Joop

Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek
Staring Centrum

Broekbossen van Nederland

A.P.P.M. Clerkx
K.W. van Dort
P.W.F.M. Hommel
A.H.F. Stortelder
J.G. Vrielink
R.W. de Waal
R.J.A.M. Wolf

ibn-dlo /sc-dlo

IBN-rapport 096

ISSN: 0928-6888

Broekbossen van Nederland

A.P.P.M. Clerkx - Gegevensverwerking
K.W. van Dort - Vegetatie
P.W.F.M. Hommel - Vegetatie
A.H.F. Stortelder - Projectcoördinatie
J.G. Vrielink - Groeiplaats
R.W. de Waal - Groeiplaats
R.J.A.M. Wolf - Bosgeschiedenis en bosbouw

IBN-rapport 096

Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek (IBN-DLO)
Staring Centrum (SC-DLO)
Wageningen

ISSN: 0928-6888

1994

INHOUD

WOORD VOORAF

Het project 'Classificatie van Nederlandse bosecosystemen' is een gezamenlijk project van het Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek (IBN-DLO, voorheen De Dorschkamp), en het Staring Centrum, Instituut voor Onderzoek van het Landelijk Gebied (SC-DLO), beide gevestigd te Wageningen. Het onderzoek wordt uitgevoerd in opdracht van Staatsbosbeheer en van de Directie Natuur, Bos, Landschap en Faunabeheer (IKC-NBLF) van het Ministerie van Landbouw, Natuurbeheer en Visserij.

Het doel is om te komen tot een geïntegreerd bosclassificatiesysteem voor Nederland, dat gericht is op de actuele bossituatie, inzicht biedt in de toekomstige ontwikkelingsmogelijkheden van de onderscheiden bostypen, en voor het beheer bruikbaar is op opstandsniveau. Met geïntegreerd wordt bedoeld dat zowel kenmerken van de levensgemeenschappen en het abiotisch milieu, als van de bosgeschiedenis en het bosbeheer bij de classificatie worden betrokken. De werkwijze om tot een dergelijke typologie te komen is ontwikkeld in een vooronderzoek naar de bossen van de Utrechtse Heuvelrug (Stortelder & Hommel 1990).
Het project wordt gefaseerd uitgevoerd, waarbij steeds een ecologisch herkenbare groep van bostypen wordt bestudeerd. Het eerst afgeronde deel van een reeks van bosecosysteemstudies betreft de Nederlandse Elzen- en Berkenbroekbossen. Deze groep van bossen is de laatste jaren in de belangstelling gekomen, hetgeen samenhangt met de toenemende aandacht voor de verdrogingsproblematiek in het landelijk gebied. De Natuurbeschermingsraad wees in de nota 'Van bomen tot bosbeleid' op het belang van deze meer natuurlijke bossen. Inspanningen ten behoeve van nieuw bos zouden vooral gericht moeten worden op natuurlijke en 'begeleid-natuurlijke' bossen, zoals moerasbossen, vloedbossen en broekbossen, aangezien Nederland hiervoor een internationale verantwoordelijkheid heeft. De Nederlandse broekbossen worden hier uitvoerig behandeld; het tweede deel in de reeks Bosecosysteemstudies zal gewijd zijn aan de vloedbossen, ook wel ooibossen genoemd. In twee volgende delen zullen de bossen van de overige voedselrijke respectievelijk voedselarme gronden worden behandeld.
De vegetatiekundige indeling en naamgeving is in nauwe samenwerking met het IBN-project 'Plantengemeenschappen van Nederland' tot stand gekomen. Doordat van dezelfde vegetatieopnamen wordt uitgegaan en de verwerking van deze opnamen in overleg gebeurt, is gewaarborgd dat de ecosysteemclassificatie aansluit bij de plantensociologische opvattingen over de verschillende bosassociaties.

De volgende personen hebben aan de totstandkoming van dit boek bijgedragen: A.H.F. Stortelder (IBN) projectcoördinatie; A.P.P.M. Clerkx (IBN) gegevensverwerking; K.W. van Dort (IBN) vegetatie; P.W.F.M. Hommel (SC) vegetatie; J.G. Vrielink (SC) groeiplaatsen; R.W. de Waal (IBN/SC) groeiplaatsen; R.J.A.M. Wolf (IBN) bosgeschiedenis en bosbouw. De vormgeving en structuurtekeningen van de bossen werden

verzorgd door A. Ebregt; het fotomateriaal door A. Stolk (IBN); het maken van vegetatietabellen en spectra werd technisch ondersteund door S.M. Hennekens (IBN). Invoer van literatuurgegevens en bodem- en wateranalyses werden uitgevoerd door Bureau Giesen-Geurts. Bij het verzamelen en verwerken van groeigegevens is ondersteuning verleend door het bureau Loo Plan te Arnhem en E.J. Dik (IBN).

De organisatie van het onderzoek werd ondersteund door een commissie bestaande uit de opdrachtgevers en vertegenwoordigers van de instituten, resp: P.C. de Hullu (SBB), J.L. van der Jagt (IKC-NBLF), J.A. Klijn (SC) en W. Vos, later J.H.J. Schaminée (IBN). Het concept van dit boek is beoordeeld door een wetenschappelijke commissie, bestaande uit H. Doing, C.P. van Goor, M. Hermy, P.C. de Hullu (voorzitter), R.H. Kemmers, J.H.J. Schaminée en J. Sevink. Zowel de organisatorische als inhoudelijke inbreng van deze commissies heeft geleid tot veel suggesties; wij zijn de leden erkentelijk voor hun inbreng.
De bruikbaarheid van het (concept)rapport voor de beheerspraktijk werd getoetst tijdens een hiertoe georganiseerde workshop. Aan de hand van gerichte vragen werd de conclusie getrokken dat het rapport een geschikte basis biedt voor identificatie van broekbossen en dat vragen m.b.t. kwaliteit en beheer en ontwikkeling hiervan kunnen worden beantwoord.

Buiten de door ons zelf verzamelde gegevens werd gebruik gemaakt van vele door anderen gemaakte vegetatieopnamen, teneinde een zo volledig mogelijk en min of meer gebiedsdekkend overzicht van de Nederlandse broekbossen te verkrijgen. Vooral van E.C.J. Ott, S. van der Werf, V. Westhoff en J. Wiegers werden veel opnamen overgenomen; dank voor het ter schikking stellen hiervan. Verder willen wij R.G.M. Kwak, H.J.V. van de Bijtel, E. Vellinga en I.A. Mes danken voor het verstrekken van informatie over natuurwaarden van broekbossen. Voor het uitvoeren van het veldwerk kon steeds worden gerekend op de medewerking van de Vereniging Natuurmonumenten, de regionale afdelingen van het Staatsbosbeheer, de Provinciale Landschappen en diverse particuliere terreinbeheerders; wij hebben deze coöperatieve houding zeer gewaardeerd. De vlotte gang van zaken bij het verlenen van vergunningen en bij het begeleiden van het veldwerk, waarbij wij op de hoogte werden gebracht van de lokale situatie, waren essentieel voor de uitvoering van dit onderzoek.

LEESWIJZER

Het rapport 'Broekbossen van Nederland' is opgebouwd uit twee delen. Het eerste deel (hoofdstuk 1-8) behandelt de achtergronden en de methoden van het onderzoek, alsmede de overzichten van de verschillende aspecten van het broekbosecosysteem. Het tweede deel (hoofdstuk 9-12) vormt de kern van de publikatie: de geïntegreerde typologie van de Nederlandse elzen- en berkenbroekbossen.

Het eerste deel gaat na de inleiding (hoofdstuk 1) in op de theoretische en methodische achtergronden van het onderzoek (hoofdstuk 2 en 3). In hoofdstuk 4 worden de historische ontwikkelingen geschetst die in belangrijke mate aan het ontstaan van de huidige broekbossen hebben bijgedragen. In hoofdstuk 5 worden de onafhankelijke factoren van het broekbosecosysteem behandeld. Het gaat hier hoofdzakelijk om de factor waterhuishouding. De vegetatietypen en humusvormen komen in hoofdstuk 6 en 7 aan de orde. In een apart hoofdstuk (7) wordt uitvoerig aandacht wordt besteed aan de voor broekbos belangrijkste bomen (berk en els), vooral wat betreft bosverjonging en houtproduktie.
Voor toepassing van het overzicht of voor identificatie van broekbos in het veld, wordt direct het overzicht in het tweede deel geraadpleegd. In hoofdstuk 9 worden de ecosysteemfactoren geïntegreerd, leidend tot een algeheel overzicht van alle 30 onderscheiden bosecosystemen. Hierbij wordt uitgegaan van een hoofdindeling in drie verschillende landschapstypen: het beekdallandschap (hoofdstuk 10), het laagveenlandschap (hoofdstuk 11) en het hoogveenlandschap (hoofdstuk 12). Per landschapstype wordt een onderverdeling gemaakt op basis van verschillende groeiplaatsen. Respectievelijk worden 6, 5 en 5 verschillende groeiplaatsen onderscheiden. Aan de hand van de voorkomende vegetatietypen en humusvormen worden per groeiplaats een of meer bosecosystemen gedefinieerd. In de beekdalen betreft dit 12 bosecosystemen, in de laagvenen 13, en in de hoogvenen 5. Per landschapstype wordt in deze drie systematische identiek opgezette hoofdstukken de informatie samengevat in twee schema's.
Het eerste schema van elk landschapstype is bedoeld voor de identificatie van broekbossen, enerzijds uitgaande van de voorkomende plantesoorten, anderzijds van groeiplaatskenmerken. De determinatie d.m.v. de differentiërende plantesoorten werkt van grote naar kleine eenheden, waarbij men op het laagste classificatieniveau gemakkelijk het desbetreffende vegetatietype kan vaststellen. Zonder verder groeiplaatsonderzoek kan men uit het schema in grote lijnen het abiotische milieu aflezen. In sommige gevallen komt een vegetatietype op meer groeiplaatsen voor en is enige kennis van de abiotiek noodzakelijk om het juiste ecosysteem te kunnen bepalen. Omgekeerd kan in de gevallen waarin het abiotisch milieu goed bekend is, worden afgeleid welke bosvegetatie in de toekomst verwacht mag worden, zowel op middellange als op lange termijn. De lange-termijnontwikkeling leidt tot de potentieel-natuurlijke vegetatie (PNV). Deze wordt in de overzichten apart aangegeven. Behalve

de echte broekbosgroeiplaatsen zijn in de schema's ook de groeiplaatsen opgenomen waar thans nog broekbos voorkomt maar waarop zich in de toekomst een ander bostype ontwikkelt.
In het tweede schema wordt de ontwikkeling van groeiplaatsen en bosecosystemen voor elk van de drie landschappen samengevat. De variatie binnen de groeiplaatsen houdt verband met verschil in beheer en ontwikkelingstijd; de bosbeheerder vindt hier dus aanknopingspunten om het bos om te vormen in de door hem gewenste richting. De beheerder kan evenwel ook de groeiplaats rechtstreeks beïnvloeden, bijvoorbeeld door in te grijpen in de waterhuishouding. Uiteindelijk heeft dit weer zijn effect op het bosecosysteem dat zich na zo'n ingreep op termijn zal vestigen. Welk bostype optimaal is hangt uiteraard af van de doelstelling die men nastreeft. Voor het stimuleren van bosecosystemen met een hoge natuurfunctie raadplege men de kwantificering van de natuurwaarden, die voor de drie groepen van broekbossen is uitgewerkt op basis van abiotische kenmerken, het voorkomen van de hogere planten, en de informatie over de paddestoelen en de fauna.
De wetenschappelijke begrippen worden verklaard in een alfabetisch geordende termenlijst (Bijlage I).

1 INLEIDING

1.1 Het broekbosmilieu

Broekbos is een verzamelnaam voor bosecosystemen waarin de vegetatie min of meer permanent onder invloed staat van het grondwater en waarin Zwarte els (*Alnus glutinosa*) of Zachte berk (*Betula pubescens*) de boomlaag vormen. Deze bossen komen zowel voor op dikke veenpakketten, als op dunne moerige lagen op een minerale ondergrond. De grondwaterstand en de luchtvochtigheid zijn hoog. Het kenmerkende van broekbosecosystemen ten opzichte van andere bosecosystemen is de stagnatie in de voedingsstoffenkringloop ten gevolge van zuurstofgebrek in de bodem.
De term 'broek' is afgeleid van het vroeg-middeleeuwse 'brok' of 'broke' en betekent laag, drassig land of waterloop; vergelijk ook het oud-Engelse woord 'broc' of 'brook', het Nederduitse 'Brock' en het Hoogduitse 'Bruch'. De Bakker en Schelling (1966) gebruiken het begrip in de engere betekenis van laag moerasbos of kreupelhout op drassig land, waar de bodem gedurende een groot deel van een jaar verzadigd is met water. Door het laag-dynamische karakter van de waterbeweging verschillen de broeken van de getijdemoerassen en van de drassige gedeelten van de uiterwaarden, het landschap van de ooibossen.
Elzen- en berkenbroekbossen vormen het (voorlopig) eindstadium van de successie in sterk verschillende landschapstypen. Globaal gesproken komen ze in drie verschillende situaties voor, die van elkaar worden onderscheiden op grond van de landschappelijke ligging, de mate van isolatie en de kwaliteit van het voedingswater (zie tabel 1.1).

1. In lage delen van beekdalen kunnen op dunne venige lagen elzenbroekbossen tot ontwikkeling komen. Het substraat is gedurende een groot deel van het jaar permanent nat en wordt in de meeste gevallen overstroomd. Er kan zich een dunne laag veen ontwikkelen, maar de wortels van de elzen kunnen de minerale ondergrond wel bereiken.
2. Ook in laagveengebieden waar geen ontwatering heeft plaatsgevonden of waar veen is uitgegraven tot op een diepte van 1-2 m en waar vervolgens verlanding is opgetreden in de petgaten, leidt de successie tot broekbos. Dit kan een broekbostype met Zwarte els zijn, maar ook een berkenbroekbos. Er is in beide gevallen geen sprake van direct contact tussen de plantewortels en de minerale ondergrond.
3. Langs de randen van voedselarme vennen en hoogvenen verloopt de ontwikkeling naar bos veel langzamer dan in het laagveengebied. Op de meeste hoogveenrestanten zijn de hydrologische condities niet meer geschikt voor de vorming van echt hoogveen. Het veenpakket is geheel of gedeeltelijk verdroogd. Het eindstadium van de successie is in dergelijke gevallen altijd een bos met dominantie van Zachte berk, waarin vooral Veenmossoorten een belangrijke rol spelen.

Tabel 1.1 Eigenschappen van de drie hoofdsystemen

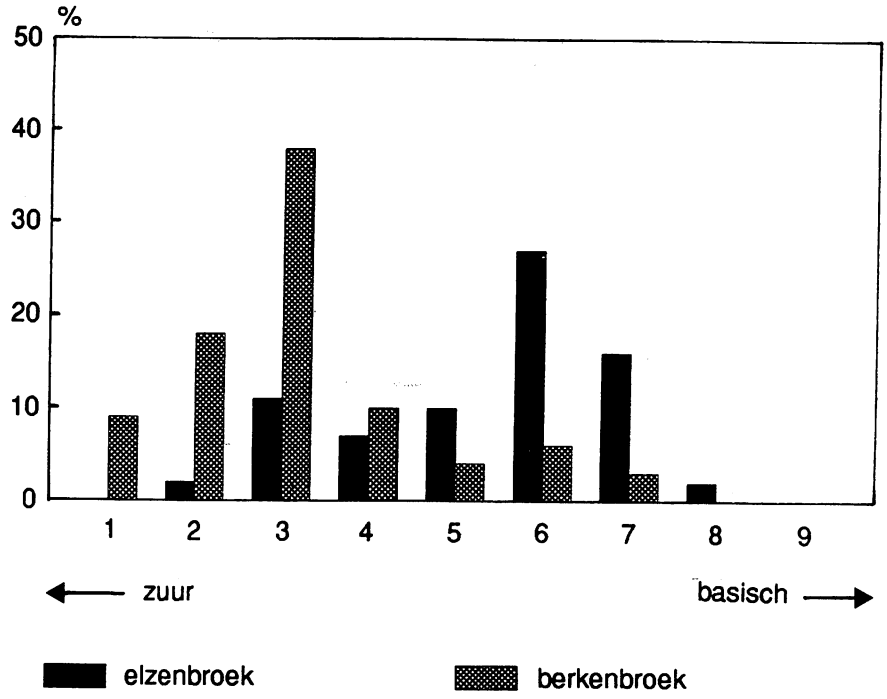
hoofdsystemen	geomorfologie	systeem-karakter	voedings-water	vegetatie
beekdalbossen	dalvormige laagten	klein, open met doorstroming	diep en lokaal grondwater	elzenbroek bos
laagveen-bossen	laaggelegenen mariene of fluviatiele vlakten	groot, halfopen	rivier-, kwel- en regen-water (mengwater)	elzen- en berken-broekbos
bossen op randen van hoogvenen en vennen	relatief hooggele-gen geïsoleerde laagten of pla-teaus	klein, gesloten	regenwater	berken-broekbos

De broekbossen in deze drie landschapstypen verschillen onderling sterk van karakter. De bossen van hoogvenen en voedselarme vennen (3) vormen van nature min of meer gesloten systemen; ze zijn relatief hooggelegen en worden door regenwater gevoed. De beekdalen (1) zijn open systemen, die voornamelijk door grondwater worden beïnvloed. Laagveensystemen (2) komen voor in laaggelegen mariene of fluviatiele vlakten en worden wat de waterbeweging betreft gekenmerkt door zowel een zekere mate van doorstroming als van isolatie. Het laagveensysteem wordt aanvankelijk gevoed door een mengsel van rivierwater of boezemwater, al dan niet brak kwelwater, en regenwater; in de loop van de successie neemt de invloed van het regenwater toe.
In de beekdalen en laagveensystemen vinden we vooral elzenbroekbos, op hoogvenen en langs voedselarme vennen vooral berkenbroekbos. De spectra, waarin de indicatiewaarde van de plantesoorten voor de zuurgraad van het milieu wordt weergegeven, geven aan dat de standplaatsen van het berkenbroek veel zuurder zijn dan die van het elzenbroek (fig. 1.1).

Tussen de drie systemen komen ook overgangsvormen voor: tussen hoogveen en voedselarme vennen enerzijds en beekdalen anderzijds (b.v. stroomdalvennen) en eveneens tussen beekdalen en laagveengebieden. De 'bossen' met Zachte berk (ssp. *tortuosa*!), die zich plaatselijk in de duinvalleien ontwikkelen (o.a. in de Berkenvallei van Terschelling), worden niet tot de broekbossen gerekend, gezien de afwijkende groeiplaats en andere soortensamenstelling. Plantensociologisch behoren ze tot de klasse van de Vaccinio-Piceetea.

1.2 Areaal

Broekbossen met Zwarte els of Zachte berk komen ook elders in Europa veelvuldig voor. Het verspreidingspatroon van deze twee groepen van broekbossen verschilt evenwel sterk. Broekbos is in ons land azonaal, dat wil zeggen dat het van nature niet het overheersende bostype vormt en beperkt is tot extreme groeiplaatsen.



Figuur 1.1. Indicatiewaarde van de plantesoorten voor de zuurgraad van het milieu (aan de hand van Ellenberg-getallen).

Elzenbroekbos komt voor in de Eurosiberisch Regio. Binnen Europa beperkt het zich tot het laagland en heuvelland (Bodeux 1955; Westhoff & Den Held 1969). Het areaal strekt zich uit van Ierland tot aan de Kaspische Zee en van Zuid-Scandinavië tot in Spanje. In de Mediterrane Regio komt elzenbroekbos nauwelijks voor. Boven een hoogte van 500 m komt in Midden-Europa een vergelijkbaar bostype voor, maar hierin is Grauwe els (*Alnus incana*) de aspectbepalende boomsoort.

Ondanks het vrij uitgestrekte areaal van het elzenbroekbos in Europa is de oppervlakte ervan relatief klein. Dit geldt zowel voor Nederland, waar het elzenbroekbos vroeger wel een grote oppervlakte heeft ingenomen, als voor de rest van het areaal. Overal zijn elzenbroekbossen van enige omvang thans zeldzaam (Van der Werf 1991). Niet alleen het azonale voorkomen is hier debet aan; ook door ontginning en grondwaterstandsverlaging is de oppervlakte sterk gereduceerd (Wiegers 1989; Yon &

Hoogopgaand beekbegeleidend elzenbroekbos in de winter; in het verleden werd hier een hakhoutbeheer gevoerd.

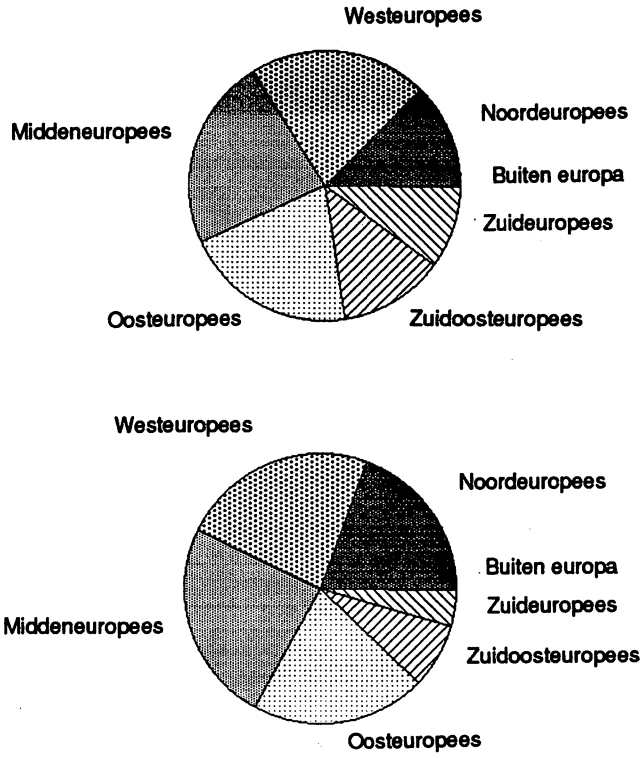
Elzenbroekbos in het laagveenlandschap; ook afgeleide begroeiingen (nat hooiland en struweel van Grauwe wilg), waaruit dit bostype zich binnen korte tijd ontwikkelt, zijn te zien; het bos wordt hier slechts 10 m hoog.

Hoogveenlandschap met op de achtergrond circa 5 m hoog berkenbroekbos, waarin ook een enkele Grove den zichtbaar is; op de voorgrond een begroeiing met Veenpluis en Pijpestrootje.

Tendron 1981). Door recente toename van de oppervlakte broekbos in de laagveengebieden steekt de Nederlandse situatie nog gunstig af bij die van de rest van Europa. In de beekdalen is echter ook in ons land de laatste 50 jaar de oppervlakte broekbos sterk teruggelopen, zowel in kwantiteit als in kwaliteit (zie ook 4.1). In het Noordwestduitse laagland bedraagt de huidige oppervlakte broekbos in de beekdalen nog slechts 1% van het oorspronkelijke voorkomen (Döring-Mederake 1991).

Berkenbroekbos komt voor in het noordelijke deel van de Eurosiberische Regio. Het wordt voornamelijk aangetroffen aan de rand van hoogvenen in een gebied dat zich uitstrekt van Nederland tot diep in Rusland, maar niet zuidelijker dan de montane en subalpiene zone van Zuid-Duitsland en Tsjechië (Westhoff & Den Held 1969). Het berkenbroek bereikt in Nederland de zuid-westgrens van zijn areaal; plantensociologisch gezien is het hier verarmd (Doing 1962). In ons land is dit bostype voornamelijk beperkt tot natuureservaten; dit geldt met name voor het meest typische berkenbroek op hoogveenranden, zoals dat nog te vinden is bij Vragender, 't Woold en Haaksbergen. Berkenbroekbos met een ondergroei van Pijpestrootje (*Molinia caerulea*), dat vooral voorkomt langs vennen, is veel algemener.

Het azonale karakter van zowel het elzen- als het berkenbroekbos komt duidelijk tot uitdrukking in de plantengeografische spectra, die het zwaartepunt van het areaal van de plantesoorten weergeven (fig. 1.2). In geen van beide gevallen overheersen soorten uit één bepaalde regio. Wel is duidelijk dat in het berkenbroek meer noordelijke soorten voorkomen dan in het elzenbroek. In het elzenbroek zijn daarentegen de zuidelijke soorten beter vertegenwoordigd.



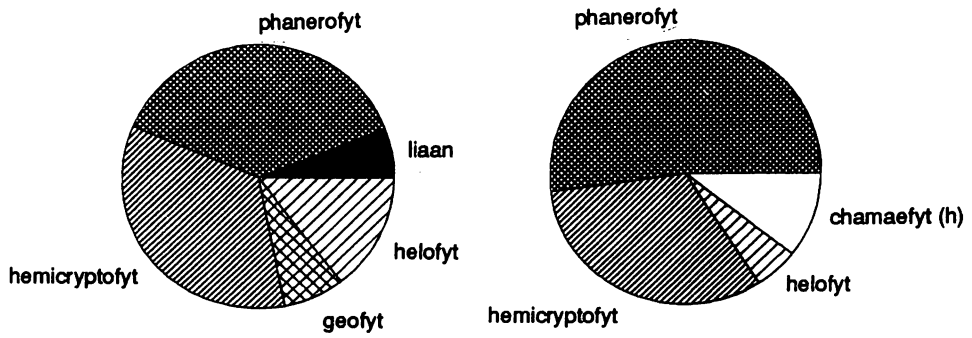
Figuur 1.2. Plantengeografische spectra van het elzenbroekbos (boven) en het berkenbroekbos (onder). Areaalgegevens zijn ontleend aan het Botanisch Basisregister (1993)

1.3 Plantengroei

Binnen de broekbossen lopen de verschillen in dominante boomsoort (els en berk) parallel met de verschillen in soortensamenstelling van de ondergroei, en tot op zekere hoogte ook met de variatie in de vegetatiestructuur. De verschillen in soortensamenstelling tussen elzen- en berkenbroek zijn zelfs zo groot dat ze syntaxonomisch gezien tot verschillende klassen worden gerekend. Alle onderscheiden elzenbroekbossen behoren tot de klasse van de *Alnetea glutinosae*, verbond: *Alnion glutinosae*; alle berkenbroekbossen tot de klasse van de *Vaccinio-Piceetea*, verbond: *Betulion* (Westhoff & Den Held 1969). De verschillen in struc-

tuur en soortensamenstelling weerspiegelen duidelijk het verschil in milieu, vooral wat betreft de factoren voedselrijkdom en zuurgraad.

Elzenbroekbossen worden veelal gekenmerkt door een overdadige ondergroei; de kruidlaag is bloemrijk, vooral daar waar soorten van moerasruigten op de voorgrond treden. Waar grasachtigen (graminioiden) de ondergroei beheersen, betreft het vrijwel steeds grote zeggesoorten (*Carex sp.*). De moslaag kan rijk zijn aan soorten (meestal tussen 5 en 10 mossoorten). De bedekking van de moslaag wisselt al naar gelang de voedselrijkdom van het substraat en de inundatieduur, maar is zelden hoger dan 50%. Het aandeel van de veenmossen (*Sphagnum sp.*) is doorgaans gering. Karakteristieke plantesoorten in de kruidlaag van elzenbroekbossen zijn: Elzenzegge (*Carex elongata*), Moerasvaren (*Thelypteris palustris*), Bitterzoet (*Solanum dulcamara*), Melkeppe (*Peucedanum palustre*), Wolfspoot (*Lycopus europaeus*), Grote kattestaart (*Lythrum salicaria*), Hennegras (*Calamagrostis canescens*), Gele lis (*Iris pseudacorus*), Blauw glidkruid (*Scutellaria galericulata*), Moeraszegge (*Carex acutiformis*), Cyperzegge (*Carex pseudocyperus*) en Pluimzegge (*Carex paniculata*). De struiklaag is meestal minder goed ontwikkeld; vooral bij de oudere elzenbroekbossen is sprake van een boomlaag-kruidlaag-structuur. Floristisch sluiten de elzenbroekbossen aan bij de bossen op de rijkere, vochtige gronden.
Berkenbroekbossen worden gekenmerkt door een geringe biomassa en, net als het geval is bij de elzenbroekbossen, door een eenvoudige vegetatiestructuur. De boomlaag is weinig indrukwekkend; niet zelden is er nauwelijks sprake van een echt bos. Een hoge struiklaag is bijna nooit aanwezig; wel typisch is een dwergstruiklaag met bosbessoorten (*Vaccinium sp.*). Een overdadige, bloemrijke ondergroei wordt in het berkenbroek nooit aangetroffen. De kruidlaag is slecht ontwikkeld of wordt gedomineerd door grasachtigen als Pijpestrootje of cypergrassen (*Cyperaceae*). Een ondergroei met grote zeggesoorten, zoals die vaak wordt aangetroffen in het elzenbroekbos, komt hier niet voor. De moslaag is goed ontwikkeld; dominantie van veenmos is een veel voorkomend verschijnsel. Karakteristieke plantesoorten zijn: Gewone dophei (*Erica tetralix*), Veenpluis (*Eriophorum angustifolium*), Eenarig wollegras (*Eriophorum vaginatum*), Kleine veenbes (*Oxycoccus palustris*) en de reeds genoemde bosbessoorten, waaronder de zeldzame Rijsbes (*Vaccinium uliginosum*). Ten opzichte van de andere bostypen van ons land vertonen vooral de drogere vormen van de berkenbroekbossen een grote floristische overeenkomst met de bossen van de arme zandgronden.
In figuur 1.3 worden levensvormen-spectra voor het elzen- en het berkenbroekbos gegeven. De verschillen tussen beide spectra zijn groot.
Kenmerkend voor de elzenbroekbossen is het voorkomen van geofyten (knol- en bolgewassen zoals Gele lis en Echte valeriaan) en lianen (zoals Haagwinde en Hop). Ook het relatief grote aandeel helofyten is opvallend, d.w.z. moerasplanten die onder water wortelen maar waarvan de stengels en bladeren boven het wateroppervlak uitsteken, zoals Wolfspoot en Moeraswalstro. Het spectrum van de berkenbroekbossen geeft aan dat deze bossen in het algemeen veel eenvoudiger van structuur zijn



Figuur 1.3. Levensvormen-spectra voor de elzenbroekbossen (links) en de berkenbroekbossen (rechts) (aan de hand van het Botanisch Basisregister).

dan de elzenbroeken. Kenmerkend voor de berkenbroeken is het voorkomen van dwergstruiken of chamaefyten, zoals bosbessoorten, Rijsbes, Gewone dophei en Lavendelhei.
Naar de paddestoelenflora van de broekbossen is betrekkelijk weinig onderzoek verricht. Een karakteristieke soort voor broekbossen is de Elzenweerschijnzwam (*Inonotus radiatus*), die, hoewel de naam anders doet vermoeden, algemeen op els èn berk voorkomt. Specifiek voor het Elzenbroekbos is de Elzenbundelzwam (*Pholiota alnicola*).

1.4 Indeling van broekbossen

Onder de vlag van 'bosclassificatie' zijn in het verleden tal van bosindelingen gepubliceerd die voor de Nederlandse situatie relevant zijn. In de eerste plaats zijn er de indelingen die gebaseerd zijn op de spontane bosvegetatie. Voorbeelden hiervan zijn het overzicht van Doing (1962) en de bosindeling in het boek Plantengemeenschappen (Westhoff & Den Held 1969). Daarnaast zijn er de classificatiesystemen die uitgaan van het abiotisch milieu, zoals de groeiplaatstypologie die ten behoeve van bosbouwkundige doeleinden is opgesteld (Firet 1986). Verder zijn er ook indelingen van bossen opgesteld die gebaseerd zijn op potenties van de groeiplaats voor vegetatie-ontwikkeling (in termen van Tüxen 1956: potentieel-natuurlijke vegetatie). Hoewel daarbij eigenlijk op groeiplaatskenmerken wordt geclassificeerd, worden de namen van de eenheden ontleend aan het systeem van plantengemeenschappen. Een voorbeeld is de indeling van bosgemeenschappen door Van der Werf (1991), dat een vrij volledig beeld geeft van de natuurlijke bosgemeenschappen. Tenslotte is er het recent gepubliceerde 'Bostypen in Nederland' (Dirkse 1993), gebaseerd op een willekeurige bemonstering van de Nederlandse bosbestanden (Vierde Bosstatistiek). De door hem ontwikkelde indeling berust weliswaar op een steekproef die meer in overeenstemming is met de regels van de statistiek, maar geeft toch de variatie in de bosvegetatie niet goed weer (zie ook Hermy 1993). Verscheidene bostypen zijn niet of veel te weinig in de steekproef aanwezig en dus ook niet beschreven; dit betreft vooral de zeldzame bostypen, die veelal interessant

zijn voor het natuurbeheer. Verder wijkt de inhoud van de door hem beschreven bostypen op veel plaatsen nogal sterk af van de inhoud van de door hem gebruikte associatienamen, d.w.z. van de betekenis die er normaliter in de plantensociologie aan wordt toegekend. Een voorbeeld hiervan is het Elzenzegge-Elzenbroek (*Carici elongatae-Alnetum*), een naam die door hem wordt toegekend aan een gestoord broekbostype, terwijl de typische vorm, waarin deze associatie ook in ons land voorkomt, door hem niet wordt beschreven.

