelling

De beuk en de hulst beïnvloeden het aantal soorten per oppervlakte-eenheid het meest negatief. Dit blijkt uit de transecten van het eerste niveau (fig. 11, 12, 23 en 24). Een goede illustratie van deze negatieve beïnvloeding is de vergelijking van de beukenopstand in het Hasbrucher Urwald in het transect van het eerste niveau HI 00-03 met de eiken-haagbeukenopstand in hetzelfde transect bij 04-08, beide in een gierstgras-beukenbos (Fischer, 1974). Ofschoon dezelfde kenmerkende soortengroep in beide opstanden voorkomt, is de frequentie en de bedekingsgraad van deze soorten in de beukenopstand beduidend lager (fig. 23). In natuurlijke beuken-eikenbossen en gierstgras-beukenbossen zou de beuk domineren (Ellenberg, 1963; Doing, Kraft & Westhoff, 1959). Trautmann (1972) merkt op dat er in gedegradeerde bossen van deze typen zonder dominantie van de beuk een dichte kruidlaag van lichtbehoevende planten optreedt. Nitzschke (1932) beschrijft dat de beuken-eikenbossen met eik, in tegenstelling tot de huidige beukenbossen, een dichte kruidlaag hebben van onder andere blauwe bosbes, dalkruid en hengel (*Melampyrum pratense*). Ook de fragmentarisch ontwikkelde goudveil-essenbosvegetaties zijn door verdroging en dominantie van de beuk soortenarmer geworden (Nitzschke, 1932). Volgens Fischer & Meinrenken (pers. med.) nam de laatste 40 jaar het voorjaarsaspect af op plaatsen waar beuken en hulst gingen domineren. In het Hasbrucher Urwald verdwenen daardoor soorten als eenbes (*Paris quadrifolia*), keverorchis (*Listera ovata*) en welriekende en bergnachtsorchis (*Platanthera bifolia* en *P. chlorantha*). Van Dort et al. (1979) vergeleken eiken- en beukenmalebossen op de Veluwe en troffen een 'Fagetum nudum' aan. Het ontbreken van kruiden is volgens hun metingen hoofdzakelijk een gevolg van de concurrentie om vocht of voedingsstoffen door de zeer oppervlakkige en intensieve beworteling van de beuk en in mindere mate een kwestie van een verschil in lichttransmissie tussen beuken en eiken.

8.3 DE MICROGRADIËNTEN

8.3.1 Boomlijken

De hoeveelheden dood hout op de bodem variëren sterk per bostype en per ontwikkelingsfase (tabel 12). In het gierstgras-beukenbos bedraagt de totale lengte dode stammen gemiddeld circa tien meter per are. In het goudveil-essenbos bedraagt de hoeveelheid dood hout ongeveer de helft daarvan. Dit hangt samen met de snellere vertering in de vochtige omgeving of met het hogere aandeel minder duurzame houtsoorten, zoals els en haagbeuk. De transectdelen in het beuken-eikenbos en het eiken-haagbeukenbos zijn te kort om een representatief beeld van deze bostypen te geven. Er zijn evenwel ook fases met zeer weinig dood hout. In een transectdeel met een stakenfase in het gierstgras-beukenbos komt in een gebied van acht are geen enkele dode stam voor.

Faliński (1976) onderzocht in het bosreservaat van Białowieża één hectare van een aftakelingsfase in het linden-haagbeukenbos. De totale lengte en het volume van alle dode stammen op de bodem werd gemeten. De opname werd na tien jaar herhaald. In deze periode verdwenen er door vertering boomlijken met een totale lengte van 563 meter (29 m³). Door het omvallen van bomen in deze tien jaar kwam er een lengte van 739 meter (40,3 m³) bij en bleef een rest van 562 meter (31 m³) liggen. De stand aan het begin en het eind van de periode was respectievelijk 1125 meter (60 m³) en 1301 meter (71,3 m³). De jaarlijkse aanwas van de staande bomen bedroeg circa 2,5 m³. De hoeveelheden dood hout in Białowieża liggen in dezelfde orde van grootte als in Neuenburg en Hasbruch, circa 10-15 % van de totale hoeveelheid hout (tabel 12). Faliński (1976) schat de omzettingsperiode van het hout op twintig tot dertig jaar. De waarnemingen van Fischer (pers. med.) aan een beukenstam van meer dan een meter dik in het gierstgras-beukenbos in het Hasbruch stemmen hiermee overeen.

De boomlijken in Białowieża zijn begroeid met vele hogere planten zoals witte klaverzuring, robertskruid, smalle beukvaren en kiemplanten van bomen, vooral fijnspaar. Op plaatsen waar de boomstam al vergaan is, handhaven deze soorten zich nog geruime tijd en blijken andere soorten zoals daslook (*Allium ursinum*) zich zelfs na vijf tot tien jaar nog niet te kunnen vestigen, zelfs als de directe omgeving er dicht mee be-

Tabel 12. Hoeveelheden dood hout op de bodem uitgedrukt in strekkende meters boomlijk per are.

Bostype en transectdeel	Fase	Hoeveelheid dood hout (m/are)
beuken-eikenbos		
N 18-26	boomfase met open plek	8,1
gierstgras-beukenbos		
H I 00-09	boomfase met open plek	10,2
H II 00-11	stakenfase met resten van oude boomfase	10,2
N 00-16	boomfase met 4 open plekken	10,3
N 26-32	stakenfase en boomfase	0
eiken-haagbeukenbos		
N 32-42	boomfase	2,0
goudveil-essenbos		
H I 09-20	aftakelingsfase	6,9
H II 11-20	boomfase met open plek	5,1
linden-haagbeukenbos		
'IBP'-proefvlak (Białowieża) vroege aftakelingsfase		11,2
'IBP'-proefvlak (Białowieża) vroege aftakelingsfase (Falinski, 1976).		13,0

groeid is. De boomlijken zijn een hindernis bij het wroeten van grote zoogdieren zoals het wilde zwijn (Faliński, 1976; Derkman & Koop, 1977). Verder zijn de stammen een soort verkeerswegen voor sommige soorten kleine zoogdieren (Olszowski, 1968).

In het Neuenburger Urwald zijn de boomlijken eveneens rijk begroeid. De eikestam in een kleine open plek in het gierstgras-beukenbos (fig. 14) is begroeid met kruiden als brede stekelvaren, wijfjesvaren, gierstgras, witte klaverzuring, klimop, braam en vele mossen. Opvallend is dat de kruiden wortelen in de rottende bast van de eik. Is de bast afgevallen dan ontbreekt meestal de kruidenbegroeiing en de kale stam is met kenmerkende mossen begroeid zoals berggafeltandmos (*Orthodicranum montanum*), *Odontoschisma denudatum* en pronkmoss (*Isopterygium elegans*). Vergane boomlijken zijn begroeid met mossen als gewoon sterretjesmos, gerimpeld platmos en fraai haarmos (*Polytrichum formosum*) en soms weer met kruiden.

Op pas omgevallen haagbeuken en beuken komt nauwelijks begroeiing van kruiden voor. Wel komen talloze mossen voor zoals klauwtjesmos (*Hypnum cupressiforme*), gewoon dikkopmos (*Brachytecium rutabulum*) en kantmos (*Lophocolea heterophylla*). In het natte goudveil-essenbos zijn boomlijken van haagbeuken en eiken meestal sterk begroeid met wijfjesvaren en soms met smalle stekelvaren, robertskruid en witte klaverzuring (foto 19). Op de plaats van een omgevallen boom, waar veel dood hout aanwezig is uit de boomkroon, komen alleen wat varens en mossen voor. Nitzschke (1932) beschreef eveneens de begroeiing van boomlijken en men krijgt de indruk dat door het dichter worden van het bos de begroeiing van de stammen is afgenomen. Boomlijken zijn alleen in de kleine open plekken begroeid met kruiden en in gesloten opstanden meestal alleen met mossen en paddestoelen.

In het bos bevinden zich ook staande dode stammen, waarvan het aantal per fase sterk va-

rieert. In de transecten zijn er dat circa twaalf per hectare met een totale lengte van 118 m. Daarbij komen nog vier sterk in vitaliteit verminderde, vaak half afgebroken bomen per hectare. In het vermoldende hout van de staande dode bomen worden vaak planten aangetroffen die elders in het bos niet voorkomen, zoals muursla (*Mycelus muralis*), bergbasterdwederik (*Epilobium montanum*), wilgeroosje (*Chamaenerion angustifolium*) en verder wijfjesvaren, witte klaverzuring, robertskruid en vele paddestoelen (foto 20). Zelfs op levende eiken en scheef staande beuken komen epifyten voor, zoals de eikvaren (*Polypodium vulgare*). In holtes van sterk gegroefde haagbeuken en in het hart van de zogenaamde 'Armleuchterbuchen' (foto 2) komen in dichte moskussens ook kruiden voor zoals wijf-

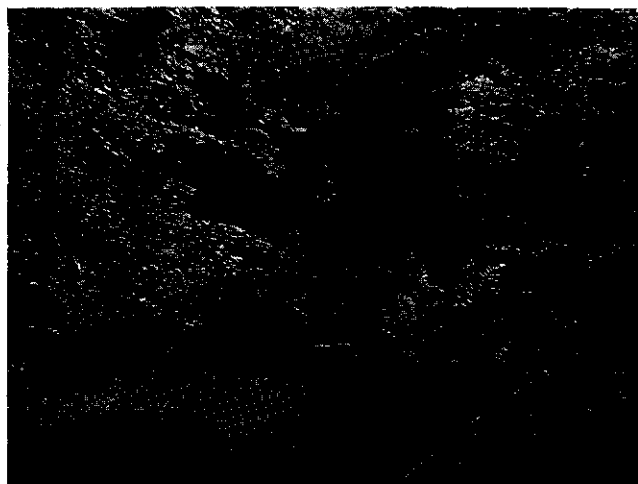


Foto 19. Wijfjesvaren op een omgevallen dode boom in een kleine open plek in het goudveil-essenbos in het Hasbrucher Urwald.



Foto 20. Vegetatie in een dode staande boom in het Hasbrucher Urwald.

jesvaren en witte klaverzuring. Nitzschke (1932) beschreef dit nog als een algemeen verschijnsel, maar door het dichter worden van het bos en het sterven van door oude beheersvormen ontstane 'Kopfhaineibuchen' en 'Armlauchterbuchen' is dit nu veel zeldzamer geworden.

8.3.2 De bodemverstoringen als gevolg van de ontworteling van bomen

Nitzschke (1932) en Londo (1977) vestigden reeds eerder de aandacht op de begroeiing van de bodemverstoringen in het Neuenburger Urwald. Al bij een globale bestudering aan de hand van 14 objecten (fig. 41 tm 54) bleken de bodemverstoringen een van de omgeving afwijkende begroeiing te bezitten. Bij nadere bestudering blijken deze verschillen het meest uitgesproken te zijn in boomfases en kleine open plekken bij een zekere graad van beschaduwing. In grote open plekken komen deze microgradiënten nauwelijks tot uitdrukking in de vegetatiesamenstelling, doordat de soorten die bij beschaduwing op de microgradiënt reageerden, dan worden verdrongen door bramen, varens en ruigtkruiden. Binnen de bramenfacies in het transect van het tweede niveau N03-06 (fig. 13) ontbreekt bijvoorbeeld de karakteristieke begroeiing van smalle beukvaren op de bodemverstoringen (zie ook transect van het derde niveau N04-05, fig. 14). Ook in het transect van het tweede niveau N30-33 (fig. 20) treedt alleen bij een zekere beschaduwing, waardoor de dichte begroeiing van wijfjesvaren wordt verdrongen, de karakteristieke begroeiing met smalle beukvaren op.

In het bosreservaat van Białowieża geven de bodemverstoringen aanleiding tot het optreden

van niet-bossoorten, zoals moerasplanten en moddertherofyten, in kuilen die tijdelijk onder water staan (Faliński, 1976). De bodemverstoringen in het Neuenburger en Hasbrucher Urwald hebben per bostype een typische begroeiing.

- In het beuken-eikenbos wordt door de schaarse bodemverstoringen de dikke strooisellaag doorbroken. De minerale ondergrond, die bijna altijd een hogere pH heeft, komt dan aan de oppervlakte. Op de heuvel komt in een omgeving zonder kruidlaag meestal een dichte begroeiing voor van onder andere blauwe bosbes (fig. 54). Soorten uit de grootbloemige muur-haagbeuk groep (hoofdstuk 5) zijn op de heuvel meer vertegenwoordigd (bijlage 3). De kuil en vooral de kuilranden van de eerste nivelleringsstadia raken begroeid met fraai haarmos, rimpelmos (*Atrichum undulatum*), pitrus (*Juncus effusus*) en dubbelloof (*Blechnum spicant*) (transect tweede niveau N18-21, fig. 16; fig. 43 en 44).

- In het gierstgras-beukenbos is de wortelplag in een vroeg nivelleringsstadium een milieu voor planten die hun eigenlijke optimum hebben in het beuken-eikenbos, zoals pilzegge, smalle stekelvaren, ruige veldbies, bergvlier (*Sambucus racemosa*) en gaffeltandmos (*Dicranum scoparium*). Ook worden er soorten aangetroffen, die nauwelijks elders in het bos voorkomen, zoals wilgeroosje en tormentil (*Potentilla erecta*). Aichinger (1967) beschrijft deze soorten in een vroeg successiestadium van loofbosontwikkeling op zure bodems. Vaak groeien frambozen op de wortelkluit, ook als ze in de directe omgeving van de verstoring ontbreken. Op de kale minerale grond van alle stadia komen mossen als rimpelmos, pluissjesmos (*Dicranella heteromalla*), gewoon sterremos en fraai haarmos voor (transect derde niveau N04-05, fig. 14). De kuil in zo'n vroeg nivelleringsstadium is duidelijk natter dan de omgeving. Er komen soorten voor uit het goudveil-essenbos en het eiken-haagbeukenbos, zoals boswederik, heksenkruid, ruwe smele, kruipende boterbloem, ijle zegge (*Carex remota*) en bloedzuring; beide laatsten worden ook door Faliński (1967) in kuilen in het bosreservaat van Białowieża beschreven. Men treft er bijna altijd wijfjesvaren aan, maar ook soorten die elders in het bos nauwelijks voorkomen, zoals lidrus (*Equisetum palustre*), greppelrus (*Juncus bufonius*), pitrus, lage zegge (*Carex demissa*) en stippelvaren (*Thelypteris limbosperma*). In de kuilen van oudere nivelleringsstadia treft men nog lange tijd ijle zegge, schadegeelster en muskuskruid aan, vooral langs de randen. Het centrum van de kuil is zonder vegetatie vanwege de dikke strooisellaag. De heuvels van de oudere nivelleringsstadia zijn met wijfjesvaren en smalle beukvaren begroeid (fig. 48, 49, 50, 51 en 53). Het zeer plaatselijk voorkomen van smalle beukvaren op oude bodemverstoringen blijkt uit de transecten van het tweede en derde niveau (fig. 13, 14 en 20). In het Hasbrucher Urwald is de soort veel zeldzamer, maar de weinige vindplaatsen, zoals in transect eerste niveau H1,11 (fig. 22) en in opname H18, zijn eveneens bodemverstoringen. Het is opmerkelijk dat het varentje buiten het reservaat in Neuenburg en Hasbruch vrijwel uitsluitend en massaal voorkomt op aarden wallen rond oude kampen in het bos en langs greppels; cultuurlijke equivalenten van de bodemverstoringen door ontworteling van bomen. In het Hasbruch vertoont de zeldzame gebogen beukvaren (*Thelypteris dryopteris*) een soortgelijke ecologie.

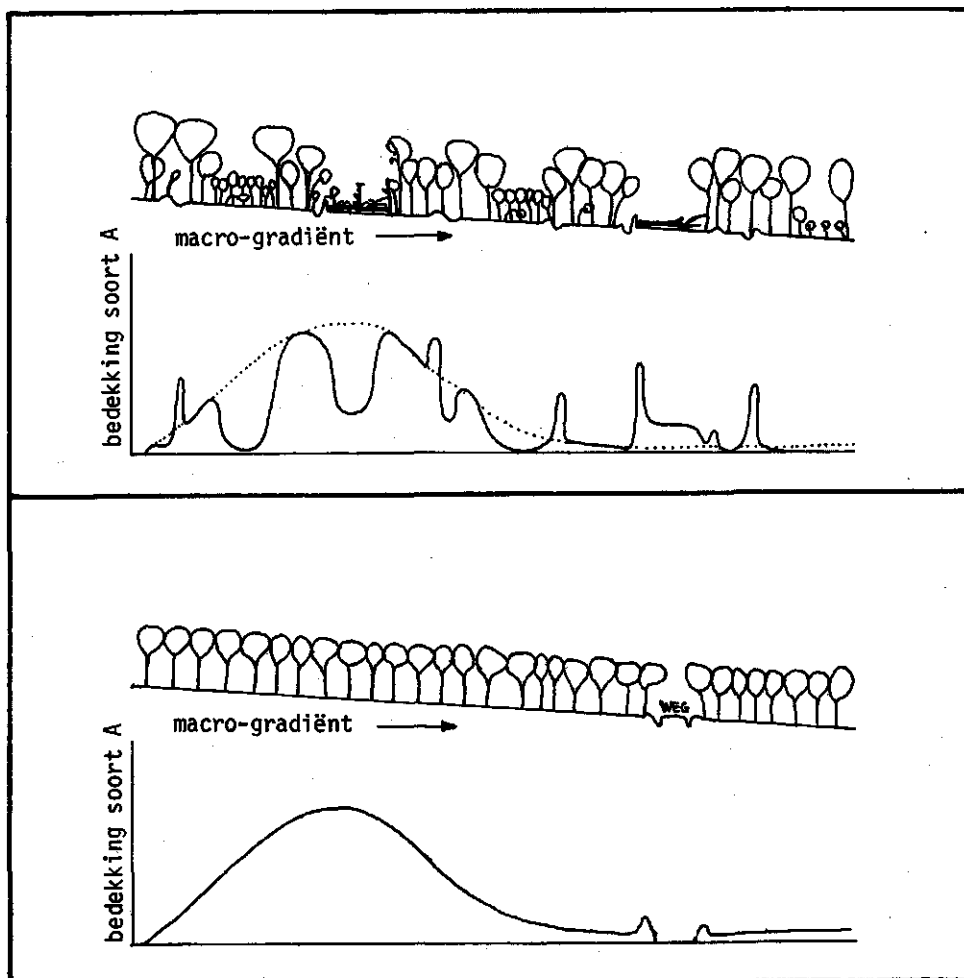
- In beide subassociaties van het eiken-haagbeukenbos is het verrijkend effect van de bodemver-

storing geringer. In latere stadia zijn de smalle beukvaren en de wijfjesvaren karakteristieke soorten voor de heuvel.