Aan de indeling van broekbossen is in ons land nog relatief weinig aandacht besteed. Recent is voor het noordelijk deel van Duitsland een uitgebreide studie verschenen over het beekbegeleidend elzenbroekbos (Döring-Mederake 1991). Van de broekbosgroeiplaatsen geeft de buitenlandse literatuur een meer gedifferentieerd beeld dan de voor ons land ontwikkelde bodemtypologie (zie ook De Bakker & Schelling 1966). Een indeling van moerassen gebaseerd op verschillen in trofiegraad (voedselrijkdom), zoals wordt voorgesteld door Gore (1983), is voor de praktijk weinig bruikbaar, omdat zowel in de tijd veranderlijke als constante groeiplaatsfactoren worden gebruikt als onderscheidende kenmerken. Dit bezwaar doet zich niet voor bij de hydrogenetische typologie (Göttlich 1980; Succow & Jeschke 1988). Deze uit de Duitse literatuur afkomstige indeling is gebaseerd op in de tijd constante factoren (onafhankelijke factoren). Het onderscheid tussen de verschillende veenmoerassen is hierin echter niet altijd scherp; bovendien zijn de eenheden van verschillend hiërarchisch niveau. Wheeler (1984) hanteert een hydromorfologische indeling voor alle niet uitsluitend door regenwater gevoede veensystemen ('fens'). In deze indeling bepaalt het complex van hydrologische en geomorfologische factoren de indeling van venen; een uitgangspunt dat goed bruikbaar is voor een globale indeling van de Nederlandse venen.

Bovengenoemde en soortgelijke typologieën zijn min of meer ontwikkeld vanuit één discipline, bijvoorbeeld de bosbouw, de bodemkunde of de vegetatiekunde. Er is duidelijk behoefte aan systematische overzichten die vanuit verschillende invalshoeken te interpreteren zijn. Dit komt enerzijds voort uit de verschuiving van de aandacht van monofunctioneel naar multifunctioneel bos, anderzijds uit de toenemende belangstelling voor natuurlijke processen in het bos. Er wordt bijvoorbeeld steeds meer gebruik gemaakt van natuurlijke verjonging voor opstandswisseling en van kennis van spontane vegetatie voor indirecte beoordeling van de natuurtechnische en bosbouwkundige mogelijkheden van de groeiplaats.

Een tweede bezwaar van sommige typologieën is dat ze voornamelijk betrekking hebben op ongestoorde bosecosystemen. Dit geldt voor de meeste tot nu toe gepubliceerde plantensociologische classificatiesystemen van bosgemeenschappen, waarin de beschreven associaties voornamelijk betrekking hebben op nagenoeg-natuurlijke bossen. Ook in de hierboven vermelde hydrogenetische en hydromorfologische indeling van broekbosgroeiplaatsen is weinig aandacht voor situaties waarin de veensystemen een grote samenhang vertonen met menselijk ingrijpen in het

verre of nabije verleden. Wheelers 'flood plain fens' (oorspronkelijk was vrijwel het gehele westen van ons land een groot veengebied onder wisselende invloed van de rivieren), inclusief de hoogveenkoepels die daarvan deel uitmaken, zijn in Nederland lang geleden afgegraven of ontwaterd. Waar dit veen is afgegraven, in petgatencomplexen en langs veenplassen, is plaatselijk weer sprake van veenvorming (secundaire verlanding).
Tenslotte zijn ook bostypologieën die gebaseerd zijn op een toekomstige, min of meer stabiele situatie, ook wel potentieel-natuurlijke vegetatie (PNV), in de praktijk maar beperkt bruikbaar. Een PNV-indeling en een PNV-kaart zijn weliswaar langdurig geldig, maar het probleem van de typering van de sterk door de mens beïnvloede bosecosystemen, die verreweg het grootste deel van het Nederlandse bos uitmaken, wordt hiermee uit de weg gegaan. Een PNV-systeem is voor de bosbeheerder dan ook niet goed hanteerbaar. De PNV-grenzen hebben namelijk meer betrekking op het abiotische milieu dan op de vegetatie zelf. Verder geldt dat, door de veranderde externe milieu-omstandigheden (zoals atmosferische depositie en klimaatwijziging) het moeilijk te voorspellen is welke bostypen op lange termijn zullen optreden.

De hier gepresenteerde indeling van de Nederlandse broekbossen betreft een geïntegreerde ecosysteemclassificatie, waarin groeiplaatstypen zijn afgestemd op vegetatie-eenheden en omgekeerd. Dit houdt in dat de onderscheiden groeiplaatsen op ecologisch relevante punten van elkaar verschillen. Voor de vegetatie-ontwikkeling vormen zij de basale eenheden. Voorts is het systeem gericht op de actuele situatie en inzichtelijk wat betreft de ontwikkelingsmogelijkheden van de verschillende bostypen. Voor elk groeiplaatstype wordt één min of meer natuurlijk bostype onderscheiden. Op dezelfde groeiplaats komen echter, naast of in plaats van het natuurlijke bostype, ook jongere en/of gestoorde bossen voor, met een andere soortensamenstelling en structuur. Per landschappelijke eenheid (de beekdalen, de laagveengebieden, en de randen van vennen en hoogvenen), en daarbinnen per groeiplaats, wordt schematisch weergegeven hoe (jonge) bosecosystemen zich ontwikkelen door successie, door verandering van beheer of door verandering van de milieufactoren (ontwatering en bemesting), met als eindstadium het betreffende meer natuurlijke bostype.
De indeling is gebaseerd op recent vegetatiekundig en abiotisch veldwerk (inclusief chemische analyses van water en bodem), alsmede op literatuurgegevens en gesprekken met terreinbeheerders.
Zoals voor ieder classificatiesysteem geldt is de hier voorgestelde indeling van de broekbossen geen doel op zichzelf, maar een middel om na identificatie van het bos, bijvoorbeeld gericht beheersmaatregelen te kunnen nemen of vergelijkend onderzoek te kunnen opzetten. In de laatste drie hoofdstukken worden de onderscheiden bosecosystemen op overzichtelijke wijze gepresenteerd. Met behulp van eenvoudige schema's kan voor ieder concreet stuk broekbos het type worden vastgesteld, op grond van abiotische en vegetatiekundige kenmerken. Vaak overlappen de kenmerken elkaar. Hierdoor is de identificatie van een bepaald broekbos vaak nog mogelijk met een beperkte kennis van hetzij

de vegetatie, hetzij de groeiplaatsfactoren.
Eerder werd opgemerkt dat broekbossen voorkomen op veen of op moerige, natte gronden. De drogere groeiplaatsen, waar bodem en vegetatie erop wijzen dat in het nabije verleden sprake was van een broekmilieu, worden hier ook tot de broekbossen gerekend. Na verloop van tijd zal het bos hier verder veranderen en het broekboskarakter verliezen.

2 THEORIE

2.1 Ecosystemen

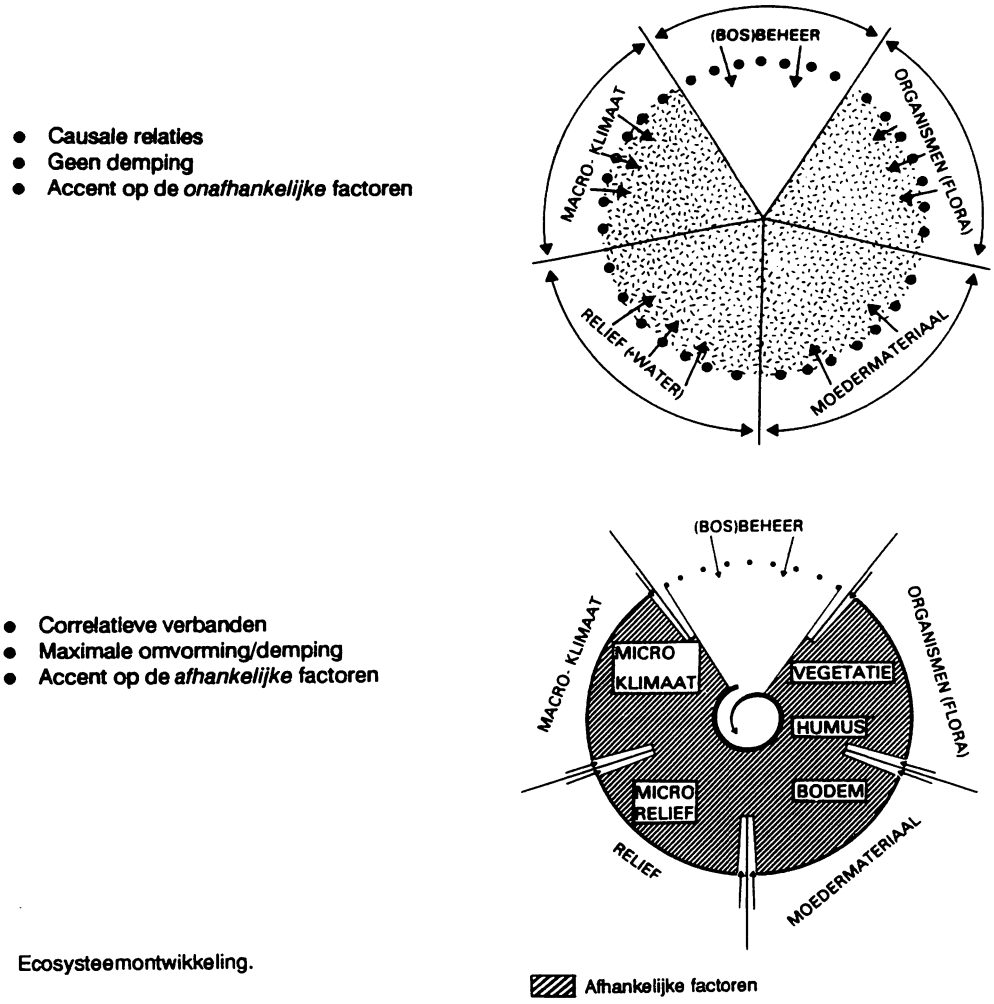
Onder een ecosysteem verstaan we een karakteristiek complex van abiotische en biotische factoren, die met elkaar een functioneel geheel vormen. Twee aspecten van deze definitie zijn essentieel. In de eerste plaats worden abiotische èn biotische componenten tegelijkertijd in beschouwing genomen. In veel gevallen wordt voor de biotische component volstaan met de analyse van de vegetatie (zowel in floristische zin als structureel) omdat deze in hoge mate bepalend is voor de fauna en bovendien in de meeste gevallen makkelijker te onderzoeken is. De relatie fauna-vegetatie is vooral sterk voor de kleinere dieren; voor grote zoogdieren bijvoorbeeld geldt eerder een gebondenheid aan een bepaald landschap dan aan een specifiek vegetatietype. Het tweede wezenlijke element van de ecosysteemdefinitie is dat genoemde componenten een karakteristiek complex vormen; dit kan zich op zeer uiteenlopende wijzen manifesteren. Zo kunnen ecosystemen eenvoudig van structuur zijn en in hoge mate bepaald worden door uitwendige milieufactoren (bijvoorbeeld kwelder) of juist complex van aard zijn met een sterke interne regulatie (bijvoorbeeld hoog opgaand, voedselrijk loofbos). Wanneer in de vegetatie de bomen aspectbepalend zijn spreken we van bosecosystemen.
Van belang is het onderscheid tussen de begrippen ecosysteem en ecotoop. De term ecosysteem heeft betrekking op de abstracte eenheid en wordt hier synoniem gebruikt met ecosysteemtype, terwijl met de term ecotoop de concrete, in het veld aanwijsbare eenheid bedoeld wordt. Men onderscheidt ecosysteemtypen en karteert ecotopen. Het ecotoop kenmerkt zich door een relatieve homogeniteit van zowel de groeiplaats (althans voor de relevant geachte kenmerken) als van de vegetatie (fytocoenose). Voor het ecosysteemonderzoek houdt dit in dat de analyse in het veld uitgaat van beschrijvingen van homogene proefvlakken. Deze vormen de basis voor de latere synthese tot een overzicht van bosecosystemen.

2.2 Onafhankelijke en afhankelijke factoren

Het begrip groeiplaats wordt gedefinieerd als het totaal van abiotische milieu-factoren van een bepaalde plaats, zoals bodem, humus, klimaat, reliëf en waterhuishouding. Om het complexe netwerk van factoren die samenhangen met de groeiplaats te ontrafelen is evenals in de voorstudie, 'De bossen van de Utrechtse Heuvelrug' (Stortelder & Hommel 1990) gebruik gemaakt van het ecosysteemmodel van Jenny (1961). In dit model wordt een onderscheid gemaakt tussen onafhankelijke en afhankelijke factoren.
De onafhankelijke factoren zijn relatief constant en doorslaggevend voor de groeiplaats- en ecosysteem-ontwikkeling (zie ook Vos & Stortelder

1992). De onafhankelijke factoren zijn bij uitstek geschikt als differentiërende kenmerken voor groeiplaatsclassificatie; het betreft: macroklimaat, reliëf (inclusief waterhuishouding) en moedermateriaal. Omdat deze factoren in de tijd niet veranderen, zijn de groeiplaatsen die op basis hiervan worden onderscheiden (hier primaire groeiplaatstypen genoemd) min of meer constant, d.w.z. dat ze bijvoorbeeld niet afhankelijk zijn van veranderingen in de vegetatie of de humus.
Factoren die wel een nauwe samenhang vertonen met de ontwikkelingen van de groeiplaats en de daarop groeiende vegetatie worden afhankelijke factoren genoemd; ze zijn te beschouwen als inwendige factoren en worden gebruikt voor het beschrijven van de variatie binnen de primaire groeiplaats, bijvoorbeeld voor het onderscheiden van verschillende vegetatietypen en humusvormen.
Jenny (1961) geeft een indeling in vijf onafhankelijke factoren: macroklimaat, reliëf, moedermateriaal, organismen (o.a. flora) en tijd. De factor 'tijd' is eigenlijk geen echte factor, maar (net als de ruimte) een dimensie waarbinnen de ecosysteem zich afspeelt. De factor 'menselijke beïnvloeding' speelt niet overal een rol, maar kan een belangrijke bijdrage leveren aan de ecosysteemontwikkeling; ook deze factor wordt beschouwd als onafhankelijk. Bij grootschalige ingrepen (waterstaatkundige werken, afgravingen) en bij beïnvloeding van het milieu (lucht- en watervervuiling) heeft de factor mens zijn uitwerking via de vijf genoemde factoren. Bos- of natuurbeheer worden, als het om beperkte, regelmatig terugkerende ingrepen gaat, als direct bepalende onafhankelijk factoren opgevat.

Bij de ontwikkeling van het ecosysteem, uitgaande van kieming van planten op onbegroeide bodem, via verschillende successiestadia naar een bosecosysteem verandert de rol van de onafhankelijke en afhankelijke factoren fundamenteel. Wanneer zich nog maar nauwelijks plantengroei heeft ontwikkeld, is de rol van de onafhankelijke factoren allesbepalend. De zaden die aanwezig zijn (flora) kiemen zonder gehinderd te worden door een bestaand plantendek (vegetatie); het klimaat en de weersfactoren werken direct in; het reliëf bepaalt, samen met het grondwater de vochthuishouding, en de kwaliteit van het moedermateriaal is ongemodificeerd; al deze factoren zijn direct bepalend voor de groei van de eerste planten.
Wanneer het plantendek zich sluit treedt geleidelijk verandering op in de werking der factoren. Het moedermateriaal wordt humeuzer, de weersfactoren hebben minder grip op het nu afgedekte substraat en er treedt minder snel uitdroging op. Dit houdt in dat de vochthuishouding complexer wordt en de plantengroei bijvoorbeeld minder afhankelijk wordt van schommelingen in de neerslag. Het aantal plantesoorten neemt al na enkele jaren sterk af, doordat vegetatieprocessen zoals concurrentie een belangrijke rol gaan spelen; niet meer de aanwezigheid van zaad is sterk bepalend voor wat er groeit; ook de mogelijkheden die de soorten hebben om zich te handhaven in een situatie waarbij andere soorten eveneens aanspraak maken op de beperkte ruimte en op de toenemende schaarste aan voedingsstoffen, gaat een rol spelen. Door de selectie wordt de factor flora vervangen door de factor vegetatie.



Figuur 2.1. Schematische weergave van twee ecosystemen; boven: een pioniersysteem, waar de onafhankelijke factoren direct inwerken; onder: volledig ontwikkeld bosecosysteem, waarbij de afhankelijke factoren elkaar bepalen en de onafhankelijke factoren nog slechts indirect van invloed zijn.

Het hier beschreven proces verloopt via positieve terugkoppeling, waarbij uiteindelijk een correlatief complex ontstaat van operationele afhankelijke factoren. Binnen de gegeven mogelijkheden (randvoorwaarden of kaders) van de onafhankelijke factoren ontstaan gebufferde ecosystemen. Op niet-zoute plaatsen, waar bovendien een bodem aanwezig is, leidt dit in ons klimaat tot de ontwikkeling van een loofverliezend bos. Op natte plaatsen met stagnerend water zelfs tot een bos met een venige bodem, ook wel broekbossen genoemd. Het proces van omvorming van het ecosysteem in de tijd wordt schematisch weergegeven in figuur 2.1.

In de praktijk worden de onafhankelijk factoren beschreven met behulp van meetbare en waarneembare kenmerken (de term 'kenmerken' wordt hier in de ruimste zin van het woord opgevat; het in de bodemkunde

nauwkeurig gedefinieerde onderscheid tussen kenmerken, eigenschappen en hoedanigheden wordt hier om reden van toegankelijkheid niet gehanteerd). Veel kenmerken vertonen een zekere onderlinge samenhang. Zo is er een duidelijke samenhang tussen de pH en het kalkgehalte van het water. In dergelijke gevallen is het onderscheid tussen afhankelijke en onafhankelijke factoren niet op voorhand duidelijk.
De beschrijving van onafhankelijke factoren berust vooral op de in het veld bepaalde of in het laboratorium geanalyseerde eigenschappen en kenmerken. Die eigenschappen die gebonden zijn aan factoren die slechts zeer globaal onderscheidend werken (b.v. verschillen in macroklimaat of verschillen in de flora), zijn nauwelijks relevant voor het verklaren van verschillen in de bosontwikkeling in een klein land zonder grote hoogteverschillen zoals Nederland. Ook moeilijk meetbare eigenschappen als herkomstgebied van bodemwater zijn niet in beschouwing genomen bij het afbakenen van de verschillende groeiplaatsen.

2.3 Uitwerking voor de broekbosecosystemen

De bruikbaarheid van het onderscheid in afhankelijke en onafhankelijke factoren is aangetoond in diverse studies, handelend over terrestrische ecosystemen (o.a. Fanta 1982; Vos & Stortelder 1992). Op de overgang van twee sterk uiteenlopende milieus, zoals de contactzone tussen een aquatisch en een terrestrisch systeem, is het onderscheid tussen beide groepen van factoren minder eenduidig. Dit geldt ook voor de broekbos-groeiplaatsen, die het hele scala van verlandend water naar vochtige, moerige zandgronden omvatten. Het organisch moedermateriaal (veen) en de waterkwaliteit zijn te karakteriseren als afhankelijke factoren, maar kunnen ook als onafhankelijk worden opgevat.

2.3.1 Landschappen

Voor de broekbossen is de onafhankelijke factor reliëf, waaraan ook de factor grondwater is gekoppeld, de meest bepalende. Jenny (1961) onderscheidt binnen 'reliëf' de factoren: landschappelijke positie, hydrologie van het systeem, en de mate van isolatie. Op grond van de landschappelijke positie worden drie situaties onderscheiden waarin broekbosssen zich ontwikkelen: beekdalen, laagvenen en hoogvenen/venranden.

2.3.2 Primaire groeiplaatsen en de onafhankelijke factoren

Binnen de verschillende landschappen doen zich sterk uiteenlopende situaties voor die samenhangen met verschillen in hydrologie, en waarop het onderscheid in verschillende primaire groeiplaatsen grotendeels is gebaseerd. Deze primaire groeiplaatsen worden vooral bepaald door de factoren waterkwaliteit, waterkwantiteit, mate van verdroging, waterpeilschommelingen, horizontale waterdynamiek (overstroming). Naast deze hydrologische factoren is ook de aard van het moedermateriaal (b.v. zand versus klei of leem) een sterk bepalende onafhankelijke fac-

tor. Als moedermateriaal is uiteraard niet de veensoort in beschouwing genomen, daar deze geen onafhankelijke factor is; bovendien blijkt de veensoort niet differentiërend te zijn voor verschillen in de vegetatie-ontwikkeling. De veendikte, die in laagveengebieden een maat is voor de diepte van de minerale ondergrond (en dus eigenlijk ook een reliëffactor is), blijkt wel duidelijk invloed te hebben op de verdere ecosysteem-ontwikkeling. Het is niet op voorhand duidelijk of de veendikte en de diepte van de minerale ondergrond in sommige gevallen niet in samenhang gezien moeten worden met de vegetatieontwikkeling, en dus als afhankelijke factoren beschouwd moeten worden. Stationaire en levende hoogvenen bestaan uit een langzaam groeiend, tot duizenden jaren oud veenpakket, waarbij de actuele groei nauwelijks van invloed is op de aard van de groeiplaats. De veendikte wordt in dit geval als onafhankelijke factor opgevat.
Tabel 2.1 geeft een overzicht van de geïnventariseerde, onafhankelijke abiotische factoren en de hiervoor onderzochte kenmerken.

Tabel 2.1. Overzicht van de onafhankelijke groeiplaatsfactoren.

factor	eigenschappen	schaal	veld-opn.	ana-lyse	ov. bron.
UITGANGSMATERIAAL	-leemgehalte	ratio	+		
	-kleigehalte	ratio	+		
	-veendikte	ratio	+		
	-mate van verdroging (veraarding)	ordinaal	+		
RELIËF (LANDSCHAPPELIJKE LIGGING)	-relatieve hoogte ligging	ordinaal	+		+
	-terreinvorm	nominaal	+		+
	-mate van isolatie	ordinaal	+		+
RELIËF (HYDROLOGIE) -waterkwaliteit	-Ca-gehalte	ratio		+	
	-pH(water)	ratio	+	+	
	-EGV	ratio	+		
	-Cl	ratio		+	
	-IR	ratio		+	
-waterkwantiteit en dynamiek	-GHG,GLG	ratio	+		
	-inundatieduur	ratio	+		
	-aard van de inundatie	nominaal	+		+

Niet in alle gevallen zijn de ter plaatse gemeten parameters van de waterkwaliteit (pH en elektrisch geleidend vermogen: EGV) representatief voor de factor hydrologie. In laagveenkraggen kunnen onafhankelijk van het uitgangsmateriaal (veensoort) en de kwaliteit van het oppervlaktewater, in samenhang met de vegetatieontwikkeling nieuwe groeiplaats-

en ontstaan. Deze 'groeiplaatssuccesssie' wordt gekenmerkt door een verlaging van het EGV en de pH als gevolg van het ontstaan van een regenwaterlens in de geïsoleerde gedeelten van de kragge.
Het sulfaatgehalte geeft een indicatie van de afwisseling van natte en droge milieus in veengronden (Streefkerk & Casparie 1987), maar kan ook samenhangen met de brakwaterinvloed en de aanvoer van vervuild water. Met behulp van het Ca- en het Cl-gehalte is de ionenratio berekend volgens Van Wirdum (1980). De ionenratio (IR) geeft samen met het elektrisch geleidend vermogen van het grondwater een indicatie van de oorsprong van het voedingswater van de groeiplaats. Door deze twee parameters in een z.g. IR-diagram weer te geven wordt een goed inzicht te krijgen in de waterkwaliteitsverschillen tussen de meeste primaire groeiplaatsen. De diagrammen kunnen soms een vertekend beeld geven van de waterkwaliteit b.v. bij hoge Mg-gehalten (Beltman et al. 1988). Deze relatief eenvoudige methode is echter, ondanks incidentele afwijkingen, goed bruikbaar voor het karakteriseren van de broekbossen. Wel dient men erop bedacht te zijn dat een hoog chloridegehalte zowel op vervuild als op brak of zout water kan duiden.
De waterdynamiek wordt onderverdeeld in de verticale dynamiek, gebaseerd op verschil tussen de gemiddelde hoogste en laagste waterstand, en de horizontale dynamiek, veroorzaakt door (laterale) overstroming (beken en laagveenoevers). De horizontale dynamiek is van belang in verband met aëratie en verdroging van de bodem. De laterale dynamiek gaat gepaard met stromingen en sedimentatie van organische of minerale deeltjes. Bovendien kan de ligging een aanwijzing zijn voor de aanwezigheid van stroming en golfslag.
Verdroging van veengronden wordt hier beschouwd als de verandering van een onafhankelijke factor. Het gaat gepaard, in tegenstelling tot ontwatering van minerale gronden, met irreversibele bodemchemische en bodemfysische veranderingen. Factoren die nadere informatie geven over waterkwaliteit (calcium, chloride, pH, IR en EGV), waterkwantiteit (Gt, inundatieduur), mate van verdroging, veraarding, verticale dynamiek (waterpeilschommelingen), horizontale dynamiek (inundatie) en uitgangsmateriaal zijn de belangrijkste onafhankelijke factoren die bepalend zijn voor de broekbosontwikkeling.
De veendikte of de diepte van de minerale ondergrond in veengronden is aanleiding tot het optreden van verschillen in vegetatie. De eigenschappen van het veen, ook de veendikte of de diepte van de minerale ondergrond, hangen ten dele samen met de vegetatieontwikkeling en zijn dan als afhankelijke factoren op te vatten. Dit geldt, zoals gezegd, niet voor hoogvenen, waar de actuele groei in het niet valt bij het dikke, gedurende lange tijd opgebouwde veenpakket. Bij het groeiend veen van de kragge is de diepte van de minerale ondergrond als onafhankelijke factor opgevat, maar niet de dikte van de kragge. Voor de rest is de veensoort, afgezien van verweringsgraad en leemgehalte, geen doorslaggevende factor voor het onderscheid in groeiplaatsen.

2.3.3 Bosecosystemen en de afhankelijke factoren

Onder het niveau van de primaire groeiplaatsen worden op grond van de afhankelijke factoren vegetatie en humusvorm/veensoort de bosecosystemen onderscheiden. Onder vegetatie verstaan we hier de spontane begroeiing; meer nauwkeurig te definiëren als: ruimtelijke massa van plantenindividuen, in samenhang met de plaats waar zij groeien en in de rangschikking die zij uit zichzelf hebben aangenomen (Westhoff 1965). Het begrip vegetatie wordt vaak verward met het begrip flora. De vegetatie is concreet (men kan er doorheen lopen, men kan het afmaaien of erin kappen), terwijl flora een abstract begrip is: een opsomming van plantesoorten die in een bepaald gebied worden aangetroffen. De flora werd hierboven als onafhankelijke factor reeds genoemd; de vegetatie daarentegen is juist afhankelijk van de fase waarin de ecosysteemontwikkeling zich bevindt. Voor het aangeven van verschillen in vegetatie kan zowel gebruik gemaakt worden van verschillen in vegetatiestructuur (fysiognomie) als van verschillen in soortensamenstelling. Vooral het laatste criterium biedt goede aanknopingspunten om te komen tot een vegetatieclassificatie die nauw gecorreleerd is met milieuverschillen. De soortensamenstelling, en daarmee het vegetatietype, vormt de afspiegeling van de ruimtelijke variatie en van de actuele en historische processen (zie ook Schaminée et al. 1994).
Voor iedere primaire groeiplaats geldt dat de bosontwikkeling uiteindelijk leidt tot een bepaald eindstadium: de potentieel-natuurlijke vegetatie (PNV, zie ook Van der Werf 1991). In veel gevallen wordt er op de diverse groeiplaatsen echter een bostype aangetroffen dat van de PNV afwijkt. Dit houdt in dat het bosecosysteem nog een onvoldoende lange periode van min of meer ongestoorde ontwikkeling heeft kunnen doormaken. Dit geldt voor relatief jonge bosecosystemen die nog in een successiestadium verkeren dat aan de PNV voorafgaat, maar ook voor bossen die door het bosbeheer zodanig zijn beïnvloed dat het karakter van de vegetatie, uitgedrukt in de bosstructuur en/of de floristische samenstelling, van de PNV afwijkt. Indien dit het geval is, is dit aanleiding voor het onderscheiden van verschillende bosecosysteemtypen op dezelfde primaire groeiplaats.
Behalve door de differentiatie in de vegetatie worden de verschillen in het beheer en/of in ontwikkelingstijd gereflecteerd in de bodem en de humusvormen. In tabel 2.2 wordt een overzicht gegeven van kenmerken van de afhankelijke factoren bodem en humusvorm. Veengronden kunnen worden opgevat als dikke humusprofielen. De hier gehanteerde indeling van Klinka et al. (1981) is vooral op de lagere niveaus niet toegesneden op de Nederlandse situatie en vereist voor de veengronden enige toevoegingen. Voor dit doel is voor de broekbossen een op Klinka gebaseerd classificatiesysteem voor semi-terrestrische humusvormen ontwikkeld (zie hoofdstuk 7).
Het ecologisch meest relevante deel van het bodemprofiel is de bovengrond, omdat daar de actuele bosontwikkeling (bosverjonging en samenstelling van de kruid- en moslaag) bepaald wordt. De strooisellaag, in de zin van een accumulatie van boombladeren en takjes, is in broekbossen evenwel nauwelijks ontwikkeld.

De bodemtypering volgens bestaande classificatiesystemen is voor het aangeven van bosecologische verschillen minder goed bruikbaar, onder andere omdat het humusprofiel, dat samenhangt met wezenlijke processen in de levensgemeenschappen, hierin buiten beschouwing blijft.
Een belangrijke afhankelijke factor voor de bosontwikkeling is de mate van mineralisatie van stikstof in de organische stof; deze wordt weergegeven door de C/N-ratio. Deze ratio geeft verder een indicatie van de beschikbaarheid van N in veengronden (externe aanvoer via oppervlaktewater buiten beschouwing gelaten). Voordeel van deze ratio boven het Ntotaal-cijfer is dat de ratio minder beïnvloed wordt door oxydatie tijdens transport, opslag en analyse van de monsters. Bij de absolute interpretatie van de C/N-cijfers dient wel rekening gehouden te worden met het vochtgehalte van het monster (Kemmers 1990) en het gebruikte C-gehalte. In de literatuur wordt zelden aangegeven of men een standaardgehalte van 58% C hanteert (Scheffer & Schachtschabel 1973) of het werkelijke gehalte hanteert (in de door ons onderzochte veengronden varieerde deze van 40%-55%!). De hier gepresenteerde C/N-cijfers zijn daardoor in vergelijking met C/N-waarden uit de literatuur relatief laag.