- In het goudveil-essenbos betekent een bodemverstoring een opheffing van het substraat boven de grondwaterspiegel. Op de wortelplag ontstaat een milieu voor planten uit de voedselarme bostypen zoals fraai haarmos, gaffeltandmos en framboos. In de kuil komen vaak echte moerasplanten voor zoals moerasvergeet-mij-nietje. Er bestaat in dit bostype een zwak microreliëf van ruggen en dalen. Het hoogteverschil bedraagt maximaal enkele decimeters en is vergelijkbaar met het microreliëf in het Neuenburger Urwald (hoofdstuk 3). Het is niet geheel zeker of dit reliëf veroorzaakt is door bodemverstoringen of dat het ontstaan is door periglaciale erosie. De bomen groeien meestal op de heuvels. De vegetatie van de heuvels wijkt sterk af van die van de kuilen. Op de heuvels komen veel soorten van de dalkruid-berkengroep en de pluisjesmos-stekelvarengroep (hoofdstuk 5) voor, samen met een dichte moslaag van gewoon sterremos, fraai haarmos, gaffeltandmos, pluisjesmos en gerimpeld platmos. Verder treft men er soorten aan die elders in het bos nauwelijks voorkomen zoals zandhoornbloem (*Cerastium semidecandrum*).

8.4 GRADIËNTEN IN EEN OERBOSSITUATIE

Als gevolg van de structuurverschillen varieert het microklimaat sterk binnen één bostype. Door de complementaire werking van deze mesogradiënten ontstaat er plaatselijk een gunstig biotoop voor soorten die in een bos met een homogene structuur (cultuurbos) hun optimum hebben in een geheel ander bereik van de macrogradiënt. Welke soorten op de mesogradiënt reageren is per bostype verschillend. De microgradiënten die ontstaan door ontworteling van bomen hebben een soortgelijk effect op de vegetatie. Immers de lokale bodemgesteldheid verandert en er vestigen zich binnen een bepaald bostype plantensoorten uit een geheel ander bereik van de macrogradiënt. De manier waarop de microgradiënten tot uitdrukking komen in de vegetatie verschilt niet alleen per bostype, maar ook onder invloed van mesogradiënten. Deze extra gradiënten maken dat, versnipperd in een ongunstig milieu, kleine gunstige biotopen voorkomen voor een aantal soorten en omgekeerd in een gunstig milieu ongunstige biotopen. Door de dynamiek in het oerbos ontstaan er van nature meso- en microgradiënten die de reactie van de vegetatie op macrogradiënten gecompliceerder maken dan in een bos met een homo-



Figuur 60. Het verloop van de bedekking van soort A in een transect evenwijdig aan een macrogradiënt van bijvoorbeeld droog-zuur naar nat-basisch. Soort A heeft in het cultuurbos een optimum in een vrij zuur en droog bostype en kan als kensoort worden gebruikt. In het natuurlijke bos vervaagt het optimum en als kensoort is de soort onbruikbaar geworden, omdat er als gevolg van meso- en microgradiënten in een ongunstig milieu versnipperd kleine gunstige biotopen in een gunstig milieu kleine ongunstige biotopen voorkomen.

gene structuur zonder ontwortelingen (fig. 60). De methode van de Frans-Zwitserse school, die associaties onderscheidt op grond van exclusieve en selectieve kensoorten, is ontwikkeld voor het cultuurlandschap van midden en westelijk Europa, en is als gevolg van bovengenoemde dynamiek in natuurlijke landschappen moeilijk toepasbaar. Soortgelijke moeilijkheden deden zich voor in andere bosreservaten in Europa (Zukrigl, 1978; Zukrigl et al., 1963) en in het tropisch regenvoud (Anonymus, 1956).

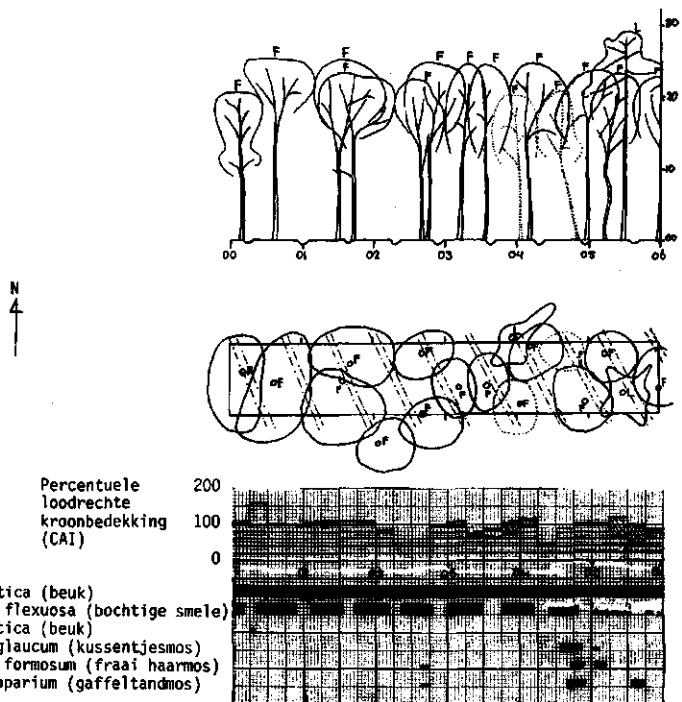
9 Vergelijking cultuurbossen met natuurbossen

Het mozaïek van verjongingseenheden in de meeste cultuurbossen is grootschaliger dan het spontane bosmozaïek, zoals dat hierboven is beschreven. Door het toepassen van grote kapvlakten met een onnatuurlijk hoge frequentie (meer dan 0,25 ha) imiteert men onbewust branden, orkanen, plagen, lawines en aardverschuivingen. Verjongingseenheden met doorsneden groter dan twee tot drie maal de boomhoogte komen in natuurlijke bossen slechts met lage frequenties voor. Bovendien hebben kapvlakten in een cultuurbos een duidelijk ander karakter dan een windworp gat in een natuurbos. Door de afvoer van dood hout worden mineralen afgevoerd (Duvigneaud, 1968). In een natuurbos bufferen het dode hout, de nog enige tijd groen blijvende kronen van omgevallen bomen of dichte kruidvegetaties het microklimaat op de bodem, terwijl de bodem op de grotere kapvlaktes is blootgesteld aan het macroklimaat.

De fijnkorrelige afwisseling van structuurfases en successiestadia en de daarmee samenhangende mesogradiënten ontbreken in het vlaktegwijs verjongde cultuurbos. Figuur 61 en 62 tonen het structuurverschil van de cultuurbossen (beuken-eikenbos) in de directe omgeving van het Neuenburger Urwald met het reservaatgedeelte. Op foto 21 contrasteert het ruwe kronendak van het Ur-

wald sterk tegen de gelijkjarige blokken in de onmiddellijke omgeving. De majoriteit ontbreekt, omdat de bomen niet de kans krijgen hun maximale fysiologische leeftijd te bereiken. De relatief grote oppervlakte verjongingsfase hangt daarmee samen. Van Miegroet (1980) wijst op de gevaren van het verkorten van de levensduur van opstanden en individuele bomen, het stabiliteitsverlies door onderbreking van het opstandsklimaat, het uitschakelen van steun- en beschuttingsmechanismen, het verdwijnen van voedingsmechanismen en de vergrote kans op catastrofes. Scheefstaande en sterk gegaffelde bomen ontbreken, omdat ze worden uitgeselecteerd. Ook dode en in vitaliteit verminderde bomen worden geëlimineerd. Omgevallen bomen worden geoogst. De wortelkluiten van de bodemverstoringen door ontworteling worden teruggeklapt. Kunstmatig microreliëf van doorlopende greppels heeft een geheel ander karakter. Vooral in de vochtige typen werkt de ontwatering verarmend op de soortenrijkdom.

Het verlies aan ruimtelijke gedifferentieerdheid betekent een verlies aan niches. Voor de fauna is dit herhaaldelijk aangetoond. In het Hasbruch werd een correlatie tussen de verticale en horizontale gestructureerdheid van het bos en de dichtheid en de diversiteit van de vogelbevolking aangetoond (Opdam & Van Bladeren, 1980).



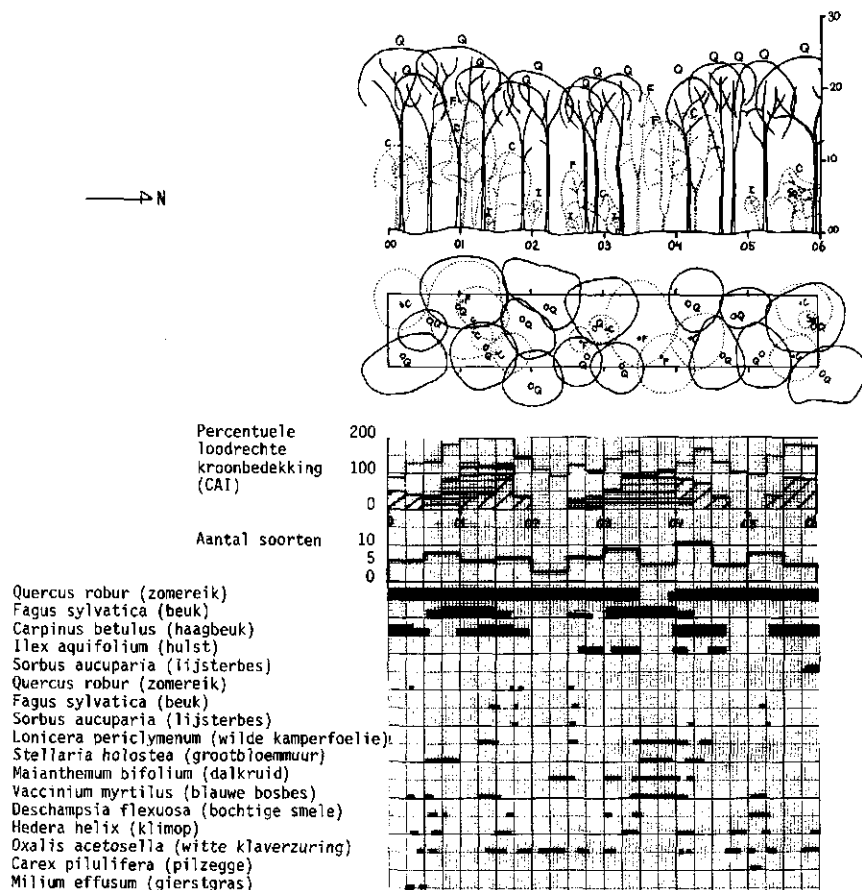
Figuur 61. Transect eerste niveau (oorspronkelijke schaal 1:500) cultuurbos (beuken-eikenbos) direct ten zuiden van het Neuenburger Urwald.

a) Zijaanzicht van een strook van 10 m breed, bomen en struiken lager dan 15 m in het zijaanzicht in een strook van 5 m breed en plattegrond van dezelfde strook van 10 m breed.

F= beuk

L= lariks

b) Vegetatiesamenstelling in een strook van 2 m breed, midden in de 10 m brede strook. Bedekkingen van respectievelijk minder dan 5 %, 5-25 % en meer dan 25 % zijn weergegeven met drie toenemende lijndiktes. De percentuele loodrechte uitwendige kroonbedekking of Crown Area Index (CAI) afgeleid uit de plattegrond is per soort weergegeven, horizontaal gearceerd = beuk, schuin gearceerd = lariks. Per transectinterval van 5 m (10 m²) is het totaal aantal soorten in een blokdiagram weergegeven.



Figuur 62. Transect eerste niveau (oorspronkelijke schaal 1:500) cultuurbos (beuken-eikenbos) direct ten noorden van het Neuenburger Urwald.

a) idem figuur 60.

b) idem figuur 60, horizontaal gearceerd = beuk, schuin gearceerd = haagbeuk, blanco = eik.

Janssen (1972) constateerde in het Hasbrucher Urwaldreservaat een drie maal zo hoge broedvogelstand als in een direct daaraan grenzend éénlagig oud eikenbos. De hollenbroedersstand bleek zelfs vier maal zo hoog te zijn, hetgeen ongetwijfeld met een hoger aandeel dood hout samenhangt. In andere bosreservaten (Bibelriether, 1979; Scherner, 1976) en in beheerde en niet beheerde beukenbossen (Weber, 1968) werd bij een toename van de gestructureerdheid een toename van de dichtheid en de soortenrijkdom van de vogelstand geconstateerd. Desgranges (1979) vond bij een toename van de gestructureerdheid en van de hoogte van de bomen een toename van het aantal omnivore (allesetend) vogelsoorten, die zich hoofdzakelijk in de boomlaag ophielden. Johnston & Odum (1956) wijzen erop dat juist de lengte van de grenzen tussen gesloten oudere en meer open jongere fases in een bosmozaïek van belang zijn voor een aantal soorten. De vogelwerkgroep Winterswijk (1977) toonde eenzelfde verband aan in een cultuurlandschap. Juist bossen met een grillige vorm en kleine bosjes met relatief veel rand per oppervlakte bos hebben de hoogste dichtheden. In het reservaat in het Hasbruch blijken naast de karakteristieke soorten van het gesloten bos in open plekken ook soorten van de kapvlakte voor te komen. Dit verhoogt het soorten aantal per oppervlakte eenheid ten opzichte van het cultuurbos (Opdam & Van Bladeren, 1980).

Het dode hout is ook van groot belang voor vele insecten. Vooral de wat grotere kevers als boktorren (Coleoptera, Cerambycidae) en bijvoor-

beeld het vliegend hert (*Lucanus cervus*) zijn voor een groot deel van hun levenscyclus op dood hout aangewezen. De rol van insecten wordt in cultuurbossen niet alleen door de afvoer van hout geschaad; hun rol in de kringloopprocessen van organisch materiaal kan ernstig verstoord worden als stadia van de spontane ontwikkelingscyclus worden overgeslagen door aanplant van boomsoorten die niet in het ontwikkelingsstadium passen (Lunderstaedt, 1980). Ellenberg (1978) wijst op de gebondenheid van vele diersoorten aan een bepaald bostype, waarbij de karakteristieke structuur van de vegetatie bepalend is. Bastiaens et al. (1980) toonden aan dat de afmetingen van de verjongingsvlaktes invloed hadden op de soortensamenstelling van de loopkeverpopulatie. Als gevolg van het ontwortelen van bomen in de vochtige bostypen vinden amfibieën in de ontstane poelen een gunstig biotoop. De vuursalamander (*Salamandra salamandra*), die in het Hasbruch voorkomt, heeft een klein territorium waarin een poeltje tijdens zijn larvale stadium en dood hout ter beschutting tegen uitdroging aanwezig moeten zijn. In een spontaan bos vindt men deze voorwaarden op kleine afstand van elkaar.

Het totaal aantal plantesoorten verschilt in het Neuenburger en Hasbrucher Urwald nauwelijks van dat van de omringende cultuurbossen. Maar weinig soorten, zoals verspreidbladig goudveil en smalle beukvaren, komen vrijwel uitsluitend in de reservaten voor. Dit hangt samen met respectievelijk de betere ontwatering van de cultuurbossen en het daar ontbreken van ontwor-

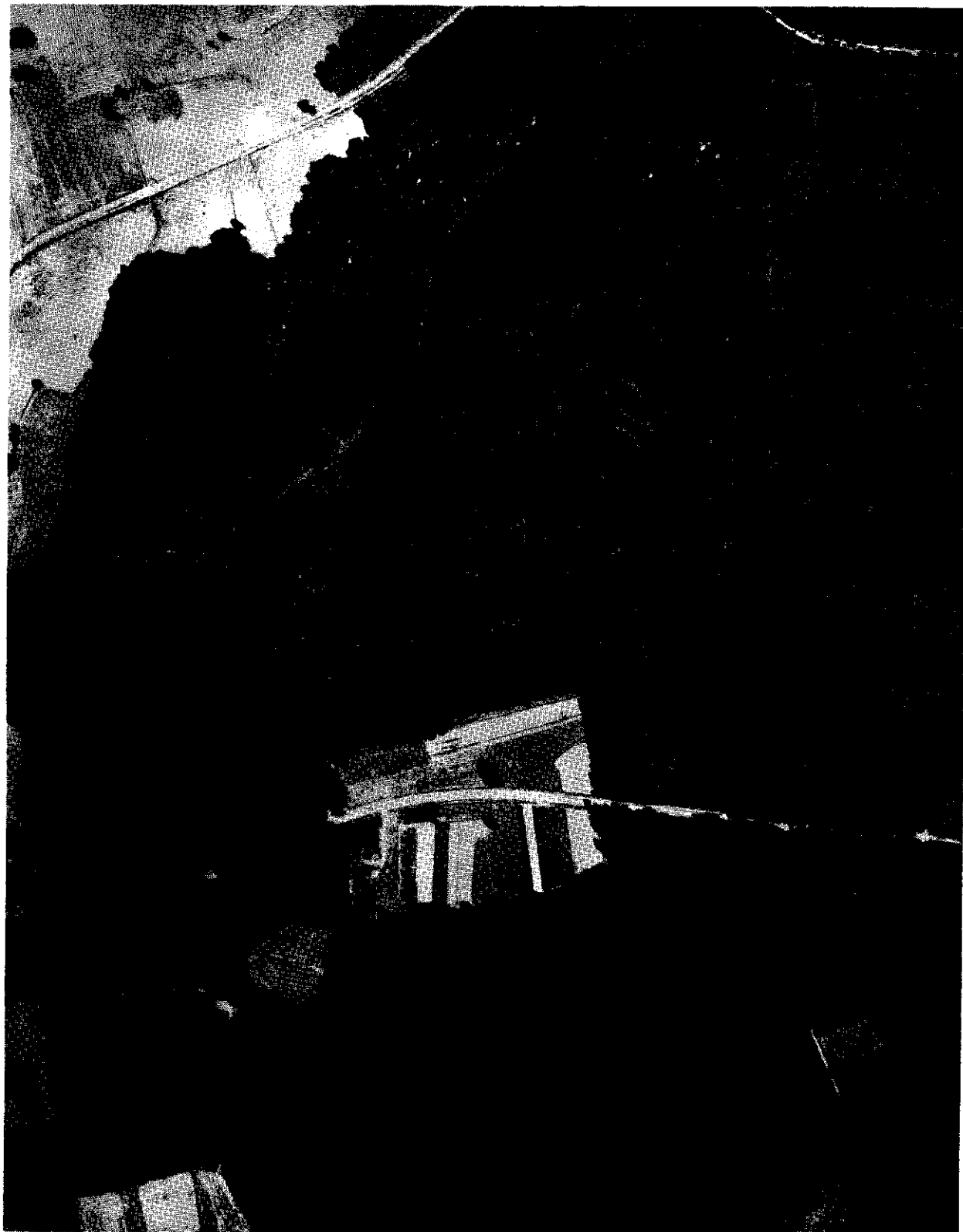


Foto 21. Luchtfoto van het Neuenburger Urwald (Varel 4a/722) gevlogen op 10-8-1972. Vrijgegeven door Reg. Präs. Münster Nr: 4151/72. Vermenigvuldiging toegestaan NLV v. A Landesvermessung 20-5-1981, B6-23254 N (803).