Tabel 2.2 De afhankelijke groeiplaatsfactoren (de vet gedrukte kenmerken zijn differentiërend)

afhankelijke factor	kenmerk, eigenschap	meetschaal	waarneming	analyse	overige bronnen
BODEM	bodemtype	nominaal	+		
	veensoort	nominaal	+		
	kalkklasse	ordinaal	+		
	org.stof	ratio	+		
	textuur	ratio	+		
	vlekking	nominaal	+		
	beworteling	ordinaal	+		
	horizonten	nom./ratio	+		
HUMUSPROFIEL, BOVENGROND (0-25cm)	humusvorm	nominaal	+		+
	pH-KCl	ratio		+	
	C/N	ratio		+	
	C/Porg	ratio		+	+
	Ntot	ratio		+	
	Ptot	ratio		+	
	Pwater	ratio		+	
	CaCO3	ratio		+	
	org.stof	ratio		+	

Een soortgelijke ratio kan bepaald worden met behulp van het C-gehalte en het organische P-gehalte (+/-50% van Ptot; Kemmers 1990). Door C/P en C/N binnen een groeiplaats te vergelijken kan een globale uitspraak gedaan worden over de aard van de trofiegraad (N-eutroof, P-eutroof) en de mate van humificatie.

De bodemchemische verschillen hangen sterk samen met de onderscheiden humusvormen.

3 WERKWIJZE

3.1 Selectie van opnamepunten

Alvorens nieuwe gegevens te verzamelen in het veld is aan de hand van een groot aantal bestaande vegetatieopnamen van broekbossen nagegaan welke vegetatietypen op basis van deze historische gegevens onderscheiden kunnen worden. De opnamen zijn verzameld aan de hand van gepubliceerde tabellen; daarnaast is ook veel ongepubliceerd materiaal gebruikt, vooral afkomstig uit oude opnameboekjes en opnameformulieren (van Doing, Van der Werf, Wiegers, Westhoff, en vele anderen). Wel is iedere opname kritisch beoordeeld ten aanzien van de kwaliteit. Hierbij is onder meer gelet op de gevolgde methodiek en de daarmee samenhangende homogeniteit van de opname.
Feitelijk zijn alleen gegevens gebruikt die volgens de methode van de Frans-Zwitserse school (Westhoff & Van der Maarel 1973; Schaminée et al. 1994) werden verkregen. Ook aan de hand van de lijst van soorten kan beoordeeld worden of de opname geschikt is; zo zijn de opnamen van onderzoekers die geen aandacht aan de moslaag besteedden, buiten beschouwing gelaten. Tenslotte is gelet op de geografische spreiding, om te voorkomen dat veel overeenkomstige opnamen uit één bepaald gebied in het gegevensbestand zouden worden ingevoerd. Dit zou immers kunnen leiden tot een te grote invloed van lokale gebiedsvariatie op een classificatiesysteem waarin wordt gestreefd naar landelijke geldigheid.
Nadat een groot deel van de geschikte en voor Nederland beschikbare vegetatieopnamen was ingevoerd, werd met behulp van het clusterprogramma TWINSPAN (Hill 1979a) een eerste indeling van vegetatietypen verkregen. De centrale vertegenwoordigers van ieder cluster, die als representatief beschouwd kunnen worden voor het betreffende vegetatietype, werden geselecteerd. De locaties waarop deze punten betrekking hebben, komen in principe in aanmerking voor een uitgebreide veldanalyse.

Het is uiteraard pas in het veld te beoordelen in hoeverre de geselecteerde locaties voldoen als goede representanten van een bepaald vegetatietype, hier broekbostype. Vooral van de beekbegeleidende broekbossen bleek het overgrote deel van de opnamen niet meer overeen te komen met de volgens de literatuur eerder aangetroffen vegetatie; op veel plaatsen werden ingrijpende veranderingen geconstateerd, vooral in de kruidlaag, als gevolg van verdroging en waterverontreiniging (eutrofiëring). In sommige gevallen was het bos zelfs geheel verdwenen (voor de veranderingen van de broekbossen wordt verwezen naar hoofdstuk 4). Daarnaast zijn in het veld bostypen aangetroffen die niet of nauwelijks uit de opnamen uit de literatuur konden worden afgeleid. Om toch de totale variatie in het broekbos te kunnen overzien zijn, naast opnamen op de geselecteerde opnamepunten, elders opnamen gemaakt als aanvulling op de oorspronkelijke selectie.

Nadat is vastgesteld dat de locatie voldoet aan de provisorische typebeschrijving of wanneer besloten wordt een aanvullende opname te maken, wordt een geschikt proefvlak afgebakend. Een eerste voorwaarde hierbij is dat het proefvlak min of meer homogeen is. Juist in het broekbosmilieu, waar vaak sprake is van complexen en van overgangen, is het zaak hieraan de nodige aandacht te besteden. Er wordt bij de vaststelling van de opname niet alleen voor de begroeiing gestreefd naar homogeniteit en representativiteit; ook bodemkundig en beheersmatig wordt getracht een zo uniform mogelijk proefvlak te beschrijven. Voor de humusvormen echter is een groot homogeen proefvlak (b.v. van 100 m^2) in veel gevallen nauwelijks te realiseren; soms is variatie in humusvormen binnen een ecosysteem juist kenmerkend (zie Sevink 1984).

3.2 Inventarisatie

De ecosysteemopname in het veld (voor de broekbossen zijn ruim 200 locaties bezocht) bestond uit drie onderdelen, die altijd tegelijkertijd werden beschreven. Het eerste onderdeel omvat de groeiplaatskenmerken, die weer onderverdeeld kunnen worden in: algemeen geografische kenmerken (zoals ligging en reliëf), bodemprofielgegevens, humusvorm en enkele chemische eigenschappen van water en bodem. Het tweede deel betreft de vegetatieopname, die altijd volgens de Frans-Zwitserse methode is gemaakt. Naast de floristische samenstelling wordt hierbij ook aandacht besteed aan de vegetatiestructuur, d.w.z. dat voor de verschillende vegetatielagen de hoogte en de bedekking worden bepaald, en daarbinnen ook de bedekking voor alle soorten afzonderlijk. Het derde onderdeel van de opname heeft betrekking op de bosgeschiedenis en het bosbeheer, althans voor zover dit in het veld kan worden achterhaald. Zo kan door middel van aanwasboringen de leeftijd van de stammen worden bepaald; bij hakhout kan op deze manier worden nagegaan wanneer de opstand voor het laatst werd gekapt. Ook recente ontwateringsmaatregelen of andere graafwerkzaamheden, zoals lokaal gegraven veenputjes, kunnen direct in het veld worden vastgesteld. Daarnaast hebben gesprekken met beheerders en eigenaren tijdens het veldwerk bijgedragen aan het inzicht in de bosgeschiedenis, hoewel voor dit onderdeel later extra archiefonderzoek (kaarten en literatuur) en aanvullende gesprekken noodzakelijk waren.

Vegetatieopname

De grootte van de vegetatieopname hangt samen met het zogenaamde minimumareaal: het kleinste oppervlak waarbinnen een groot en representatief deel van de soorten van een plantengemeeenschap blijkt voor te komen (Schaminée et al. 1994). Voor bossen in het algemeen varieert deze oppervlakte globaal gesproken tussen 50 en 200 m^2. Voor broekbossen is meestal een proefvlakgrootte aangehouden die varieert tussen 50 en 100 m^2. Na de afbakening van het proefvlak werd de eigenlijke opname gemaakt. De verticale structuur van de vegetatie, die

voor de verschillende bostypen sterk varieert, werd gemeten aan de hand van de hoogte en de bedekking van de verschillende lagen.

Tabel 3.1. Gebruikte schaal voor abundantie-bedekking bij vegetatieopname.

abundantie/bedekking der soorten	code	numerieke code
een of enkele exemplaren (bedekking < 5% v.h. proefvlak)	r	1
weinig exemplaren (bedekking < 5%)	+	2
veel exemplaren (bedekking < 5%)	1	3
zeer veel exemplaren (bedekking < 5%)	2m	4
bedekking 5 - 12,5%	2a	5
bedekking 12,5 - 25%	2b	6
bedekking 25 - 50%	3	7
bedekking 50 - 75%	4	8
bedekking 75 - 100%	5	9

Onderscheiden werden: boomlaag, struiklaag, kruidlaag en moslaag. Voor iedere etage werd onderzocht welke plantesoorten voorkomen en wat hun aantal en/of bedekking is. Hiervoor is een negendelige schaal gehanteerd, die overeenkomt met de door Barkman, Doing & Segal (1964) aangepaste Braun-Blanquet-schaal (zie tabel 3.1).
Naast de abundantie/bedekking werd ook per soort de sociabiliteit, ook wel kuddeneiging, genoteerd in vijf klassen: solitair (1), kleine groepjes (2), grote pollen (3), grote groepen/ open tapijten (4), aaneengesloten matten (5).
Voor zover de planten niet in het veld konden worden gedetermineerd, werd materiaal verzameld (geherbarieerd), zodat dit later op naam gebracht kon worden. Dit deed zich vooral voor aan het begin van het seizoen, omdat veel soorten toen nog niet bloeiden. Ook sommige moeilijk in het veld te determineren mossen (bijvoorbeeld veenmossen) werden om deze reden regelmatig verzameld.
De hier beschreven werkwijze leidt ertoe dat een bepaalde soort, die in meer lagen van de vegetatie voorkomt, ook verschillende keren wordt genoteerd. Ecologisch is dit - met name in bossen - van betekenis, bijvoorbeeld voor de beantwoording van de vraag welke boomsoorten zich succesvol verjongen, en dus het toekomstige bosbeeld zullen bepalen.

Groeiplaatskenmerken

De onderzochte groeiplaatskenmerken worden onderverdeeld in onafhankelijke of primaire factoren enerzijds en afhankelijke of secundaire factoren anderzijds.

De primaire factoren, op basis waarvan de groeiplaatsen worden gedefinieerd, omvatten topografie, hydrologie en moedermateriaal. De topografische informatie (geomorfologie) is bepaald aan de hand van kaartmateriaal. Onderscheiden worden: veenkoepels (hoogvenen, inclusief randen), dalvormige laagten (beekdalen), depressies (vennen, dobben, duinvalleien), en venen in uitgestrekte vlakten (laagvenen). Hoewel ook hoogveen is ontstaan in laagten is dit thans relatief hoog gelegen. De hydrologie is in broekbossen van doorslaggevende betekenis, zowel wat betreft de waterkwaliteit als de waterkwantiteit en waterdynamiek. De waterkwaliteit is in het veld bepaald aan de hand van metingen van de pH en de EGV in boorgaten. Deze metingen zijn voornamelijk in het voorjaar en de maanden juni, september, oktober en november 1990 verricht. Waar mogelijk zijn er watermonsters genomen; het grootste gedeelte daarvan is in het laboratorium geanalyseerd op Ca^{2+}, SO_4^{2-}, pH en EGV (ter controle) en Cl. De waterkwantiteit en waterdynamiek zijn afgeleid van in het veld geschatte parameters, zoals gemiddelde hoogste grondwaterstand (GHG), gemiddelde laagste grondwaterstand (GLG) en inundatieduur. Voor kraggen is daarbij aangenomen dat het kraggeoppervlak de waterpeilschommelingen deels volgt en dat inundatie alleen aan de kraggeranden plaatsvindt. Het uitgangs- of moedermateriaal, zowel van de bovengrond als van de ondergrond, is beschreven met geschatte leem- en kleigehalten. De textuur en het organische-stofgehalte werden in het veld geschat. Ook werden diepte van de minerale ondergrond of veendikte en mate van veraarding genoteerd; veraarding van organische stof is goed in het veld te herkennen.

De secundaire factoren, die samenhangen met het voorkomen van verschillende bosecosystemen binnen één groeiplaats, hebben betrekking op bodem en humus. Bij de veldbeschrijving en de monstername is hierbij de meeste aandacht besteed aan de bovengrond, omdat vooral daar de bosontwikkeling (bosverjonging en samenstelling van de kruid- en moslaag) bepaald wordt. Een strooisellaag, in de zin van een accumulatie van boombladeren en takjes, komt in broekbossen nauwelijks voor. Voor de karakterisering van de bodem en het humusprofiel zijn profielbeschrijvingen gemaakt en bodemmonsters genomen van twee lagen: van 0-5 cm diepte en van 5-25 cm. Per, wat de vegetatie betreft, homogeen waarnemingsvlak zijn minstens drie boringen verricht voordat tot beschrijving van het meest representatieve bodem en humusprofiel is overgegaan. Van deze monsters zijn in het laboratorium de volgende bepalingen uitgevoerd: organische-stofgehalte, pH-KCl, N-totaal, P-totaal, P(extraheerbaar) en C- en $CaCO_3$-gehalte.

Analyses van bodem en grondwater

Ter ondersteuning van de veldwaarnemingen zijn van 98 waarnemingspunten bodemmonsters en voor 89 punten grondwatermonsters genomen. Per waarnemingspunt werden twee mengmonsters van de bovengrond gestoken (van 0 tot 5 cm en van 5 tot 25 cm). De grondwatermonsters worden representatief geacht voor de bovenste 10 cm van het grondwater bij de actuele grondwaterstand.

Van de bodemmonsters zijn organische-stofgehalte (en steekproefsgewijs het C-elementair gehalte), pH-KCl, $CaCO_3$-gehalte, P-water, P-totaal en N-totaal bepaald. Van de watermonsters werd de pH-water en de EGV (controle van de veldmeting), het calcium-, het sulfaat- en het chloridegehalte bepaald. De bodemmonsters werden vers aangeleverd en binnen enkele dagen gehomogeniseerd en aan de lucht gedroogd en gemalen. Van de luchtdroge bodem werd het vochtgehalte bepaald, in verband de correctie van de bepalingen van de verschillende gehalten.
De pH van de bodemmonster zijn potentiometrisch gemeten in een mengsel (1 : 2,5) van bodem en een 1,0 M KCl-oplossing. Het organische-stofgehalte is gemeten met behulp van het gloeiverlies bij lage temperatuur (340-440°C).
Om de C/N ratio van organische stof te kunnen berekenen, is het noodzakelijk het percentage organische koolstof (C) van de organische stof te kennen. Over het algemeen wordt hiervoor 58% aangehouden, wat volgens de literatuur een te grove aanname is. De carbonisatietoestand van de organische stof is o.a. bepalend voor het percentage C van de organische stof, en is afhankelijk van de bodemsoort. Het percentage C kan variëren van ca. 40% tot ca. 60%. Het organisch C-gehalte van de organische stof is slechts bepaald aan een deel van de onderzochte monsters. Hiervoor zijn 20 monsters (ca. 10%) uitgekozen. Het criterium daarbij was de veensoort. Er is een onderscheid gemaakt tussen eutroof veraard veen, mesotroof en oligotroof veraard veen, eutroof veen, mesotroof veen en oligotroof veen (zie tabel 3.2). Voor monsters van de veensoorten werd het gemiddelde van de op C-gehalte geanalyseerde monsters representatief geacht (tabel 3.2). Het organische C-gehalte van de bodem is bepaald volgens de methode van Kurmies, die door Haenes (1984) is aangepast.
Overigens kunnen discrepanties tussen het gloeiverlies en het werkelijke organische-stofgehalte en onzekerheden in de bepalingen van het koolstofgehalte tot fouten leiden in de daarmee berekende C/N- en C/P-verhoudingen. Vooral in sterk kleihoudende monsters met een laag gloeiverlies kunnen kleine afwijkingen in waarden van het koolstof- en as-gehalte tot aanzienlijke onderschatting leiden van de koolstofpercentages en daarmee de C/N- en C/P-verhoudingen (zie voor deze problematiek Nelson en Sommers 1982 en Wesemael 1992).

Tabel 3.2. Gemiddelde C-gehalten van het gloeiverlies per veensoort. Het aantal gebruikte monsters (N) en de standaard-deviatie (S.D.) zijn eveneens aangegeven.

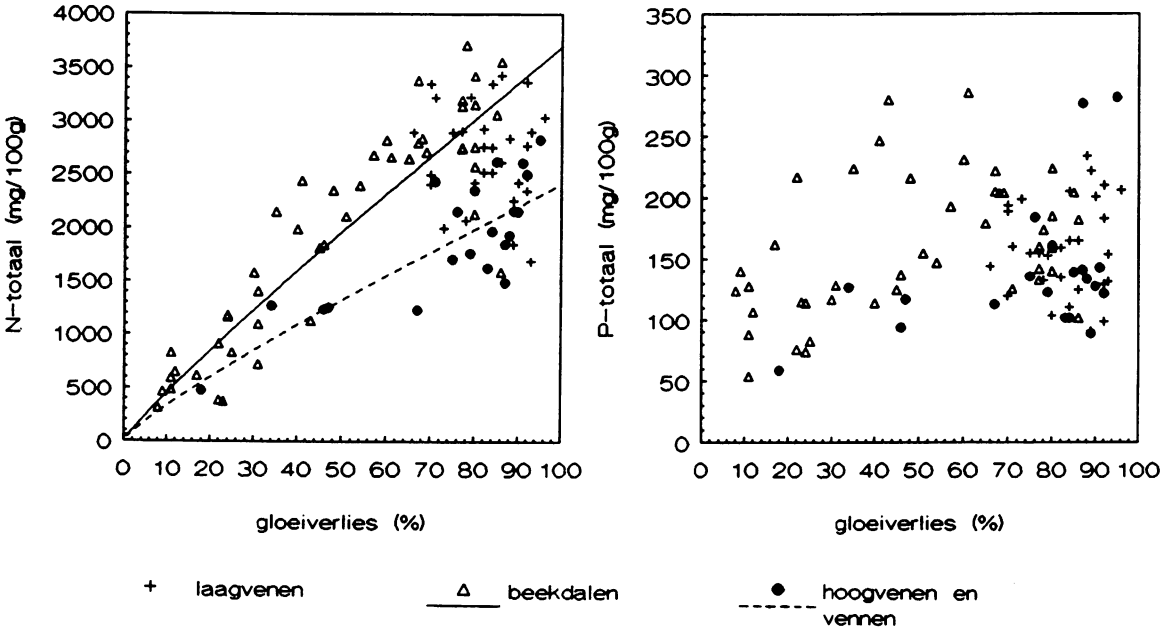
	N	C% (S.D.)
eutroof veraard veen	6	46.3 (7.4)
mesotroof en oligotroof veraard veen	5	48.8 (5.0)
weinig geoxydeerd eutroof veen	3	47.9 (5.0)
weinig geoxydeerd mesotroof veen	3	49.8 (1.4)
niet geoxydeerd oligotroof veen	3	51.6 (2.5)

Het kalkgehalte ($CaCO_3$) van de bodem kan worden bepaald met de methode van Wesemael (1955). De vastgestelde carbonaatgehalten van de meeste bodemmonsters bleken overigens onder de meetgrens te liggen.

De directe beschikbaarheid van fosfaat voor de plant kan worden bepaald door extractie van de grond met water (Page 1989). Aan de heldere vloeistof is fosfaat bepaald, volgens de molybdeenblauwmethode met ascorbinezuur als reductor. De hoeveelheden extraheerbare P bleken overigens meestal verwaarloosbaar klein in vergelijking met de P-totaalcijfers.
De bepaling van N-totaal en P-totaal na Kjeldahl-destructie van het monster geeft informatie over de potentiële hoeveelheden N en P die voornamelijk in het organisch bodemmateriaal liggen opgesloten. De bepaling van N-totaal is tevens nodig om de C/N-ratio van de organische stof te berekenen. De bepaling van het gehalte P-organisch is niet gedaan. Deze parameter is nodig om de C/P-verhouding, evenals het C/N-getal een indicator voor de mineralisatie van de organische stof (Scheffer & Schachtschabel 1973; Rehfüss 1990; Janssen et al. 1985) te bepalen. De geringe correlatie tussen P-totaal en het organische-stofgehalte, in tegenstelling tot de correlatie N-tot-OS% (fig. 3.1), toont aan dat men niet zonder meer van de P-totaal cijfers kan uitgaan. In de praktijk variëren het percentage organische P in de P-totaal van 30-70% (Scheffer & Schachtschabel 1973). Anderen signaleren een nog grotere variatie (5%-95%: Bolt & Bruggenwert 1978). Kemmers bepaalde aan een 80-tal profielen in natuurgebieden een verband tussen de Ptotaal- de Pwater en het organische-stofgehalte. Ook deze situatie komt in de broekbossen niet voor. De regressievergelijking van Kemmers luidt:

$$Porg = 0.506Ptot - 0.000014PH2O + 0.0003*OS(\%).$$

Dit komt voor de broekbossen neer op een percentage Porg van 50-65% van het totale P-gehalte.



Figuur 3.1. De relatie voor de bodemmonsters in de drie landschappen tussen het gloeiverlies en a. het N-totaal gehalte en b. het P-totaal gehalte.

De grondwatermonsters werden met een glasfilter gefiltreerd; vervolgens werden binnen enkele dagen de pH en de hoeveelheid calcium en sulfaat bepaald. Met een potentiometer is de pH vanwege bezinkings-problemen van de organische bodemdeeltjes in de suspensie gemeten (Page 1989).
De pH van het grondwater is bepaald met behulp van een potentiometer (zie ook pH-KCl). Het calcium-gehalte is bepaald met een complexometrische titratie (Merck 1983). Het sulfaatgehalte werd spectrofotometrisch gemeten. Door toevoeging van bariumchloride en

conditionerings-middelen werd een troebeling verkregen die evenredig is aan het sulfaatgehalte in het grondwater. Van de gekleurde monsters werd de blanco absorptie in rekening gebracht. Het aan de organische stof geadsorbeerde sulfaat is niet bepaald. Hoge gehalten in de monsters kunnen samenhangen met aanwezigheid van gips of verontreiniging door gierlozingen (Schwedt & Schnepel 1981).
Het chloridegehalte van het grondwater werd spectrofotometrisch (met kwikthiocyanaat en driewaardig ijzer) bepaald. Van de gekleurde monsters werd de blancoabsorptie in rekening gebracht. Verhoogde Cl-gehalten worden o.a. veroorzaakt door invloed van brak water en vervuiling met landbouwwater.

Boomgroei, bosgeschiedenis en beheer

Om kwantitatieve gegevens van de houtproduktie in de broekbossen te verkrijgen zijn gegevens verzameld in speciaal hiertoe geselecteerde, representatieve proefvlakken (28 proefvlakken in elzenbroekbos en 11 in berkenbroek). Per proefvlak werd het aantal bomen en de stamdiameter op borsthoogte (dbh) bepaald. Ook is de opperhoogte bepaald. Van alle proefvlakken in elzenbos is bovendien door middel van aanwasboringen de leeftijd en de jaarringbreedte van 10 (mede)heersende bomen vastgesteld.
Teneinde de houtvoorraad en de aanwas van de gemeten elzenbossen nauwkeurig te kunnen bepalen is voor deze boomsoort een boominhoudstabel gemaakt. Deze tabel is gebaseerd op 395 sectiemetingen. Voor het bepalen van de voorraad en aanwas van de gemeten berkenbroekbossen is gebruik gemaakt van de bestaande boominhoudstabel van berk (Dik 1984).
Bij de metingen is de nadruk gelegd op de elzenbroekbossen, omdat actief natuurbeheer en houtproduktie in elzenbroekbossen van veel groter belang zijn dan in berkenbroekbossen. De verzamelde groeigegevens worden vergeleken met gemeten groeiplaatsfactoren en literatuurgegevens.

De ontstaansgeschiedenis van het bos op de locaties waar de opnamen werden gemaakt is in eerste instantie afgeleid van de ontwikkeling van het landschap waarin het broekbos is gelegen. Van alle opnamepunten zijn vervolgens aanvullende kenmerken bepaald, vooral aan de hand van archiefmateriaal, topografische kaarten, literatuur en interviews met terreinbeheerders en veldwaarnemingen. Het betreft gegevens als:
- voormalig grondgebruik;
- aanlegtijdstip / ontstaan van de eerste generatie bos;
- aanlegtijdstip / ontstaan van het huidige bos;
- bodembewerking;
- waterstandsverandering;
- waterverontreiniging;
- wateruitwisseling met de omgeving / isolatie;
- bosaantasting (bijvoorbeeld door Elzehaantje);
- beheersvorm;
- benutting van het hout.

Voor zover het bij de bovengenoemde factoren hydrologische kenmerken betreft zijn deze slechts gebruikt als aanvulling op de andere hydrologische bepalingen.

3.3 Gegevensverwerking

Verwerking van vegetatieopnamen tot tabellen

De bodem- vegetatie- en beheergegevens werden ingevoerd en opgeslagen in de database ORACLE. Hieruit werden voor verdere verwerking de gewenste verzamelingen geselecteerd. De vegetatieopnamen werden daarnaast verwerkt met gebruikmaking van de programma's TURBOVEG (Hennekens in prep.) voor de selectie en invoer van de opnamen (met controle op de nomenclatuur) en TWINSPAN voor de clustering. Ook voor het manipuleren en vormgeven van de tabellen werd gebruik gemaakt van TURBOVEG. Het vervaardigen van spectra, die uit de onderscheiden vegetatietypen werden afgeleid, vond plaats met behulp van het door Hennekens ontwikkelde programma SPECTRUM.

Alvorens de clusterprocedure in gang te zetten is het noodzakelijk het opnamemateriaal aan te passen aan het type numerieke methode waarmee het materiaal wordt verwerkt. Het voorkomen van soorten in verschillende etages in het bos (boomlaag, struiklaag en kruidlaag) is in het opnamemateriaal aangegeven door middel van een aan de naam van de soort toegevoegde code. Het clusterprogramma behandelt deze codes bij de berekening van de similariteit van de opnamen als waren het verschillende soorten. De aanwezigheid van de Zwarte els in de struiklaag in opname *x* versus het voorkomen van de Zwarte els in de boomlaag in opname *y* bijvoorbeeld, leidt tot een dissimilariteitscijfer (een verschil tussen de opnamen) dat even groot is als het voorkomen van de Elzezegge in opname *x* versus de aanwezigheid van Grote brandnetel in opname *y*. Dit effect op de classificatie wordt natuurlijk niet beoogd bij het maken van het onderscheid in verschillende etages in de vegetatie. Om dit effect te voorkomen zijn, uitsluitend bij de classificatie, de scores in de struiklaag en in de kruidlaag voor elke soort waarvoor dit geldt samengevoegd. Dit houdt in dat, indien een soort binnen een opname zowel in de kruid- als in de struiklaag voorkomt, deze soort slechts één keer in de berekening van de similariteit wordt betrokken; de hoogste bedekkingswaarde is hierbij aangehouden. Bij de presentatie in de tabellen echter is per soort het onderscheid in lagen weer hersteld.

Bij de classificatieprocedure volgens TWINSPAN kan een groot aantal keuzen worden gemaakt in de clustervoorwaarden. Een van deze opties is het buiten beschouwing laten van soorten bij de classificatie. Het is bekend dat soorten die zeer weinig voorkomen in de opnamen bij toepassing van TWINSPAN, toch een vrij grote invloed hebben op de groepsindeling, hetgeen door ons als onjuist wordt beschouwd. De soorten hebben immers nauwelijks diagnostische waarde; in veel plantensociologische tabellen bijvoorbeeld worden soorten die slechts eenmaal voorkomen, geëlimineerd en in een appendix geplaatst. Om genoemde redenen is aan de soorten die in het opnamemateriaal slechts eenmaal voorkomen, in de TWINSPAN-procedure geen gewicht toegekend.

Een andere optie binnen deze clusterprocedure is de keuze van een verschillend aantal 'cut levels' waarmee de invloed van het verschil in de bedekkingswaarden der soorten op de clusterindeling kan worden gevarieerd.

Boomgroei en S-waarde

De groei van broekbossen is beoordeeld op basis van de zogenaamde S-waarde, een getal dat betrekking heeft op de gemiddelde maximale hoogte van een bos en die voor verschillende groeiplaatsen varieert. Bij oplopende leeftijd van een opstand wordt een steeds groter percentage van de uiteindelijke S-waarde bereikt. Schütz en Van Tol (1982) geven voor een aantal boomsoorten aan welk percentage van de S-waarde onder Nederlandse omstandigheden gemiddeld op een bepaalde leeftijd wordt gehaald. Voor els worden deze percentages weergegeven in tabel 3.3. Voor Berk zijn deze cijfers onbekend. Omdat Zwarte els en Berk beide pioniersoorten zijn die een snelle jeugdgroei vertonen, is aangenomen dat de percentages voor Berk niet al te zeer zullen afwijken van die voor els.
Relaties tussen de groeisnelheid van elzen en berken en de belangrijkste groeiplaatsfactoren zijn bepaald met behulp van het computerprogramma DISCRIM (Ter Braak 1982). Door middel van dit computerprogramma is onderzocht welke gemeten groeiplaatsfactoren gecorreleerd zijn met groeiverschillen tussen de onderzochte broekbossen. De groeiplaatsfactoren zijn hierbij onderscheiden in primaire (onafhankelijke) en secundaire (afhankelijke) factoren. Het verkregen resultaat is vergeleken met uit literatuur bekende gegevens over de eisen die deze boomsoorten aan hun groeiplaats stellen. Op grond van eigen waarnemingen en op basis van literatuur wordt daarnaast ingegaan op de invloed van wind en het voeren van een hakhoutbeheer op de boomgroei. Om een indicatie van de groei van elk onderscheiden bostype te kunnen geven, zijn S-waarden bepaald van alle bosecosysteemopnamen.

Tabel 3.3. Bereikte percentages van de S-waarden bij verschillende leeftijden voor de Zwarte els in Nederland

leeftijd (jr.)	10	15	20	25	30	35	40	45	50	55
%-age van de S-waarde	42	58	74	79	84	88	91	94	--	

3.4 Integratie

De variatie in groeiplaatsgegevens is beoordeeld in relatie tot hun betekenis voor de verschillen in vegetatie. Aangezien de groeiplaatsen zijn gedefinieerd naar aanleiding van verschillen in de onafhankelijke factoren is eerst een onderscheid gemaakt in primaire (afhankelijke) en secun-

daire (onafhankelijke) factoren. Vervolgens is met behulp van een zogenaamde discriminantanalyse nagegaan welke factoren correleren met de hiërarchische indeling van de vegetatieopnamen (TWINSPAN-boom) en wat daarbij de meest relevante klassegrenzen zijn; de werkwijze wordt uitgebreid beschreven in Vos & Stortelder (1992). Aansluitend op de selectie van de discriminerende primaire groeiplaatsfactoren werden deze geclusterd tot primaire groeiplaatsen; hierbij wordt ook het vegetatietype als beschrijvende groeiplaatsfactor in de TWINSPAN-tabel weergegeven, teneinde de interpretatie van het clusterresultaat te vergemakkelijken; ook voor het realloceren van slecht geclassificeerde opnamen is in laatste instantie gelet op het vegetatietype waartoe de opname behoort. Na de beschrijving en afbakening van de primaire groeiplaatsen werd hierbinnen de variatie in secundaire factoren geanalyseerd, vooral op voorkomen van verschillende humusvormen en vegetatietypen. Tenslotte zijn per groeiplaats en per landschap de samenhangen in overzichtelijke schema's samengevat. Bij het onderscheiden van groeiplaatsfactoren werden de volgende uitgangspunten gehanteerd: verdroging is een verandering in een onafhankelijke factor; vermesting is een secundaire, onafhankelijke factor.

Ordinatie

Ordinatie is een methode voor gradiëntenanalyse, waarbij de overeenkomsten en verschillen binnen een set van opnamen, bijvoorbeeld vegetatieopnamen, ruimtelijk worden weergegeven. Bij deze rangschikking worden de opnamen in een assenstelsel geplaatst. Zo ontstaat een meerdimensionale ruimte waarin de opnamen geplaatst zijn. In deze ruimte worden denkbeeldige ordinatieassen gedefinieerd. Iedere ordinatieas beschrijft de grootste variatie in de puntenwolk van opnamen. Elke volgende as staat loodrecht op de vorige as en beschrijft de variatie die de vorige as overlaat. Ordinatie kan op directe wijze plaatsvinden, waarbij de opnamen worden gerangschikt langs assen die overeenkomen met één of meer omgevingsgradiënten: de groeiplaatsfactoren die met de variatie in de soortensamenstelling correleren en deze ogenschijnlijk verklaren. Anderzijds kan ordinatie op indirecte wijze plaatsvinden. Hierbij worden door vergelijking van opnamen onderling 'compositie'-assen afgeleid, waarlangs de opnamen zijn gerangschikt (Whittaker 1973).
Opnamen die onderling sterk op elkaar lijken, komen dicht bijeen te liggen en opnamen die weinig gemeen hebben, liggen ver uiteen. Wanneer er geen groeiplaatsfactoren zijn opgenomen, vindt de ordinatie plaats via een indirecte gradiëntenanalyse; zijn er wel groeiplaatsfactoren opgenomen, dan gebeurt de ordinatie met een directe gradiëntenanalyse.