Tabel 13. Diversiteitsverschillen tussen de boomfasen in de bosreservaten en de boomfasen in de omringende cultuurbossen (gemiddeld soortenaantal per 100 m²).

	Boomfase natuurbos	Boomfase cultuurbos
Goudveil-essenbos	42	19
Eiken-haagbeukenbos	25	20
Gierstgras-beukenbos	14	16
Beuken-eikenbos	9	12

lingen van bomen. Verder ontbreken epifytische begroeiingen op bomen van bijvoorbeeld witte klaverzuring, eikvaren, wijfjesvaren, mossen en korstmossen, omdat staande dode bomen ontbreken, evenals scheve en knoestige, zeer oude bomen met een ruwe bast (Barkman, 1958). Kenmerkende soorten van de open plekken in het reservaat komen in het cultuurbos op kapvlakten voor. Typerende kapvlaktesoorten zoals wilgeroosje (*Chamaenerion angustifolium*) zijn in het Neuenburger en Hasbrucher Urwald zeldzaam en komen alleen op bodemverstoringen en op boomlijken op open plekken voor. De vegetatieopnamen ter grootte van 100 m² in de boomfasen van vooral het eiken-haagbeukenbos en goudveil-essenbos zijn in het Neuenburger en Hasbrucher Urwald soortenrijker dan de boomfaseopnamen in het cultuurbos op een overeenkomstige groeiplaats (tabel 13). In het cultuurbos ontbreken de microgradiënten als gevolg van ontwortelingen en liggend dood hout. De groeiplaatsverschillen binnen een opname zijn minder groot en de vegetatie is daardoor minder divers.

Het differentiërende effect van de extra microgradiënten is in de voedselarme bostypen het geringst. Daarbij speelt bovendien dat het hoge beukenaandeel in de boomfase van het gierstgras-beukenbos en beuken-eikenbos de microgradiënten minder tot hun recht laten komen (hoofdstuk 8). In cultuurbossen met veel eik is het aantal soorten op overeenkomstige groeiplaatsen daarom zelfs groter (tabel 13). De van nature vochtige groeiplaatsen voor goudveil-essenbos in het cultuurbos zijn extra verarmd door de betere ontwatering.

Vergelijkt men opnamen van alle structuurfasen in het Neuenburger en Hasbrucher Urwald dan fluctueert de soortensamenstelling en het aantal soorten per opname binnen één bostype meer dan in het cultuurbos. Dit is het gevolg van de accentuerende werking van het microklimaat en de lokale verschillen in bodemgesteldheid, kortom door meso- en microgradiënten (hoofdstuk 6 en 7). Kensoorten van één vegetatietype komen daardoor ook in lokaal gunstige biotopen in een ander vegetatietype voor. Associaties met relatief scherpe vegetatiegrenzen die in het cultuurbos kunnen worden onderscheiden zijn in een natuurlijk bos moeilijker te herkennen. Het grote verschil met cultuurbossen is het mozaïekkarakter van de vegetatie in spontane bossen.

10 Aanbevelingen voor het beheer van bossen en bosreservaten

Door de opkomst van de ecologie en de veranderingen in bosbouwkundige opvattingen is er een hernieuwde belangstelling voor natuurbossen ontstaan. Het besef groeit dat een bos alleen multifunctioneel kan zijn als de wetten van het ecosysteem in acht worden genomen. Beheer van bossen zou meer moeten aansluiten op spontane processen die zich in een bos afspelen zonder tussenkomst van de mens.

Het lijkt op het eerste gezicht onlogisch dat de geplande bosbouw te rade kan gaan bij de 'on-geordendheid en chaos' van een spontaan bos, dat door schijnbare toevalsfactoren en willekeur wordt beheerst. Maar het zijn juist dezelfde schijnbare toevalsfactoren waarmee een geplande bosbouw wordt geconfronteerd: stormen, droogte, plagen en beperkingen van de groeiplaats. Bij nader inzien blijkt een spontaan bos over een zekere oppervlakte gezien helemaal niet zo'n chaos te zijn. Binnen de oppervlakte van het minimum structuurareaal is er zelfs sprake van een relatief onveranderlijk en stabiel systeem ('steady state'). Na grote verstoringen keert het bos terug in zijn uitgangssituatie. Juist dit mechanisme dat binnen de grenzen van de mogelijkheden die klimaat en bodem bieden een stabiel systeem vormt, is voor iedere vorm van bosbeheer van essentieel belang, omdat een stabiel systeem de beste waarborg is tegen het groot-schalig optreden van calamiteiten. Daardoor wordt de bedrijfszekerheid vergroot. De schaal van de verjongingsprocessen en de mogelijkheden van bij de groeiplaats passende boomsoorten spelen daarbij een centrale rol.

Om deze mechanismen optimaal te kunnen bestuderen zijn er per regio in elk voorkomend bos-type strikte reservaten nodig. Zij vervullen een laboratoriumfunctie bij het onderzoek naar minder kunstmatige bosbedrijfs- en natuurbeheersvormen die meer bij spontane processen aansluiten. Een spontaan bos op zich heeft als voortbrengsel van pure natuur evenveel bestaansrecht als een onder monumentenzorg staande gotische kathedraal (Koop & De Molenaar, 1981).

De onderzochte strikte bosreservaten zijn voorbeelden van een honderdjarige spontane bos-ontwikkeling. Op grond van de onderzoeksresultaten kunnen enkele aanbevelingen worden gedaan voor het beheer van bossen in het algemeen en voor de keuze van bosreservaten en hun minimale afmetingen.

10.1 CULTUURBOSSEN

De doelstelling van iedere vorm van bosteelt is de groeiplaatskwaliteit in stand te houden of te verbeteren en met zo weinig mogelijk inspanningen spontane processen zo te sturen en te begeleiden dat de primaire produktie het best wordt benut. De duurzaamheid is alleen verzekerd als men de vorm en grootte van homogene beheers-eenheden optimaal afstemt op groeiplaatseenheden (Jahn, 1975). Of de bedrijfsvorm moet zo flexibel zijn dat op kleine lokale groeiplaatsverschillen kan worden ingespeeld, bijvoorbeeld door spontane verjongingen van uiteenlopende soorten in het ontwikkelingsproces op te nemen. Een goede bostypologie gebaseerd op klimaat, bodem en spontane vegetatie is daarbij een ver-

eiste (Van der Werf, in voorbereiding).

Voor elk bostype kunnen op grond van waarnemingen in strikte bosreservaten bosontwikkelingscycli worden opgesteld en kan de schaal van de verjongingsprocessen en de rol van de boomsoorten tijdens de spontane ontwikkeling worden afgeleid. Op grond van voorgaand onderzoek kon voor het beuken-eikenbos, het gierstgras-beukenbos en het eiken-haagbeukenbos een nadere aanduiding voor schaal en frequentie van voorkomende verjongingseenheden worden gegeven (fig. 33). Naast een afname van de gemiddelde grootte van de verjongingseenheden bleek ook de totale in verjonging zijnde oppervlakte af te nemen in bovenstaande reeks. Verjongingsvlaktes groter dan twee tot drie maal boomhoogte (ca. 0,2-0,3 ha) komen slechts met lage frequentie voor. Bij het bosbeheer zal men niet zonder meer de bovengenoemde schaal hoeven te imiteren om een kopie van een natuurlijk bos te maken, maar de gevonden waarden geven een orde van grootte die bij een gegeven bodem en klimaat een hoge mate van stabiliteit waarborgen. Bastiaens et al. (1980) komen op grond van microklimaatmetingen aan verjongingsvlaktes eveneens tot een kritieke waarde bij twee tot drie maal de boomhoogte. In een cultuurbos waarin dood hout en de nog enige tijd groen blijvende kronen van omgevallen bomen ter buffering van het microklimaat op verjongingsvlaktes ontbreken, is deze kritische waarde des te belangrijker. Kruf (1980) stelde bij verjongingseenheden kleiner dan drie maal de boomhoogte een homogene verdeling van de natuurlijk verjongde bomen over de gehele oppervlakte vast. Boven deze maat was er een concentratie langs de randen met een breedte van anderhalf maal de boomhoogte, terwijl het midden van de open plek alleen door boomsoorten met lichte zaden werd bereikt.

Het is een misvatting dat vanwege het pionierkarakter van het overgrote deel van het Nederlandse bos grootschalige verjonging op zijn plaats is. Pionierstadia ontstaan door grootschalige vernietiging, maar lossen zich over het algemeen kleinschalig op. Dit gebeurt vrij uniform voor de eenheid in zijn geheel binnen een periode van enkele tientallen jaren. Leibundgut (1978) spreekt daarom van een tijdelijke plenterfase of 'Übergangswald'. Te kleine verjongingshorsten geven door heliotropisme van de meeste loofboomsoorten in tegenstelling tot de naaldboomsoorten scheve en kromme bomen die voor de houtverwerking minder geschikt kunnen zijn. Mogelijk zijn de kromme en scheve bomen in de malebossen op de Veluwe naast een negatieve selectie mede een gevolg van een te kleinschalige uitkap voor dit bostype. Toch kan een relatief kleinschalige groepenkap succes hebben. Onderzoekingen in Nederland hebben dit bewezen (Kruf, 1980; Koop, 1979; Brero et al., 1979). De bosontwikkelingscyclus en de opeenvolging van de stadia is van groot belang. Worden er stadia overgeslagen door aanplant van niet in het stadium passende soorten dan kan dit leiden tot stagnatie in de afbraakprocessen van de organische stof (Lunderstaedt, 1980) omdat microfauna en -flora zich niet tijdig kunnen aanpassen. Niet-produktieve fases uit de cyclus kunnen worden verkort. De aftakelingsfase kan worden geï-

Samenvatting

Onderzoek

In twee vroeger beweeide bossen in Niedersachsen (BRD), het Neuenburger en Hasbrucher Urwald, is een interdisciplinaire studie (bodemkunde, bosteelt en vegetatiekunde) gedaan naar de structuur en inwendige dynamiek van deze relatief spontane bossen. De gehele studie is geplaatst tegen de achtergrond van de historie van de bossen. Het onderzoek richtte zich meer in detail op het Neuenburger Urwald vanwege de grotere oppervlakte, geringere variatie in de bodemgesteldheid en de relatief soortenarmere flora, waardoor de kans op meer representatieve facetten van vergelijkbare leeftijd en soorten-samenstelling groter was.

Historie

Door het vroegere beheer van branden, beweidende, selectieve kap en de sinds de 18e eeuw geregelde horstgewijze aanplant van eiken door de overheid, is de eik sterk bevoordeeld. De van nature dominerende boomsoorten beuk, haagbeuk en hult zijn daardoor teruggedrongen. Vanaf 1870 zijn de bossen reservaat, sinds die tijd heeft er een secundaire successie plaatsgevonden ten gunste van de laatstgenoemde soorten.

Bodem

Beide bosgebieden bestaan uit relatief fijnzandige tot lemige afzettingen uit de Saale-ijstijd met soms lemige facies, op een siltige tot kleiige bekkenafzetting uit de Elster-ijstijd die plaatselijk kalkrijk is.

Correlatie tussen bodem en bostype

Er bestaat een duidelijke correlatie tussen bodem en bostype. De gley Humuseisenpodsolen in zandgronden zijn begroeid met een beuken-eikenbos (Fago-Quercetum), de gley Braunerden in zandgronden met een gierstgras-beukenbos (Milio-Fagetum), de gley-pseudogley Braunerden met een eiken-haagbeukenbos (Stellario-Carpinetum-typicum) en als er een kalkrijke ondergrond is met een soortenrijke vorm van het eiken-haagbeukenbos (Stellario-Carpinetum-asperuletosum). De sterk door het grondwater beïnvloede bodems in het Hasbruch zijn begroeid met een goudveil-essenbos (Carici-remotae-Fraxinetum).

Invloed van ontwortelingsprocessen op de bodem

Ontwortelingsprocessen van bomen hebben duidelijk invloed op de bodemgesteldheid. Dieper gelegen horizonten met andere chemische eigenschappen worden omhoog gebracht en de gelaagdheid wordt verstoord. Door het geleidelijk terugvallen van het bodemmateriaal uit de wortelkluit treedt vermenging van bodemhorizonten op en vermenging met strooisel, waardoor er verdikte humeuze zones ontstaan. De strooisellaag wordt doorbroken. De bodemverstoringen door ontworteling vertonen na verloop van tijd een kenmerkend microreliëf dat langzaam nivelleert. De schattingen van het bedekkingspercentage van de huidige bodemverstoringen bedraagt 0,5-3,3 % van

de totale oppervlakte en 10-65 % voor de geëxtrapoleerde oppervlakte in de postglaciale periode. Dit is in vergelijking met gegevens uit de literatuur laag. Dit is mogelijk een gevolg van de onderzoeksmethode en van het beheer van het Hudewald in de laatste vijfhonderd jaar waardoor minder bomen konden ontwortelen of door een te lang veronderstelde nivelleringsperiode.

Verschillen in de ontwortelingsprocessen

Op goed ontwaterde bodems breken in verhouding tot de ontwortelingen meer bomen bovengronds af. De verhoudingen tussen lengte en dikte van de wortelkluit is hier het laagst (circa twee). De kluit draait een kwartslag in de kuil en achteraf is er weinig microreliëf. Op vochtige bodems ontwortelen meer bomen. De verhouding tussen lengte en dikte van de kluit is hoger (twee tot vier) en er ontstaat een uitgesproken microreliëf van een kuil en een heuvel. Op natste bodems is de verhouding tussen lengte en dikte van de kluit het hoogst (meer dan vier) en er ontstaat na verloop van tijd een gering microreliëf. Naast bodemtype en grondwaterregiem is de vorm en afmeting van de ontworteling ook afhankelijk van het worteltype. In vitaliteit verminderde of dode bomen veroorzaken bij ontwortelen slechts geringe bodemverstoringen. Bij een val van de ontwortelde boom tegen een andere boom ontstaat na verloop van tijd een gering microreliëf.

Invloed van de ontworteling op de vegetatiesamenstelling

Door de ontwortelingen wordt de lokale bodemgesteldheid veranderd, zodat in voedselarme en droge bostypen planten uit vochtige, rijke bostypen en omgekeerd in natte voedselrijke bostypen soorten uit droge arme bostypen voorkomen. Smalle beukvaren (Thelypteris phegopteris) en gebogen beukvaren (Thelypteris dryopteris) bleken karakteristieke planten te zijn voor de heuvel van de bodemverstoringen.

Dood hout

De hoeveelheid dood hout is sterk afhankelijk van de fase van de bosontwikkeling en het bostype. In het gierstgras-beukenbos is in de transecten gemiddeld een lengte van tien meter dood hout per are aanwezig. In het goudveil-essenbos bedraagt deze lengte door een snellere vertering vijf tot zes meter per are. Deze hoeveelheden stemmen overeen met metingen in het bosreservaat van Białowieża. Boomlijken hebben lokale veranderingen in de kruidlaag tot gevolg.

Correlatie tussen bosarchitectuur en bostype

De bosarchitectuur bleek duidelijk gecorreleerd te zijn met de bodemgesteldheid en het bostype. Via het eiken-haagbeukenbos (Stellario-Carpinetum), het gierstgras-beukenbos (Milio-Fagetum) en het beuken-eikenbos (Fago-Quercetum) wordt de structuur homogener en de afmetingen van de grootste open plekken nemen tegelijkertijd toe van respectievelijk één tot anderhalf

maal de boomhoogte, anderhalf tot twee maal de boomhoogte tot ruim twee maal de boomhoogte. Het aandeel beuken in de bovenlaag en het aandeel hulst in de struiklaag neemt eveneens toe in de bovenstaande reeks. Het goudveil-essenbos (*Cari-ci-remotae-Fraxinetum*) heeft een eigen karakteristieke structuur met een ijle boomlaag en vele kleine open plekken die lange tijd open kunnen blijven. De resultaten stemmen overeen met de beschrijvingen van de homologe bostypen in het bosreservaat van Białowieża.

Invloed van verschillen in de bosarchitectuur op de vegetatie

Door de heterogene structuur van het bos verandert de floristische samenstelling binnen een bostype. Stakenfases en dichte fases zijn over het algemeen het soortenarmst. Vegetaties op open plekken zijn in het beuken-eikenbos, het gierstgras-beukenbos en het eiken-haagbeukenbos soortenrijker dan gesloten fases, doordat zich tussen de al aanwezige kruiden bramen (*Rubus* spp.), kamperfoelie (*Lonicera periclymenum*), varrens en boomklimplanten vestigen. Door de toenemende concurrentiekracht van bramen in de grootste open plekken in het gierstgras-beukenbos en het eiken-haagbeukenbos neemt het aantal soorten weer af, omdat daar de lage kruiden van de boomfase worden verdrongen. In het soortenrijke eiken-haagbeukenbos en het goudveil-essenbos zijn zelfs kleine open plekken soortenarmer, omdat ruigtkruiden zich snel uitbreiden en boomfasekruiden verdringen. Soorten van vochtige bostypen komen op open plekken in droge bostypen voor. De open plekken zijn vochtiger door verminderde wortelconcurrentie, doordat er geen interceptie van de neerslag door de bomen meer is en doordat randbomen naar de open plek toe afdruipten.

Invloed van natuurbosgradiënten op de vegetatiesamenstelling

De meso- en microgradiënten die worden gevormd door respectievelijk verschillen in structuur van het bos, ontwortelde bomen en dood hout resulteren in een grotere lokale spreiding van een aantal soorten. Er ontstaan plaatselijk gunstige biotopen in een ongunstig milieu en ongunstige biotopen in een gunstig milieu. De reactie van de vegetatie op bodemverschillen (macrogradiënt) wordt daardoor gecompliceerder. De vegetatie-indeling volgens de Frans-Zwitserse School die met selectieve en exclusieve kensoorten werkt wordt daardoor moeilijker toepasbaar, omdat 'zuivere plantengemeenschappen' ontbreken. Soortgelijke problemen doen zich voor in natuurlijke landschappen in de tropen.

Verjonging van hulst en beuk

De verjonging van de twee belangrijkste boomsoorten die de bossamenstelling zullen gaan bepalen in de twee bostypen met de grootste oppervlakte is als volgt. Hulst (*Ilex aquifolium*) handhaaft zich als onderstandige struik in het beuken-eikenbos ongeacht de grootte van de open plek, tenzij hij door vallende kronen wordt vernietigd. In het gierstgras-beukenbos verdwijnt de hulst in grotere open plekken door concurrentie met braamsoorten en kamperfoelie en doordat muizen juist in het grazige milieu van open plekken de stammen van de hulst ringen. Beuk (*Fagus sylvatica*) ontwikkelt zich in het beuken-eikenbos het best in de grootste open plekken, vanwege de overal gelijke concurrentiekracht van

hulst. In het gierstgras-beukenbos ontwikkelt zij zich het best in relatief kleine open plekken door de veel sterkere concurrentie van braamsoorten in de grote open plekken.

Beuken

De beuk is in de secundaire successie een zeer agressieve soort die de andere soorten dreigt te verdringen. Uit de waarnemingen blijkt dat de beuk enkele zwakke punten in zijn cyclus heeft. Zij heeft de neiging zuivere opstanden te vormen met kale, hoogopgaande stammen, en is op sterk door het grondwater beïnvloede groeiplaatsen zeer windworpgevoelig. Bij het ontstaan van open plekken bestaat het gevaar dat hele opstanden in één keer oprollen, mede omdat randbomen van open plekken zeer gevoelig zijn voor verdroging door de plotselinge vrijstelling, terwijl de stammen vooral in de noordrand te lijden hebben van schorsbrand. Secundaire zwakteparasieten zoals de wollige beukenstamluis en de honingzwam versnellen dit proces van aftakeling. Door deze zwakke punten in de cyclus van de beuk moet co-existent met onder andere de eik mogelijk zijn, ook al vanwege de langere levensduur van de eik.

Bosontwikkelingscyclus

Op grond van de waarnemingen is een bosontwikkelingscyclus gereconstrueerd, waarin met uitzondering van het goudveil-essenbos alle andere bostypen passen. Na een kaal stadium volgt er een pionierstadium met onder andere ruwe berk (*Betula pendula*), ratelpopulier (*Populus tremula*), lijsterbes (*Sorbus aucuparia*) en zomereik (*Quercus robur*). De eik blijft in groei achter bij de andere soorten die zich onder het pionierstadium verjongen. In de opvolgende beuk-haagbeukstadia (*Fagus-Carpinus*) overleeft de eik meerdere generaties beuken en/of haagbeuken. In Białowieża geldt hetzelfde voor winterlinde (*Tilia cordata*) en fijnspar (*Picea abies*). Deze bomen worden solitaire overstaanders, terwijl de schaduwverdragende soorten zich daaronder kleinschalig verjongen. Hulst vormt een boomfase die als eindstadium van de successie kan worden beschouwd. De frequentie van het optreden van een vroeg successiestadium binnen een zekere oppervlakte is laag maar beslaat een relatief grote oppervlakte (calamiteit). De frequentie van het optreden van latere successiestadia zoals de beuk-haagbeukstadia (*Fagus-Carpinus*) en hulststadia (*Ilex*) is hoog, maar beslaat steeds kleinere oppervlakten. In het vroegere beweidde bos werd kunstmatig door aanplant, branden en selectieve kap een vroeg successiestadium met uitsluitend eiken in stand gehouden.

Minimum structuurarealen

Het minimum structuurareaal is de minimale oppervlakte waarbinnen alle representatieve stadia en fases uit de bosontwikkeling door zelfregulatie van het bos vertegenwoordigd blijven. De minimum structuurarealen van de onderzochte bostypen verhouden zich als de gemiddelde oppervlakten van de daarin voorkomende verjongings-eenheden. Omdat de afmetingen van geen enkel bostype in de bosreservaten voldoen aan de eisen van het minimum structuurareaal kan er alleen een ondergrens worden getrokken. Voor het beuken-eikenbos, gierstgras-beukenbos en het eiken-haagbeukenbos bedraagt het minimum structuurareaal respectievelijk 40, 25 en 10 hectare.

Summary

An interdisciplinary study (soil science, forestry and phytosociology) of the structure and dynamics of two formerly grazed forests in Niedersachsen (Western Germany), the Neuenburger and Hasbrucher Urwald, was carried out. The study is placed against the background of the history of the forest. The study of the Neuenburger Urwald is more detailed because of its bigger area, its less varied soil conditions and its smaller number of plant species: the chance of finding representative aspects of comparable age and species composition was greater.

HISTORY

As a result of a management history of burning, grazing and selective cutting, and, since the 18th century, planned planting of young oaks in groups by the authorities, oaks had an advantage over other tree species. Thereby the naturally dominating tree species beech, hornbeam and holly were repelled. Since 1870 the forests have been maintained as reserves. Since then, a secondary succession in favour of holly, hornbeam and beech has been taking place.

SOIL

The soil of both forests consists of relatively fine sandy to loamy desposits from the Saale glacial period, sometimes with loamy layers on a silty to clayish desposit of basins of the Elster glacial period that is sometimes calcareous.

CORRELATION BETWEEN SOIL AND FOREST TYPE

There is a clear correlation between soil type and forest type. The gley Humuseisenpodsol in sandy soil are overgrown with a beech-oak forest (*Fago-Quercetum*), the gley Braunerden in sandy soil with a wood millet-beech forest (*Milio-Fagetum*), the gley-pseudogley Braunerden in loamy soil with an oak-hornbeam forest (*Stellario-Carpinetum typicum*) and, if the soil is calcareous, with a variant that has a high number of plant species (*Stellario-Carpinetum asperuletosum*). The soils strongly influenced by the groundwater in the Hasbruch are overgrown with a golden saxifrage-ash forest (*Carici remotae-Fraxinetum*).

INFLUENCE OF UPROOTING UPON THE SOIL

Uprooting of trees clearly influences soil conditions: deeper horizons with different chemical properties move upward and the stratification is disturbed. Because of the gradual falling back of soil material from the trunk, soil horizons are intermingled and mixed with litter. Thus a thickened humic layer is formed. The litter layer is broken. After some time, soil disturbances caused by uprooting show a characteristic microrelief that slowly flattens. Estimates of the percentage of the area covered by recently disturbed soil amount to 0.5-3.3% of the total area and an extrapolated 10-65% for the area disturbed during the postglacial period. Compared to other cases described in the literature

this is a low percentage. This may be due to the method of research, the management as a grazed forest for the last five hundred years, under which less trees may have been uprooted, or overestimation of the period of flattening.

DIFFERENCES IN THE PROCESS OF UPROOTING

On well-drained soils comparatively more trees break above ground level than are uprooted. When uprooted the ratio of the diameter to the thickness of the mass of earth still clinging to the root system is lowest on these soils (about two). The soil mass in the root bed rotates through 90° causing slight microrelief afterward. On moist soils more trees are uprooted. The ratio of the diameter to the thickness of the mass of earth still clinging to the root system is higher (between two and four), which causes a distinct microrelief of mounds and pits. On the moistest soils the ratio of the diameter to the thickness of the mass of earth still clinging to the root system is highest (more than four), which causes a less-distinct microrelief. Besides soil type and groundwater regime, the root type influences the form and size of the uprooting. Trees of diminished vitality or dead trees cause only small soil disturbances. If an uprooted tree falls against another tree, only a slight microrelief is formed.

INFLUENCE OF UPROOTING ON SPECIES COMPOSITION

Local soil conditions change due to uprooting, so that in dry forest types deficient in nutrients, species of moist, rich forest types occur and, conversely, in moist rich forest types, species of dry, poor forest types occur. Beech-ferns (*Thelypteris phegopteris* and *T. dryopteris*) appeared to be characteristic species for the mounds of the soil disturbances.

DEAD WOOD

The quantity of dead wood strongly depends of the phase of forest development and the forest type. In the transects in the wood millet-beech forest a mean length of ten metres dead wood per are is extant. In the golden saxifrage-ash forest this mean length was five to six metres per are. These amounts concur with measurements in the forest reserve of Białowieża. Dead tree bodies also cause local changes in the herb layer.

CORRELATION BETWEEN FOREST ARCHITECTURE AND FOREST TYPE

Forest architecture was clearly correlated with soil conditions and forest type. In order of decreasing homogeneity of structure the forest types are ranked: beech-oak (*Fago-Quercetum*), wood millet-beech (*Milio-Fagetum*), and oak-hornbeam (*Stellario-Carpinetum*). Similarly, the size of the biggest clearings decreases from more than two times tree heights, to one-and-a-half to two times tree height, to one to one-and-a-half times tree height, respectively. The portion of beech in the upperlayer and holly in the shrub layer also decreases in this sequence. The

golden saxifrage-ash forest has its own characteristic structure with a thin tree layer and many small gaps that can remain open for a long time. The results fit the descriptions of the homologue forest types in the forest reserve of Białowieża.

INFLUENCE OF DIFFERENT FOREST ARCHITECTURE ON VEGETATION

Because of the heterogeneous structure of the forest, the floristic composition changes within one forest type. In the pole-tree phases and thicket phases the number of species is generally the lowest. In vegetation on clearings of the beech-oak, the wood millet-beech and the oak-hornbeam forests the number of species is higher than in phases with a closed canopy, because brambles, honeysuckle, ferns and tree saplings settle amongst the already extant herbs. In the largest clearings in the wood millet-beech forest and the oak-hornbeam forest, the number of species decreases again, because low herbs of the tree phase are superseded by the increasing competition of brambles. Even in the small clearings of the oak-hornbeam forest variant, with a high abundance of species, and the golden saxifrage-ash forest the number of species is lower because rough herbage spreads quickly and supersede tree-phase herbs. Species of moist forest types occur on clearings in dryer forest types. The clearings are moist because of decreased root competition, because interception of precipitation has stopped and because precipitation drips from the trees onto the periphery of the clearing.

INFLUENCE OF GRADIENTS OF NATURAL FOREST ON SPECIES COMPOSITION

Mesogradients and microgradients that result from differences in forest structure, and uprooted trees and dead wood, respectively, cause a bigger local spreading of a number of species. Locally favourable biotopes develop within an unfavourable environment and unfavourable biotopes in a favourable environment. The response of vegetation to soil differences (macrogradient) thereby becomes more complicated. Therefore the application of vegetation classification according to the French-Swiss school, which uses selective and exclusive identifying species, becomes difficult because 'pure plant communities' are lacking. Similar problems arise in natural landscapes in the tropics.

REGENERATION OF HOLLY AND BEECH

The regeneration of the two most important tree species that will determine forest composition in the two forest types that cover the largest area is as follows: Holly (*Ilex aquifolium*) holds its own as a shrub in the understory in the beech-oak forest and grows quickly under canopy gaps, whatever their size, unless it is destroyed by falling crowns. In the wood millet-beech forest, holly disappears in the larger clearings because of competition from brambles and honeysuckle, or because mice girdle the stems of holly in grassy environment of the clearings. Beech (*Fagus sylvatica*) in the beech-oak forest develops best in the largest clearings, while the competition of holly remains the same everywhere else. In the wood millet-beech forest, it develops best in relatively

small clearings; the competition from bramble species is too strong in the larger clearings.

BEECH

The beech in secondary succession is a very aggressive species that threatens to supersede the other species. It appears from the observations that beech has some weak points in its cycle. It tends to form pure stands with bare stems of tall growth and is very sensitive to uprooting by wind on soils that are strongly influenced by groundwater. When gaps in the canopy occur, the whole stand runs the risk of collapsing at once, because trees on the periphery of the clearings are very sensitive to become stag-headed, due to their sudden exposure to wind and sun, and because the stems especially on the northern edge of the gaps suffer from sun scald. Secondary parasites of weakness, such as the honey mushroom, accelerate the process of decay. Because of these weak points in the cycle of beech, co-existence with other species such as oak must be possible, also because oak has a much longer life-span.

FOREST DEVELOPMENT CYCLE

Based on observations, a forest development cycle is reconstructed. All forest types fit into this cycle, with the exception of the golden saxifrage-ash forest. After a bare stage, follows a pioneer stage, consisting of birch (*Betula pendula*), trembling poplar (*Populus tremula*), mountain-ash (*Sorbus aucuparia*) and oak (*Quercus robur*). Oak grows slower than other species of the pioneer stage. In the beech-hornbeam stage (*Fagus-Carpinus*) that follows, oak survives several generations of beech and/or hornbeam. In Białowieża the same applies to the lime tree (*Tilia cordata*) and the spruce fir (*Picea abies*). These trees become solitary emergents while shade-tolerating species rejuvenate underneath on a small scale. Holly forms a tree phase that can be regarded as the end stage of succession. Frequencies of an early succession stage within a certain area are low but when they occur cover a relatively large area. Frequencies of the occurrence of later succession stages, such as for the beech-hornbeam stage (*Fagus-Carpinus*) and the holly stage, are high but when they occur always cover small areas. In formerly grazed forests, an early succession stage is maintained only consisting of oak, by artificial planting, burning and selective cutting.

MINIMUM STRUCTURE AREAS

The minimum structure area is the minimum area in which all representative stages and phases of the forest development continue to be present by self-regulation of the forest. The minimum structure areas of the investigated forest types are in proportion of the size of the regeneration units that occur within them. Because the dimensions of none of the forest types in the reserves come up to the requirements of the minimum structure area, only an underlimit can be drawn. For the beech-oak forest, the wood millet-beech forest and the oak-hornbeam forest, the minimum structure-areas are 40 ha, 25 ha and 10 ha, respectively.