Het programma CANOCO (Ter Braak 1987) biedt een keuze aan analysetechnieken, waarbij de aard van de gegevens mede bepalend is voor de keuze van de juiste techniek. Naast de keuze tussen indirecte of directe gradiëntenanalyse, dient de gebruiker zich ook af te vragen welk verband er bestaat tussen de te verklaren (voorkomen van soort/soorten) en de verklarende variabelen (milieufactoren). Er kan sprake zijn van een lineair verband of een van unimodaal verband. Een voorbeeld van

een lineair verband is een toenemende opbrengst bij een toenemende bemesting. Men spreekt van een unimodaal verband wanneer een soort een optimum kent tussen twee waarden die de verklarende variabele kan aannemen, voorgesteld door een zogenaamde Gausse-kromme. Een voorbeeld hiervan is het voorkomen van een soort bij bepaalde pH-waarden. Bij een lage pH komt de soort weinig of niet voor; bij een hoge pH eveneens weinig, maar bij de tussenliggende waarden kent de soort een optimum. Wanneer er echter alleen binnen een klein deel van het traject onderzoek uitgevoerd wordt, kan er voor dit traject toch sprake zijn van een lineair verband.
Ten behoeve van de classificatie van de Nederlandse broekbossen zijn correspondentie- analyses uitgevoerd. Bepalend voor de keuze van dit type analyse is het unimodale karakter van de gegevens. De scores van verschillende soorten / vegetatieopnamen en van groeiplaatsfactoren worden langs verschillende ordinatieassen geprojecteerd. Naarmate de spreiding van de plantesoorten langs de as groter is, is de groeiplaatsfactor die het meest met deze as correleert, meer verklarend voor de verschillen in soortensamenstelling. Is de spreiding klein, dan is de factor weinig verklarend. De groeiplaatsfactoren worden door pijlen weergegeven in het diagram. De mate waarin een factor verklarend is voor de variatie in de soortensamenstelling, wordt uitgedrukt in de lengte van de pijl (vector).

Met behulp van CANOCO wordt inzicht verkregen in het effect van diverse groeiplaatskenmerken op het voorkomen van verschillende plantesoorten en vegetatietypen. Daarnaast is onderzocht welke soorten kenmerkend zijn voor de onderscheiden groeiplaatsen, en welke groeiplaatsfactoren onderscheidend zijn voor de vegetatietypen. In eerste instantie is middels een correspondentie-analyse (CA) een selectie gemaakt van soorten uit de totale soortensamenstelling. In de oorspronkelijke opnamen zijn ca. 340 soorten opgenomen. Het programma berekent onder andere de frequentie waarmee een soort in de opnamen voorkomt. De frequentie, gecombineerd met de indicatieve waarde van de soort voor een vegetatietype, is als maat genomen bij de selectie. Uiteindelijk zijn er 76 broekbossoorten geselecteerd, waarmee verdere analyses zijn uitgevoerd.

4 ONTSTAAN EN VOORKOMEN

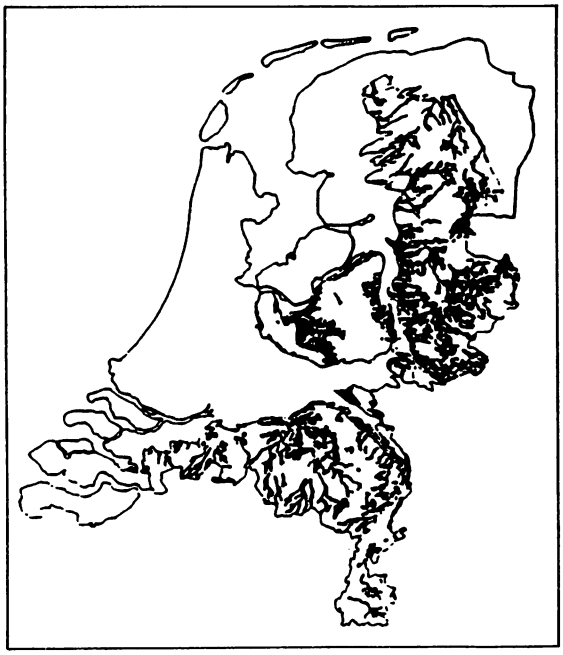
4.1 Elzenbroekbos in de beekdalen

Ontstaan van beekdalen

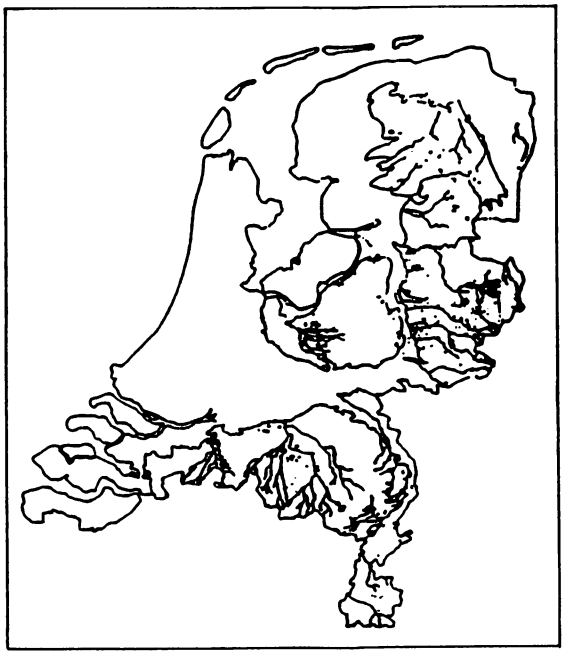
Beekdalen in Nederland hebben hun huidige vorm in grote lijnen verkregen aan het begin van het Holoceen (ca. 10.000 jaar geleden), toen het klimaat natter was dan tegenwoordig en de beken meer water voerden. Het geringe verhang (hoogteverschil tussen bron en monding) en de vrij gelijkmatige aan- en afvoer van water zorgden voor lage stroomsnelheden. Hierdoor zijn ondiep ingesneden dalen met lange, licht glooiende flanken en meanderende beeklopen ontstaan, afgewisseld met brede, moerassige beekvlakten. Dit type beekdal is karakteristiek voor het laagland (laaglandbeken). Dergelijke beekdalen zijn in ons land vooral te vinden in de dekzandlandschappen van Drenthe, Overijssel, Gelderland, Noord-Brabant en Limburg.
Andere beken hadden een groter verhang en relatief hoge stroomsnelheden. Dit leidde tot het ontstaan van diep ingesneden dalen met plaatselijk steilwanden (heuvellandbeken). Deze komen in ons land voornamelijk voor in Zuid-Limburg (Geul, Gulp). In Midden- en Noord-Limburg komt op de Maasterrassen een minder duidelijke vorm van dit beekdaltype voor (o.a. delen van het Leudal en het Swalmdal).
Afhankelijk van de lokale geologische gesteldheid variëren de breedte van de dalbodem en de symmetrie en steilte van de dalflanken. Achter natuurlijke obstakels als landduinen en dekzandruggen of op een erosiebestendige ondergrond ontstonden moerassige, relatief vlakke beektrajecten (Buitenhuis et al. 1991). Deze moerassige laagten, de zogeheten stroomdalvennen, komen vooral voor in de boven- of middenloop van beekdalen. De aan- en afvoer van beekwater is hier gering in vergelijking met het benedenstroomse traject. De waterkwaliteit wordt in hoge mate bepaald door de aanvoer van freatisch water met een atmotroof karakter en/of door lokaal, oorspronkelijk arm kwelwater. De natuurlijke stroomdalvennen zijn thans in veel gevallen aangetast door kleinschalige veenwinning.
In de benedenstroomse trajecten, waar verschillende beken samenvloeien, zijn op de overgangen van de hoger gelegen pleistocene plateaus naar lagere holocene fluviatiele of mariene vlakten moerassen ontstaan. In veel opzichten vormen deze moerassen de overgang van een beekdal- naar een laagveensysteem. De veengroei in de benedenstroomse beeklopen is in het verleden sterk beïnvloed door zeespiegelfluctuaties (Everts & De Vries 1991). Perioden met sterke doorstroming (erosie) en perioden met een stagnerende afvoer (veenvormingsfase) wisselden elkaar af.

Broekbossen in het verleden

Vroeger kwamen moerasbossen in de natte beekdalen over uitgestrekte oppervlakte voor. Het in 1870 gekapte Beekbergerwoud bij Apeldoorn, een bos dat door kwelwater van de Veluwe gevoed werd, en toen het gekapt werd ca. 8000 jaar oud was, was het laatste grote restant van deze oorspronkelijke broekbossen. De uitgestrektheid van de elzenbroekbossen werd oorspronkelijk bepaald door de breedte van de beekdalen, en van de beekoverstromingsvlakten en kwelzones (fig. 4.1a). De voor de beekdalen kenmerkende broekbossen werden gedurende de winter enige tijd door beekwater overstroomd, terwijl het water in de zomer iets onder het maaiveld stond. In de broekbossen in kwelzones traden doorgaans veel minder grote waterstandschommelingen op (Wolf 1992a).



Figuur 4.1a. Potentiële groeiplaatsen van broekbossen op zandgronden



Figuur 4.1b. Voorkomen van bos op natte zandgronden

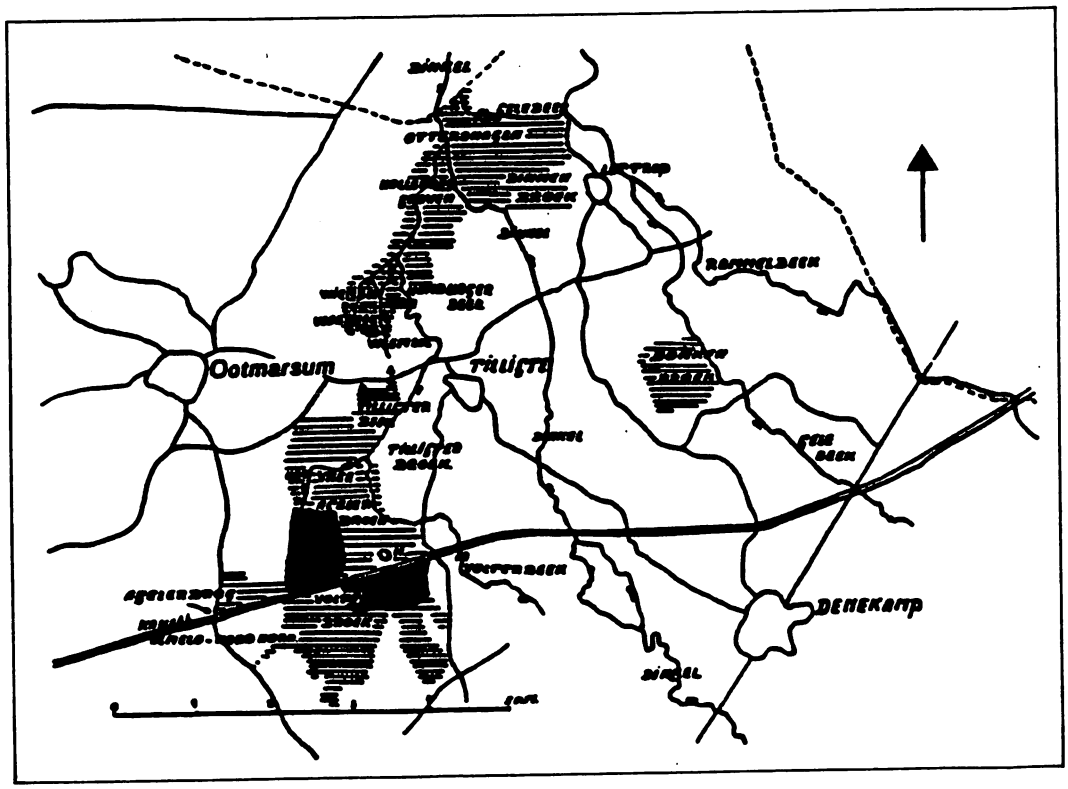
Vanaf de elfde eeuw is men op de zandgronden begonnen met het in cultuur brengen van de broekbossen. De bevolkingsgroei leidde tot een toename van de veeteelt en daardoor tot meer behoefte aan hooiland en weidegrond. In de beekdalen en kwelzones werden grote stukken broekbos omgezet in grasland.
Vanaf het eind van de middeleeuwen tot aan het eind van de negentiende eeuw was een groot deel van de natte zandgronden in gebruik als hooi- en weiland. Alleen in de gedeelten die als gevolg van langdurige hoge waterstanden of een zeer grote kweldruk niet als grasland konden worden benut, bleef het broekbos aanwezig. In perioden waarin de be-

volkingsdruk afnam werd een deel van de graslanden met rust gelaten, zodat zich hier vanuit de nog bestaande bosgedeelten weer opnieuw elzenbroekbos kon vestigen. Hierdoor varieerde het oppervlak elzenbos vrij sterk gedurende deze periode (Gorter 1966; Iven & Van Gerwen 1974; Meeuwissen & Rottier 1984; Natuurbeschermingsraad 1989).
De afwisseling van broekbossen met natte hooilanden en weilanden resulteerde op de natte zandgronden in een grote diversiteit van planten- en diersoorten. De soortenrijke Blauwgraslanden en Dotterbloemhooilanden werden meestal door zware houtwallen van elkaar gescheiden. Dergelijke omwalde hooilanden werden in Oost-Nederland 'maten' of 'meden' genoemd. Voorbeelden van huidige terreinnamen die hier naar verwijzen zijn Lemseler Maten, Wieke Meden en Rossemer Meden (Wolf 1992a). In de Brabantse beekdalen werden de dicht bij de beken gelegen natte hooilanden als 'beemden' aangeduid; de iets verder van de beek verwijderde veeweiden werden 'velden' genoemd. Ook deze benamingen zijn nog terug te vinden in een groot aantal veldnamen, b.v. de Dommelbeemden bij Sint Oedenrode (Brouwer 1978).
De natste terreingedeelten werden aangeduid als beekbroeken of broeklanden, terug te vinden in namen als: Liefstinghsbroek (Groningen), Agelerbroek, Voltherbroek, Oude Broek (Twente), Castenrayse Broek (Limburg), de Smalbroeken en het Broek bij Sterksel (Noord-Brabant). Hier werden plaatselijk plaggen gestoken. Waar elzenbos aanwezig was, werd dit meestal kleinschalig geëxploiteerd als hakhout.
Beken en stroompjes werden zowel in Noord-Brabant als in Noord-Nederland aangeduid met 'Aa' (o.a. Ruiten Aa, Drentse Aa, Sterkelse Aa, Strijper Aa).

Met het toenemend gebruik van kunstmest rond het begin van deze eeuw begon het proces van ingrijpende landschappelijke veranderingen. Het typische kampenlandschap verdween geleidelijk, waarbij aanvankelijk de oppervlakte broekbos sterk toenam. Door kunstmest toe te passen kon op de hoger gelegen gronden een veel grotere agrarische produktie worden bereikt, met als gevolg dat veel natte hooilanden vanwege hun hoge waterstanden uit gebruik werden genomen en verbosten. De aldus ontstane broekbossen werden van tijd tot tijd gekapt zodat in de eerste helft van deze eeuw uitgestrekte elzenhakhoutbossen ontstonden, vooral in Noord-Brabant (o.a. Moergestelse Broek, de Smalbroeken, de Steenselaar Beemden), Limburg (o.a. het Meerssenerbroek) en delen van Noordoost-Twente waar zich een elzenbroekboscomplex uitstrekte over een lengte van 8 km (fig. 4.2) Dit laatstgenoemde broekbossencomplex bestond uit het Voltherbroek, het Oude Broek, de Wieke Meden, het Agelerbroek, het Tilligterbroek, de Ottershagen en het Bongenbroek en was in de eerste helft van deze eeuw ca. 1000 ha groot.

Ontwatering en verkaveling

Toen het technisch mogelijk werd om op grote schaal te ontwateren, werden de broeklanden in toenemende mate beschouwd als potentiële landbouwgrond. Vanaf ca. 1950 zijn vrijwel alle voormalige broek- en hooilanden, veelal in het kader van een ruilverkaveling, in gebruik geno-



Figuur 4.2. Broeklanden in Noordoost-Twente, voor en na 1945. De gearceerde delen waren voor 1945 broeklanden; huidige broekbossen zijn in zwart aangegeven.

men als intensief beheerde landbouwgrond. Meanderende beken werden rechtgetrokken en er werden diepe ontwateringssloten gegraven, waarbij grote stukken elzenbroekbos (opnieuw) werden ontgonnen. Van het bovengenoemde Twentse broekboscomplex zijn slechts het Voltherbroek en delen van het Oude Broek, de Wieke Meden en het Agelerbroek overgebleven (fig. 4.2). Van de andere genoemde uitgestrekte elzenhakhoutbossen bestaat alleen een deel van de Smalbroeken nog. Andere voorbeelden van nog bestaande, goed ontwikkelde elzenbroekbossen in de beekdalen zijn: het Liefstinghsbroek (Groningen), het Kloppersblok, de Lemseler Maten (Twente), Beekvliet, Korenburger- en Vragenderveen, Bekendelle (Achterhoek), de Mortelen, het Soerendonks Goor, 't Sang (Noord-Brabant), en (in Limburg) de Holtmühle en het Castenrayse Broek (Wolf 1992a; fig. 4.3).

Door cultuurtechnische maatregelen is er in veel broekbossen sprake van grondwaterstandsdaling en van een duidelijke afname van de waterkwaliteit. Zowel verdroging als waterverontreiniging hebben ertoe geleid dat een groot deel van het broekbos sterk is verruigd door het massaal optreden van Grote brandnetel (*Urtica dioica*) en Gewone braam

1.Leekstermeer
2.Het Waal
3.Friesche Veen
4.Zuidlaardermeer
5.Liefstinghsbroek
6.Beilen
7.Lhee
8.Hazelbekke
9.Onland
10.Reutemer Veen
11.Agelerbroek
12.Voltherbroek
13.Singraven
14.Dinkel Hassinkhof
15.Lage Kavik
16.Lemseler Maten
17.Kloppersblok
18.Molenven
19.Bekendelle
20.Vragenderveen
21.Beekvliet
22.Leusveld
23.De Woudhuizen
24.Staverden
25.Renswoude
26.Den Treek
27.Quackjeswater
28.Duivelsberg
29.Sint Jansberg
30.De Vilt
31.Linkstraat
32.Gunhof
33.Broekhuizer Broek
34.Castenrayse Vennen
35.Holtmühle
36.Leudal
37.Swalmen
38.Houterven
39.Geuldal Cottessen
40.Het Broek Sterksel
41.Soerendonks Goor
42.Strabrecht
43.'t Sang
44.Moerkuilen
45.Mortelen
46.Smalbroeken
47.Abcoven
48.Moerputten

Figuur 4.3. Ligging van de belangrijkste Nederlandse beekdal-broekbossen inclusief overgangen.

(*Rubus fruticosus*) ten koste van de karakteristieke plantesoorten van het elzenbroekbos. Landelijk bezien resteert een oppervlakte van niet meer dan enkele duizenden ha.
Uit herinventarisatie (in 1990) van locaties waarvan opnamen voorhanden zijn uit de periode tussen 1934 en 1980, en waar volgens die opnamen destijds goed ontwikkeld elzenbroekbos aanwezig was, bleek dat thans nog slechts in een kwart van de gevallen van een ongestoord elzenbroekbos sprake is (zie tabel 4.1).

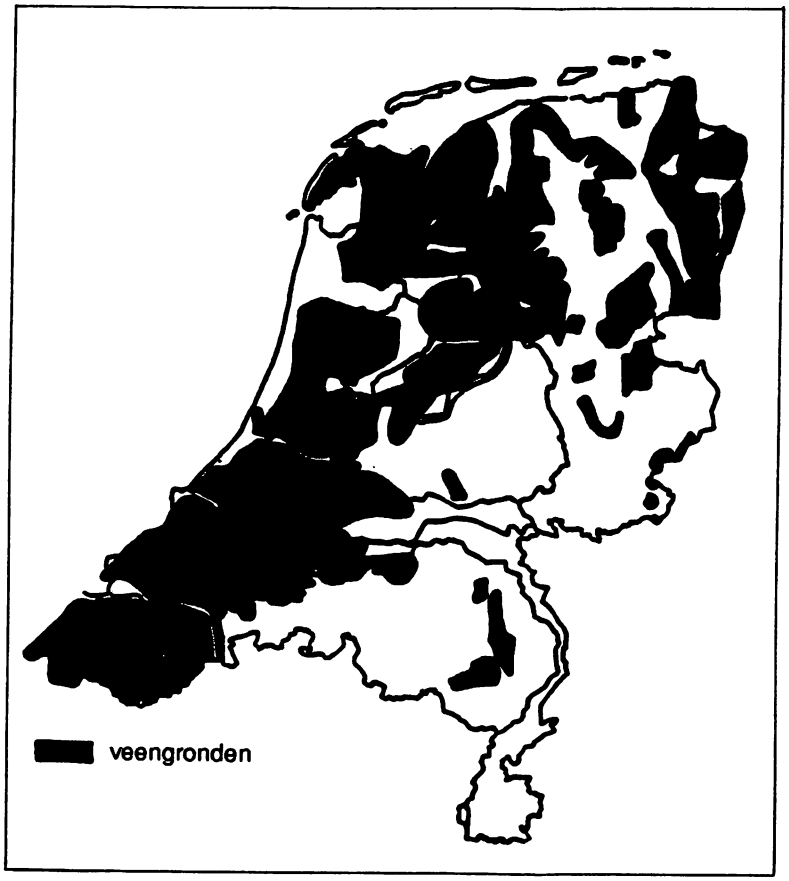
Tabel 4.1. Achteruitgang van elzenbroekbossen in beekdalen.

situatie in 1990	%
Elzenbroekbos goed ontwikkeld (niet of nauwelijks verdroogd)	25
Elzenbroekbos afgetakeld (matig tot sterk verdroogd)	47
Elzenbroekbos verdwenen	28
Totaal	100

4.2 Elzen- en berkenbroekbossen in laagveengebieden

Ontstaan van laagvenen

Het laagveen is in geomorfologische zin onderdeel van de laaggelegen mariene en fluviatiele vlakten (Ten Cate & Maarleveld 1977). Oorspronkelijk bestond dit systeem uit uitgestrekte, regelmatig overstroomde venen en grote hoogveenachtige complexen. Noord- en West-Nederland waren voor een groot deel met veen bedekt (fig. 4.4). Onder invloed van zeeniveau-fluctuaties werden in de loop van het Holoceen grote oppervlakten aan laagveenvlakten en hoogveenkoepels weggeërodeerd of bedekt met kleiige sedimenten. In rustiger tijden konden zich weer nieuwe venen vormen. Grote delen van het veengebied ten noorden van Amsterdam, het oostelijke Vechtplassengebied en het veengebied van Noordwest-Overijssel zijn als hoogveen ontstaan en vervolgens 'verdronken'. Andere, sterker door de rivieren of de zee beïnvloede gebieden, zoals het grootste deel van het Zuidhollands-Utrechtse veengebied, zijn altijd laagveen geweest (Jansen & Stortelder 1984). Sinds de vroege middeleeuwen is door bedijking de zee-invloed op het systeem verdwenen (Pons 1992). Ook zijn door met ontginning samenhangende ontwatering, de hoogveenkoepels verdwenen en de laagvenen verdroogd en veraard. Actieve veenvorming is nu beperkt tot de verlandende restanten van veenwinningen, zoals petgaten, veenplassen en sloten.



Figuur 4.4. Verbreiding van venen in Nederland omstreeks 2000 v. Chr. (Rijksgeologische Dienst, Haarlem).

Ontstaan van broekbossen op laagvenen

Uit het voorkomen van bosveen en broekveen rond het begin van de jaartelling valt af te leiden dat er meer dan 2000 jaar geleden al broekbossen aanwezig waren in díe veengebieden waar voedselrijk rivier- of beekwater invloed had op de vegetatieontwikkeling, zoals dat het geval was in delen van het deltagebied van de grote rivieren, in het stroomgebied van de Utrechtse Vecht, en in sommige beekdalen van Noord-Nederland (De bodem van Nederland 1965). Dit oorspronkelijke broekbos lag in de zonering tussen het sterk dynamische, direct door de rivier of beek beïnvloede gebied (met erosie- en sedimentatieprocessen), en de voedselarme, geheel buiten de invloed van de rivier of beek gelegen gronden. De zonering in het Utrechtse Vechtgebied was vanaf de rivier de Vecht naar het hart van het hoogveengebied als volgt (naar Bakker 1976):

1. rivierbedding: wilgenstruweel;
2. oeverwal: soortenrijk bos met Gewone es (*Fraxinus excelsior*), Zomereik (*Quercus robur*), iep (*Ulmus sp.*) en Eenstijlige meidoorn (*Crataegus monogyna*);
3. jaarlijks door Vechtwater overstroomde komgebieden: moerasbos met wilgen (*Salix sp.*), Zwarte els en Gewone es;
4. sporadisch door de rivier overstroomde gebieden: elzenbroekbos;
5. overgang van het door de Vecht beïnvloede gebied naar door regenwater gevoede boomloze hoogvenen: elzen- en berkenbroekbos;
6. boomloos hoogveen (veenmosveen).

Bosveenvorming vond plaats in zone 4 en 5.

Ontginning

Vanaf ca. 1000 n. Chr. begint het tijdperk waarin de invloed van de mens sterk toeneemt. In het gebied van de grote rivieren begon men het moerasbos te rooien vanuit de nederzettingen op de oeverwallen. Het veengebied werd vervolgens ontwaterd door het graven van sloten, loodrecht op de oeverwal, waarbij aanvankelijk sprake was van 'wilde ontginningen', resulterend in onregelmatige kavels. Ongeveer vanaf werd de ontginning systematischer aangepakt. Er werden 'copen' uitgegeven: door sloten omgeven stroken land met een breedte van 100-200 m. Plaatsnamen als Nieuwkoop en Boskoop vinden hierin hun oorsprong. Langs de rand van het aldus ontgonnen gebied werd een dwarsweg aangelegd (tiendweg) en werd meestal een hoofdafwatering (wetering) gegraven. Het zo ontgonnen gebied werd een 'slag' genoemd. Vanaf de tiendweg werd vervolgens aan de ontginning van een tweede slag begonnen; zo ontstond hier het slagenlandschap.
Ook de veengebieden in Friesland, Noordwest-Overijssel, het Vechtgebied en ten noorden van Amsterdam werden in deze periode vanuit waterlopen en wegen in de vorm van slagen ontgonnen (Bakker 1976). Deze ontginningen waren erop gericht het oppervlak cultuurgrond uit te breiden ten behoeve van de akkerbouw. Door het inklinken van de bodem, als gevolg van de ontwatering, werden deze gebieden echter te nat voor akkerbouw en schakelde men weer over op grasland. Op deze manier is vrijwel al het broekbos uit deze streken verdwenen en ontstonden veenweidegebieden. De laagvenen zijn ten gevolge van ontginning verdroogd en veraard, actieve veenvorming vindt hier niet meer plaats.

Vervening en inpoldering

In de zeventiende eeuw werd de vervening op grote schaal ter hand genomen en werden veel ondiepe meren in het laagveengebied drooggelegd. Voordien, al vanaf de vroege middeleeuwen, werd er slechts op kleine schaal veen uitgegraven. Opvallend is dat er in de Engelse Norfolk Broads al vanaf de veertiende eeuw, dus ca. 300 jaar eerder dan in Nederland, grootschalige natte verveningen plaatsvonden (Daams 1976). In ons land werden vooral in de zeventiende en achttiende eeuw grote hoeveelheden veen uitgebaggerd om als turf te worden opgestookt. In

deze periode groeide in het toen zeer bosarme West-Nederland de behoefte aan brandstof snel, veroorzaakt door de bevolkingsaanwas en door toename van de industriële bedrijvigheid. Naast de regionaal gewonnen turf werd in West-Nederland ook veel turf verstookt dat afkomstig was uit Noordwest-Overijssel. Naast brandstof was turf de grondstof voor de zoutproduktie, hetgeen Vondel deed opmerken: 'Gelukkig het land waar het kind zijn moer verbrandt'.
Het veenmosveen en zeggeveen dat buiten de invloed van zee, beken en rivieren was ontstaan, leverde de beste brandstofturven. Andere veensoorten hebben veelal een hoog slibgehalte en branden minder goed. Dit is er de belangrijkste oorzaak van dat in Noordwest-Overijssel en in de voormalige hoogveengebieden van West-Nederland veel ontveend is en elders in het laagveengebied relatief weinig.
Om turf te verkrijgen legde men het uitgebaggerde veen op stroken onvergraven land (legakkers of zetwallen) te drogen (fig. 4.5). De veenbagger werd hiertoe eerst in stortbakken gegooid. Als de bagger stevig genoeg was om het te betreden werd het gestampt met behulp van onder de voeten gebonden plankjes, teneinde het watergehalte verder te

Figuur 4.5. Het slagturven bij Amstelveen (gravure uit Tegenwoordige Staat der Vereenigde Nederlanden 1742).

verlagen. Vervolgens werd de turf in stukken gesneden en opgestapeld om te drogen. Plaatselijk gebruikte men de veenbagger ook voor het ophogen van de legakkers, om ze geschikt te maken voor landbouwkundig gebruik. Door deze werkwijze ontstond een landschap bestaande uit een afwisseling van uitgebaggerde, enkele honderden meters lange

trek- of petgaten met doorgaans 1-6 m brede legakkers of zetwallen. Na de vervening werden de legakkers op veel plaatsen bij harde wind door het golvende water weggeslagen, zodat ondiepe plassen ontstonden.
De meeste aldus gevormde plassen werden later weer ingepolderd. Uitzonderingen hierop zijn de huidige veenplassen in Noordwest-Overijssel en bij Eernewoude, Reeuwijk, Nieuwkoop, Vinkeveen, Ankeveen en Loosdrecht (fig. 4.6). Ook de meeste in het laagveengebied gelegen ondiepe natuurlijke meren werden ingepolderd. Voorbeelden hiervan zijn: de Schermer, de Beemster, de Wormer, de Purmer, het Haarlemmermeer en het Horstermeer. Ook het Naardermeer is een natuurlijk meer dat twee maal korte tijd ingepolderd geweest is (laatste poging in 1883). De hoeveelheid kwelwater was echter zó groot dat de bemaling moest worden gestaakt, zodat het meer weer volliep.

Verlanding

Na de vervening zijn grote delen van de niet-ingepolderde veenplassen en petgaten geleidelijk verland. Door de aanwezigheid van een grote variatie aan milieutypen (verschillende successiestadia) zijn deze gebieden zeer soortenrijk; bovendien komen soortgelijke gebieden buiten Nederland nauwelijks voor. Om beide redenen worden dergelijke moerassen thans als belangrijke natuurgebieden beschouwd. Voorbeelden van verlande laagveengebieden zijn: de Oude Venen bij Eernewoude, de Lindevallei, de Rottige Meenthe (Friesland), de Weerribben, de Wieden (Overijssel), de Nieuwkoopse Plassen, de Reeuwijkse Plassen (Zuid-Holland), het Naardermeer, de Ankeveense Plassen, de Loosdrechtse Plassen, Botshol, de Westbroekse Zodde, de Molenpolder (Vechtstreek; Utrecht en Noord-Holland), het Ilperveld, het Jisperveld en de Eilandspolder (Noord-Holland) (fig. 4.6). De verlanding in het Naardermeer vertoont grote overeenkomst met die van de veenplassen. Aan de oevers van andere ondiepe, natuurlijke meren, zoals het Zuidlaardermeer, het Paterswoldsemeer, het Leekstermeer, de Friese meren en het Alkmaardermeer is de verlanding veel minder omvangrijk.

Verlanding kan op twee manieren plaatsvinden:
- door accumulatie van organisch materiaal (bagger) op de onderwaterbodem (emersieve veenvorming; Wassen et al. 1989, Everts & De Vries 1991);
- door vorming van een drijvende vegetatiemat (immersieve veenvorming).