Literatuur

- Aichinger, E., 1967. Pflanzen als forstliche Standortsanzeiger. Von Klagenfurt, Wien, 367 p.
- Ammon, W., 1937. Das Plenterprinzip in der Schweizerischen Forstwirtschaft. Bern/Leipzig.
- Anderson, M.C., 1964. Studies of the woodland lightclimate I and II. *Journal of Ecology* 52: 27-41 and 643-663.
- Anonymus, 1894. Forstbetriebswerk Neuenburgerholz. Handgeschreven origineel in Forstamt Neuenburg.
- Anonymus, 1889. Forstbetriebswerk Hasbruch. Handgeschreven origineel in Forstamt Hasbruch.
- Anonymus, 1958. Study of Tropical Vegetation. Proceeding of the Kandy Symposium 1956, Unesco.
- Barden, L.S., 1980. Tree replacement in a cove hardwood forest of the southern Appalachians. *Oikos* 35: 16-19.
- Barkman, J.J., 1958. Phytosociology and Ecology of Cryptogamic Epiphytes. Van Gorcum, Assen, 628 p.
- Barkman, J.J., H. Doing & S. Segal, 1964. Kritische Bemerkungen und Vorschläge zur quantitativen Vegetationsanalyse. *Acta Botanica Neerlandica* 13: 394-419.
- Barkman, J.J., 1974. Le Violon caninae (Nardo Galion) existe-t-il? In: Géhu (ed), La végétation de landes d'Europe occidentale: Colloque Phytosociologiques II. 1973. Association internationale de phytosociologie: 141-148.
- Bastiaens, H., J. Bruggenkamp-Brinkman, G. Derkman, A. Ebregt, J. Kroes & G. Wijnen, 1980. Vergelijkend oecologisch onderzoek op kapvlakten van verschillende grootte. LH-Bosteelt/Bodemkunde/Vegetatiekunde/Entomologie. Projectverslag, Wageningen.
- Becker, 1899. Tausendjährige Eichen. *Zeitschrift für Forst- und Jagdwesen* 25: 456.
- Berkel, K. van, 1979. Onderzoek naar kwantitatieve methoden voor het beschrijven van vegetatiestructuren. Studentenverslag R.I.N., Leersum, 32 p.
- Bibelriether, H., 1979. Wald und Naturschutz. In Horst Stern: Rettet den Wald. Kindler, München.
- Blancaneau, Ph., 1971. Notes pedologie guyanaise, Les Djougounpeté du basin versant experimental de la Crique Grégoire. Orstom Cayenne Rept 120: 1-20.
- Blomqvist, A., 1879. Eine neue Methode den Holzwuchs und die Standortsvegetation bildlich darzustellen. Bidrag till kännedom af Finlands natur och folk, utgifna af Finska Vetenskaps-Societeten Helsingfors.
- Bohlken, F.H., C.F. Klungen & J.F. v. Nutzhorn zu Biexhaus, 1705. Forstbeschreibungssprotokoll. Handgeschreven origineel: Landesarchiv Oldenburg, Forst, Jagd und Fischereisachen.
- Bosman, J.A., 1979. Hoogte, stamdiameter en kroonafmetingen van bomen. Ingenieursscriptie vakgroep Bosteelt Landbouw Hogeschool, Wageningen, 86 p.
- Both, J.C., & G. van Wirdum, 1979. Sensitivity of spontaneous vegetation to variation of water regime. Models for watermanagement II, Provinciale waterstaat, Arnhem, p.191-211.
- Braun-Blanquet, J., 1964. Pflanzensoziologie, 3e Auflage. Springer Verlag, Wien/New York, 865 p.
- Bray, J.R., 1956. Gap phase replacement in a maple-basswood forest. *Ecology* 37 (3): 598-600.
- Brero, E.M. van, L. Jacobs & D.F. de Rink, 1979. Van een grovedennenopstand naar een natuuremäss Bedrijfsbos. Afstudeeropdracht HBCS, Arnhem.
- Brewer, R. & P.G. Meritt, 1978. Windthrow and tree replacement in a climax beech maple forest. *Oikos* 30: 149-152.
- Brink, G. van de & S. van der Werf, 1977. Vegetatie. In: Houte de Lange, S.M. ten. Rapport van het Veluwe onderzoek. Een onderzoek van natuur, landschap en cultuurhistorie ten behoeve van de ruimtelijke ordening en het recreatiebeleid. Pudoc, Wageningen. p.37-47.
- Brinkmann, P., 1934. Zur Geschichte der Moore, Marschen und Wälder Nordwestdeutschlands III, das Gebiet der Jade. Diss. Naturwiss. Fak. J.W. Goethe Univ., Frankfurt am Main. Botanische Jahrbücher, Bd. LXVI, 4: 370-445.
- Broek, J.M.M. van de & W.H. Diemont, 1966. Het savelsbos, bosgezelschappen en bodem. Pudoc, Wageningen. 120 p.
- Brünig, E.F., 1976. Ökologische Stabilität von forstlichen Monokulturen als Problem der Bestandesstruktur. Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie. Göttingen. Dr. W. Junk B.V., the Hague: p. 189-204.
- Bublitz, W., 1953. Keimhemmungen, Nachreife, endogene Jahresrhythmik und ihre Bedeutung für die Pflanzenzucht. *Allgemeine Forstzeitschrift* 8: 446-448.
- Bublitz, W., 1959. Über organische Hemmstoffe und ihre Wirkung auf den Rohhumus. *Forstarchiv* 30: 105-110.
- Budowski, G., 1961. Studies on forest succession in Costa Rica and Panama. Ph D thesis New Haven, Yale Univ. 189 p.
- Cameron, R.A.D., 1980. Stand structure, species composition and succession in some Shropshire woods. *Field studies* 5: 289-306.
- Cate van Elsland, M. ten, 1977. Massale beukensterfte, oorzaken en praktische consequenties. *Groen* 11: 395-397.
- Connel, J.H. & R.O. Slaver, 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *The American Naturalist* 982: 1119-1144.
- Dannecker, K., 1955. Laubwaldbewirtschaftung im Sinne der Plenteridee. *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen* 106: 291-302.
- Derkman, G., 1979. De betekenis van enige groeiplaatsfactoren voor de groei van beukenbeplantingen in verband met droogteschade in 1976. Rapport nr. 201 Rijksinstituut voor onderzoek in de bos- en landschapsbouw, De Dorschkamp, Wageningen.
- Derkman, G. & H. Koop, 1977. Structuur en verjonging van een oerbos Puszcza Białowieża (oost Polen). *Praktijkverslag LH/Nb 1976-1977*, projectnr. 70-71, Wageningen. 36 p.
- Desgranges, J.L., 1980. Avian community structure of six forest stands in la Mauricie Natural Park Quebec. *Occasional Paper* nr. 41, Canadian wildlife Service. p. 26-29.

- Doing Kraft, H., 1962. Systematische Ordnung und floristische Zusammensetzung niederländischer Wald- und Gebüschengesellschaften. Diss. Wageningen, Wentia VIII. p. 1-85.
- Doing, H., 1976. Bosoecosystemen en landschapssuccesie in gematigde klimaatsgebieden. Ned. bosb. tijdschr. 48 (3): 77-85.
- Doing Kraft, H. & V. Westhoff, 1959. De plaats van de beuk in het Midden- en West-europese bos. Jaarb. Ned. Dendrologische Vereniging over 1956-1957-1958.
- Dort, K., A. Olsthoorn & H. Raad, 1979. Ondergroei, structuur en microgradiënten in eiken- en beukenbos in het Speulderbos. Scriptie L.H. vakgroep Bosteelt, Vegetatiekunde en Planten-oecologie, Natuur- en Weerkunde, Wageningen. 109 p.
- Durin, L., J.M. Géhu, A. Noirfalise & N. Sougniez, 1967. Les hêtraies atlantiques et leur essaim climatiques dans le nord-ouest et l'ouest de la France. Bull. soc. Bot. Nord France 20: 59-89.
- Duvigneaud, P., 1968. Aperçu sur la Biomasse la productivité et le cycle des éléments biogènes. Bull. soc. roy. bot. Belgique 101: 111-127.
- Ellenberg, H., 1939. Über Zusammensetzung, Standort und Stoffproduktion bodenfeuchter Eichen- und Buchen- Mischwaldgesellschaften Nordwestdeutschlands. Mitteilungen floristisch soziologische Arbeitsgemeinschaft Niedersachsen 5: 3-135.
- Ellenberg, H., 1974. Zeigerwerte der Gefässpflanzen Mitteleuropas. Scripta Geobotanica IX, Göttingen. 97 p.
- Ellenberg, H. 1978. Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer Sicht. Ulmer, Stuttgart. 981 p.
- Erdmann, 1854. Forstbeschreibungsprotokoll. Handgeschreven origineel in het Forstamt Hasbruch.
- Escherich, G., 1927. Im Urwald. Georg Stilke Verlag, Berlin. 146 p.
- Faliński, J.B., 1966. Vegetation antropogène de la grande forêt de Białowieża comme un résultat de la synantropisation du territoire silvestre naturel. Diss. Warszawa. 250 p.
- Faliński, J.B., 1973. Herblayerfilling by plant cornus in the Querco-Carpinetum community in the Białowieża National Park. Phytocoenosis 2 (2): 123-140.
- Faliński, J.B., 1976. Windwürfe als Faktor der Differenzierung und der Veränderung des Urwaldbiotopes im Licht der Forschungen auf Dauerflächen. Phytocoenosis 5 (2): 85-108.
- Faliński, J.B., 1977. Research on vegetation and plantpopulation dynamics conducted by the Białowieża Geobotanical Station of the Warsaw University in the Białowieża Primeval forest 1952-1977. Phytocoenosis 6 (1/2): 90-97.
- Faliński, J.B. & K. Falińska, 1981. Vegetation and plantpopulation dynamics. Dr. W. Junk B.V., the Hague. In druk.
- Fanta J., 1981. Natuurlijke verjonging van bossen op de zandgronden. Vereniging tot Behoud van Natuurmonumenten, in voorbereiding.
- Firer, J.F., 1978. De standortkartierung ten behoeve van de bosbouwkundige planning in Nedersaksen. Ned. bosb. tijdschr. 50 (5): 115-128.
- Fischer, 1974. Standortkartierung des Hasbruchs. Ongepubliceerd origineel in Forstamt Hasbruch.
- Fröhlich, I., 1930. Der Südosteuropäische Urwald und seine Überführung in Wirtschaftswald. Zentralblatt für das Forstwesen.
- Géhu, J.M., 1975. Aperçu sur les chenaies-hêtraies acidiphiles du sud de l'Angleterre, l'exemple de la New Forest In: Géhu, Colloques Phytosociologiques III 1974. Association Internationale de Phytosociologie. Les forêts acidiphiles: 133-140.
- Grosser, K.H., W. Fischer & K.H. Mansik, 1967. Vegetationskundliche Grundlagen für die Erschliessung und Pflege eines Systems von Waldreservaten. Naturschutzarbeit in Berlin und Brandenburg, Beiheft 3. 96 p.
- Gruber, Voit, 1917. Białowieża in Deutscher Verwaltung. Verlag Paul Parey, Berlin. 351 p.
- Hallé, F., R.A.A. Oldeman & P.B. Tomlinson, 1978. Tropical trees and forests, an architectural Analysis. Springer Verl., Berlin/Heidelberg/New York. 441 p.
- Hammen, T. van der & T.A. Wijmstra, 1971. The upper Quarternary of the Dinkel Valley. Med. rijks geol. dienst, NS22: 55-214.
- Hartung, W., 1971. Die erdgeschichtliche Entwicklung des Oldenburgisch-ostfriesischen Küstenraumes. Westfälischen geografischen Studien 25: 61-80.
- Heesen, H.C. & G.J.W. van de Westerveld, 1966. Karakterisering van het grondwaterstandsverloop op de bodemkaart. Cultuurtechnisch tijdschr. 5, 5: 189-207.
- Hegi, G., 1965. Illustrierte Flora von Mitteleuropa, Band V-1. Hanser Verlag, München, 678 p.
- Heiseke, D., 1980. Naturwaldreservate der Lüneburger Heide. Allgemeine Forstzeitung 11: 291-293.
- Henry, J.D. & J.M.A. Swan, 1974. Reconstructing forest history from live and dead plant material an approach to the study of forest succession in Southwest New Hampshire. Ecology 55 (4): 772-783.
- Hesmer, H., 1930. Zur Frage des Aufbaues und der Verjüngung europäischer Urwälder. Forstarchiv 6 (14): 265-274.
- Hesmer, H., 1932. Die Entwicklung der Wälder des Nordwestdeutschen Flachlandes. Zeitschr. für Forst- und Jagdwesen 110.
- Hesmer, H. & F.G. Schröder, 1963. Waldzusammensetzung und Waldbehandlung im Niedersächsischen Tiefland westlich der Weser und der Münsterischen Bucht bis Ende des 18. Jahrhunderts. Decheniana Beiheft 11. 304 p.
- Heukels, H. & S.J. Ooststroom, 1975. Flora van Nederland. Wolters Noordhoff, Groningen, 18e druk. 913 p.
- Houtzagers, G., 1954. Houtteelt der gematigde luchtstreek I. Tjeenk Willink, Zwolle.
- Horn, H.S., 1975. Forest succession. Scientific American 232 (5): 90-98.
- Hutník, R.J., 1952. Reproduction on windfalls in an northern hard wood stand. Journal of Forestry 50: 693-694.
- Jacobs, M.R., 1956. The effects of windway on the form and development of Pinus radiata. D.Don. Austr. Journal Bot. 2: 35-51.
- Jahn, G., 1975. Die natürliche Waldgesellschaft-Grundlage der Nachhaltigkeit? Forstarchiv 46 (1): 2-5.
- Jahn, G., 1979. Werden und Vergehen von Buchenwaldgesellschaften. In: Tüxen (Ed.) Berichte des internationalen Symposiums Rinteln 1978, Cramer. p. 339-362.
- Janssen, W., 1972. Ökologische Analyse des Brutvogelbestandes ausgewählter Probeflächen im Eichen-Hainbuchenwald des Staatsforstes Hasbruch. Oldenburger Jahrbuch 72: 141-174.

- Johnston, D.W. & F.P. Odum, 1956. Breeding bird populations in relation to plant succession on the piedmont of Georgia. *Ecology* 37: 50-62.
- Jong, B. de, 1959. Een vegetatiekaart van de bossen van het landgoed Egheria met toelichting. Veenman & Zn., Wageningen, 53 p.
- Klotz, K., 1961. Die Sicherung nachhaltiger Produktion durch naturnahe Waldwirtschaft. *Allgemeine Forstzeitschrift* 16 (3/4): 145-150.
- Knapp, R., 1974. Cyclic successions and ecosystem approaches in vegetation dynamics. *Handbook of Vegetation science part VIII, Vegetation dynamics*. W. Junk BV, the Hague. p. 93-99.
- Knuchel, H., 1923. Über die Anpassung der Betriebseinrichtung an die heutigen waldbaulichen Verhältnisse. *Schweizerische Zeitschrift für das Forstwesen*.
- Knuchel, H., 1944. Über Bestandskarten und Bestandsprofile. *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen*.
- Koop, H., 1979. Natuurlijke verjonging in Twente. doctoraal onderzoek L.H., afdeling Bosteelt, Wageningen. 35 p.
- Koop, H. & G. Derkman, 1977. Het "Hoge Venterink", een oud loofbos in oost Twente. *Praktijkverslag L.H. afdeling Bosteelt*, Wageningen. 52 p.
- Koop, H. & J.G. de Molenaar, 1981. Bosreservaten en Proefbossen. *Nederlands bosbouw tijdschrift* 53 (2): 50-54.
- Koop, H., 1981. Schaal van spontane ontwikkelingen in het bos. *Nederlands bosbouw tijdschrift* 53(3): 82-90.
- Kop, L.G., 1955. Vegetatie opnamen in enkele twentse bossen.
- Kop, L.G. & E. Stapelveld, 1951. Vegetatiekartering van enkele twentse bossen. doctoraal onderzoek L.H., afdeling Vegetatiekunde en Plantenoecologie, Wageningen.
- Korpel, S., 1967. Entwicklung und Altersstruktur des Buchenurwaldes im Vihorlat Gebirge. *Biologia* 22 (4): 285-303.
- Kosir, R., 1970. Beitrag zur Erforschung der Urwaldstruktur reiner Buchenwälder. In: Tüxen (Ed.), *Berichte des Internationalen Symposiums Rinteln (1966)*, Cramer. p. 306-314.
- Köstler, J.N., 1953/54. Bildliche Darstellung des Bestockungsgefüges. *Allgemeine Forst- und Jagdzeitung* 125: 69-76.
- Köstler, J.N., 1955. Der Bestockungsaufbau in der waldbaulichen Bestandesdiagnose. *Allgemeine Forstzeitschrift* 10(1): 1-8.
- Köstler, J.N., E. Brückner & H. Bibelriether, 1968. Die Wurzeln der Waldbäume in Mitteleuropa. Paul Parey, Hamburg. 284 p.
- Kozłowski, T.T. & C.E. Ahlgren, 1974. Fire and Ecosystem. Academic Press New York/ San Francisco/ London. 542 p.
- Krahl Urban, J., 1959. Die Eichen; forstliche Monographie der Traubeneiche und der Stieleiche. Paul Parey, Hamburg/Berlin. 288 p.
- Kruij, J.P., 1980. Natuurbehoudsdoelstellingen, bosbeheer en kleinschalige kapsystemen aan de Veluwezoom. Ingenieursscriptie Landbouwhogeschool en Vereniging tot Behoud van Natuurmonumenten.
- Kunst, H. & F. Meinrenken et al., 1962. 500 Jahre Schloss Neuenburg, Kur und Verkehrsverein Neuenburg. Paul Hog & Co, Wilhelmshaven.
- Kunze, 1779. Forstbeschreibungsprotokoll. Handgeschreven origineel in Landesarchiv Oldenburg, Forst-, Jagd- und Fischereisachen.
- Lamprecht, H., 1980. Zur Methodik waldbaulicher Untersuchungen in Naturwaldreservaten. *Natur und Landschaft* 55 (4): 146-147.
- Landwehr, J., 1966. Atlas van de nederlandse bladmosse. uitg. K.N.N.V. Amsterdam. 552 p.
- Lans, H. van der, 1976. Zomergroene loofoerwouden van het Nederlandse klimaatgebied. Doctoraal onderzoek Lab. plantenoecologie R.U. Groningen, Vakgroep Vegetatiekunde en Plantenoecologie, Wageningen. 119 p.
- Larson, P.R., 1965. Stemform of young larch, as influenced by wind and pruning. *Forest science* 11: 412-424.
- Leeuwen, C.G. van, 1966. A relation theoretical approach to pattern and process in vegetation. *Wentia* 15: 25-46.
- Leeuwen, C.G. van, 1965. Het verband tussen natuurlijke en antropogene landschapsvormen gezien vanuit de betrekking in grensmilieus. *Gorteria* 2 (8): 93-105.
- Leeuwen, C.G. van, 1970. Onderzoek naar structuur en dynamiek van vegetaties. In: *Het verstoorde evenwicht*, Oosthoek, Utrecht. p. 125-138.
- Leibundgut, H., 1945. Waldbauliche Untersuchungen über den Aufbau von Plenterwäldern. Mitteilungen Schweizerischer Anstalt forstliches Versuchswesen XXIV.1.
- Leibundgut, H., 1959. Über Zweck und Methodik der Struktur- und Zuwachsanalyse von Urwäldern. *Schweizerische Zeitschr. für Forstwesen* 110 (3): 111-124.
- Leibundgut, H., 1978. Über Zweck und Probleme der Urwaldforschung. *Allgemeine Forstzeitung* 33 (24): 683.
- Leibundgut, H., 1978. Über die Dynamik europäischer Urwälder. *Allgemeine Forstzeitung* 33 (24): 686-690.
- Lohmeyer, W., 1967. Über den Stieleichen-Hainbuchenwald des Kern-Münsterlandes und einige seiner Gehölz-Kontaktgesellschaften. *Schriftenreihe für Vegetationskunde* 2: 161-180.
- Londo, G., 1977. Bossen en natuurbeheer. *Ned. bosb. tijdschr.* 49 (7/8): 219-227.
- Lunderstaedt, J. von, 1980. Leitlinien forstzoologischer Forschung. *Forstarchiv* 51 (2): 25-28.
- Lutz, J.H., 1940. Disturbance of forest soil resulting from uprooting of trees. *Yale University Sch. For. Bulletin* 45: 1-37.
- Lyford, W.H. & D.W. Maclean, 1966. Mound and pit microrelief in relation to soil disturbance and tree distribution in New Brunswick Canada. *Harvard forest paper* 15. 18 p.
- Malmer, N., L. Lindgren & S. Persson, 1978. Vegetational succession in a southern swedish deciduous wood. *Vegetatio* 36 (1): 17-29.
- Margadant, W.D. & H. During, 1976. Voorlopige tabellen, beknopte blad- en levermosseflora van Nederland. K.N.N.V. & I.V.J.N., Hoogwoud. 130 p.
- Margalef, R., 1974. Diversity, stability and maturity in natural ecosystems. *Proceed. First International Congress of Ecology*. The Hague. Pudoc Wageningen. p. 66.
- Markgraf, F. & A. Dengler, 1931. Aus den südost-europäischen Urwäldern. *Zeitschrift für Forst- und Jagdwesen* 63 (1): 1-32.
- Mauve, K., 1931. Über Bestandsaufbau, Zuwachsverhältnis und Verjüngung im galizischen Karpaten-Urwald. Hannover.
- May, R.M., 1974. Stability in ecosystems: some comments. In: *Proceed. First International Congress of Ecology*, the Hague. Pudoc, Wageningen. p. 67.
- Mayer, H. von, 1975. Der Einfluss des Schalenwildes auf die Verjüngung und Erhaltung von Naturwaldreservaten. *Forstwiss. Zentralblatt* 94: 209-224.

- Mayer-Wegeling, H. & M. Mühring/Schulz-Brügge-
mann, 1952. Untersuchungen über den Bestan-
desaufbau im kleinen Urwald des Rothwaldes.
Zentralblatt für das Forst und Holzwesen.
- Meinrenken, F., 1966. Die Naturschönheiten des
Neuenburger Urwaldes. Kur und Verkehrsverein
Neuenburg, Paul Hug & Co, Wilhelmshaven,
28 p.
- Meijer Drees, E., 1936. De bosvegetatie van de
Achterhoek en enkele aangrenzende gebieden.
Diss. Wageningen. 171 p.
- Miegroet, M. van, 1980. Het bos als ecosysteem.
Groene Band 39: 1-20.
- Mückenhausen, E. 1977. Die Bodenkunde. DLG Ver-
lags GMBH, Frankfurt am Main.
- Mückenhausen, E., 1977. Entstehung, Eigenschaf-
ten und Systematik der Böden der Bundesre-
publik Deutschland, DLG Verlags GMBH,
Frankfurt am Main. 160 p.
- Muhle, O., 1979. Rückgang von Eibenwaldgesell-
schaften und Möglichkeiten ihrer Behaltung.
In: Tüxen (Ed.), Berichte des Internationa-
len Symposiums Rinteln 1978, Cramer. p. 483-
501.
- Müller, K.M., 1929. Aufbau, Wuchs und Verjüng-
ung der südosteuropäischen Urwälder, Schaper,
Hannover.
- Nicholson, A.S., J.T. Scott & A.R. Breisch,
1978. Structure and succession in the tree
stratum at lake Georgie, New York. Ecology
60 (6): 1240-1254.
- Niemann, E., 1968. Gedanken zur Problematik von
'Totalreservaten' in Wäldern. Archiv Natur-
schutz und Landschaftsforschung 8 (4):
273-290.
- Nitzschke, H., 1932. Der Neuenburger Urwald bei
Bockhorn in Oldenburg. Vegetationsbilder 23
(6/7). Gustav Fischer, Jena.
- Nitzschke, H., 1950. Der Neueburger Urwald,
Friesland ein Heimatbuch, Jever.
- Odum, E.P., 1971. Fundamentals of ecology.
Saunders, Philadelphia.
- Oldeman, R.A.A., 1974. L'architecture de la
forêt guyanaise. Paris, Mém. Orstom 73.
204 p.
- Oldeman, R.A.A., 1978. Architecture and energy
exchange of dicotyledonous trees in the for-
rest. In: Oldeman, R.A.A., P.B. Tomlinson &
M.H. Zimmermann: Tropical trees as living
systems, Cambridge University Press. p. 535-
560.
- Oldeman, R.A.A., 1980. Grondslagen van de bos-
teelt. Werkdocument bij het onderwijsele-
ment Grondslagen, Landbouw Hogeschool Bos-
teelt, Wageningen.
- Oliver, C.D. & E.P. Stephens, 1977. Reconstruc-
tion of a mixed-species forest in Central
New England. Ecology 58 (3): 562-572.
- Oliver, C.D., 1975. The development of nor-
thern red oak (*Quercus rubra*) in mixed-spe-
cies, even-aged stands in Central New Eng-
land. Ph D thesis, Yale Univ., New Haven.
- Olzewski, J., 1968. Role of uprooted trees
in the movement of rodents in forest. Oikos
19: 99-104.
- Opdam, P. & G.J. van Bladeren, 1980. De vogel-
bevolking van beheerde en onbeheerde delen
van het Forstamt Hasbruch in relatie tot de
bosstructuur. R.I.N. rapport, Leersum, 32 p.
- Otto, S.F. von Pöhlde, 1780. Forstbescheibungs-
protokoll. Handgeschreven origineel in Lan-
desarchiv Oldenburg, Forst-, Jagd- und
Fischereisachen.
- Otto, H.J., 1972. Die Ergebnisse der Standort-
kartierung im pleistozänen Flachland Nieder-
sachsens, Grundlage waldbaulicher Leitvor-
stellung. Mitt. aus der Niedersach. Landes-
forstverwalt. 19, Hannover. 191 p.
- Paczoski, J., 1930. Lasy Białowiezy (Die Wald-
typen von Białowieza). Poznan. 575 p.
- Peterken, G.F., 1974. A method for assessing
woodland flora for conservation using indi-
cator species. Biological Conservation 6
(4): 239-241.
- Pigott, C.D., 1975. Natural regeneration of
Tilia cordata in relation to forest structu-
re in the forest of Białowieza, Poland.
Philosophical transactions of the Royal
Society of London, Biological sciences,
Vol. 270, Nb 904.
- Pintarić, K., 1978. Urwald Perucica als natür-
liches Forschungslaboratorium. Allgemeine
Forstzeitung 33 (24): 702-707.
- Piotrowska, H., 1978. Zu methodischen Problemen
der Sukzessionsuntersuchung auf Dauerflächen
(Erfahrungsbericht). Phytocoenosis 7 (1/2/3/
4): 177-189.
- Possemiers, J. & N. Lust, 1978. Oorsprong en
ontwikkeling van een wildbos te Kalmhout.
Groene Band 30: 1-23.
- Prusinkiewicz, Z., 1970. Die Zahl der auf dem
Minimumareal vorkommenden Gefäßpflanzenar-
ten als Mass für die Fruchtbarkeit der Wald-
böden. Gesellschaftsmorfologie, Berichte des
Internationalen Symposiums Rinteln. Dr. W.
Junk BV, the Hague. p. 282-296.
- Rackham, O., 1980. Ancient woodlands its histo-
ry, vegetation and uses in England. Edward
Arnold, London. 402 p.
- Remozov, N.P. & P.S. Pogrebnyak, 1969. Influence
of grazing upon soil. In: Forest soil
science, Israel program of scientific trans-
lations, Jeruzalem. p. 205-219.
- Richards, P.W., 1952. The tropical rain forest.
Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Rogister, J.E., 1978. Bijdrage tot de ecologi-
sche klassering van bosplantengezelschappen.
Proefstation waters en bossen. Groenendaal/
Hoeilaart, Werken reeks A no. 16. 157 p.
- Runge, F., 1969. Die Pflanzengesellschaften
Deutschlands. v. Aschendorff, Münster. 232 p.
- Sarvas, R., 1959. Der nordische Urwald. Schweiz.
Zeitschrift für Forstwesen 110 (3): 124-149.
- Scamoni, A., 1953. Naturwaldzellen. Natur und
Heimat 6: 176.
- Scherer, E.R., 1976. Struktur und Dynamik der
Avifauna des Sollings. Verhandlungen der
Gesellschaft für Ökologie, Göttingen (Sol-
ling-Projekt), IBP Mitt. 197: 145-160.
- Schmidt, W., 1978. Einfluss einer Rehpopulation
auf die Waldvegetation. Ergebnisse von Dauer-
flächenversuchen im Rehgatter Stammham
1972-1976. Phytocoenosis 7 (1/2/3/4): 43-59.
- Schucht, F., 1908. Der Lauenburger Ton als lei-
tender Horizont für die Gliederung und Alters-
bestimmung des Nordwestdeutschen Diluviums.
Jahrbuch der Königl. Preus. Geol. Landes-
anst. Berlin.
- Segal, S. & J.J. Barkman, 1960. Enige opmerkin-
gen over dominantie bij het opnemen van kwa-
draten. Jaarb. Kon. Ned. Bot. Ver.: 39-40.
- Sindowski, K.H., 1973. Sammlung Geologischer
Führer 57. Das Ostfriesische Küstengebiet.
Gebr. Borntraeger, Berlin/Stuttgart.
- Slicher van Bath, B., 1960. De agrarische ge-
schiedenis van Westeuropa 500-1850. Aula
boeken 565, Spectrum, Utrecht/Antwerpen.
416 p.

- Spurr, S.H., 1956. Natural restocking of forests following the 1938 hurricane in Central New England. *Ecology* 37 (3).
- Stephens, E.P., 1956. Uprooting of trees; a forest proces. *Soil Science Society Proceedings* 20: 113-116.
- Tol, G. van, 1979. Natuurlijke verjonging van de beuk op de Veluwe. *Nederlands Bosbouw Tijdschrift* 4: 105-112.
- Trautmann, W., 1972. Potentielle natürliche Vegetation. In: *Deutscher Planungsatlas Band I*, Janecke Verlag, Hannover, 29 p.
- Trepl, L., 1980. Über die kleinstandörtliche Verteilung von *Impatiens parviflora* in einem Eichen-Hainbuchenwald und einem Standortlich entsprechendem Fichtenforst. *Decheniana* 133: 6-22.
- Tüxen, R., 1932. Ist die Buche die Nährmutter des deutschen Waldes?. *Forstarchiv* 8 (1/2): 27-32.
- Veblen, T.T., F.M. Schegel & B. Escobarr, 1980. Structure and dynamics of old-growth *Nothofagus* forests in the valdivian Andes, Chile, *Journal of Ecology* 68: 1-31.
- Vogelwerkgroep Winterswijk, 1977. De functie van het ruilverkavelingsgebied Winterswijk west voor vogels. 107 p.
- Vyskot, M., 1978. Tschechoslowakische Urwaldreservate als Lehrobjekte. *Allgemeine Forstzeitung* 33 (24): 696-697.
- Walter, J.M.N., 1972. Arbres et forêts alluviales du Rhin. *Bulletin de la Société d'Histoire de Colmar* 55: 37-88.
- Walter, J.M.N. et al., 1979. Étude des structures spatiales en forêt alluviale rhénane. *Ecologia Plantarum* 14 (3): 345-410.
- Watt, A.S., 1923. On the ecology of the British beech woods with special reference to their regeneration. Failure of natural regeneration. *Journal of ecology* 11 (1): 1-48.
- Watt, A.S., 1924. On the ecology of British Beech woods with special reference to their regeneration. The development and structure of beech communities on the Sussex downs. *Journal of ecology* 12 (2): 145-204.
- Watt, A.S., 1925. On the ecology of British beech woods with special reference to their regeneration. The development and structure of beech communities on the Sussex downs. *Journal of ecology* 13: 27-73.
- Watt, A.S., 1926. Yew communities of the South downs. *Journal of ecology* 14: 282-316.
- Weber, H., 1968. Vergleich der Brutvogeldichte in unberührten und forstwirtschaftlich genutzten Buchenwäldern. *Archiv Naturschutz und Landschaftsforschung* 8 (2): 113-134.
- Wegehage, L.R. von, 1930. Deutsche Urwälder - Beiträge zur Geschichte und Beschreibung dreier Urwaldähnlicher Waldungen im Landesteil Oldenburg. *Mitt. Deutsche Dendrologische Gesellschaft* 42: 249-260.
- Werf, S. van der & G. Londo, 1978. Beheersaspecten van de levensgemeenschap bos. *Nederlands bosbouw tijdschrift* 50 (4): 103-111.
- Westhoff, V., 1976. Het zich zelf handhaven van bos in de gematigde luchtstreken. *Ned. bosb. tijdschr.* 48 (3): 58-65.
- Westhoff, V. & A.J. den Held, 1969. Plantengemeenschappen in Nederland, Thieme & Cie, Zutphen, 324 p.
- Westra, J.J., 1978. Oerbos, natuurbos en ander bos. *Ned. bosb. tijdschr.* 50 (4): 81-68.
- Wiepking, H.F., 1970. Rettet die Kratteichen im Naturschutzgebiet Baumweg. *Natur und Landschaft* 45 (11): 386-389.
- Witzleben, von, 1676. Forstbeschreibungsprotokoll. Handgeschreven origineel in Landesarchiv Oldenburg. Forst-, Jagd- und Fische-reisachen.
- Woldstedt, P. & K. Duphon, 1974. Norddeutschland im Eiszeitalter. *Geographische Handbücher*, Koehler Verl. Stuttgart. 500 p.
- Wolf, G. & A. Henrichfreise, 1977. Untersuchung von Naturwaldreservaten mit Hilfe von Dauerflächen. In: *Jahresbericht 1977, der Bundesanstalt für Naturschutz und Landschaftsökologie*, laufende Untersuchung, Bonn/Bad Godesberg.
- Wijngaard, J.K.R. van den & P.P.TH.M. Maessen, 1977. Bostypen. In: *Houte de Lange, S.M. ten, Rapport van het Veluwe onderzoek. Een onderzoek van natuur, landschap en cultuur-historie ten behoeve van de ruimtelijke ordening en het recreatiebeleid*. Pudoc, Wageningen. p. 47-54.
- Zeist, W. van, 1959. Studies on the post boreal vegetational history of S.E. Drenthe (Netherlands). *Acta botanica neerl.* 8: 156-185.
- Zonneveld, I.S., 1977. Classificeren en evalueren van bos mede met behulp van spontane vegetatie. *Ned. bosb. tijdschr.* 49 (2): 44-65.
- Zukrigl, K., 1978. Der Rothwald als Forschungsobjekt. *Allgemeine Forstzeitung* 33 (24): 700-702.
- Zukrigl, K., G. Eckhart & J. Nather, 1963. Standortkundliche und waldbauliche Untersuchungen in Urwaldresten der niederösterreichischen Kalkalpen. *Mitt. der forstlichen Bundes Versuchsanstalt Mariabrunn* 62, Wien.

Bijlagen

BIJLAGE 1. OUDE DUITSE TEKSTEN (DOOR DE AUTEUR VERTAALD)

Kunze, Forstbeschreibungsprotokoll, 1779 (Neuenburg)

Der grösste Teil aller dieser Reviere ist mit alten abständigen Eichen bestockt, darunter viele hohl und angefault. Dornen- und Hulse- auch Ellern Unterholz trifft man durchs ganze Forstrevier häufig an. In älteren Zeiten sind eine Menge sogenannter Deele an und in diesen Forsten, an den Untertanen Weidekämpfen einst ausgewiesen.

Also allerhand Durchlöcherungen entstanden. Es wäre zu wünschen dass diese Ausweisungen mit mehr Vorsicht geschehen; Allein da nun nicht anders ist, so muss Bedacht darauf genommen werden jenes Übel auf eine tunliche Art zu verbessern, und wird weiter das Erforderliche dieserhalb vorgenommen.

Die in diesem Reviere ausgewiesene sogenannten Deele haben es so zerstückelt und in eine solche Figur gebracht, dabei ist die blossen Lokalbesichtigung nicht vermögend einige möglich gerade Grenzen zu bezeichnen die das Revier beschliessen sollen.

Hierzu würde also eine Vermessung und Kartierung nötig sein, welche alsdann näher vor Augen legen wird, wie das ganze Revier überhaupt belegen ist, und wie die wichtigsten Forstdistrikte von beträchtlichen Ecken und Winkeln teils auch von Deelen zu reparieren sein möge.

Fünzig und sechzig Jahren her zugepflanzt sind verschiedene obenbesagte Forstdistrikte nicht wieder Horstweise, aber auch wohl durchher bestanden, und zeigen einen sehr guten Wachstum, und den ruhmlichen Fleiss eines dero Zeit gelebten Forstbedienten dessen Laufbahn man aber nachher zum Schaden der Forsten ganz verlassen hat.

Holz und Mast steht denen der Landesherrschaft zu, nicht der Hude und Weide, aber für Pferde, Hornvieh und Schweine sind die Untertanen berechtigt. Bisher ist noch kein Plan zu einem nützlichen Forstbetriebe und daher aufstehenden regelmässigen Forsthaushalt gemacht. Da sich auch verschiedene nassen Stellen finden, muss man solche durch zu verlegende Abzugsgräben auszutrocknen suchen.

Otto, Forstbeschreibungsprotokoll 1780 (Neuenburg)

Der östliche Teil oder die grosse Schaar ist mit allerlei Sorten von Eichen bestanden, wovon gegen die und in der Mitte, nebst alten faulen und hohlen Innersten 2 . 3 A spännigen, teils guten hochschäftigen teils etwas kürzeren - nebst vielen seit 12. bis 18. Jahren her zwischendurch gepflanzten Heistern - im Ganzen stehen mehr starke, alte hohle faule und aber junge 2.3 A spännigen Eichen.

Gegen Osten is nebst alten schlechten Eichen meist junges 3 4 5 spänniges Holz aber doch etwas strüppiger und zackiger als in den übrigen Gegenden.....

Durchgängig findet man in die Horste und Viehe vor ettlichen Jahren gepflanzten Eich-

heister, die von Vieh und Wild sehr verbogen und verdorben sind, ettliche gering verhaueene gestolpte Buchen nebst wenige Hainbuchen und Hulse und Dornen.

Das Wachstum der Eichen, welche ausser den alten starken sämtlich gepflanzt sind, ist gut und mehrenteils hochschäftig und von mittelmässigem Oberholze, doch ist davon gegen Westen einige Ausnahme zu machen, woselbst das Holz kürzer und zackiger ist.

Es gehört hierzu (zu dem Forstort Grosse Schaar)

Der Schweinehörner Heisterkamp, woher laut der im Heck eingeschnittene Jahreszahl 1759 angelegt. Gegen Seiten ist der Kamp in schlechten Umständen und mit Heide bewachsen in welcher Anwuchs verschiedene alte hohle Eichen stehen. Das einzige was zur vollen Wuchsigmachung dieser Plätze versucht werden könnte, würde nachdem die alten Eichen weggehauen wären ein scharfes Abplaggen und Heidemähen sein, bei welchem die jungen Eichen verschont bleiben und die abgeplagten Stellen mit Eichen bestellt oder unterstellt und die Wassergräben nebst der Befriedigung wiederum aufgemacht werden.