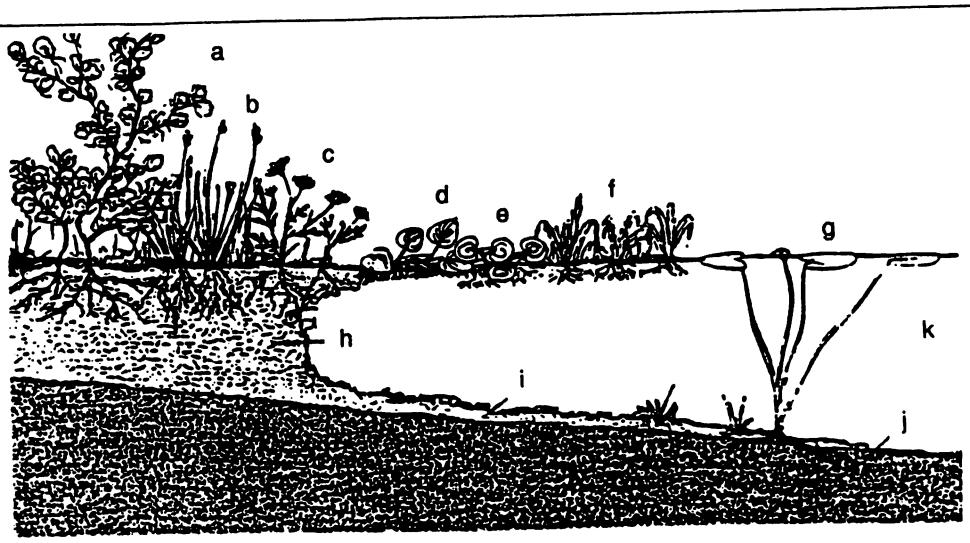
Beide processen treden op in ondiep water met geringe stroming. Aangrijpingspunt daarbij is de oever. Waar oevers relatief het meest blootstaan aan wind en stroming of het water zeer ondiep is, vindt meestal veenvorming op de onderwaterbodem plaats. Aan de leizijde van veenplassen is het milieu rustiger en ontstaat een naar boven gerichte onderstroom, waarbij sapropelium (organisch rottingsslib) aan het oppervlak komt. Hierbij kan door rottingsprocessen ontstaan methaan ook een rol spelen (Meuleman 1989). Deze suspensie van water en organisch afbraakmateriaal kan het begin vormen van een kragge (Westhoff et al.

1. Oude Venen
2. Lindevallei
3. Rottige Meenthe
4. Weerribben
5. Wieden
6. Driehuizen, Eilandspolder
7. Ilperveld
8. Buitenliede
9. Oosteinderpoel
10. Naardermeer
11. Ankeveense Plassen
12. Botshol
13. Kortenhoef/Suikerpot
14. Loosdrechtse Plassen
15. Westbroekse Zodde
16. Molenpolder
17. Gagelpolder
18. Nieuwkoopse Plassen
19. Reeuwijkse Plassen

Figuur 4.6. De belangrijkste laagveenbroekbossen in Nederland.

1971). Stromingspatronen worden overigens behalve door wind ook sterk beïnvloed door de inlaat- en afwaterings-punten van de veenplas. Voor het verloop van het verlandingsproces zijn ook de waterkwaliteit en waterstanden essentieel. Watereigenschappen die het verloop van de verlanding beïnvloeden zijn: zoutgehalte (zoet, zout of brak), voedselrijkdom (voedselarm, matig voedselarm, voedselrijk of overbemest) en mate van vervuiling (Kleuver 1982). In de meeste Nederlandse laagveengebieden is het zoutgehalte van het water gering en varieert de voedselrijkdom tussen matig voedselarm en voedselrijk. Een uitzondering hierop vormen de laagveengebieden ten noorden van Amsterdam. Het betreft hier van oorsprong brakwatervenen. De mate van watervervuiling verschilt sterk per regio. Watervervuiling vormt, samen met het voorkomen van zeer grote watervlakten, de grootste belemmering voor het verlandingsproces van de ondiepe laagveenplassen.

Op relatief beschutte plaatsen begint het verlandingsproces met de groei van planten als Gele plomp (*Nuphar lutea*), Krabbescheer (*Stratiotes aloides*) en Drijvend fonteinkruid (*Potamogeton natans*). Deze soorten leveren de basis voor de vorming van drijftillen: op het water drijvende vegetatietapijten (fig. 4.7). Als de drijftil dikker wordt, krijgen achtereen-



a - Elzenbroek (Alnetum)
b - Pluimzegge (Carex paniculata)
c - Waterscheerling (Cicuta virosa)
d - Slangewortel (Calla palustris)
e - Kikkerbeet (Hydrocharis morsus-ranae)
f - Krabbescheer (Stratiotes aloides)
g - Gele plomp (Nuphar lutea)
h - Jong veen
i - Bezinksel op de bodem
j - Oorspronkelijke meerbodem
k - Open water

Figuur 4.7. Schematische weergave van het verlandingsproces in water op relatief beschutte plaatsen (naar Westhoff et al. 1971).

volgens Slangewortel (*Calla palustris*), Pluimzegge (*Carex paniculata*), Grauwe wilg (*Salix cinerea*) en Zwarte els (*Alnus glutinosa*) de kans om zich te vestigen. Geleidelijk ontstaat een elzenbroekbos als eindstadium van deze verlandingsreeks (Westhoff et al. 1971).

In geïsoleerde, relatief voedselarme, kleine plasjes (petgaten bijvoorbeeld) kunnen zogenaamde trilvenen ontstaan. Behalve Witte waterlelie (*Nymphaea alba*), Kikkerbeet (*Hydrocharis morsus-ranae*) en Drijvend fonteinkruid spelen ook Holpijp (*Equisetum fluviatile*), Draadzegge (*Carex lasiocarpa*) en Waterdrieblad (*Menyanthes trifoliata*) hier een belangrijke rol in de beginfase van de verlanding.

Trilvenen zijn zeer soortenrijk (80 plantesoorten op 100 m^2 is geen uitzondering). Goed ontwikkelde trilvenen komen o.a. voor in de Wieden (Overijssel) en in de Westbroekse Zodde (Utrecht). Naarmate een trilveen ouder wordt, treedt verzuring op van het substraat, hetgeen gepaard gaat met de opkomst van veenmossen. Als er niet gemaaid wordt, ontwikkelt zich geleidelijk een elzen- of berkenbroekbos.
In open, relatief onrustig water begint het verlandingsproces met de komst van drijvende waterplanten als Gele plomp, Witte Waterlelie en fonteinkruiden. Een mengsel van veenresten met afgestorven resten van deze waterplanten fungeert vervolgens als voedingsbodem voor andere plantesoorten als Kleine lisdodde (*Typha angustifolia*), Mattenbies (*Scirpus lacustris*) en vervolgens Riet (*Phragmites australis*). Er ontstaat geleidelijk een kragge: een begaanbaar drijvend plantendek. Door jaarlijks te maaien ontstaan hier rietlanden.

Rietland en broekbos

Gedeelten waar het riet laag en ijl is en waar behalve riet ook andere planten als Hennegras (*Calamagrostis canescens*) en zeggesoorten groeien, worden in de nazomer en herfst gemaaid. Dit maaisel wordt ruigt genoemd en o.a. gebruikt als grondbedekking bij de bloembollenteelt. In de winter en het vroege voorjaar wordt het overige riet gesneden. Andere planten worden uit het maaisel verwijderd. Het schone riet wordt vooral gebruikt voor dakbedekking. De moeilijk toegankelijke gedeelten van de rietlanden, b.v. langs oevers en op jonge kraggen, worden uitsluitend gemaaid als er ijs ligt (fig. 4.8). Door een combinatie van toenemende hydrologische isolatie en het veelvuldig maaien van riet treedt verzuring op en ontstaan veenmosrietlanden.
In een aantal laagveengebieden (Friesland, Noordwest-Overijssel, Waterland en Nieuwkoop) wordt nog altijd veel riet gesneden. In grote delen van de voormalige rietlanden is het maaibeheer echter gestopt. Wanneer het maaien achterwege blijft, treedt bosvorming op. Het karakter van het bos is afhankelijk van de mate van verzuring die gedurende de rietcultuur heeft plaatsgevonden. In weinig verzuurde rietlanden wordt de bosopslag gedomineerd door Zwarte els (*Alnus glutinosa*) en Grauwe wilg (*Salix cinerea*), terwijl in de sterk verzuurde veenmosrietlanden voornamelijk Zachte berk (*Betula pubescens*) opslaat. De bosvorming verloopt in de regel snel; als er meer dan twee jaar achtereen niet is

gemaaid, is maaien daarna vaak niet meer mogelijk door de opslag. De snelle groei van de opslag is niet verwonderlijk als men bedenkt dat de houtige soorten vaak al jaren tijdens het maaibeheer in het rietland aanwezig zijn. Het jonge groen wordt weliswaar steeds afgemaaid, maar de wortelstelsels ontwikkelen zich verder, zodat bij het staken van het maaien de bomen en struiken het rietland of natte hooiland zeer snel omvormen in een wilgenstruweel resp. een broekbos.

Figuur 4.8. Rietmaaiers in de Wieden tijdens de vorstperiode januari-februari 1991.

Vrijwel alle broekbossen in de laagveengebieden zijn spontaan opgeslagen na het stopzetten van het rietmaaien. Uitzonderingen hierop zijn de aanplanten rond de eendenkooien (kooibossen), verreweg de oudste, en daardoor faunistisch en floristisch rijkste bosgedeelten van de laagveengebieden. Voorbeelden van oude kooibossen zijn: het Grote Kooibos in de Botshol, het strikte bosreservaat de Oude Kooi in het Naardermeer, de Otterskooi en de Bakkerskooi in de Wieden en de Penkooi en de Kloosterkooi in de Weerribben.
De leeftijd van vrijwel alle broekbossen in de laagveengebieden wordt dus direct bepaald door het tijdstip waarop het rietmaaien is gestaakt. Uit figuur 4.9 blijkt dat in de Weerribben in 1932 uitsluitend enkele kooibossen aanwezig waren. In 1962 was een deel van de oorspronke-

lijk rietlanden begroeid geraakt met broekbos. Het merendeel van de huidige broekbossen is echter pas na 1962 ontstaan. Uit figuur 4.10 blijkt dat een groot gedeelte van de broekbossen van het oostelijke Vechtplassengebied veel ouder is dan die in de Weerribben. Grote delen van het laagveengebied in de omgeving van Kortenhoef (o.a. de Suikerpot en de Hol) waren in 1938 al bebost. Sommige broekbosgedeelten dateren hier zelfs van voor 1840. In het gebied ten westen van Nieuw Loosdrecht, in de Westbroekse Zodde en in de Molenpolder was in 1938 nog vrijwel geen broekbos aanwezig. Grote delen van dit broekbos zijn zelfs pas na 1967 ontstaan.

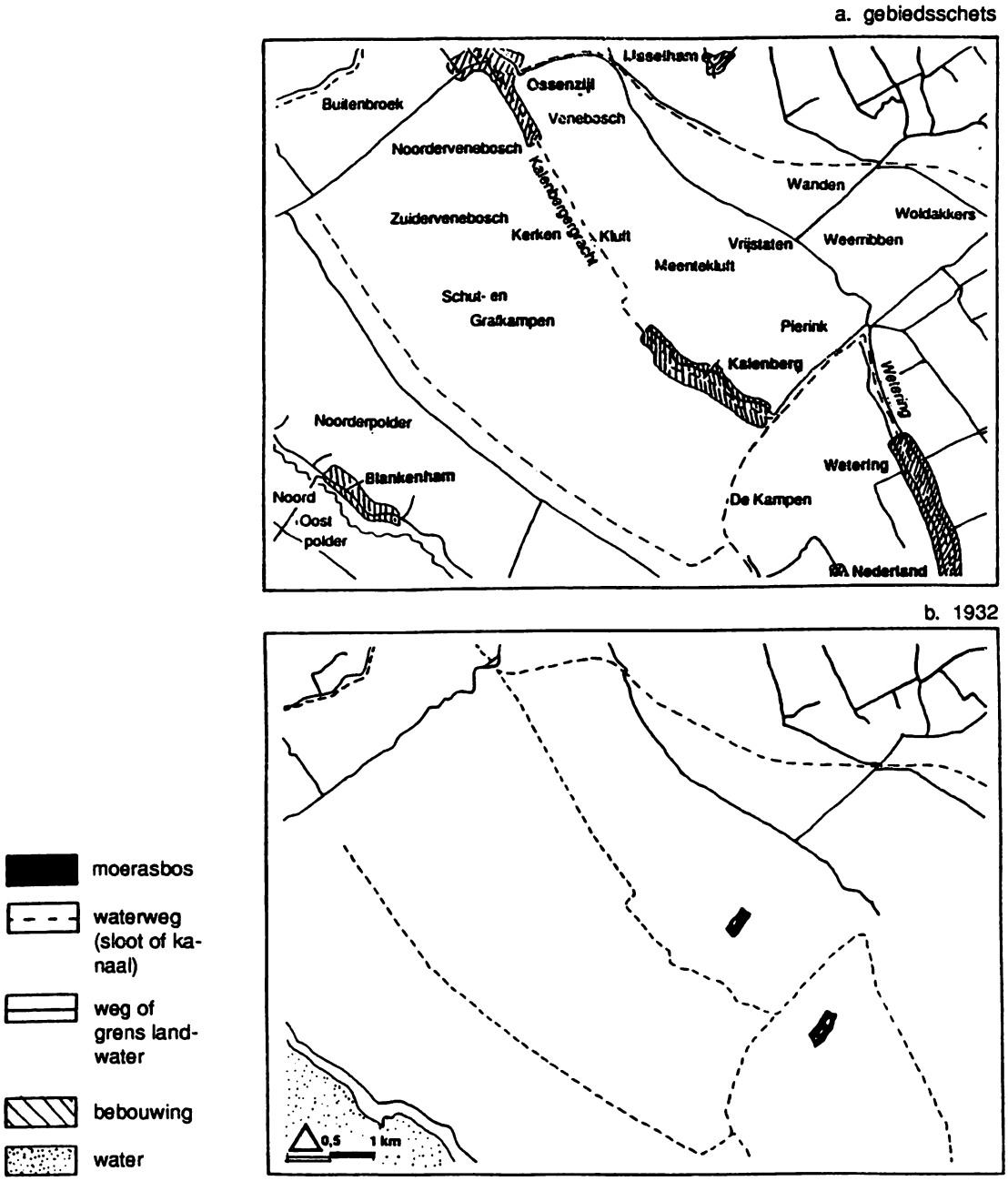
Wat betreft de leeftijd van de laagveenbroekbossen zijn er dus grote regionale verschillen. De oudere bossen komen vooral voor in het zuidoostelijke deel van het Naardermeer en in de omgeving van Ankeveen en Kortenhoef (alle behorende tot het oostelijke Vechtplassengebied). Van de elders gelegen laagveenbroekbossen is het grootste deel na 1950 ontstaan.
In totaal is er nu in Nederland ongeveer 4000 ha laagveenbroekbos aanwezig, waarvan drie gebieden: de Weerribben, de Wieden en het oostelijke Vechtplassengebied (van Naardermeer tot Molenpolder) elk ongeveer een kwart voor hun rekening nemen. Het grootste deel van deze 4000 ha bestaat uit elzenbroekbos.

Waterhuishouding

De Nederlandse laagveenmoerassen zijn in de loop van deze eeuw sterk beïnvloed door ingrepen in de waterhuishouding in hun omgeving. Deze verstoring kenmerkt zich vooral door:
1. verminderde wateraanvoer;
2. wegzijging van water en peilverlaging;
3. vervuiling en verzuring van water.

Deze drie storingsbronnen vullen elkaar vaak aan. Afname van aanvoer en toename van afvoer van water uit moerasgebieden resulteert vooral in de zomer in watertekorten. Om verdroging tegen te gaan worden deze watertekorten wel aangevuld door inlaat van oppervlaktewater dat van buiten het moerasgebied afkomstig is. Dit water is vaak sterk vervuild, waardoor de kwaliteit van het moerasgebied als geheel gevaar loopt.

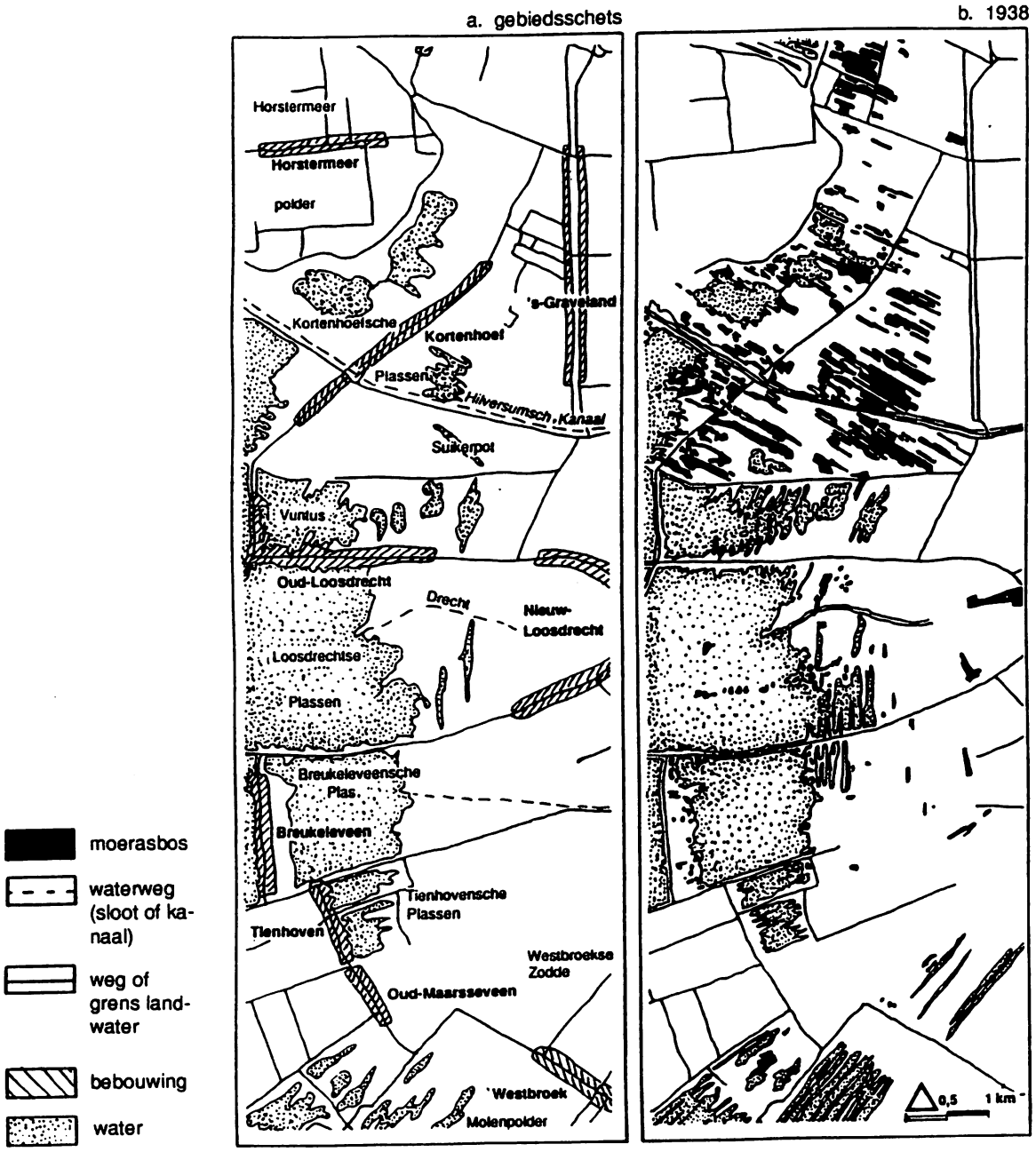
Voorbeelden van laagveengebieden waar de wateraanvoer sterk is afgenomen zijn de Lindevallei, de Molenpolder en de Gagelpolder. In de Lindevallei is sinds 1983 de aanvoer van kwelwater vanaf het Drentse plateau gestopt ten gevolge van ruilverkavelingswerkzaamheden in de omgeving. Kwelwater dat uit het Gooi afkomstig is gaat, sinds de diepe Maarsseveense Plas gegraven is (ca. 1960), onder de Molenpolder en Gagelpolder door.
Wegzijging van water treedt in bijna alle Nederlandse laagveengebieden op. In de Rottige Meenthe, de Weerribben en de Wieden is deze voor het grootste deel een gevolg van de aanleg van de Noordoostpolder. Drinkwaterwinning in de Betunepolder is een belangrijke oorzaak van het



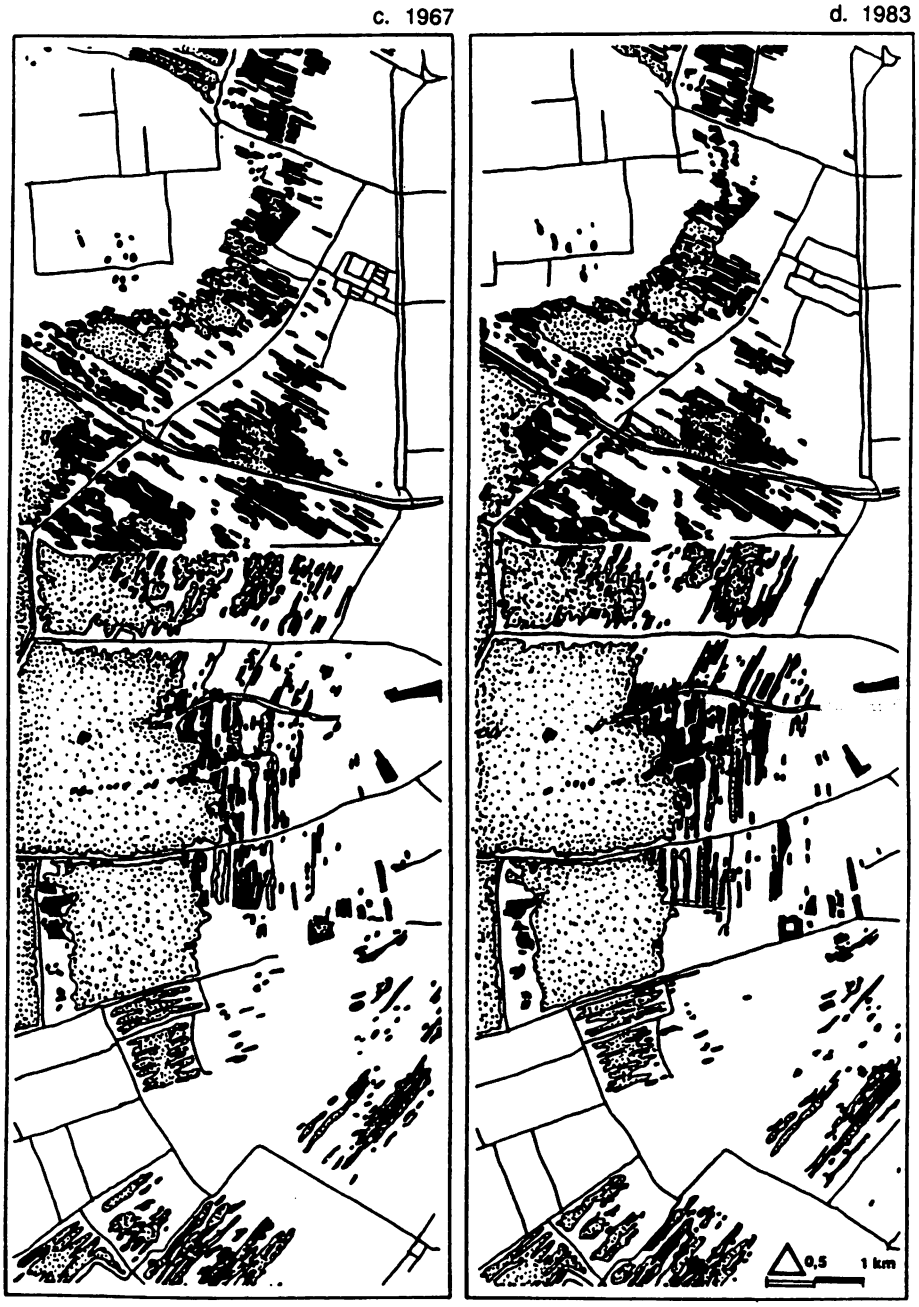
Figuur 4.9. Bosontwikkeling in de Weerribben vanaf 1932.

c. 1962

d. 1982



Figuur 4.10. Bosontwikkeling in het oostelijk Vechtgebied vanaf 1938.


c. 1967
d. 1983
0,5
1 km

optreden van watertekorten in de laagveenmoerassen van Loosdrecht en Kortenhoef. In de meeste andere laagveengebieden is onderbemaling van aangrenzende landbouwgronden de oorzaak voor de wegzijging van het water.
Laagvenen die veel invloed (hebben) ondergaan van waterpeilverlaging zijn: de Lindevallei (vanaf 1983), de Rottige Meenthe (lokaal), de Wieden, het Naardermeer (ca. 1970-1980), de Ankeveense Plassen (ca. 1950-1980), Kortenhoef, Loosdrecht, Botshol (1955-1989), de Molenpolder en de Gagelpolder. In de meeste van deze gebieden is er geen dramatische verdroging opgetreden, maar is wel een groot deel van de drijvende kraggen vastgegroeid aan de ondergrond. Dit geldt vooral voor de met broekbos begroeide kraggen. Hier groeien de boomwortels in de ondergrond vast.
De vervuiling van het oppervlaktewater is vooral ernstig in de Oude Venen, de Rottige Meenthe, het Naardermeer, de Ankeveense Plassen, Kortenhoef, Loosdrecht, Botshol, de Molenpolder, de Gagelpolder en de Oosteinderpoel (bij Schiphol). In het Naardermeer, de Ankeveense Plassen, Loosdrecht, Botshol en de Nieuwkoopse Plassen is de waterkwaliteit de laatste jaren aanzienlijk verbeterd. In deze gebieden is echter nalevering van fosfaat uit de bodem, een gevolg van de watervervuiling uit het verleden, een blijvend probleem. Het water in de Wieden is relatief schoon, omdat dit eerst door de Rottige Meenthe en vervolgens door de Weerribben stroomt. De Rottige Meenthe en de Weerribben fungeren hier dus als waterzuiveringsterreinen voor de Wieden.

Bij het huidige beheer van laagveengebieden neemt de regulatie van de waterhuishouding een centrale plaats in. Maatregelen om de waterhuishouding van laagveenmoerassen te verbeteren zijn:
- water inlaten om verlaging van het waterpeil tegen te gaan.
- zuiveren (vooral defosfateren) van het water dat wordt ingelaten.
- hydrologische isolatie van terreinen door het tegengaan van de instroom van vervuild water uit de omgeving en het voorkomen van wegzijging.

Isolatie kan bijvoorbeeld worden versterkt door het onderhoud van sloten stop te zetten, zodat deze verlanden. Laatstgenoemde maatregel heeft in een aantal laagveengebieden tot verzuring geleid waarbij een sterke toename van veenmosgroei optreedt (beginnende hoogveenvorming), zoals plaatselijk in de Weerribben en het Naardermeer. De verschillen met natte vergraven hoogvenen die secundaire veengroei vertonen zijn dan klein. Verzuring wordt in een aantal laagvenen versterkt door het verdwijnen van kweldruk, zoals dat het geval is in de Lindevallei, de Molenpolder en de Gagelpolder. In sommige terreinen, bijvoorbeeld in de Westbroekse Zodde, worden loodrecht op de slootrichting buizen gelegd om het regenwater af te voeren en zo verzuring tegen te gaan.

Het ingrijpen in de waterhuishouding in het agrarisch gebied rond de laagvenen is er de belangrijkste oorzaak van dat de soortenrijkdom van de verlandingsvegetatie tussen 1950 en 1990 sterk is afgenomen (Barendregt et al. 1990; Van den Berg & De Smidt 1985; Van Raam 1979).

Doordat veel waterplanten (b.v. Krabbescheer) ten gevolge van het vervuilde water en de drukke pleziervaart geen kans meer krijgen zich goed te ontwikkelen, ontbreken vooral de eerste successiestadia van de verlanding. In de aanwezige verlandingsvegetatie is de soortenrijkdom sterk teruggelopen.

4.3 Berkenbroekbos in hoogveengebieden en langs vennen

Ontstaan

Hoogvenen en voedselarme vennen zijn meestal ontstaan in geïsoleerde laagten waarin water stagneerde. Het gaat hierbij om uitblazingsbekkens, doodijsgaten (pingo's) of afgesnoerde dalen in relatief hooggelegen terrein. De stagnerende omstandigheden kunnen samenhangen met permafrost (zoals dat in ons land aan het einde van de laatste ijstijd het geval was) of met het voorkomen van lemige afzettingen (zoals keileem, potklei of löss) in de ondergrond. Er ontstonden met water gevulde laagten die voornamelijk door lokale kwel werden gevoed. Hierin werden relatief rijke organogene meerbodems afgezet ("gyttja"), waardoor de doorlatendheid van de bodem verminderde.
Onder voedselarme omstandigheden vermindert de afvoer van water uit depressies door humusaccumulatie in de ondergrond (gliedevorming). De zo ontstane slecht doorlatende humuslaag wordt 'waterhardlaag' genoemd (Baaijens & Grootjans 1983). Plaatselijk draagt de vorming van ijzeroer ook bij aan waterstagnatie.
In laagten die met relatief voedselrijk water gevuld zijn kan een eutrofe of mesotrofe moerasvegetatie ontstaan met een hoge biomassaproduktie. Er ontstaat dan in relatief korte tijd een dikke veenlaag. De laagte kan dichtgroeien tot aan het lokale grondwaterniveau. Hierbij neemt de regenwaterinvloed toe, doordat de vegetatie het contact verliest met het grondwater. Geleidelijk gaan veenmossen domineren. Uiteindelijk kan de veenmassa boven het oorspronkelijk reliëf uitgroeien. Er ontstaat een hoogveenkoepel of -lens, die geheel gevoed wordt door regenwater. Dit leidt uiteindelijk tot een zeer zuur, zichzelf regulerend hoogveensysteem met een lage vegetatie van voornamelijk (veen)mossen en dwergstruiken. Deze hoogvenen behoren tot de groep van de lenshoogvenen ('raised bogs'). In de Nederlandse literatuur worden deze ook wel aangeduid als komhoogveen of vlakhoogveen (Streefkerk & Casparie 1987). De lenshoogvenen zijn in hun natuurlijke staat boomloos; hoogstens aan de randen is enige berkopslag. Dit in tegenstelling tot de in Noordoost-Polen en Middeneuropees Rusland voorkomende boshoogvenen ('wooded raised bogs'), waarop van nature berkenbossen of boomgroepen met berk voorkomen (Streefkerk & Casparie 1987; Jansen 1975).
In ondiepe laagten die gevoed worden door relatief voedselrijk water, kan de omzetting van organische stof ongeveer gelijke tred houden met de biomassaproduktie. In deze situatie kunnen dunne venen ontstaan, die in drogere perioden slinken of zelfs geheel verdwijnen en tijdens perioden met opeenvolgende natte jaren weer aangroeien; ze worden efemere venen genoemd (Moore & Bellamy 1974).

Tijdens langdurige perioden met hoge neerslagoverschotten kunnen zich ook zonder invloed van slecht doorlatende lagen in de ondergrond hoogvenen ontwikkelen (Streefkerk & Casparie 1987). Deze vorm van hoogveenontwikkeling wordt op kleine schaal aangetroffen op voedselarm substraat. Stagnatie van water, leidend tot hoogveenontwikkeling kan ook veroorzaakt worden door tectonische breuken (bijvoorbeeld 'wijstverschijnselen' langs de Peelbreuk; STIBOKA).
In vennen, petgaten of veenputten vindt nog steeds hoogveenvorming plaats. De uitgebreide Nederlandse hoogveencomplexen werden echter gevormd onder koelere en nattere klimaatomstandigheden. Er ontstond een hoogveenlandschap met horsten (bulten), slenken, meerstallen (hoogveenmeertjes) en veenstroompjes. In ons land komen thans uitsluitend nog resten van hoogveensystemen voor waarin door verdroging en verrijking (via de atmosfeer en grondwater) de hoogveenvorming is verstoord en waardoor bepaalde vormen van broekbos zijn ontstaan.