Man findet in diesem Teil der Schaar hin und wieder 2-3 bis 5-6 spännigen Eichen, denen die Äste sehr hoch hinweggenommen worden sind. Auf die Frage woher es rühre, der Holzförster zur Antwort erteilt, dass solches dem Holzknecht erlaubt worden um dadurch gute und schwere Eichen zu erhalten.

Der Holzbestand dieses Teiles (Die grosse Schaar, HK) ist taxiert worden.

2775 Stück Eichen von vorzüglicher Güte

2607 Stück Eichen von mittlerer Güte

2221 Stück Eichen von schlechter Güte

294 Stück oder 20 Malter Hainbuchen (Malter = inhoudsmaat)

5 Malter Buchen

1 Malter Haseln

9 Schock Hainbuchen (Schock = 60 Stück)

3 Schock Ellern

An die West- und Südwestseite ist das schwerste und höchste Holz zu finden und dagegen solches ostwärts am schwächsten steht, und in der Mitte als auch nach der Südseite einige Wasserstellen angetroffen werden. Hinsichtlich des Unterwuchses als auch der stolpenden Eichen sind besonders auf der Nordseite einige Spuren von Dieberei wahrzunehmen. Die Befriedigung welche nur im mittelmässigen Stande ist, an der Südseite am schlechtesten, sollen die Vogdeien Bockhorn und Zetel zu machen schuldig sein.

Otto, Forstbeschreibungsprotokoll 1780 (Hasbruch)

Die Heue ist mit allerlei Sorten von Eichen an denen mehrsten Stellen vollwüchsig bestanden, davon die meisten von 60-80 jährigem Alter zu sein scheinen. Zwischendurch sind auch alle höchst abständige, trockne und faule Rinden: auch alte stark - nebst horstweise gepflanzte jüngeren Buchen, einzelne Kopfhainbuchen und horstweise gepflanzte junge Eichheister. Das Wachstum des Holzes welches bis auf die alten starken Eichen und Buchen alles durch Pflanzung angezogen, ist mehrenteils ziemlich gut und

hochschäftig, wiewohl auch kurze und pollreiche Bäume darunter zu finden, von denen jedoch mit der Zeit ein Teil noch hochschäftig werden kann, wenn die nicht weitläufig stehenden jungen Eichen erst anfangen sich zu treiben und zu entwickeln.

Die Gruppenbührener Seite ... ist mit alten starken einzelnen guten - mehr hohlen trocknen, gipfelsohren, entpollten mittelmässigen und schlechten - auch gesunden in Zuwachs stehenden jüngern gepflanzten und wenigen von Kern nachgekommenen Eichen, viele Kopfhainbuchen nebst Ellern, Dorn- und Hülsen-unterbusch ungleich bestanden. Es findet sich gegen Westen einen Strich woselbst nebst wenigen Kopfhainbuchen mittelmässigen und gesunden Eichen in grösserer Anzahl als schlechte und jüngere wüchsige stehen. Und da sich gegen Norden ausser einigen Plätzen gepflanzter Eichheister beim Kreuzbaume, die zum Teil schwach und krumm auch von den Hirschen beschädigt sind, nur einzelne alte faule und sehr wenige junge Eichen finden, wozu noch einige Plätze und Blössen am Langenhorster Wege und viele Hainbuchen kommen, so ist gegen Osten die grosse Barenhorster Heidloge zu bemerken und in welche zwar meist gesündere Eichen von mittelmässiger Stärke anzutreffen, die jedoch etwas weitläufig stehen und unter sich vielen Ellerbuch haben. Hierselbst hat auch ehemals sich ein Zuschlag befunden, wovon die alte Bewallung noch übrig ist, und welche Gegend man im neuen Gehage nennet, worin aber nichts als ein paar Eichen aufgekommen, und jetziger Zeit Wüste liegt.

Nordenholz ... Nicht weit von der Kohlstelle ist ein Pfleck gutwüchsiger Eichheister von etwa 800-1000 Stück die vor 16 Jahren gepflanzt sein sollen nachdem vorher die Kopfhaineibuchen daselbst weggehauen worden. An diese Heister sind zugleich Dorn mit gepflanzt, die solche auch für Beschädigung gut gesichert haben.

Forstbetriebsplan 1894 (Neuenburg)

Forstbelastung: In dieser Beziehung ist der 2. Wirtschaftsteil Neuenburg der am meisten belasteten Wirtschaftsteil im ganzen Herzogstum. Während die früheren Weideberechtigungen im Hasbruch, Herdenholz und Kannelweg anfang der achziger Jahre bis in den siebziger Jahren durch Veldentschädigung abgelöst sind, haben die drei Dorfschaften Bockhorn, Grabstede, Astede noch im Neuenburgerholze, jedoch mit Ausnahme der Forstorte Haberland und Haseweide und die vom Staate angekauften Deele, das Recht zur Viehweide und zwa mit Rindvieh, Pferden, Schweinen und Gänsen, alle Hausleute, Halberben, Käufer, Häuslinge, Brinksitzer sowie auch Heuerleute dieser drei Dorfschaften dürfen alles Vieh genannten Arts die sie besitzen nach Massgabe der gesetzlichen Beschränkung mittreiben. Nach einer höchsten Gefügung vom 27. Januar 1780 sollten vom diesem Zeitpunkte an die neuen Anbauer von dem Weiderecht in den Forstschaftlichen Holzungen keinen weiteren Anteil haben. Es ist jedoch hierauf bis zum Jahre 1854 wenig bedacht genommen. Sodass jetzt nur diejenigen neuen Anbauer von der Holzweide ausgeschlossen sind, welche nach dem Jahre 1854 hinzu gekommen sind. Keine der drei Weideberechtigten Dorfschaften ist auf bestimmte Districte angewiesen. Vielmehr kann jeder weiden wo er will. Die Triftzeit dauert vom 1. Mai bis zum 1. Oktober. Sämtliches Vieh muss vor dem Eintreiben eingebracht, von beeidigten Hirten geführt und darf erst nach Sonnen-

aufgang auf - und muss vor Sonnenuntergang wieder nach Hause getrieben werden. Vor dem Jahre 1883 brauchten die Pferde nicht gehütet zu werden, auch durften die selben bei Nacht weiden. Weshalb denn auch bis dahin alle Zuschläge mit schweren Kosten eingefriedigt werden mussten, nach dem in Kraft treten des Gesetzes vom 16. August 1882 betreffend dem Forstdiebstahl und die Forst- und Feldpolizei, welche das Hüten sämtlichen Viehs vorschreibt und die Weide zur Nachtzeit verbietet, wird kein Pferd mehr eingetrieben, und genügt es jetzt die Zuschläge mit Strohvischen anzudeuten. Schweine werden von den Weideberechtigten selten und nur dann eingetrieben wenn ein Mastjahr vorhergegangen, was aber in den letzten dreissig Jahren nur zwei Mal vorgekommen ist. Eine Mastberechtigung findet nicht statt, und wird bei etwa eintretende Mast diese für die Zeit vom 1. Oktober bis zum 1. Mai des folgenden Jahres mitunter öffentlich meistbietend verpachtet oder unter der Hand vergeben. Gänse werden von den Weideberechtigten seitdem die Jagd sich wieder gehoben hat, aber auch die Fische vermehrt haben, nur selten eingetrieben. Meistens oder fast ausschliesslich benutzen die kleineren Grundbesitzer, also Heuerlinge, Brinksitzer sowie die Heuerleute die Weide, während die grösseren Grundbesitzer meistens ihr Vieh auf eigenem Lande weiden. Die Trift ist in den Monaten Mai, Juni und Juli am bedeutendsten, und halten viele Berechtigten später, wenn das Gras härter und schlechter wird, ihr Vieh bei Hause. Nach einem Auszuge aus den Zähllisten wurden von den Berechtigten zur Holzweide eingetrieben:

im Jahre	Rindvieh	Pferde	Gänse
1852	330	50	20
1862	210	50	20
1872	197	50	-
1882	169	50	-
1883	119	-	-
1884	111	-	-
1885	110	-	-
1886	129	-	-
1887	125	-	-
1888	117	-	-
1889	120	-	-
1890	104	-	-
1891	131	-	-
1892	145	-	-
1893	131	-	-

Hieraus ist ersichtlich, dass die Holzweide immer mehr abnimmt und für die Berechtigten nicht mehr den Wert, wie in früheren Jahren hat, dass in den letzten drei Jahren mehr Vieh eingetrieben ist, wie in den Jahren vorher, wird seinen Grund eines Teils in dem allgemeinen Futtermangel dieses Jahres finden, anderen Teils aber auch in der Absicht, bei etwaiger Ablösung der Weideberechtigung eine grössere Entschädigungssumme zu erlangen. Bei dem grossen Fortschritte, den die Landwirtschaft in jüngster Zeit gemacht, sind auch die meisten Weideberechtigten zu der richtigen Erkenntnis gekommen, dass die Veldweide von keinem Nutzen mehr für sie ist, dass Rindvieh von dem Ernährwert sehr geringen Waldgras nur vegetiert und dagegen Dünger verschleppt.

Das in früheren Jahren die Waldweiden einen grösseren Wert hatten und daher mehr Vieh eingetrieben wurde, wird vorzugsweise darin seinen Grund haben, dass der Zeit viele jetzt verjüngte, alte zum Teil aber saubere und lückenhafte Bestände vorhanden waren, die eine bessere Vieh-

weide lieferten, sodann aber auch darin, dass alle Pflanzungen zugunsten der Viehweide und zum Nachteile der Forsten in einen sehr weiten Pflanzabstand ausgeführt wurden. Diesen letzten Umstand, das Festtreten des Bodens und das Verhindern des Aufkommens jeglichen Bodenschutzholzes durch das Weidevieh, sowie das immer wiederkehrende Zutreten der Entwässerungsgräben, sodass keine gründliche Entwässerung möglich ist, das sind die Gründe weshalb die meisten Bestände in den die Weide geöffneten Flächen im Neuenburgerholz nicht das gute Wachstum zeigen, wie es den ausgezeichneten Boden entsprechend erwartet werden müsste. Auch Bestände die im Zuschlag gelegen haben, verlieren sogleich ihr kräftiges Wachstum, sobald die der Weide wieder geöffnet sind, und das vielfache Absterben starker Eichen im alten Weideholze, sowie die Gipfeldürre, rührt ebenfalls von der schädlichen Einwirkung der Viehtrift her. Rechnet man zu diesen Nachteilen noch den Umstand, dass die Weideberechtigung in mancher Hinsicht den rationellen forstwirtschaftlichen Betrieben Einschränkungen entgegenstellt, so kann nur die Ablösung der Holzweideberechtigung empfohlen werden, wenn nicht verhältnismässig zu grosse Opfer gebracht werden müssen. Bisher ist von der Ablösung der Weide deshalb Abstand genommen, weil die kleinen Leute die Weide zur Zeit noch nicht entbehren können, dann aber auch weil das Oldenburgische Weideablösungsgesetz vom 15. Mai 1858 für den Belasteten zu ungünstig ist und bei etwaiger Ablösung ein zu erheblicher Forstareal an den Berechtigten abgetreten werden müsste.

Forstbetriebsplan 1889 (Hasbruch)

Die zur Weide berechtigten Eingesessenen der Bauerschaften Habsbrücke, Kühlingen, Grüppenbüren I und II, Nordenholz und Vielstedt erhielten zur pflichtigen Einfriedigung der Schonungen und einzelner Pflanzen, den dazu erforderlichen Dorn oder Zaunholz unentgeltlich und ausserdem zur Dichtung der Befriedigungen auf ihren Ländereien jährlich zwei Fuder Zaunholz, so weit der Vorrat reichte aus dem Forste geliefert gegen einer Entrichtung einer Einweisungsgebühr von 75 Pfennig pro Fuder. Diese Berechtigung sowie die Verpflichtung der Einfriedigung sind bei der im Jahre 1882 erfolgten Ablösung der Weideberechtigung beseitigt worden. Das seit undenklichen Zeiten ausgeübte willkürliche Weiderecht wurde im Jahre 1815 und 1831 etwas mehr geregelt, auch im Jahre 1837 sind verschiedenen Berechtigten abgefunden und im Jahre 1882 die letzten Interessenten mit ihrem Weiderecht durch Geld abgelöst, sodass mit diesem Jahre auch das, die wirtschaftliche Behandlung hinderliche und sonst verschiedlich nachteilige Weideservitut gänzlich beseitigt worden ist.

Beschreibung Heu: 327 Eiche über 150 Jahren, einzeln und horstweise mit 40-50 jährigen Erlen und Kopfholzhainbuchen und eine amerikanische Eiche.

Beschreibung Gruppenbührer Seite: 320 Eiche über 150 Jahren teils einzeln teils in abgeschlossenen Horsten mit Kopfholzhainbuchen und einigen Erlen. Der Bestand dient jedoch zugleich zum Schutze der Amalien Eiche.

Witzleben 1676 (Hasbruch)

Hasbruch - Das grösste Holz in der Grafschaft Dellmenhorst, durchgehens von alten grossen und ziemlich weit von einander stehenden Eichbäumen,

ausser dass sich an einem Ort namens 'Hoy', etwas Buchen befinden, steht noch wohl, doch haben sich viele alte und grosse Stämme hervorgetan. Und sind teils Bäume nahe den Häusern, deren dabei wohnenden Untertanen sehr an den Tälern und Köpfen verhaue oder beschädigt gewesen. Der Zuwachs in diesem Holze ist auch ganz schlecht und nur ein kleiner alter Heisterkamp gefunden dann weiter einige Kämpfe hochnötig anzulegen, müssen dieselben Wegen der Weitläufigkeit, viele hunderttausende junge Bäume angepflanzt werden können. Es wohnen hier in und am Holz einige Leute, welche bei den Häusern etliche Bäume umzaunt haben, so sie auch Höfte nennen, die alle zur Trift oder herrschaftlichen Mast mitgehören, ausser einige wenige, die ein anders von alters her gebracht, es selber genossen und sich auf die Possession berufen haben.

Erdmann 1859 (Hasbruch)

Der Hasbruch und das Kimmerholz ... sollen mit anderen inzwischen gerodeten Waldteilen eine zusammenhängende Forstfläche gebildet haben von welcher ein ganz bedeutender Anteil mit Holz bestanden ist und zur Zeit der Dänischen Herrschaft an Bauern verkauft.

Ebenfalls zur Zeit der Dänischen Herrschaft soll ein nicht unbedeutender Teil des Hasbruchs zur Abfindung des Plaggenstichs und der Schafweide sowie die den Holzbestand im Hasbruch noch jetzt unterbrechenden Wiesen und die jetzigen Unterabteilungen Nummern 12a-9 "Petershagenland" weggegeben worden sein. Die letzteren wurden in den Jahren 1818 und 1820 zur Wiederherstellung einer zusammenhängenden Verbindung des Hasbruchs mit dem Kimmerholz durch Ankauf wieder erworben.

BIJLAGE 2. BESCHRIJVING VAN ENKELE PROFIELKUILEN

Gley Humuseisenpodsol in zandgrond

Place: directly S-E of the Neuenburger Urwald, 8,75 +NN, on the S-E side of an S-W ridge in the diluvium, slope: Class 1 (0-2%), Vegetation: hard wood forest (Fago-Quercetum), Mothermaterial: fluvoglacial sand on "Lauenburger Ton", Drainage: Class 2, Moisturecondition: moist, Groundwater: 105 cm below surface, 40 cm minimum. A₀-A₁-A₂-B₁-B₂-C₁₁-C₁₂, profile with leaching of iron and humus accumulation in the B-horizon.