Hoogveenvorming vond in Nederland plaats vanaf ca. 5000 v. Chr. Goed ontwikkelde hoogvenen zijn vanaf 3000 v. Chr. aanwezig. Maar liefst ca. 1.000.000 ha van Nederland is met hoogveen bedekt geweest. In Noord- en West-Nederland was het landoppervlak grotendeels onder een hoogveendek verdwenen (fig. 4.4). Ruim driekwart van dit veendek is weer verdwenen doordat het door de zee werd weggeslagen, met een kleilaag werd afgedekt, of tot onder het grondwaterniveau wegzakte. Dit laatste betreft de tegenwoordige laagveengebieden van West- en Noord-Nederland (zie 4.1). In de zeventiende eeuw was er nog ca. 200.000 ha hoogveen over. De dikste hoogveenpakketten bevonden zich in Noordoost-Nederland: in het Bargerveen was de veenlaag plaatselijk 7 m dik. De meeste hoogveenpakketten waren echter tussen 1 en 3 m dik.

Boekweitbrandcultuur

Alle hoogvenen in ons land zijn echter op de een of andere wijze door de mens beïnvloed. Een groot deel is in gebruik geweest voor de boekweitbrandcultuur, een primitieve vorm van landbouw, die tot het begin van de vorige eeuw op grote schaal werd beoefend. Het ging hierbij om een 'shifting cultivation' systeem waarbij diverse jaren achtereen Boekweit (*Fagopyrum esculentum*) werd verbouwd. Na ongeveer acht jaar was de grond uitgeput en werd een ander stuk van het hoogveen in gebruik genomen. Na ca. vijfentwintig jaar kon op een verlaten plek opnieuw Boekweit verbouwd worden. Alvorens Boekweit te zaaien werd het veen oppervlakkig ontwaterd door middel van greppels. Verder werd er geplagd en gehakt en werden de zoden gedeeltelijk verbrand; de halfverbrande resten dienden als bemesting. Na de boekweitcultuur werd de grond vaak met schapen beweid (Jansen 1975).
De boekweitcultuur heeft zijn sporen nagelaten in b.v. het Fochteloërveen (Friesland/Drenthe), de Witten (Drenthe), het Bargerveen (Drenthe) en de Engbertsdijksvenen (Overijssel). In de meeste hoogveengebieden is echter niets meer van de boekweitcultuur terug te vinden, omdat het veen vrijwel geheel is afgegraven. Behalve voor de boekweitcultuur zijn

enkele hoogveenterreinen ook als gras- en bouwland in gebruik geweest, vooral in de omgeving van veenstroompjes. Sporen hiervan zijn nog te vinden in het Bargerveen.

Vervening

Veel hoogvenen zijn in de periode 1850-1950 op grote schaal afgegraven door ontveningsmaatschappijen, zowel voor de winning van brandstofturven als voor het vergroten van het landbouwareaal. Hiertoe werd het veen eerst diep ontwaterd (waterstandsverlaging van enkele meters) en vervolgens machinaal afgegraven en als turf afgevoerd. Het grootste deel van het Nederlandse hoogveen is op deze wijze omgevormd tot landbouwgrond.
Andere hoogvenen zijn kleinschalig vergraven door de plaatselijke bevolking. Deze manier van veenontginning dateert al uit de middeleeuwen (toen vooral aan de randen van de veengebieden), maar de meeste kleinschalige verveningen dateren toch uit de laatste 200 jaar. In kleinschalig vergraven gebieden vinden we petgaten: kleine, tot enkele meters diepe, meestal door boeren gegraven veenputten. De grootte van een petgat werd doorgaans bepaald door de hoeveelheid turf die door een familie op één dag kon worden gestoken (eendagsputten); de volgende dag stond de veenput namelijk onder water. De latere boerenverveningen zijn meestal minder kleinschalig omdat er meer ontwaterd werd. Soms is er in boerenverveningsgebieden een combinatie aanwezig van ondiepe veenafgraving (verwijderen van de bovenlaag over vrijwel het gehele oppervlak) met daarin gelegen dieper uitgegraven petgaten. Soms zijn smalle stroken veen blijven staan (veendijkjes), die dienden als paden om tot in het hart van het veengebied turf te kunnen winnen. Mooie voorbeelden van dergelijke veendijkjes komen voor in het Vragenderveen en in het Wooldse Veen. Boerenverveningen zijn tot het midden van deze eeuw doorgegaan; ze worden momenteel uitsluitend nog voor demonstratiedoeleinden op kleine schaal uitgevoerd, bijvoorbeeld in het Elzenerveen (Overijssel, Staatsbosbeheer). Voorbeelden van veencomplexen met kleinschalige verveningsgebieden zijn te vinden in het Bunnerveen (Drenthe), de Norger Petgaten in het Fochteloërveen (Friesland/Drenthe), kleine delen van de Engbertsdijksvenen, het Wierdense Veld, het Witte Veen, het Aamsveen, een deel van het Haaksbergerveen, het Elzenerveen (Overijssel), het Vragenderveen, het Meddose Veen, het Korenburgerveen, het Wooldse Veen (Gelderland), het Mariaveen in de Mariapeel (Limburg), delen van de Deurnse Peel (Noord-Brabant) en het Limburgse deel van de Groote Peel. Door hun oligotrofie en hun kleinschalige karakter zijn dit ecologisch interessante gebieden.

Huidige situatie hoogvenen

In Nederland is nog ca. 11.000 ha hoogveenrestant aanwezig. Zes grote hoogveencomplexen zijn in ons land overgebleven. In het noorden zijn dit: het Bargerveen (Drenthe, ca. 2000 ha; oorspronkelijk was het hoogveengebied in het grensgebied tussen Noord-Nederland en Duitsland ca. 160.000 ha), het Fochteloërveen (Friesland/Drenthe, ca. 1500 ha) en de

Engbertsdijksvenen (Overijssel, ca. 950 ha). Van het ca. 30.000 ha grote hoogveengebied van de Peel is nog slechts ca. 4000 ha als (grotendeels afgegraven) veengebied aanwezig: de Mariapeel (Limburg, ca. 1100 ha), de Deurnse Peel (Noord-Brabant, ca. 1100 ha), de Groote Peel (Noord-Brabant/Limburg, ca. 1000 ha) en een aantal kleinere hoogveenrestanten (fig. 4.11).

Nergens in Nederland is nog een voorbeeld van een zelf regulerend hoogveen aanwezig (Streefkerk & Casparie 1987). De nog in Nederland aanwezige hoogveenresten worden ingedeeld naar aard en mate van verstoring. Onderscheiden worden: afgetakeld hoogveen (= vergraven en ontwaterd) en rustend hoogveen (= onvergraven en oppervlakkig ontwaterd). Het grootste deel van het Nederlandse hoogveen is afgetakeld hoogveen. Rustend hoogveen komt nog voor in het centrale deel van het Fochteloërveen, het Bargerveen (Meerstalblok), de Witten, het Witte Veen en een klein deel van de Engbertsdijksvenen. In totaal is er minder dan 1000 ha rustend hoogveen in Nederland over.
In een aantal Nederlandse hoogveengebieden is veen afgegraven tot op de minerale ondergrond. Hier is dus feitelijk geen sprake meer van veengrond maar van een zandgrond met plaatselijk veenrelicten. Op deze plaatsen wordt vaak Adelaarsvaren (*Pteridium aquilinum*) aangetroffen.
Door de diepe ontwatering die meestal aan de vervening voorafging, ontstond een zeer brandbare, uitgedroogde laag. Dit heeft regelmatig geleid tot grote veenbranden. Enkele recente voorbeelden hiervan zijn de veenbrand in het Fochteloërveen in 1983, de veenbranden van 1960 en 1975 in de Engbertsdijksvenen en van 1965 en 1991 in de Groote Peel.

Behalve de exploitatie, zijn er ook andere oorzaken waardoor hoogveengebieden zijn afgetakeld, zoals de ontwatering van omringende landbouwgronden, het inwaaien van meststoffen, en de aanvoer van vervuild water van buiten het gebied via tijdens de vervening gegraven sloten en kanalen. Het karakteristieke hoogveenmilieu, dat wordt gekenmerkt door de aanwezigheid van zuur, voedselarm, door regenwater gevoed water (ombotroof), wordt hierdoor aangetast.

Het grootste deel van de Nederlandse hoogveenrestanten is thans natuurreservaat. Op veel plaatsen wordt gestreefd naar herstel van het hoogveenmilieu: een nat gebied met een eigen waterhuishouding waarin weer veenmosgroei kan plaatsvinden. In de meeste gevallen is het afdammen van ontwateringsgeulen hiertoe niet afdoende, omdat toch nog te veel wegzijging van water naar de omgeving optreedt. Om dit te compenseren wordt in de zomer wel gebiedsvreemd water ingelaten; de voor hoogvenen karakteristieke waterhuishouding kan hierdoor echter ernstig verstoord worden. Een voorbeeld is de inlaat van sterk vervuild water uit de Helenavaart, die in verbinding staat met de Maas, in de Mariapeel. Tot 1972 was er sprake van een open verbinding tussen de Mariapeel en de Helenavaart; sindsdien wordt uitsluitend in droge perioden water ingelaten.

1. Bunnerveen
2. Fochteloërveen
3. Meerstalblok, Bargerveen
4. Dalerveen
5. De Witten
6. Engbertdijksvenen
7. Wierdense Veld
8. Bergvennen
9. Aamsveen
10. Witte Veen
11. Haaksbergerveen
12. Zwillbrock
13. Korenburgerveen, Vragenderveen, Meddose Veen
14. 't Woold
15. Hatertse Vennen
16. Deurnse Peel
17. Mariapeel
18. Groote Peel

Figuur 4.11. De belangrijkste hoogveenbroekbossen in Nederland

In het agrarisch cultuurlandschap is de aanwezigheid van een bufferzone rondom een hoogveengebied een essentiële voorwaarde voor de instandhouding van het karakteristieke hoogveenmilieu. Vrijwel nergens in Nederland wordt aan deze voorwaarde voldaan. Om water vast te kunnen houden wordt in randzones van hoogvenen wel plastic folie ingraven of worden slecht doorlatende veenwallen opgeworpen. Het ingraven van folie is toegepast in het Bargerveen, de Engbertsdijksvenen, het Wierdense Veld en het Wooldse Veen. Het opwerpen van wallen wordt o.a. toegepast in het Fochteloërveen, de Engbertsdijksvenen, Haaksbergerveen en het Aamsveen. Tegenwoordig vindt er als gevolg van dergelijke beheersmaatregelen op een aantal locaties weer veenmosgroei plaats.

Berkenbroekbossen

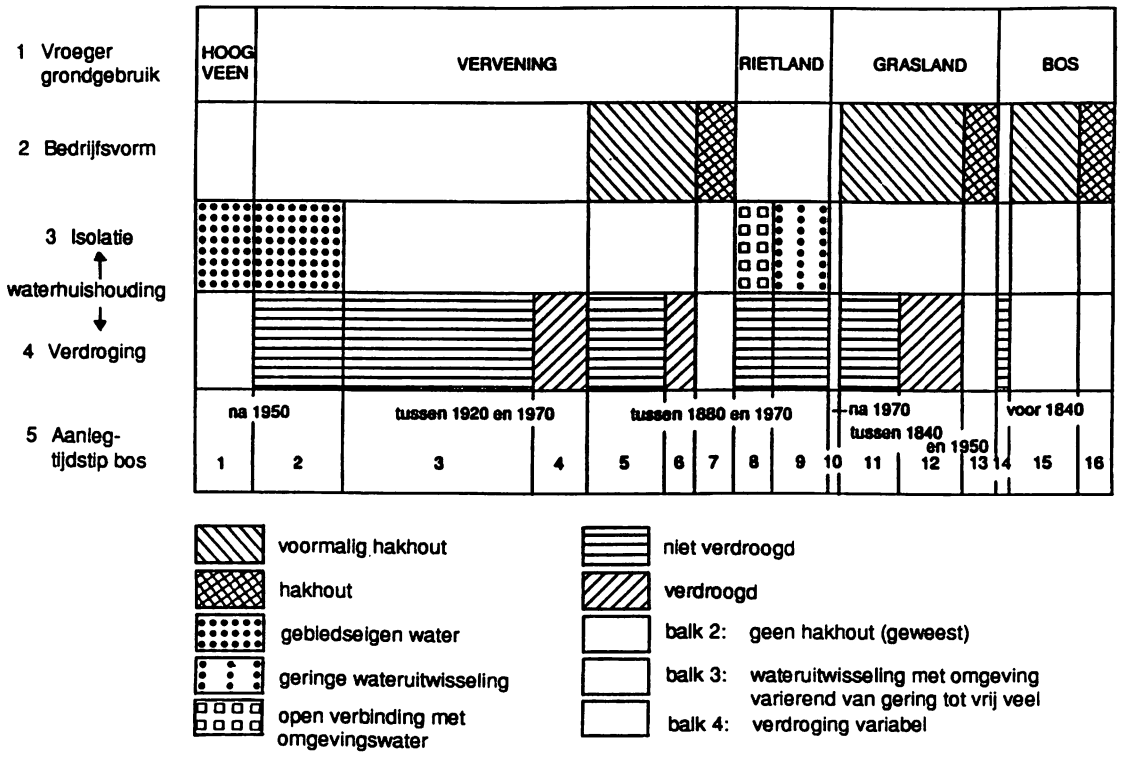
Op het niet door de mens beïnvloede hoogveen was slechts aan de rand enige berkenopslag aanwezig. De Zachte berk (*Betula pubescens*) krijgt in levend hoogveen nauwelijks een kans door de extreme milieuomstandigheden (zuur, voedselarm en een permanent hoge waterstand). Vanaf het moment dat de hoogvenen werden ontwaterd is relatief veel berkenbroekbos ontstaan. Wanneer zich eenmaal een berkenbos heeft ontwikkeld, kan dit zich meestal handhaven wanneer de oorspronkelijke hydrologische omstandigheden terugkeren. Voorbeelden van dergelijke natte berkenbosjes komen voor in het Vragenderveen en in het Wooldse Veen. De berken worden slechts enkele meters hoog. Wanneer de waterstand echter wordt opgezet tot boven het maaiveld sterven de berken massaal af. Dit verschijnsel is te zien in het Grootvenbos (deel van de Deurnse Peel), het Bargerveen en het Haaksbergerveen.
De meeste berkenbossen op veen zijn na 1950 opgeslagen. Voor die tijd waren de meeste gebieden nog in vervening en werd berkenopslag bestreden. Een uitzondering hierop vormt het in het Haaksbergerveen gelegen Stobbeveen, waar een berkenbroekbos voorkomt dat ontstaan is in de jaren dertig.

Berkenbos langs venranden

Rond voedselarme vennen kan een smalle strook veen voorkomen. Door hun geringe omvang hebben deze veentjes een ander karakter dan de lenshoogvenen. Ze liggen meer geïsoleerd en zijn minder homogeen door hun voorkomen op een milieugradiënt, verlopend van het centrum van het ven (relatief nat) naar de rand (relatief droog). Ook het venmilieu is oorspronkelijk zeer voedselarm en zuur. De meeste vennen zijn echter enigszins geëutrofieerd.
De rondom vennen gelegen veenstroken zijn van nature deels met berkenbroekbos begroeid. De meeste terreinbeheerders tolereren hier echter geen berkenbos omdat schaduw leidt tot een afname van de soortenrijkdom van de moerasvegetatie aan de rand van het ven. Bovendien veroorzaakt het bos een niet wenselijke mineralogische verrijking van het venmilieu door bladval.

4.4 Indeling van broekbossen naar geschiedenis en beheer

Een overzicht van de historie en het beheer van de Nederlandse broekbossen wordt gegeven in tabel 4.2. De gegevens zijn gebaseerd op 190 geselecteerde boslocaties verspreid over het land. In deze tabel wordt onderscheid gemaakt tussen broekbossen op hoogveen, laagveen en in beekdalen. Uitgaande van de gegeven kenmerken zijn de huidige in Nederland aanwezige broekbossen in 16 groepen verdeeld. De periode waarin het broekbos is ontstaan, de aard van het grondgebruik hieraan voorafgaand, de aan- of afwezigheid van sporen van een hakhoutcultuur, en factoren die betrekking hebben op de waterhuishouding vormen de basis voor deze indeling. De indeling wordt schematisch weergegeven in figuur 4.12. De onderscheiden groepen (met nummers aangegeven in fig. 4.12) worden hier kort behandeld. Van elke groep wordt een korte beschrijving gegeven, met een aantal locaties in Nederland als voorbeeld.



Figuur 4.12. Indeling van de Nederlandse broekbossen naar geschiedenis en beheer; de breedte van de blokken geeft aan welk aandeel van de onderzochte opnamepunten het aangegeven kenmerk vertoont. De cijfers 1 t/m 16 in de onderste balk staan voor de onderscheiden groepen.

Tabel 4.2. Ontstaanswijze en voormalig beheer van de huidige broekbossen; alle cijfers zijn percentages. De cijfers in de eerste kolom hebben betrekking op alle 190 in 1990 onderzochte broekboslocaties (Tot). Die in de tweede, derde en vierde kolom betreffen respectievelijk opnamen in hoogveen (H), laagveen (L) en in beekdalen (B).

		Tot	H	L	B
Voormalig grondgebruik:	bos van vóór 1840	12	-	-	30
	hoogveen/natte heide	7	32	-	1
	(blauw)grasland	18	-	-	52
	veenafgraving (hoog- of laagveen)	52	68	79	17
	rietlanden (onvergraven)	11	-	21	-
Aanlegtijdstip eerste generatie bos:	vóór 1840	13	-	1	32
	tussen 1840 en 1880	5	-	3	12
	tussen 1880 en 1920	8	-	3	20
	tussen 1920 en 1950	35	15	40	28
	tussen 1950 en 1970	32	61	48	5
	na 1970	7	24	5	3
Aanlegtijdstip huidige generatie bos:	vóór 1920	3	-	1	5
	tussen 1920 en 1950	23	12	26	13
	tussen 1950 en 1970	58	61	65	57
	na 1970	16	27	8	25
Bodembewerking:	geen	38	32	9	67
	diep gespit	4	-	12	-
	aanleg rabatten	6	-	-	16
	veen afgegraven	52	68	79	17
Waterstandsverandering:					
	daling waterpeil met meer dan 50 cm	6	3	3	13
	daling waterpeil met minder dan 50 cm	36	9	36	48
	geen verandering	41	40	47	26
	waterpeil na aanvankelijke daling weer omhooggebracht	17	48	14	13
Waterverontreiniging:	geen of weinig	45	91	24	53
	vrij veel organisch	45	9	59	42
	zeer veel organisch	7	-	9	5
	veel organisch en chemisch	3	-	8	-
Wateruitwisseling met omgeving:	geen	15	76	-	-
	incidenteel/weinig	29	15	32	30
	regelmatig/vrij veel	42	9	45	65
	open verbinding	14	-	23	5
Bosaantasting:	brand	4	15	-	2
	insektenplaag	6	-	20	-
	storm	2	-	-	3
	droogte	2	-	-	7
	geen ernstige aantastingen gemeld	86	85	80	88
Bedrijfsvorm:	aangeplant opgaand bos	1	-	-	3
	spontaan opgeslagen opgaand bos	57	94	74	12
	voormalig hakhout	31	6	23	57
	hakhout	11	-	3	28
Gebruik van hout: (in verleden en/of nu)	gebruik elzenhout	39	-	27	75
	gebruik elzenhout en berkenhout	2	-	-	5
	gebruik berkenhout	4	6	-	7
	geen houtgebruik	55	94	73	13

1. Berkenbroekbos op onvergraven hoogveen; spontaan opgeslagen, doorgaans 20-40 jaar oud berkenbroekbos op onvergraven en onbewerkte bodem.

Vóór de opslag van bos was hier sprake van boomloze hoogvenen of venranden. Plaatselijk wordt bosopslag verwijderd om het open karakter van het hoogveen te behouden en om voldoende lichtinval in vennen of petgaten te behouden opdat een soortenrijke begroeiing in stand blijft. Het terrein heeft gebiedseigen water; zowel kwel als waterverontreiniging zijn afwezig. In de meeste gevallen is er geen sprake van verdroging, in enkele gevallen is de waterstand na aanvankelijke verlaging weer omhooggebracht en soms is er nog altijd sprake van een te lage waterstand.

Voorbeelden: Bergvennen, Haaksbergerveen (Ov.), Hatertse Vennen, Vragenderveen, Wooldse Veen (Gld.).

2. Berkenbroekbos op nat, vergraven hoogveen; door spontane berkenopslag na 1950 ontstaan broekbos op vergraven veengrond (kleine veenputten of grotere afgravingen).

Plaatselijk wordt opslag verwijderd om het open karakter van het hoogveen te behouden. Het terrein heeft gebiedseigen water; zowel kwel als waterverontreiniging zijn afwezig. In de meeste gevallen is de waterstand na aanvankelijke verlaging weer omhooggebracht. Een aantal gebieden is altijd nat gebleven. Er is in de huidige situatie een redelijk hoog waterpeil.

Voorbeelden: Vragenderveen, Wooldse Veen (Gld.), Haaksbergerveen, Witte Veen, Wierdense Veld, Engbertsdijksvenen (Ov.), Meerstalblok (Dr.), Fochteloërveen (Fr./Dr.), Groote Peel (Li.), Grootvenbos (Deurnse Peel) (N.B.).

3. Elzen- en berkenbroekbos op nat, vergraven laagveen; door opslag tussen 1920 en 1970 ontstaan broekbos op vergraven veengrond.

Er is geen actief bosbeheer. Er is vrij veel wateruitwisseling tussen het bosgebied en de omgeving en veelal is er sprake van waterverontreiniging. In enkele gevallen is er een vrij grote kweldruk, wat voor deze locaties een goede waterkwaliteit oplevert (b.v. Westbroekse Zodde en deel Ankeveense Plassen). Er heeft geen verdroging plaatsgevonden, hoewel er in een aantal gevallen tijdelijk een waterstandsverlaging is opgetreden. In enkele andere gevallen is de waterstand verlaagd, maar is het bosterrein toch niet verdroogd, doordat de drijvende veenkragge met de peilverlaging mee omlaag is gegaan (b.v. Lindevallei).

Voorbeelden: Oude Venen (Eernewoude), Lindevallei, Rottige Meenthe (Fr.), Friesche Veen (Dr.), Weerribben, Wieden (Ov.), Nieuwkoopse Plassen (Z.H.), Westbroekse Zodde, Loosdrechtse Plassen, Botshol (Ut.), Suikerpot, Ankeveense Plassen, Ilperveld (N.H.).

4. Elzen- en berkenbroekbos op verdroogde, vergraven veengrond; door opslag tussen 1920 en 1970 ontstaan broekbos op vergraven veengrond.

Er is geen actief bosbeheer. Meestal is er weinig wateruitwisseling tussen het bosgebied en de omgeving, zodat er geen sprake is van waterverontreiniging. Er is weinig of geen kwel. De veenbodems zijn licht tot zwaar verdroogd (waterstandsverlaging variërend van enkele decimeters tot meer dan een meter).

Voorbeelden: Wieden, Molenven (Ov.), Molenpolder (Ut.), Akenveen (Dr.), Wooldse Veen, Meddose Veen (Gld.), Mariapeel (Li.).

5. Doorgeschoten elzen- of berkenhakhout op natte, vergraven veengrond; door opslag in de eerste helft van deze eeuw ontstaan broekbos op vergraven veengrond.

Het bos is in het verleden één of enkele malen als hakhout afgezet; voor het laatst vlak na de Tweede Wereldoorlog. Tegenwoordig vindt er geen actief bosbeheer meer plaats. De wateruitwisseling tussen het bosgebied en zijn omgeving varieert, en hiermee verband houdend varieert ook de waterkwaliteit van schoon water tot water met vrij veel orga-

nische verontreiniging. In enkele gevallen is er een vrij grote kweldruk aanwezig (Castenrayse Vennen en Westbroekse Zodde). Er is geen sprake van verdroging. Soms is er tijdelijk een waterstandsverlaging geweest, maar is het waterpeil nu weer omhooggebracht. In enkele andere gevallen is de waterstand verlaagd, maar is het bosterrein toch niet verdroogd, doordat de drijvende veenkragge met de peilverlaging mee omlaag is gegaan (Lindevallei).

Voorbeelden: Oude Venen, Lindevallei (Fr.), Wieden (Ov.), Westbroekse Zodde (Ut.), Ankeveen (N.H.), Moerkuilen (N.B.), Castenrayse Vennen (Li.).

6. Doorgeschoten elzenhakhout op verdroogde, vergraven veengrond; door spontane opslag aan het eind van de negentiende eeuw of in de eerste helft van de deze eeuw ontstaan elzenbroekbos op vergraven veengrond.

Het bos is één of enkele malen als hakhout afgezet (tijdens of vlak na de Tweede Wereldoorlog voor het laatst). Tegenwoordig vindt er geen actief bosbeheer meer plaats. Er is vrij veel wateruitwisseling tussen het bosgebied en de omgeving. De waterkwaliteit varieert van schoon tot vrij sterk organisch verontreinigd, afhankelijk van de mate van waterverontreiniging in de omgeving. De waterstandsdalingen variëren van enkele decimeters tot meer dan een meter.

Voorbeelden: Lhee (Dr.), Wieden (Ov.), Gagelpolder (Ut.), 't Sang (N.B.).

7. Elzen- of (soms) berkenhakhout op vergraven veengrond; door spontane opslag in de eerste helft van deze eeuw ontstaan broekbos op vergraven veengrond.

Het bos is één of enkele malen als hakhout afgezet. Dit hakhoutbeheer wordt nog steeds voortgezet. De wateruitwisseling tussen het bosgebied en de omgeving varieert van incidenteel tot vrij intensief. Hiermee verband houdend is de waterkwaliteit wisselend (varieert van schoon water tot water met vrij veel organische verontreiniging). In enkele gevallen is er, ondanks een sterke afname in het verleden, nog altijd een vrij grote kweldruk aanwezig (Castenrayse Vennen en 't Sang). De meeste locaties zijn niet verdroogd. In een aantal gevallen is er tijdelijk een waterstandsverlaging geweest, maar is het waterpeil nu weer omhooggebracht.

Voorbeelden: Reutumer Veen (Ov.), Korenburgerveen (Gld.), De Vilt, 't Sang (N.B.), Castenrayse Vennen (Li.).

8. Elzen- of berkenbroekbos op oeverlanden; in de periode 1930-1960 spontaan opgeslagen broekbos op onvergraven en onbewerkte bodem.

De bosvoorgeschiedenis is rietland, of soms grasland. Er is geen sprake geweest van actief bosbeheer. Het water in het bosgebied staat in open verbinding met het oppervlaktewater in de omgeving. Enerzijds is hierdoor nooit sprake van verdroging van het bos, anderzijds veroorzaakt dit altijd enige mate van waterverontreiniging. In een aantal gevallen is zelfs sprake van sterk, zowel chemisch als organisch verontreinigd water. Aanvoer van schoon kwelwater ontbreekt.

Voorbeelden: Driehuizen, Buitenliede, Oosteinderpoel (N.H.), Leekstermeer (Dr.), Zuidlaardermeer (Gr.).

9. Elzen- of berkenbroekbos van verlande meren; tussen 1880 en 1970 spontaan opgeslagen broekbos op onvergraven bodem.

Tot het moment van bosopslag is de grond in gebruik geweest als rietland. De bodem is in 1883/84 diepgespit (Naardermeer) of nooit bewerkt. Er is geen actief bosbeheer. Wateruitwisseling tussen het bosgebied en de omgeving komt niet of slechts incidenteel voor. Zowel kwel als waterverontreiniging zijn dan ook niet of nauwelijks aanwezig. Er is geen sprake van verdroging.

Voorbeelden: Naardermeer (N.H.), Quakjeswater (Z.H.).

10. Aangeplant, jong elzenbroekbos op voormalig grasland; minder dan 20 jaar oud elzenbroekbos op onvergraven bodem.

Voordat er bos werd aangeplant was de grond in gebruik als weiland. De bodem is oppervlakkig of niet bewerkt. In de toekomst zal dit bos worden afgezet en als hakhout worden beheerd (zie 13). De bosjes zijn verdroogd door ontwatering ten behoeve van de omliggende landbouwgronden. Door deze ontwatering is ook de kweldruk sterk verminderd. De wateruitwisseling tussen het bosgebied en zijn omgeving is vrij intensief, zodat de watervervuiling nauw samenhangt met die van het aangrenzende landbouwgebied.

Voorbeelden: Mortelen (N.B.), Beilen (Dr.).

11. Doorgeschoten elzenhakhout in nat broekbos op voormalig grasland; door spontane opslag, soms aangevuld met enige kleinschalige aanplant, tussen 1880 en 1950 ontstaan elzenbroekbos op voormalig (blauw)grasland.

De bodem is oppervlakkig of helemaal niet bewerkt. Soms zijn rabatten aangelegd. Het bos is één of enkele malen als hakhout afgezet (in de periode 1945-1965 voor het laatst). Tegenwoordig vindt er geen actief bosbeheer meer plaats. Er is vrij veel wateruitwisseling tussen het bosgebied en zijn omgeving. De waterkwaliteit is vrijwel steeds goed. Dit heeft te maken met de aanvoer van vrij veel of zelfs zeer veel schoon kwelwater.

Voorbeelden: Onland (Springendaal) (Ov.), Beekvliet, Bekendelle, Vragenderveen (Gld.), Swalmen (Li.).

12. Verdroogd, doorgeschoten elzenhakhout op voormalig grasland; door spontane opslag, soms aangevuld met kleinschalige aanplant, tussen 1840 en 1950 ontstaan broekbos op voormalig (blauw)grasland.

De bodem is oppervlakkig of helemaal niet bewerkt. Het bos is één of meer malen als hakhout afgezet (in de periode 1930-1965 voor het laatst). Tegenwoordig vindt er geen actief bosbeheer meer plaats. Er is weinig tot vrij veel schone kwel. Het water in het bosgebied is echter vrij sterk tot zeer sterk organisch verontreinigd. Dit wordt veroorzaakt doordat er regelmatige wateruitwisseling tussen het bosgebied en zijn omgeving plaatsvindt. In de omgeving wordt intensief landbouw bedreven. De waterstandsverlaging varieert van enkele decimeters tot meer dan een meter en is het gevolg van ingrepen in het landschap ten behoeve van de landbouw.

Voorbeelden: Kloppersblok, Agelerbroek, Lemseler Maten (Ov.), het Soerendonks Goor, Abcoven (N.B.), Gunhof (Li.).

13. Elzenhakhout op voormalig grasland; door spontane opslag, soms aangevuld met kleinschalige aanplant, tussen 1840 en 1950 ontstaan broekbos op voormalig (blauw) grasland.

De bodem is oppervlakkig of helemaal niet bewerkt. Het bos wordt als hakhout afgezet. De omlooptijd varieert van 10 tot 20 jaar. Het bos is na 1970 voor het laatst afgezet. Er is of, bij zeer sterk verdroogde situaties, was vrij veel schone kwel. De waterkwaliteit varieert van goed tot matig (geen tot vrij veel organische verontreiniging). Het waterpeil is al dan niet verlaagd (verlaging tot meer dan een meter). Er is een vrij sterke uitwisseling van in het bosgebied aanwezig water met water uit de omgeving.

Voorbeelden: Renswoude (Ut.), Moerkuilen, Strabrecht (N.B.), Houterven, Linkstraat (Li.).

14. Oud, opgaand elzenbroekbos van voor 1840; geen houtkap; door opslag ontstaan, zeer oud (ver voor 1840 ontstaan) opgaand elzenbronbos.

Actief bosbeheer is afwezig. Er heeft geen enkele bodembewerking plaatsgevonden. Er is heel veel schone kwel, waardoor de waterkwaliteit zeer goed is. Er is geen sprake van verdroging.

Voorbeelden: Staverden, Duivelsberg (Gld.), Sint Jansberg (Li.).

15. Doorgeschoten elzenhakhout in broekbos van voor 1840; door opslag ontstaan, oud (voor 1840 ontstaan) broekbos.

Er heeft in de meeste gevallen geen bodembewerking plaatsgevonden. In enkele gevallen zijn rabatten aangelegd. Het bos is in het verleden verscheidene malen als hakhout afgezet (in de periode 1945-1965 voor het laatst). Tegenwoordig vindt er geen actief bosbeheer meer plaats. In de meeste gevallen is er sprake van licht tot vrij sterk verdroogde bossen (waterstandsdalingen van 10 tot 50 cm), met vrij veel schoon kwelwater. Door de regelmatige wateruitwisseling tussen het bosgebied en zijn omgeving (vaak landbouwgronden) is het water in het bosgebied soms toch verontreinigd.

Voorbeelden: het Waal (Dr.), Hazelbekke, Dinkel (Hassinkhof.) (Ov.), Leusveld (Gld.), het Broek (Sterksel), 't Sang (N.B.), Holtmühle (Li.).

16. Elzenhakhout in oud broekbos van voor 1840; door opslag ontstaan, zeer oud broekbos (al bos voor 1840).

Er heeft in de meeste gevallen geen bodembewerking plaatsgevonden. Soms zijn rabatten aangelegd. Het bos is in het verleden verscheidene malen als hakhout afgezet. Dit hakhoutbeheer wordt nog altijd voortgezet. Het bos is na 1970 voor het laatst afgezet. De omlooptijd varieert van 10 tot 20 jaar. Er is een vrij grote tot zeer grote aanvoer van schoon kwelwater aanwezig. Afhankelijk van de kweldruk en de mate van ontwatering van omliggende landbouwgronden is er sprake van geen, lichte of vrij sterke verdroging (waterstandsdalingen van 0 tot 50 cm). Doordat er een regelmatige wateruitwisseling tussen de bosgebieden en de omliggende landbouwgronden plaatsvindt is het water in een aantal bosgebieden verontreinigd met meststoffen.

Voorbeelden: Lage Kavik (Ov.), Renswoude, Den Treek (Ut.).

5 ONAFHANKELIJKE ECOSYSTEEMFACTOREN

5.1 Klimaat

Klimatologisch ligt Nederland in de gematigde zone en ondervindt zowel atlantische als continentale invloeden (Van der Ham 1980). De atlantische invloed voert de boventoon als gevolg van de overheersende westelijke en zuidwestelijke luchtstromingen. Dit leidt tot relatief geringe fluctuaties in de gemiddelde temperatuursgang en tot veel wind. De gemiddelde neerslag bedraagt 650-900 mm per jaar (Buishand & Velds 1980). Augustus is in grote delen van ons land de natste maand. De temperatuur kent een duidelijke seizoensverdeling, met zomergemiddelden (van de dag- en nachttemperatuur) tussen 6 en 11 °C (KNMI, De Bilt). De gemiddelde openwaterverdamping per jaar varieert in samenhang met o.a. het temperatuurverloop van 350 tot 550 mm. Het meer continentale karakter van het klimaat in het oosten van ons land uit zich door de iets grotere verschillen tussen de jaarlijkse maximum- en minimumtemperaturen. De seizoenmatige veranderingen in temperatuur, neerslag en verdamping, die per regio verschillen, zijn van invloed op de vegetatiesamenstelling (Westhoff et al. 1970). Hierbij zijn vooral de extreme waarden van invloed, die echter niet uit de gemiddelde cijfers zijn af te leiden.
In elk seizoen kunnen in Nederland extreem natte, droge, koude of warme perioden optreden (De Waal 1987). Zo kunnen bijvoorbeeld in enkele opeenvolgende jaren langdurige droogteperioden voorkomen gedurende het groeiseizoen. Om beter vat te krijgen op deze fluctuaties wordt wel met overschrijdings- of onderschrijdingskansen gewerkt. Veel gebruikt worden de zogenaamde 10%-perioden (jaren of groeiseizoenen; De Waal 1987).
Er treden naast seizoenmatige ook regionale en zelfs plaatselijke klimaatverschillen op (Buishand & Velds 1980). Voor het zuidoosten is juli meestal de natste maand; voor de kust is dit oktober (Westhoff et al. 1970). Ook voor de gemiddelde temperatuur zijn er binnen Nederland geleidelijk verlopende verschillen, met een relatief hoge temperatuur in het zuidoosten en met lagere jaargemiddelden in het noordwesten. Tijdens het groeiseizoen zijn deze verschillen groter dan in de winterperiode. Het gemiddeld aantal vorstdagen langs de kust is kleiner dan in het noordoosten. De openwaterverdamping is het grootst langs de kust onder invloed van de hogere gemiddelde windsterkte.
Plaatselijke verschillen (meso- en microklimaat), vooral in de verdamping, zijn afhankelijk van vegetatie, reliëf (expositie en hoogteligging), moedermateriaal, en hydrologische factoren (Buishand & Velds 1980). In deze zin zijn meso- en microklimaat geen onafhankelijke factoren. Vooral voor microklimatologische verschillen is de vegetatiestructuur van belang.

Klimaat en broekbosontwikkeling

Van de onafhankelijke factor klimaat zijn vooral neerslag en verdamping van belang voor de broekbosontwikkeling. Vooral kleinere hydrologisch geïsoleerde broekbossystemen zijn direct of indirect afhankelijk van het neerslagoverschot (neerslag minus verdamping). Te denken valt hierbij aan vennen, hoogveenresten en geïsoleerde kernen van laagveenbekkens. Streefkerk en Casparie (1987) nemen aan dat voor hoogveenontwikkeling de gemiddelde neerslag per jaar minimaal 700 mm moet bedragen (voor de zomerperiode 360 mm) en de maximum gemiddelde julitemperatuur hoogstens 17 °C (jaarlijks gemiddelde 9 °C) mag zijn. Bij deze temperatuur zou de openwaterverdamping in het zomerhalfjaar ongeveer overeenkomen met 560-580 mm en het potentieel neerslagtekort ongeveer 210 mm. De waarden liggen in het oosten van Brabant (met o.a. de Peel) gemiddeld net onder deze grenzen, terwijl deze in Drenthe ruim binnen deze grenzen blijven (Drenthe: 16 °C, verdamping 560 mm, neerslag 450 mm, neerslagtekort 110 mm). Bovenstaande gemiddelden over lange meetreeksen zeggen echter niet alles. Streefkerk en Casparie merken op dat in Nederland op grond van periodieke fluctuaties in neerslag en temperatuur in alle hoogveengebieden kortere of langere tijd geen hoogveenvormende condities kunnen heersen. Zeker de Peel zou met zijn marginale neerslagoverschot zeer gevoelig zijn voor perioden met opeenvolgende extreme droogte.

Ook over langere perioden hebben klimaatfluctuaties plaatsgevonden. Er zijn aanwijzingen dat de verhouding tussen de gemiddelde temperatuur en de gemiddelde neerslag op de lange termijn sinds het Subboreaal (2000 v. Chr.) echter niet wezenlijk veranderd zijn. Wel zijn er gedurende perioden van 20 tot 200 jaar iets nattere en drogere perioden te onderkennen die invloed hebben gehad op de hydrologie van veengebieden (Pons 1992). De meeste veranderingen in de botanische samenstelling van het veen hangen echter samen met andere dan klimatologische factoren, zoals autogene processen en antropogene invloeden (Frenzel 1983). De afname van het areaal hoogveen in de laatste 1000 jaar wordt daarom niet toegeschreven aan klimatologische veranderingen (Casparie & Streefkerk 1992).
De hydrologische factoren van niet-geïsoleerde veensystemen, zoals de meeste beekbegeleidende venen en laagvenen, zijn slechts gedeeltelijk of in het geheel niet afhankelijk van macroklimatologische verschillen binnen Nederland.
In indirecte zin zijn de laagvenen in het westen van ons land wel beïnvloed door klimaatfluctuaties, namelijk via zeespiegelstijging (Jelgersma 1966). Sinds het begin van onze jaartelling is echter de erosieve werking ten gevolge van overstromingen van meer invloed geweest op de laagvenen dan de met de langzame zeespiegelstijging samenhangende gunstige hydrologische situatie voor veengroei (Pons 1992).
Onder invloed van het broeikaseffect worden door sommige auteurs in de toekomst veranderingen verwacht naar een wat droger en warmer klimaat. Hierdoor zouden onze zuidelijk hoogveenresten geheel kunnen verdwijnen (Vermeer & Joosten 1992).

5.2 Reliëf en waterhuishouding

Verschillen in reliëf en waterhuishouding zijn de dominante onafhankelijke factoren die leiden tot verschillende broekbossen. Het reliëf, inclusief relatieve hoogteligging en terreinvorm, bepalen in hoge mate de initiële eigenschappen van het hydrologisch systeem, zoals mate van kwel, waterdynamiek, en mate van isolatie. Op grond van reliëfverschillen (voornamelijk landschappelijke ligging) worden door Ten Cate en Maarleveld (1977) de volgende systemen onderscheiden:
-dalvormige laagten;
-laaggelegen vlakten;
-geïsoleerde depressies in hooggelegen terrein (plateaus).

Dalvormige laagten zijn voornamelijk beekdalen. Door hun relatief lage ligging worden ze gevoed door grond- en kwelwater. Door het verhang van de beekdalbodem wordt daarnaast beekwater doorgevoerd. De beekdalen vormen dus een open, relatief dynamisch systeem.
De laaggelegen vlakten worden gevormd door de reliëfarme zee- en rivierkleigebieden van Nederland, inclusief laagveendek, veenplassen, petgaten en meren. In principe gaat het hier om grote, half-open, laagdynamische systemen met plaatselijk aanvoer van kwelwater (zowel brak als zoet), indirecte aanvoer van rivierwater (boezemwater) en een geringe afvoer.
De relatief hooggelegen depressies (b.v. vennen in dekzandplateaus) hebben meestal een geringe omvang en zijn door hun hoogteligging geïsoleerd van aanvoer van oppervlaktewater. De afvoer van water wordt bepaald door wegzijging en verdamping, de aanvoer door neerslag en het toestromen van grondwater.
Binnen de hier globaal geschetste systemen komen vele lokale reliëfverschillen voor die op een meer gedetailleerd niveau de hydrologische situatie beïnvloeden. Zo kan binnen de dalvormige laagten weer een onderscheid worden gemaakt tussen geïsoleerde (afgesnoerde) beekdalen en nog regelmatig overstroomde dalen. De waterhuishouding wordt hieronder nader beschreven op basis van waterkwantiteit, -dynamiek en -kwaliteit.

Waterkwantiteit

Een eerste voorwaarde voor het ontstaan van een broekbos is voldoende vochtvoorziening. Broekbossen ontwikkelen zich uitsluitend op plaatsen waar ten minste een groot deel van het jaar de bovengrond verzadigd is met water. Dit is het geval op regelmatig overstroomde oevers van meren of vennen, in beekdalen, op kraggen, bij bronnen, langs oude rivierarmen en in veenweidegebieden. Toevoer van water kan plaatsvinden in de vorm van oppervlaktewater, grondwater, kwel en neerslag.
Uitgestrekte, door oppervlaktewater gevoede systemen als laagvenen hebben een groot waterbergend vermogen en zijn het minst gevoelig voor verdroging. Aanvoer van gebiedsvreemd water tijdens droge perioden is gemakkelijk te realiseren, hoewel de wenselijkheid van de aanvoer

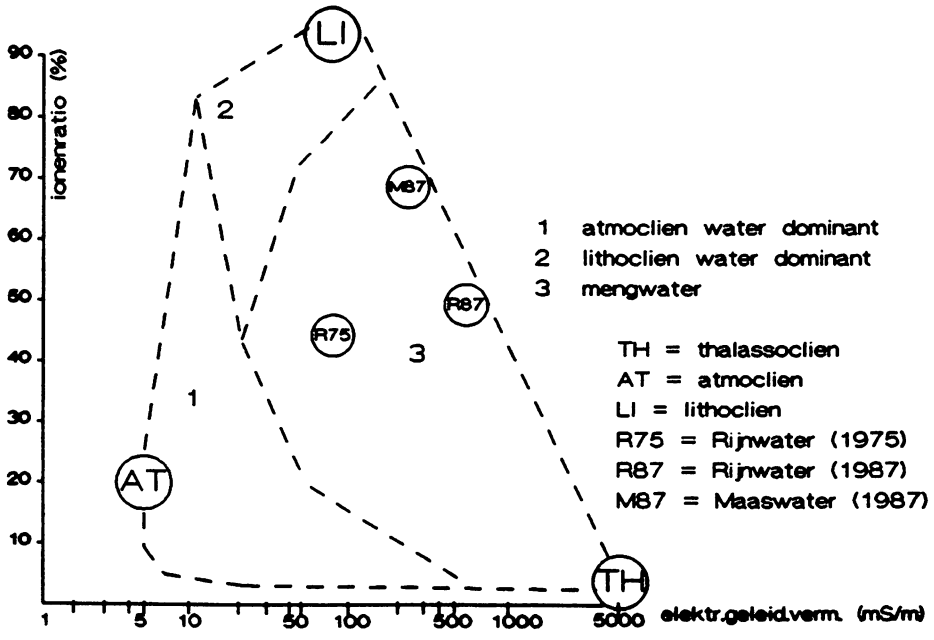
van gebiedsvreemd water in verband met waterkwaliteitsbeïnvloeding ter discussie staat (Verhoeven, Koerselman & Beltman 1988).
De moerassen in de pleistocene zandgebieden (beekdalen en vennen) zijn gevoeliger voor fluctuaties in watertoevoer door hun grotere afhankelijkheid van het grondwater en hun relatief geringe waterbergend vermogen. Grote hoogveengebieden zijn ondanks hun afhankelijkheid van het neerslagoverschot in principe in staat neerslagtekorten op te vangen door zwel en krimp van de hoogveenkoepel, tijdens natte resp. droge perioden (Streefkerk & Casparie 1987); dit verschijnsel wordt 'Mooratmung' genoemd.

Waterdynamiek

Een tweede hydrologisch kenmerk van de broekbosgroeiplaatsen is het ontbreken van heftige waterbewegingen. Op plaatsen waar de waterdynamiek zeer groot is, zoals in uiterwaarden, kan accumulatie van organisch materiaal nauwelijks plaatsvinden. Deze milieus kenmerken zich door een andere vegetatieontwikkeling. Hier kunnen zich ooibossen ontwikkelen (Verhoeven 1985). Beekbegeleidende broekbossen staan wat betreft de dynamiek het dichtst bij de ooibossen.
In laagveensystemen spelen peilschommelingen en door wind en waterbeheer veroorzaakte (onder)stromingen en golfslag een belangrijke rol bij de accumulatie van organisch materiaal (Westhoff et al. 1971). Door onderstroming kan aan de leizijde van veenplassen een opwaartse beweging ontstaan van organische suspensie (sapropelium). Dit sapropelium vormt het substraat voor diverse plantesoorten. Geleidelijk kan een drijvende vegetatiemat (kragge) ontstaan.
Een kragge kan de peilschommelingen van het oppervlaktewater grotendeels volgen, zodat de effecten van waterstandschommelingen voor de vegetatie minimaal zijn. Naarmate de verlanding voortschrijdt, raakt de vegetatie verder geïsoleerd van het eronder stromende water. Het vermogen van de kragge om met peilfluctuaties mee te bewegen wordt geleidelijk minder. Jonge kraggen kunnen 70% van het traject van de peilschommelingen volgen; oude, dikke kraggen slechts 30% (Van Wirdum 1990). Als de kragge contact maakt met de minerale ondergrond, wordt het grondwaterregime wat betreft de fluctuaties vergelijkbaar met het regime van terrestrische bodems.
In hoogvenen is waterdynamiek vrijwel afwezig. Dit wordt mede veroorzaakt doordat de hoogteligging van het maaiveld wordt beïnvloed door seizoenfluctuaties van het neerslagoverschot (Gore 1983; Göttlich 1980). Incidenteel kan bij oververzadiging met water in de randzones van hoogvenen binnen zeer korte tijd erosie optreden. Hierbij worden grote hoeveelheden water en veen afgevoerd. Na zo'n incidentele afkalving ('Moorausbruch') kan onder natuurlijke omstandigheden opnieuw hoogveenvorming plaatsvinden (Casparie 1984). In Nederland komt dit vrijwel niet meer voor omdat de hoogvenen te sterk zijn verstoord.

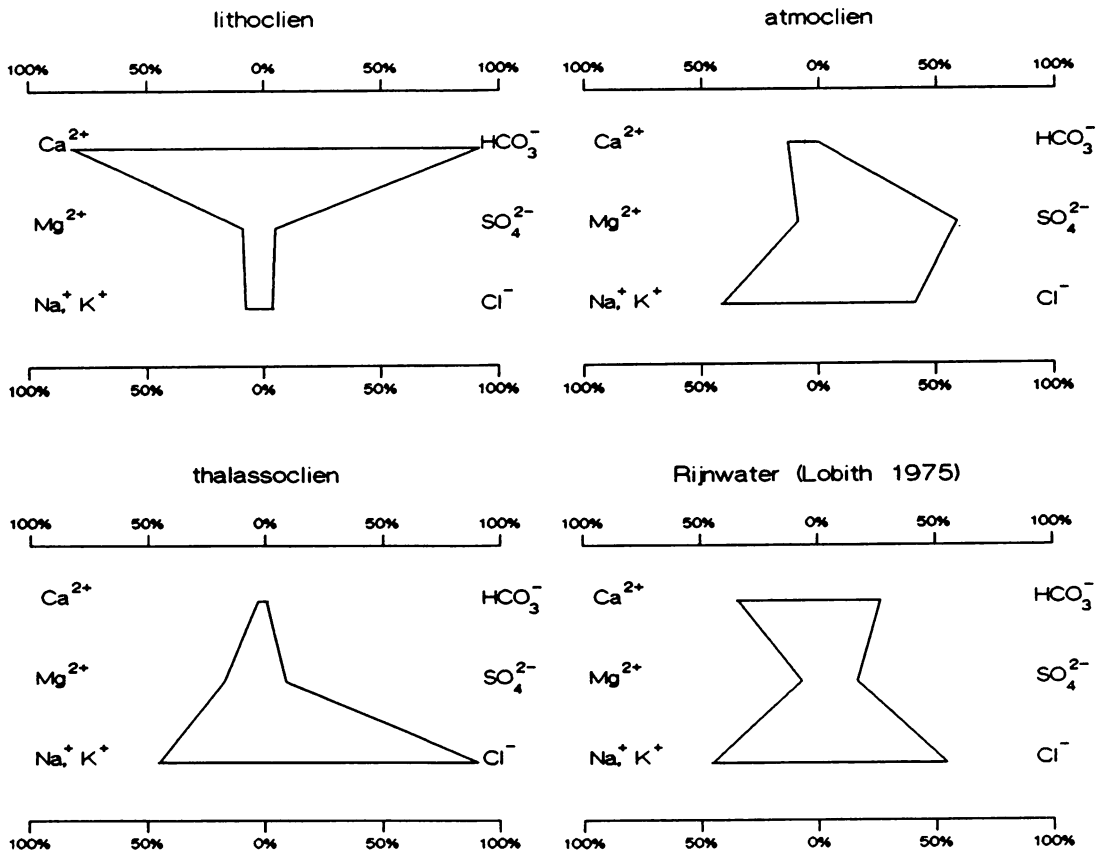
Waterkwaliteit

In moerassen is de vegetatieontwikkeling afhankelijk van de kwaliteit en daarmee van de herkomst van het aangevoerde water. Onderscheiden watertypen zijn: regenwater, kwelwater en mengwater.
Regenwater (atmotroof water) wordt van oorsprong gekenmerkt door een relatief constante samenstelling. Het is licht zuur (pH rond 5,5) en bevat onder normale omstandigheden een zeer beperkte hoeveelheid ionen. Onder invloed van atmosferische vervuiling is het tegenwoordige regenwater zuurder (pH 5 of lager) en bevat het een hoger gehalte aan stikstof- en zwavelverbindingen.
Grondwater (lithotroof) heeft een hogere pH (meestal tussen 4,5 en 7) en hoger ionengehalte dan regenwater. Afhankelijk van de herkomst van het water kan zowel de ionenconcentratie als -samenstelling sterk variëren. Brak kwelwater (thalassocliene kwel) bevat een hoge concentratie magnesium-, natrium- en chloride-ionen en heeft een hoge pH (veelal > 7). Zoet kwelwater (lithocliene kwel) dat relatief lang in de ondergrond verblijft, neemt wat betreft ionengehalte een tussenpositie in tussen brakke kwel en regenwater. Calcium-, magnesium- en HCO_3^--ionen zijn in lithoclien kwelwater dominant. De zuurgraad is licht zuur tot neutraal (pH 6-7). Lithocliene kwel van lokale oorsprong heeft een relatief korte verblijftijd in de ondergrond en neigt daardoor wat betreft de chemische samenstelling enigszins naar die van regenwater.



Figuur 5.1. IR-diagram (naar Van Wirdum 1980).

Mengwater of boezemwater (Klijn 1989; Van Wirdum 1990) wordt vooral beïnvloed door rivierwater en door vervuild of geëutrofieerd water van lokale herkomst. Het water is voedselrijk, met hoge gehalten aan nitraten, fosfaten en in mindere mate chloriden en sulfaten. De pH is neutraal.
De karakteristieke verschillen tussen de drie watertypen worden weergegeven in figuur 5.1. Hierin is de ionenratio (IR) uitgezet tegen het elektrisch geleidingsvermogen (EGV). Een andere manier om de waterkwaliteit weer te geven is met behulp van het STIFF-diagram, waarin het water aan de hand van enkele belangrijke ionen wordt gekarakteriseerd (fig. 5.2). Per watertype wordt hierin aangegeven welk aandeel elk van de genoemde ionen heeft in de totale ionenconcentratie.



Figuur 5.2. STIFF-diagrammen van de voornaamste watertypen.

Op plaatsen waar geen kwel meer optreedt, komt in sommige broekbossen toch een waterkwaliteit van het kwelwatertype voor. Dit wordt veroorzaakt door een combinatie van aanvoer van gebiedsvreemd water met een hoog calciumgehalte en een restant Ca^{2+}-ionen dat werd aangevoerd toen er nog wel kwel optrad (Van Wirdum 1990).
In hoogvenen en in geïsoleerde laagveenkernen wordt uitsluitend water van het regenwatertype aangevoerd. Aan de randen van hoogveenker-

nen of bij vergraven hoogvenen treedt menging op met lithoclien kwelwater en regenwater. Bossen die uitsluitend worden gevoed door lithoclien kwelwater zijn vrij zeldzaam. Zij zijn beperkt tot bronnen en tot sommige plaatsen in de beekdalen. In laagvenen komt kwel, zowel zoet als brak, plaatselijk voor in combinatie met relatief eutroof mengwater.

5.3 Moedermateriaal

In broekbossen is het substraat permanent of periodiek met water verzadigd, waardoor hier, althans tijdelijk, anaërobe omstandigheden optreden. Onder weinig dynamische omstandigheden treedt daarbij accumulatie op van organisch materiaal, hetgeen leidt tot veenvorming (Scheffer et al. 1982; Bolt & Bruggenwert 1978). Onder meer aërobe omstandigheden, die optreden bij periodieke of permanente grondwater-standsdalingen, stopt de veenvorming en kan het veenpakket door oxydatie, verwering, inklinking en mineralisatie sterk in dikte afnemen of zelfs geheel verdwijnen.

Bij het ontstaan van veen in een aquatisch milieu is de aard van de minerale ondergrond indirect van belang. De eigenschappen van de minerale ondergrond zijn mede bepalend voor de waterkwaliteit, die op zijn beurt de initiële vegetatie- en veenontwikkeling beïnvloedt. Onder semi-terrestrische omstandigheden zoals in beekdalen, speelt de minerale ondergrond een meer directe rol. De minerale ondergrond is in beide gevallen te beschouwen als de onafhankelijke factor 'moedermateriaal'.
Wanneer er eenmaal een dik veenpakket is ontstaan, zijn de eigenschappen van de minerale ondergrond nauwelijks meer relevant voor het milieu waarin de planten kiemen en opgroeien. Wel kan door belangrijke veranderingen in de primaire factoren als verlaging van de grondwaterstand de aard van het veenpakket worden beïnvloed. Een door regenwater gevoed veensysteem ontstaat wanneer het veenpakket uitgroeit tot boven het grondwaterniveau. De filterende en isolerende werking van het veen vervult hierbij een belangrijke rol. In ombotrofe hoogvenen wordt het veenpakket beschouwd als de onafhankelijke factor 'moedermateriaal'. De factor tijd speelt daarbij een belangrijke rol. Hoogveensystemen zijn het resultaat van een eeuwenlang proces van veenmosgroei, terwijl laagveen in relatief korte tijd een aanzienlijk dikte kan bereiken.
Voor broekbosgroeiplaatsen wordt de onafhankelijke factor moedermateriaal daarom gedefinieerd als: de minerale ondergrond van dunne of binnen relatief korte tijd gevormde veenpakketten of de organogene ondergrond, gevormd gedurende een lange periode onder ombotrofe omstandigheden (honderden tot duizenden jaren).
Op grond van deze definitie worden in de broekbossystemen de volgende typen moedermateriaal onderscheiden:

1. kleirijke mariene afzettingen;
2. kleirijke fluviatiele afzettingen (geïsoleerde oude rivierlopen);
3. pleistocene zandgronden, plaatselijk met keileem;

4. pleistocene zandgronden met kleiige beekafzettingen;
5. hoogvenen;
6. duinzanden.

Kleirijke, mariene afzettingen (1) zijn rijk aan nutriënten en kalk en kunnen nog in zekere mate brak zijn. Fluviatiel moedermateriaal (2) is eveneens rijk aan nutriënten maar plaatselijk minder kalkrijk. De initiële veenvorming op de kleirijke mariene en fluviatiele ondergrond is eutroof van karakter (rietzeggeveen en bosveen). Pleistocene zandgronden (3, 4) zijn voornamelijk voedselarm, maar kunnen rijker zijn door de aanwezigheid van leemlagen. In het algemeen ontwikkelt zich op een pleistocene ondergrond mesotroof veen (zeggeveen).
De hoogvenen (5) vormen het armste broekbossubstraat. Zij zijn opgebouwd uit een bovengrond van jong veenmosveen (bolster), dat door een laag Wollegrasveen (lok) gescheiden wordt van een oud veenmosveenpakket. De basis van het hoogveen wordt veelal gevormd door een meerbodemafzetting (gyttja) met daarop zeggeveen. Hierop heeft zich vervolgens het veenmosveen ontwikkeld. Duinzand (6) is een kalkrijk tot kalkarm moedermateriaal waarop zich een dun pakket mesotroof broekveen kan ontwikkelen.

6 VEGETATIE

Alvorens in te gaan op de verschillende plantengemeenschappen die binnen de Nederlandse elzenbroekbossen onderscheiden worden, wordt ingegaan op het karakter van de vegetatie van deze bossen als groep, plantensociologisch aangeduid als *Alnetea glutinosae*. Het gaat daarbij zowel om de floristische afbakening van het elzenbroekbos ten opzichte van de andere bostypen, alsmede om de structurele, fysiognomische verschillen met andere bossen.

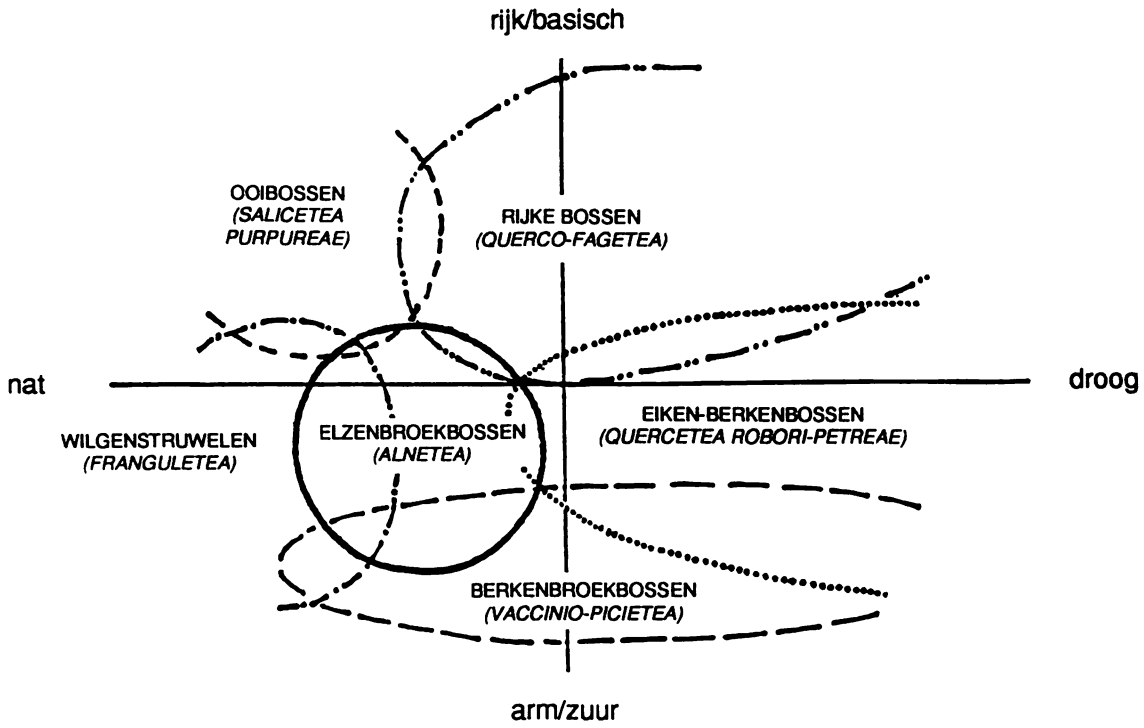
6.1 Elzenbroekbos

Bij de elzenbroekbossen valt op dat de klasse van de *Alnetea*, ondanks dat het de vegetatie van een geheel eigen milieu betreft, toch weinig echte kensoorten bevat, d.w.z. dat er weinig soorten zijn die wat betreft hun voorkomen tot het elzenbroek beperkt zijn. Er is hooguit sprake van enkele zwakke kensoorten. Voor alle elzenbroekbossen samen (klasse) zijn dit Bitterzoet (*Solanum dulcamara*), Hennegras (*Calamagrostis canescens*), Zwarte bes (*Ribes nigrum*), Haakveenmos (*Sphagnum squarrosum*) en Kamvaren (*Dryopteris cristata*); bovendien is de Zwarte els (*Alnus glutinosa*) zelf een preferente kensoort, hetgeen inhoudt dat een hoge bedekking van deze soort onderscheidend is voor de elzenbroekbossen. Naast deze kensoorten van de klasse, die tevens gelden voor de orde (*Alnetalia*) en het verbond (*Alnion*) komen twee kensoorten voor die ieder voor een van de twee associaties binnen dit verbond gelden: Moerasvaren (*Thelypteris palustris*), die zijn optimum heeft in de laagvenen, en Elzenzegge (*Carex elongata*) die overwegend in de beekdalbroekbossen voorkomt. Deze twee soorten, die elkaar in hun voorkomen in Nederland grotendeels uitsluiten, zijn dus het meest kenmerkend voor het elzenbroekbos-milieu.

Vergelijken we uitsluitend de Nederlandse bossen onderling, dan blijken wel veel soorten in de elzenbroekbossen voor te komen die in andere bostypen ontbreken, maar die buiten de bossen, vooral in voedselrijke moerassen, hun optimum hebben. Ze worden differentiërende soorten genoemd. Deze zijn: Grauwe wilg (*Salix cinerea*), Melkeppe (*Peucedanum palustre*), Wolfspoot (*Lycopus europaeus*), Pluimzegge (*Carex paniculata*), Grote kattestaart (*Lythrum salicaria*), Moerasviooltje (*Viola palustris*), Hoge cyperzegge (*Carex pseudocyperus*) en Gewoon puntmos (*Calliergonella cuspidata*). Soorten die binnen de bossen wel differentiërend zijn voor het elzenbroekbos, maar met lagere presenties ook voorkomen in andere vochtige loofbossen (*Alno-Padion*) en wilgenstruwelen (*Salicion cinereae*) en -bossen (*Salicion albae*) zijn: Blauw glidkruid (*Scutellaria galericulata*), Grote wederik (*Lysimachia vulgaris*), Gele lis (*Iris pseudacorus*), Moeraswalstro (*Galium palustre*), Kale jonker (*Cirsium palustre*), Holpijp (*Equisetum fluviatile*), Watermunt (*Mentha aquatica*) en Pitrus (*Juncus effusus*). Behalve deze ken- en differentiërende soor-

ten komen twee mossoorten met hoge presentie (> 60%) in het elzenbroekbos voor, hoewel ze niet onderscheidend zijn; het betreft Fijn snavelmos (*Eurhynchium praelongum*) en Gewoon sterremos (*Mnium hornum*).