- | | | |
|----------------|-------|--|
| A ₀ | 15-0 | Litter (15-20), Fermented (10-5), Humified (5-0). Color: 2.5 YR 2/2, Texture: organic, Structure: structureless, Consistence: moist sticky, Pores: common fine, Mineral fragments: none, Nature of boundary below: abrupt-smooth, Roots: few fine roots. |
| A ₁ | 0-16 | Color: 7.5 YR 2/0, Texture: fine sand very humice, Structure: weak medium subangular blocky, Consistence: moist firm, Cementation: by organic matter weakly, Pores: few very coarse, common fine, Mineral fragments: very few gravel angular firestone fresh, Nature of boundary below: clear-smooth, Roots: few fine roots. |
| A ₂ | 16-29 | Color: 10 YR 6/2, Mottlings: common fine, color 10 YR 4/1 distinct clear, Texture: fine sand, Structure: massif, Consistence: very friable, Pores: few very fine, Mineral fragments: |

Bijlage 4. Vegetatietabel met de vegetatieopnamen in het Neuenburger en het Hasbrucher Urwald (respectievelijk N1-N49 en H1-H37) en in de cultuurbossen rond beide reservaten (respectievelijk CN1-CN4 en CH1-CH7) de bedekkingswaarden van de verschillende vegetatielagen. Daaronder is met een code voor de bedekkingswaarden (zie H5) aangegeven welke soorten in de opnamen voorkomen. Plantesoorten die statistisch gezien meer samen voorkomen dan afzonderlijk zijn onder elkaar geplaatst en verenigd in zogenaamde sociologische soortengroepen. Deze groepen zijn genoemd naar twee karakteristieke plantesoorten die met een punt zijn gemerkt. De grenzen tussen de groepen worden met getrokken lijnen aangegeven. Opnamen met veel gemeenschappelijke soorten zijn in de tabel bij elkaar geplaatst en verenigd in zogenaamde bostypen. Grenzen tussen de bostypen zijn aangegeven met verticale getrokken lijnen. Opnamen gemerkt met een (F) zijn fragmentaire opnamen, die te weinig soorten bevatten om op grond van floristische criteria op de juiste plaats in de tabel te worden geplaatst. Bij de indeling van deze opnamen is bij uitzondering ook gelet op de topografische ligging ten opzichte van andere vegetatieopnamen en op overeenkomsten van de bodemgesteldheid. Tussen haakjes geplaatste bedekkingswaarden geven soorten aan die zeer lokaal binnen de opname voorkomen, bijvoorbeeld op de bodemverstoringen van onwortelde bomen en op boomlijken.

reële bedek. boomlaag	90	70	85	80	-	40	70	40	-	-	50	30	-	-	30	20	25	90	95	95	90	90	50	80
reële bedek. struiklaag	60	70	40	50	70	60	5	45	90	70	40	60	10	30	10	-	25	1	5	5	4	40	5	30
reële bedek. kruidlaag	7	5	1	5	<1	5	10	5	<1	5	1	1	75	40	5	20	15	2	40	25	60	15	80	15
	N1	N12	N29	N43	N31	N44	N32	N33	N5	N30	N42	N47	N4	N11	N41	N45	N46	H3	H15	H9	N6	N9	N22	N24
Blechnum spicant	(F)	(F)				r.1											+p.2							
Deschampsia flexuosa								2a.2											r.2					
Frangula alnus						+p.1	2b.1	+p.1		+b.1					+a.1		+p.1		(+r.1)					
Molinia caerulea				1p.2				2b.3							r.2									
Vaccinium myrtillus							r.1	1b.2							3.3									
Plagiothetium dentic.							+p	+p	+p			+p	+p											
Matantherum bifolium															r.2				r.2	+b.2				
Hypnum cupressiforme						+p.									+p.	+p.								+p.
Carex pilulifera						+p.2				+p.2	(+p.)								+p.2					
Dicranum scoparium								2b.1	r.1										+p.					
Betula pendula																								
Sorbus aucuparia		+p.1	+p.1	+p.1		+p.1	2b.1	3.1	3.1		+b.1		2a.1	+a.1	+b.1		r.1	+p.1			+p.1	+a.1		
Dicranella heteromalla																			+p					
Luzula pilosa																			+p.2					
Dryopteris carthusiana				1p.2			+p.2	r.2											+p.2					
Polytrichum formosum							1a.2	1b.2	1a.2										+p.2					
Rubus fruticosus coll.		+p.2		(+p.2)			+p.2	+p							+a.3	+b.3								
Rubus idaeus							r.1		+b.2															
Ilex aquifolium		4.3	4.2	3.1	3.1	4.1	3.1	+a.2	1b.2	5.1	4.1	2b.1		+b.1	+a.1	2a.1	+a.1		+p.1	+p.1				
Lonicera periclymenum								+r.1	+b.2										+p.2					
Quercus robur		r.1	+r.1	+r.1	3.1		2b.1		3.1		r.1	r.1												
Fagus sylvatica		5.1	5.1	5.1	3.1		2b.1	+a.1	+b.1		r.1	4.1		3.1	+a.1	2a.1	2a.1		+p.1	+p.1				
Hedera helix		2a.2	+p.2	+p.2	+p.2			+p.2	+p.1	+p.1	1a.2	+p.2		(1p.2)	2m.2	+p.2	+p.2		+p.2	+p.2				
Mnium hornum		+p.2	+r.					+p.	+p.	+p.									+p.					
Carpinus betulus		+r.1			2b.1				+a.1	2a.1	+r.1				+p.1		2a.1		2b.1	2b.2				
Athyrium filix femina						r.2																		
Milium effusum		r.2				+p.2	r.2												+p.2	+p.2				
Oxalis acetosella		+r.2																						
Deschampsia cespitosa		+r.1								1a.2														
Stellaria holostea							r.2																	
Atrichum undulatum										+p.	(+p.)	(+p.)												
Sambucus nigra																								
Moehringia trinervia																			+r.2					
Acer pseudoplatanus																								
Galeopsis tetrahit																								
Lamium galeobdolon																								
Anemone nemorosa																								
Thelypteris phegopteris																								
Viola riviniana																								
Crataegus monogyna																								
Gagea spathacea																								
Eurhyngium prealungum																								
Eurhyngium striatum																								
Lysimachia nemorum																								
Carex sylvatica																								
Thuidium tamariscum																								
Ficaria verna																								
Urtica dioica																								
Circaea lutetiana																								
Veronica montana																								
Asperula odorata																								
Mercurialis perennis																								
Sanicula europaea																								
Fraxinus excelsior																								
Adoxa moschatellina																								
Brachypodium sylvaticum																								
Pulmonaria officinalis																								
Festuca gigantea																								
Mnium undulatum																								
Mnium affine																								
Glechoma hederacea																								
Galium aparine																								
Ranunculus repens																								
Ranunculus auricomus																								
Alnus glutinosa																								
Geranium robertianum																								
Primula elatior																								
Geum urbanum																								
Galium palustre																								
Crataegus levigata																								
Chrysosplenium altern.																								
Potentilla sterilis																								
Rumex sanguineus																								
Cardamine pratensis																								
Cardamine flexuosa																								
Filipendula ulmaria																								
Heracleum sphondylium																								
Cirsium palustre																								

Fago-Quercetum

Milio Fagetum

(+r.2)

reële bedek. boomlaag	30	5	-	-	15	50	15	5	85	80	75	15	-	30	1	-	90	95	95	85	95	85	5	-
reële bedek. struiklaag	80	3	7	10	5	20	20	3	2	-	-	100	15	10	50	3	10	1	15	25	5	10	5	10
reële bedek. kruidlaag	2	80	80	95	85	30	85	80	70	10	60	1	90	100	15	75	50	70	15	50	15	10	90	100
	N25	N36	N35	N19	N18	N34	H36	H12	N28	N10	N15	N38	N3	N14	N27	N37	N17	N13	H22	H28	H24	H37	H25	H10
Blechnum spicant										r.2														
● Deschampsia flexuosa																								
Frangula alnus																								
Molinia caerulea																								
● Vaccinium myrtillus																								
Plagiothetium dentic.																								
● Maianthemum bifolium																								
Hypnum cupressiforme																								
Carex pilulifera																								
Dicranum scoparium																								
● Betula pendula																								
Sorbus aucuparia		+p.1	+b.1			2b.1	+p.1	+r.1	+r.1	+a.1	5.1	+a.1	+a.1	r.1	3.1	+p.1	+r.1							
Dicranella heteromalla																								
Luzula pilosa																								
Dryopteris carthusiana	+r.2		+p.2	r.2			+r.2	(+r.2)		+r.2	+p.1					+p.2								
Polytrichum formosum	+p.	+p.		+p.1				(+p.)																
Rubus fruticosus coll.		1p.2	+b.1	5.3	3.2	+b.1		2b.2	+b.1															
Rubus idaeus	+p.1	+p.2	2a.2		2a.2			1a.2	4.4															
● Ilex aquifolium	+b.1	+a.2	+p.1	+a.1	+a.1	+a.1	2b.1			+b.1	+r.1													
Lonicera periclymenum								5.4																
Quercus robur		+b.1	r.1		+p.1	+b.1		r.1																
Fagus sylvatica	4.1	r.1	+a.1	+a.1	+b.1	3.1	+p.1	+b.1	+p.1	+a.1				2a.1	+b.1	+p.1	+a.1	+p.1	3.1	+b.1	+p.1	5.1	+p.1	2a.1
● Hedera helix	+r.2	1p.2	1a.2	+p.2	1p.2	+p.2		1a.2		+r.2														
Mnium hornum																								
● Carpinus betulus		r.1	r.1	+p.1	+b.1		2a.1	+p.1	5.1	4.1		5.1			+p.1	r.1	5.1	5.1	3.1	4.1	4.1	2m.1	+b.1	1a.1
Athyrium filix femina	+a.2	3.2	+a.2	+p.2	+r.1		+r.2	(+p.2)	+p.2	1b.2	2b.2	+p.2	4.3		2a.2	+r.2	+r.2	+r.2	+p.2	+r.2	+p.2	+p.2	3.2	5.2
Milium effusum	+p.2	3.2	4.2	1a.2	3.2	1b.2	2a.2	1b.2	3.2		2a.2	+p.2	1a.3	1p.2	1a.2	1b.2	+p.2	+p.2	1p.2	2b.2	2a.2	+p.2	3.2	1b.2
Oxalis acetosella	+p.2	1a.2		+p.2	1p.2	1p.2	1a.2	+p.2	1a.2	1p.2	2a.2	+p.2	2m.1	1a.2	+p.2	+p.2	2a.2	2a.2	1b.2	2m.2	1b.2	1a.2	1a.2	2m.2
Deschampsia cespitosa	+r.1	1b.2	1p.2	+p.2	+p.2			1p.2	+p.2	1a.3	1a.2	2a.3		+p.1	1a.2	+p.2	+r.1	+p.2	+p.2	2a.2	+p.1	+p.2	2b.2	1a.2
● Stellaria holostea	+r.2	1a.2			+p.2	1b.2			1a.2	+p.2	+p.2					1p.2	+p.2	+p.2	1b.2	1a.2	+p.2	1b.2	1b.2	
Atrichum undulatum	+p.	+p.							+p.	+p.	+p.	+p.				+p.	+p.	+p.	+p.					
● Sambucus nigra		2a.2	+p.2		r.1	r.1			+r.1				+b.2			+p.1		+p.2						
Moehringia trinervia								+r.2																
Acer pseudoplatanus							+r.1			+r.1														
● Galeopsis tetrahit		1p.1							2m.1					2m.1										
● Lamium galeobdolon	+p.2	1a.2			1p.2	+p.2			1p.2	1a.2	+p.1	+a.2		1a.2		+p.2	2b.2	3.2	+p.2	1a.2		1a.2	1a.2	
● Anemone nemorosa	+p.1	2m.2			1p.1		1p.2		2m.1	1p.2	1p.2	+p.1	2m.1	1a.2			2m.2	2m.1	5.4	+p.2	+p.1	+p.2	1a.2	2m.1
Thelypteris phegopteris									(+p.2)	(1a.2)			(2a.3)											
Viola riviniana																								
Crataegus monogyna					r.1		+a.1																	
Gagea spathacea														2m.2										
Eurhynchium prealungum										+p.														
Eurhynchium striatum						+p.																		
● Lysimachia nemorum									+p.1					2m.2										
Carex sylvatica									+r.2															
● Thuidium tamariscum																								
Ficaria verna									+r.2			+r.2												
Urtica dioica									+r.1															
Circaea lutetiana																								
Veronica montana																								
Asperula odorata																								
Mercurialis perennis																								
Sanicula europaea																								
Fraxinus excelsior																								
● Adoxa moschatellina																								
Brachypodium sylvaticum																								
● Pulmonaria officinalis																								
Festuca gigantea																								
Mnium undulatum																								
Mnium affine																								
Glechoma hederacea																								
Galium aparine																								
Ranunculus repens																								
Ranunculus auricomus																								
● Alnus glutinosa																								
Geranium robertianum																								
Primula elatior																								
Geum urbanum																								
Galium palustre																								
Crataegus levigata																								
● Chrysosplenium altern.																								
Potentilla sterilis																								
Rumex sanguineus																								
Cardamine pratensis																								
Cardamine flexuosa																								
Filipendula ulmaria																								
Heracleum sphondylium																								
Cirsium palustre																								

BIJLAGE 3. AANVULLINGEN VAN DE VEGETATIE-TABEL

opname N4: *Brachythetium rutabulum* (gewoon dikkopmos) +p., *Orthodicranum montanum* (berggaffeltandmos) +p., *Corylus avellana* (hazelaar) +p.1,
 opname N5: *Isopterygium elegans* (pronkmos) +p., *Lophocolea heterophylla* (kantmos) +p.,
 opname N10: *Salix caprea* (boswilg) +b.2, *Robinia pseudo-acacia* (gewone acacia) r.1, *Polygonatum multiflorum* (veelbloemige salomonszegel) +p.1,
 opname N11: *Picea abies* (fijnspar) +r.1
 opname N12: *Lophocolea heterophylla* (kantmos) +r.,
 opname N13: *Plagiothetium* spp. (platmos) +p.,
 opname N14: *Rumex obtusifolius* (ridderzuring) +p.1, *Holcus mollis*, (gladde witbol) 3.2, *Dactylus glomerata* (kropaar) 1b. 2, *Poa trivialis*, (ruw beemdgras) 3.2,
 opname N16: *Quercus rubra* (Amerikaanse eik) +r.1,
 opname N19: *Juncus effusus* (pitrus) +r.2, *Poa annua* (straatgras) +p.2, *Plantago major* (grote weegbree) +r.2,
 opname N22: *Corylus avellana* (hazelaar) +p.1,
 opname N23: *Stellaria media* (vogelmuur) +r.2, *Corylus avellana*, (hazelaar) +p.1,
 opname N26: *Carex remota* (ijle zegge) 1b.3, *Agrostis stolonifera* (fioringras) 4.2, *Scutellaria galericulata* (blauw glidkruid) +p.2, *Juncus effusus* (pitrus) +p.2,
 opname N28: *Agrostis stolonifera* (fioringras) +p.2,
 opname N32: *Larix decidua*, (lariks) r.1, *Plagiothetium* spp. (platmos) +p.,
 opname N30: *Acer platanoïdes* (Noorse esdoorn) +a.1,
 opname N34: *Pteridium aquilinum* (adelaarsvaren) 2b.1,
 opname N35: *Carex remota* (ijle zegge) +r.2,
 opname N36: *Poa trivialis* (ruw beemdgras) 1a.2, *Carex digitata* (vingerzegge) (+r.2.),
 opname N39: *Isopterygium seligeri* (pronkmos) +p.2,
 opname CN1: *Larix decidua* (lariks) r.1,
 opname CN3: *Anthoxanthum odoratum* (reukgras) +p.2, *Juncus effusus* (pitrus) +p.1, *Luzula multiflora* (veelbloemige veldbies) +r.1, *Calluna vulgaris* (struikheide) +r.1,
 opname CN4: *Calluna vulgaris* (struikheide) +p.2, *Carex nigra* (gewone zegge) +p.2, *Juncus effusus* (pitrus) +p.2, *Agrostis stolonifera* (fioringras) +p.2, *Leucobryum glaucum* (kussentjesmos) 3.5, *Cladonia* spp. (korstmos) +p.3.
 opname H4: *Lophocolea bidentata* (kantmos) +p., *Chamaenerion angustifolium* (wilgenroosje) +p.1,
 opname H5: *Agrostis stolonifera* (fioringras) 2b.2, *Taraxacum officinalis* (paardebloem) +r.1, *Hypericum maculatum* (kantig hertshooi) +p.2,
 opname H6: *Chamaenerion angustifolium* (wilgenroosje) +p.2, *Prunus spinosa* (sleedoorn) +r.1,
 opname H7: *Acer platanoïdes* (Noorse esdoorn (kiemplant)) +p.1,
 opname H8: *Agrostis* spp. (struisgras) 2b.2, *Epilobium* spp. (basterdwederik) +r.1, *Acer platanoïdes* (Noorse esdoorn) +r.1,
 opname H10: *Isopterygium seligeri* (pronkmos) +p., *Brachythetium rutabulum* (gewoon dikkopmos) +p.,
 opname H11: *Carex remota* (ijle zegge) 1b.2, *Agrostis stolonifera* (fioringras) 2a.2, *Cardamine* spp. (veldkers) +p.1, *Poa trivialis* (ruw beemdgras) 2b.3, *Brachythetium rutabulum* (gewoon dikkopmos) +p., *Glyceria plicata* (geplooid vlotgras) r.2,
 opname H14: *Chamaenerion angustifolium* (wilgenroosje) +p.2,
 opname H16: *Glyceria plicata* (geplooid vlotgras) 1p.2, *Agrostis stolonifera* (fioringras) 3.4, *Holcus lanatus* (echte witbol) 3.4, *Juncus effusus* (pitrus) +p.2,
 opname H17: *Agrostis stolonifera* (fioringras) +r.1, *Carex remota* (ijle zegge) +p.1,
 opname H18: *Agrostis stolonifera* (fioringras) r.2, *Acer* spp. (esdoorn (kiemplant)), *Phyteuma nigrum* (zwarte rapunzel) +p.1, *Equisetum arvense* (heermoes) +r.1, *Viola reichenbachiana* (blauwsporig bosviooltje) +p.1,
 opname H19: *Isopterygium seligeri* (pronkmos) +p.,
 opname H20: *Isopterygium seligeri* (pronkmos) +p.,
 opname H21: *Acer platanoïdes* (Noorse esdoorn (kiemplant)) +p.1, *Dactylus polygama* (ijle kropaar) 1p.2, *Agrostis* spp. (struisgras) 2a.2, *Platanthera bifolia* (welriekende nachtorchis) +p.1, *Isothetium myosuroides* (palmpjesmos) +p., *Lophocolea heterophylla* (kantmos) +p.,
 opname H22: *Acer platanoïdes* (Noorse esdoorn (kiemplant)) +r.1, *Isopterygium seligeri* (pronkmos) +p., *Lophocolea heterophylla* (kantmos) +p.,
 opname H25: *Agrostis stolonifera* (fioringras) 1a.2,
 opname H26: *Quercus rubra* (Amerikaanse eik (kiemplant)) +p.1, *Eupatorium cannabinum* (leverkruid) +r.1,
 opname H27: *Acer platanoïdes* (Noorse esdoorn) +r.1,
 opname H29: *Agrostis* spp. (struisgras) 1b.2,
 opname H31: *Agrostis* spp. (struisgras) 1b.2,
 opname H33: *Hypericum humifusum* (fraai hertshooi) 1p.2,
 opname H34: *Agrostis* spp. (struisgras) 1a.2,
 opname H37: *Acer platanoïdes* (Noorse esdoorn (kiemplant)) +r.1, *Euonymus europaeus* (kardinaalsmuts) +r.1,
 opname CH1: *Populus canescens* (grijze abeel) +r.1, *Acer platanoïdes*, (Noorse esdoorn (kiemplant)), +r.1,
 opname CH2: *Isopterygium seligeri* (pronkmos) r.,
 opname CH3: *Leucobryum glaucum* (kussentjesmos) 4.4, *Carex nigra* (gewone zegge) r.1,
 opname CH5: *Acer platanoïdes* (Noorse esdoorn) 1p.1, *Veronica officinalis* (mannetjes ereprijs) r.1, *Holcus mollis* (gladde witbol) +p.2,
 opname CH7: *Carex remota* (ijle zegge) r.2, *Stachys sylvatica* (bosandoorn) r.1, *Euonymus europaeus* (kardinaalsmuts) r.1