Ondanks het geringe aantal kensoorten, worden de elzenbroekbossen door de meeste plantensociologen als een aparte klasse opgevat (zie Westhoff & Den Held 1969). De inhoud van de klasse heeft in de loop van de tijd niet veel veranderingen ondergaan. Een belangrijke wijziging die veel navolging heeft gevonden, werd voorgesteld door Müller en Görs (1958). Zij splitsten de niet-rivierbegeleidende wilgenstruwelen (*Salicion cinereae*), die in de successie aan de broekbossen voorafgaan, van de *Alnetea* af. De ecologische afbakening t.o.v. andere klassen wordt schematisch weergegeven in figuur 6.1.



Figuur 6.1. Plaats van de elzenbroekbossen ten opzichte van verschillende groepen van Nederlandse bossen en aan broekbos verwante struwelen.

Hoewel de *Alnetea* ecologisch een duidelijke eigen groep vormen, worden ze aan alle kanten omsloten door andere bos- en struweelklassen:
- aan de natte kant door de wilgenstruwelen (*Franguletea*); het milieu hiervan komt sterk overeen met dat van de *Alnetea*, er zijn veel gemeenschappelijke soorten, maar de structuur is sterk verschillend;
- aan de meer dynamische kant worden de *Alnetea* begrensd door de Ooibossen (*Salicetea purpureae*); deze zijn vooral in de uiterwaarden

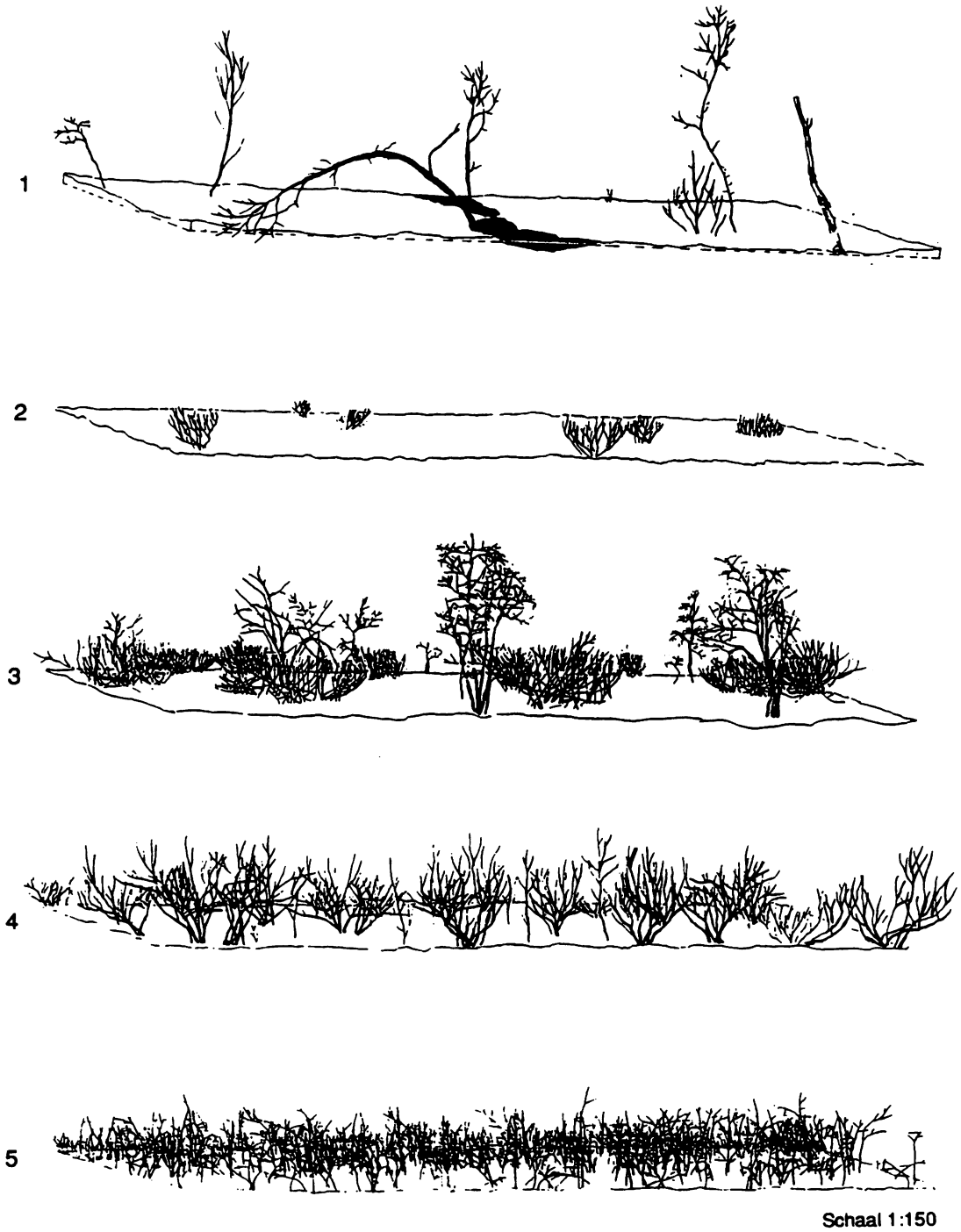
goed ontwikkeld, en hebben zowel kenmerken van de *Franguletea* als van de *Querco-Fagetea*; ze hebben echter een veel duidelijker eigen syntaxonomische positie dan de *Franguletea*;
- aan de droge, voedselrijke kant van de *Alnetea* komen de bossen van de *Querco-Fagetea* voor; hiermee is floristisch gezien weinig overeenkomst; het contactpunt betreft de bronbossen met een gemengde boomlaag van Gewone es (*Fraxinus excelsior*), Zomereik (*Quercus robur*) en Zwarte els;
- naar de voedselarme kant is er een geleidelijke overgang naar de vochtige bossen van de *Quercetea robori-petraeae*.

Waarschijnlijk heeft het geringe floristische verschil tussen elzenbroekbos enerzijds en Grauwe wilgenstruweel anderzijds te maken met de extreme standplaatsen waarop beide voorkomen. De natte omstandigheden zijn dermate bepalend voor de soortensamenstelling, dat het microklimatologische verschil, dat samenhangt met het verschil in vegetatiestructuur (struweel versus bos), nauwelijks in een floristisch verschil tot uitdrukking komt.

Elzenbroekbossen bevatten vooral soorten uit voorgaande successiestadia: met name van de voedselrijke moerassen en wilgenstruwelen. De boomlaag bestaat uiteindelijk maar uit één soort: de Zwarte els. Wanneer de bossen in sluiting raken, neemt de soortenrijkdom weer af. De structuur van de Elzenbroekbossen is dan ook eenvoudig. De hoogte van de elzenbossen varieert sterk; er is een groot onderscheid tussen de laagveenbossen, die niet hoger worden dan 10-12 m, en de beekdalbossen, die een hoogte van meer dan 20 m kunnen bereiken (fig. 6.2).

Kenmerkend voor de Elzenbroekbossen is het vrijwel ontbreken van soorten van de bossen van rijke gronden. De goed ontwikkelde elzenbroekbossen komen namelijk op dermate natte gronden voor dat bosplanten er niet gedijen. Hierdoor wijken de elzenbroekbossen nogal af van alle andere bostypen, waar de structuur - naarmate ze beter ontwikkeld zijn - complexer wordt. Ook struiken kunnen zich hier op den duur nauwelijks handhaven; van een echte struiklaag is in natuurlijk elzenbroekbos eigenlijk geen sprake. Kennelijk zijn er nauwelijks schaduwtolerante struiksoorten op deze zeer natte standplaatsen. Op de overgang naar drogere standplaatsen of na verdroging en/of eutrofiëring, neemt de bedekking van struiken vaak rigoureus toe. Veelal gaat dit ten koste van meer typische broekbossoorten in de kruidlaag. Een vergelijking van het aandeel van de struiklaag in de ondergroei van gestoorde en ongestoorde broekbossen wordt gegeven in figuur 6.3.

Figuur 6.2. Vegetatiestructuur van een beekbegeleidend elzenbroekbos met ondergroei van Bittere veldkers (Carici elongatae-Alnetum cardaminetosum) en van een volgroeid laagveenelzenbroek (Thelypterido-Alnetum) met een ondergroei van Moerasvaren (op dezelfde schaal getekend).



Figuur 6.3. Struiklagen in verschillende typen elzenbroekbos (vlak van 10 x 30 m). Van boven naar beneden: 1. Bittere veldkers-Elzenbos; 2. Elzenzegge-Elzenbos; 3. Zwarte bes-Elzenbos; 4. Brandnetel-Elzenbos; 5. overgang Elzenbos-Berkenbos met Zwarte appelbes. 1 en 2 zijn typische broekbossen, 3 is een overgang naar beekbegeleidend rijk bos, 4 en 5 zijn storingstypen.

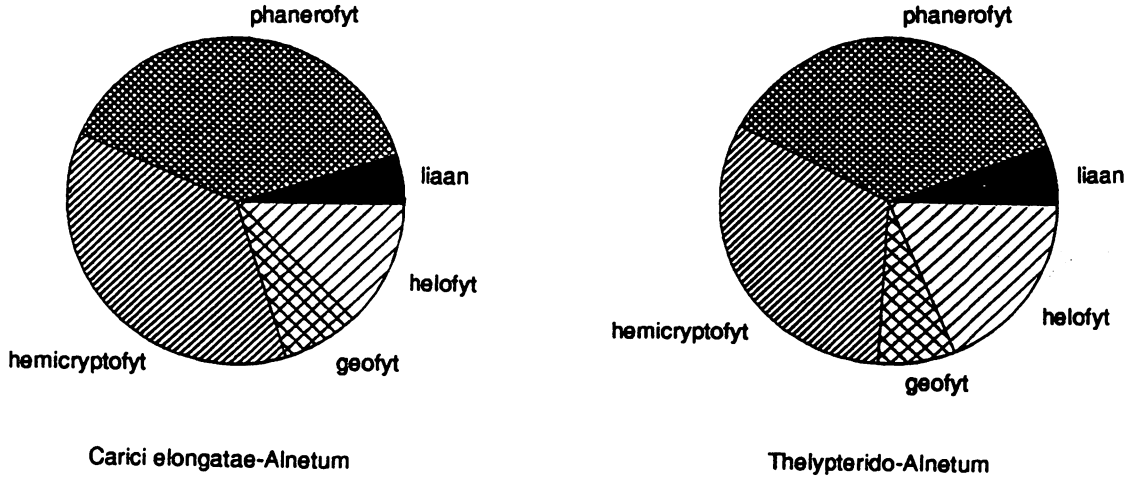
Indeling van de Elzenbroekbossen

Binnen het elzenbroekbos worden twee associaties onderscheiden: het Elzenzegge-Elzenbroek (*Carici elongatae-Alnetum*) en het Moerasvaren-Elzenbroek (*Thelypterido-Alnetum*); daarnaast worden drie rompgemeenschappen en een derivaatgemeenschap beschreven. De romp- en derivaatgemeenschappen hebben betrekking op gestoorde situaties; ze zijn relatief soortenarm en niet op associatieniveau in te delen. De twee associaties worden nader onderverdeeld in subassociaties en varianten. In het geheel worden 12 typen Elzenbroekbos onderscheiden (zie tabel 6.1).
Het Elzenzegge-Elzenbroek heeft de naamgevende soort als kensoort. Binnen deze associatie worden vier subassociaties en een variant onderscheiden. Het Moerasvaren-Elzenbroek is de tweede associatie van het *Alnion*; hier is de Moerasvaren kensoort. Binnen het Moerasvaren-Elzenbroek komen twee subassociaties en een variant voor.

Tabel 6.1. Indeling van de elzenbroekbossen

Wetenschappelijke naam	Nederlandse naam
KLASSE	
Orde	
VERBOND	
Associatie	
subassociatie	
ALNETEA	
Alnetalia	
ALNION	
Carici elongatae-Alnetum	
* *cardaminetosum amarae*	* Bittere veldkers-Elzenbos
* *caricetosum curtae*	* Zompzegge-Elzenbos
* *typicum*	* Elzenzegge-Elzenbos
* *ribetosum nigri*	* Zwarte bes-Elzenbos
* var. *Rubus idaeus*	* Framboos-Elzenbos
Thelypterido-Alnetum	
* *typicum*	* Moerasvaren-Elzenbos
* *sphagnetosum*	* Veenmos-Elzenbos
* var. *Carex riparia*	* Oeverzegge-Elzenbos
romp- en derivaatgemeenschappen	
* Rg. *Calamagrostis/Sorbus-[Alnion]*	* Hennegras-Elzenbos
* Rg. *Rubus fruticosus-[Alnion]*	* Braam-Elzenbos
* Rg. *Carex acutiformis-[Alnion]*	* Moeraszegge-Elzenbos
* Dg. *Urtica dioica [Alnion]*	* Brandnetel-Elzenbos

In figuur 6.4 worden de levensvormenspectra voor de twee elzenbroekbosassociaties gegeven. De belangrijkste verschillen tussen de elzenbroekbossen (*Alnion*) en de berkenbroekbossen (*Betulion*) kwamen al eerder ter sprake (zie hoofdstuk 1). Kenmerkend voor het elzenbroek zijn de lianen, geofyten en helofyten. Geofyten zijn planten met bollen, knollen of wortelstokken (bijvoorbeeld Gele Iis); helofyten zijn onder water wortelende moerasplanten waarvan de stengel en bladeren boven het wateroppervlak uitsteken (bijvoorbeeld Moeraswalstro). De verschillen tussen beide *Alnion*-associaties zijn subtiel. In het *Carici elongatae-Alnetum* (het 'beekdal-elzenbroek') vinden wij relatief veel hemicryptofyten, in het *Thelypterido-Alnetum* (het 'laagveen-elzenbroek') komen meer helofyten voor. Deze verschillen hangen samen met het feit dat het laagveenelzenbroek gebonden is aan een (permanent) natter, minder mineraal milieu.



Figuur 6.4. Levensvormenspectra voor de elzenbroekbos-associaties.

Ook de spectra die betrekking hebben op de indicatiewaarde van de soorten voor de zuurgraad van het milieu vertonen een subtiel verschil (fig. 6.5). In het nattere, minder minerale laagveenelzenbroek worden iets meer 'zure' soorten aangetroffen.

Tabel 6.2. Vegetatietabel elzenbroekbossen (Alnetea glutinosae). Elk cijfer in de tabel geeft het percentage van het totale aantal opnamen waarin de betreffende soort is aangetroffen (presentie). Wanneer de karakteristieke bedekking van een plantesoort meer dan 5% bedraagt is deze met een code achter het presentiecijfer weergegeven. Met kaders is aangegeven voor welk vegetatie-type of voor welke groep vegetatietypen de betreffende soorten kensoorten of diferentiërende soorten zijn. Wanneer een soort (ook) door een hoge karakteristieke bedekking differentieert is de bedekkingscode omkaderd.

Tabel 6.2a: Goed ontwikkelde Elzenbroekbossen (Alnetea glutinosae)

Syntaxon Aantal opnamen	K=V 455	A1 277	S1a 43	S1b 66	S1c 73	S1d 37	A2 178	S2a 107	S2b 60	
Kensoorten v/d Elzenbroekbossen										
K *Alnus glutinosa - bl*	100^{IV}	100^{IV}	100^{IV}	100^{IV}	100^{IV}	100^{III}	100^{IV}	100^{IV}	100^{III}	Zwarte els (Bl)
Solanum dulcamara	71^{-}	65^{-}	56	86^{-}	75	57	81^{-}	81^{-}	80	Bitterzoet
Calamagrostis canescens	64^{-}	51^{-}	21^{r}	50^{-}	52^{-}	62^{-}	84^{-}	83^{-}	87^{-}	Hennegras
Dryopteris cristata	4	1	.	.	1	3	7	8	3	Kamvaren
Diff. soorten Elzenbroekbossen										
K *Salix cinerea - sl*	57^{r}	50^{r}	26	61^{-}	67^{r}	54^{r}	69^{-}	68^{r}	67^{-}	Grauwe wilg (Sl)
Iris pseudacorus	65	62	33	88^{-}	67	57	69	73	68	Gele lis
Lysimachia vulgaris	60	70	58	74	71	84	44	43	52	Grote wederik
Galium palustre	46	57	63	65	63	35	29	34	25	Moeraswalstro
Lythrum salicaria	45	46	30	58	55	38	44	46	47	Grote kattestaart
Lycopus europaeus	42	49	33	61	67	32	30	38	22^{-}	Wolfspoot
Peucedanum palustre	40	30	2	42	45	46	56	63	53	Melkeppe
Cirsium palustre	31	36	42	47	30	19	25	29	22	Kale jonker
Juncus effusus	31	42	14	46	40	60	14	16	12	Pitrus
Mentha aquatica	24	22	26^{-}	29^{-}	29	11^{-}	26	31	22	Watermunt
Scutellaria galericulata	20	21	23	30	22	5	17	20	13	Blauw glidkruid
Carex pseudocyperus	16	19	5	26	32	16	11	13	8	Hoge cyperzegge
Equisetum fluviatile	15^{-}	13^{-}	19	18	15^{r}	8	17^{-}	22^{-}	12	Holpijp
Viola palustris	12^{-}	12^{-}	28^{-}	9	6^{r}	16^{r}	13	17	8	Moerasvioolt je
Calliergonella cuspidata	40^{-}	36^{-}	16	47^{-}	56^{r}	24^{r}	46	47^{-}	50	Gewoon puntmos
Kensoort Elzenzegge-associatie										
A1 *Carex elongata*	29^{r}	47^{r}	.	55^{r}	62^{r}	54^{r}	1	2	.	Elzenzegge
Diff. soorten v/d associatie										
A1 *Viburnum opulus - sl*	15	24	14	38	16	8	3	3	3	Gelderse roos (Sl)
Prunus padus - sl	11	18	14	27	4	5	.	.	.	Vogelkers (Sl)
Athyrium filix-femina	19	30	40	33	23	11	2	2	3	Wijfjesvaren
Rubus idaeus - kl	17^{-}	27^{-}	23	20	16	16	1	2	.	Framboos (Kl)
Carex remota	17^{-}	27^{-}	37	27^{-}	18	11^{-}	3	5	.	Ijle zegge
Carex elata	17^{r}	26^{r}	.	24^{-}	41^{rr}	38^{-}	3^{-}	5^{-}	2	Stijve zegge
Ranunculus repens	15	23	49	29	12	8	2	3	2	Kruipende boterbloem
Kensoort Moerasvaren-associatie										
A2 *Thelypteris palustris*	28^{-}	0.7	.	2	.	3	71^{-}	74^{-}	68^{-}	Moerasvaren
Diff. soorten v/d associatie										
A2 *Phragmites australis*	32^{-}	14^{-}	9	20^{-}	21	8	59^{-}	54^{-}	68^{-}	Riet
Carex paniculata	32^{r}	16^{-}	12	21	19^{r}	8^{-}	58^{r}	61^{r}	58^{r}	Pluimzegge
Lysimachia thyrsiflora	22	8	7	5	6	24	43	36	60	Moeraswederik
Carex riparia	17^{r}	5	2	6	4^{r}	.	35^{r}	35	25	Oeverzegge
Diff. soorten v/d subassociatie										
BITTERE VELDKERS-ELZENBOS										
S1a *Cardamine amara*	7^{r}	12^{r}	74^{r}	.	.	.	0.6	0.9	.	Bittere veldkers
Angelica sylvestris	20	23	56	30	15	5	15	19	10	Gewone engelwortel
Equisetum palustre	15	22	47	12	25	8	5	6	5	Lidrus
Chrysosplenium alternifolium	2^{r}	4^{r}	23^{r}	.	.	.	.	.	.	Verspreidbladig goudveil
Chrysosplenium oppositifolium	2^{r}	3^{r}	21^{r}	.	.	.	.	.	.	Paarbladig goudveil
Galeobdolon luteum	2	3	19	.	.	.	.	.	.	Gele dovenetel
Anemone nemorosa	1	2	12	.	.	.	.	.	.	Bosanemoon
Adoxa moschatellina	1	2	12	.	.	.	.	.	.	Muskuskruid
Plagiomnium undulatum	6	9	40	8	.	.	2^{-}	2^{-}	2	Gerimpeld boogsterremos
BITTERE VELDKERS/ ZWARTE BES-ELZENBOS										
S1 *Fraxinus excelsior - bl*	10	16	26	24	3	.	0.6	0.9	.	Gewone es (Bl)
a/b *Humulus lupulus - sl*	22	34	54^{-}	61	6	.	5	6	3^{r}	Hop (Sl)
Urtica dioica	25	37^{-}	79^{-}	67^{-}	8	5	6	8	5	Grote brandnetel

Syntaxon	K=V	A1	S1a	S1b	S1c	S1d	A2	S2a	S2b	
Filipendula ulmaria	31-	46-	72r	71-	26	16	10	13	5	Moerasspirea
Caltha palustris s.l.	16-	24-	61r	47	12	.	3	6	.	Dotterbloem
Valeriana officinalis	17	24	47	49	4	.	6	8	3	Echte valeriaan
Geranium robertianum	4	7	19	12	.	.	.	.	.	Robertskruid
ZWARTE BES-ELZENBOS										
S1b *Ribes nigrum - s1*	20-	30-	30	55r	10	11	4	2-	7	Zwarte bes (S1)
ZOMPZEGGE-ELZENBOS										
S1d *Betula pubescens - b1*	28-	36-	14-	15	37-	68r	14-	18-	10r	Zachte berk (B1)
Carex curta	8	11	2	.	.	70	5	.	13	Zompzegge
VEENMOS-ELZENBOS										
S2b *Sphagnum squarrosum*	22-	7-	5-	.	12-	16-	46-	29	80r	Haakveenmos
Calypogeia fissa	15	3	.	.	3	11	34	22	62	Moerasbuidelmos
Sphagnum fimbriatum	15-	8-	.	.	16	27-	26-	14	52r	Gewimperd veenmos
Constante soorten										
Sorbus aucuparia - s1	36	39	33	33	30	46-	32	35	30	Wilde lijsterbes (S1)
Rubus fruticosus - k1	55-	53-	37	42-	45	73	59	61	65	Gewone braam (K1)
Dryopteris carthusiana	48	44	28	38	43	68	54	45	68	Smalle stekelvaren
Poa trivialis	28-	37-	54r	59r	22	11	15	21	8	Ruw beemdgras
Dryopteris dilatata	26	21	19	21	22-	14	34	33	42	Brede stekelvaren
Alnus glutinosa - k1	26-	22-	16rr	18	26	30	32	29	32	Zwarte els (K1)
Mnium hornum	68-	59	42	53	53	87r	82-	77-	93r	Gewoon sterremos
Eurhynchium praelongum	61	59	51	71	49	60	64	56	77	Fijn snavelmos
Brachythecium rutabulum	42	36	44	50-	26	22	52	50	57	Gewoon dikkopmos
Plagiothecium denticulatum	39	27	19	29	23-	38	58	51	73	Glanzend platmos
Overige soorten										
Quercus robur - b1	12	16	9	12	15-	22	5	5	7	Zomereik (B1)
Lonicera periclymenum - s1	24	33	12	24	25	35	10	13	7-	Wilde kamperfoelie (S1)
Quercus robur - k1	10	12	5	12	10	14	6	8	5	Zomereik (K1)
Rhamnus frangula - s1	24	29-	12	26	25-	43r	17	17	18	Sporkehout (S1)
Cardamine pratensis	23	33	19	58	32	14	8	10	5	Pinksterbloem
Carex acutiformis	20r	14r	23r	23r	10r	5-	30r	40r	17r	Moeraszegge
Deschampsia cespitosa	10-	14r	16	18	3rr	.	2	3	.	Ruwe smele
Eupatorium cannabinum	24	24	21	36	21	11	24	28	18	Koninginnekruid
Galeopsis tetrahit	10	12	23	17	1	5	7	8	5	Gewone hennepnetel
Glyceria maxima	11	9	5	21	6	3	15	16	17	Liesgras
Holcus lanatus	15	14	12	14	3	19	16	11	27	Gestreepte witbol
Phalaris arundinacea	11	13	19	15	4	5	7	8	2	Rietgras
Calliergon cordifolium	17	12-	5	17	18-	16r	24	21	27	Hartbladig nerf-puntmos
Chiloscyphus polyanthos	10	3	5	3	6	.	20	18	23-	Lippenmos
Lophocolea bidentata	21	8	12	8	6	11	40	31	53	Gewoon kantmos
Lophocolea heterophylla	24	19	9	18	14	32	31	29	38	Gedrongen kantmos
Plagiomnium affine	11-	13-	28r	26	6	3	8	12	3	Rondbladig boogsterremos

Tabel 6.2b: Gestoorde Elzenbroekbossen (Alnetea glutinosae)

	Syntaxon Aantal opnamen	R1 10	R2 27	R3 27	D1 34	
	Differentiërde soorten					
	BRAAM-ELZENBOS					
R1	*Populus tremula -bl*	40+	11I	4	3	Ratelpopulier (Bl)
	Acer pseudoplatanus -bl	10	.	.	.	Gewone esdoorn (Bl)
	Alnus incana	10	.	.	.	Witte els
	Rubus fruticosus -kl	100III	48+	85+	47	Gewone braam (Kl)
	Solanum dulcamara	80	56+	41	53	Bitterzoet
	Dryopteris dilatata	80I	26	52+	35+	Brede stekelvaren
	Iris pseudacorus	70	26	7	50	Gele lis
	Rumex acetosa	50	.	7	3	Veldzuring
	Lythrum salicaria	40	15	11	9	Grote kattestaart
	Angelica sylvestris	40	7	15	21	Gewone engelwortel
	Calystegia sepium	40	.	15	6	Haagwinde
	Rumex hydrolapathum	20	.	.	.	Waterzuring
	Typha latifolia	20	.	.	.	Grote lisdodde
	MOERASZEGGE-ELZENBOS					
R2	*Alnus glutinosa -kl*	.	37	15	18	Zwarte els (Kl)
	Carex acutiformis	10	100IV	22+	12	Moeraszegge
	Plagiothecium denticulatu	30	63	22	24	Glanzend platmos
	Sphagnum squarrosum	.	26	.	.	Haakveenmos
	Sphagnum fimbriatum	.	11	.	.	Gewimperd veenmos
	HENNEGRAS-ELZENBOS					
R3	*Rhamnus frangula -sl*	10	7	41I	15	Sporkehout (Sl)
	Calamagrostis canescens	50I	33	63III	38	Hennegras
	Deschampsia flexuosa	.	.	11	.	Bochtige smele
	BRANDNETEL-ELZENBOS					
D1	*Ribes nigrum -sl*	.	19I	11	47+	Zwarte bes (Sl)
	Ribes rubrum -sl	.	.	.	12	Aalbes (Sl)
	Sambucus racemosa -sl	.	.	.	12+	Trosvlier (Sl)
	Urtica dioica	60	4	22	94III	Grote brandnetel
	Poa trivialis	40+	.	11	71+	Ruw beemdgras
	Cardamine pratensis	.	7	4	32	Pinksterbloem
	Galium aparine	.	.	.	24+	Kleefkruid
	Brachythecium rutabulum	.	26	19	62	Gewoon dikkopmos
	Constante soorten					
	Alnus glutinosa -bl	100IV	100IV	100IV	100IV	Zwarte els (Bl)
	Betula pubescens -bl	30	52+	41I	21I	Zachte berk (Bl)
	Sorbus aucuparia -sl	60	48	63+	32	Wilde lijsterbes (Sl)
	Salix cinerea -sl	50I	59+	19+	32+	Grauwe wilg (Sl)
	Dryopteris carthusiana	30	67	59	50	Smalle stekelvaren
	Lysimachia vulgaris	10	26	33	29	Grote wederik
	Eurhynchium praelongum	50	82+	56	65	Fijn snavelmos
	Mnium hornum	30	82	70+	41+	Gewoon sterremos
	Lophocolea heterophylla	30	26	22	29	Gedrongen kantmos
	Overige soorten					
	Fraxinus excelsior -bl	10	.	.	18	Gewone es (Bl)
	Quercus robur -bl	20II	11	15+	12	Zomereik (Bl)
	Salix alba -bl	10	.	.	9I	Schietwilg (Bl)
	Betula pubescens -kl	.	4	11	.	Zachte berk (Kl)
	Crataegus monogyna -sl	20	.	19	27+	Eenstijlige meidoorn (Sl)
	Humulus lupulus -sl	20+	11	15	35	Hop (Sl)
	Lonicera periclymenum - sl	10	30+	37+	15	Wilde kamperfoelie (Sl)
	Populus tremula -kl	.	4	11	.	Ratelpopulier (Kl)
	Prunus padus -sl	10	.	11	21	Vogelkers (Sl)
	Prunus serotina -sl	20	.	22	6	Amerikaanse vogelkers (Sl
	Quercus robur -kl	20	11	33	12	Zomereik (Kl)
	Rosa canina -sl	10	.	4	.	Hondsroos (Sl)

Syntaxon	R1	R2	R3	D1	
Salix aurita -sl	10	.	4⁻	3	Geoorde wilg (Sl)
Sambucus nigra -sl	50	4	11	47ᵉ	Gewone vlier (Sl)
Viburnum opulus -sl	10	.	7	15	Gelderse roos (Sl)
Agrostis stolonifera	20	.	7ᵉ	.	Fioringras
Athyrium filix-femina	.	4	19	35	Wijfjesvaren
Caltha palustris s.l.	20	7ᵉᵉᵉ	.	3	Dotterbloem
Cardamine flexuosa	.	4	7	12	Bosveldkers
Carex acuta	10	.	7	6	Scherpe zegge
Carex nigra	.	.	11	3	Zwarte zegge
Carex paniculata	20	30	15	24⁻	Pluimzegge
Carex remota	10	.	7	6	IJle zegge
Carex riparia	30	7	15⁻	9	Oeverzegge
Ceratocapnos claviculata	10ᵉ	.	22⁻	3	Rankende helmbloem
Chamerion angustifolium	30	.	11	6	Wilgeroosje
Cirsium palustre	30	.	11	27	Kale jonker
Deschampsia cespitosa	20	.	.	18	Ruwe smele
Equisetum fluviatile	20	.	.	12⁻	Holpijp
Equisetum palustre	10	.	.	6	Lidrus
Eupatorium cannabinum	20	7	11ᵉ	6ᵉ	Koninginnekruid
Filipendula ulmaria	20	7	15	38	Moerasspirea
Galeopsis tetrahit	20	7	4	24	Gewone hennepnetel
Galium palustre	10	22	.	32⁻	Moeraswalstro
Glechoma hederacea	30	.	7⁻	29ᵉ	Hondsdraf
Glyceria maxima	20	4	4	15	Liesgras
Holcus lanatus	50	.	37	41	Gestreepte witbol
Juncus effusus	20	7	15	29	Pitrus
Lycopus europaeus	30	15⁻	.	24	Wolfspoot
Lysimachia thyrsiflora	10	22	.	.	Moeraswederik
Mentha aquatica	10	11	.	9	Watermunt
Molinia caerulea	10	.	26ᵉ	.	Pijpestrootje
Myosotis palustris	10	.	.	12	Moerasvergeet-mij-nietje
Peucedanum palustre	10	15	15	12	Melkeppe
Phalaris arundinacea	30	.	15⁻	29	Rietgras
Phragmites australis	20	19	26	18	Riet
Polygonum hydropiper	.	.	4	15⁻	Waterpeper
Ranunculus repens	10	.	4	27	Kruipende boterbloem
Rubus caesius	10	.	.	9ᵉᵉ	Dauwbraam
Scutellaria galericulata	.	4	7	12	Blauw glidkruid
Silene dioica	10	.	4	15	Dagkoekoeksbloem
Stellaria media	10	.	15	24	Vogelmuur
Thelypteris palustris	10	15	.	.	Moerasvaren
Valeriana officinalis	.	4	.	21	Echte valeriaan
Viola palustris	10	4	4	6	Moerasviooltje
Amblystegium riparium	10	11	.	9	Beek-pluisdraadmos
Atrichum undulatum	10	4	4	18	Groot rimpelmos
Aulacomnium androgynum	.	.	11	3	Gewoon knopjesmos
Calliergon cordifolium	.	15	.	12	Hartbladig nerf-puntmos
Calliergonella cuspidata	.	22	.	12	Gewoon puntmos
Calypogeia fissa	10	26	4	.	Moerasbuidelmos
Chiloscyphus polyanthos	.	15	.	3	Lippenmos
Dicranella heteromalla	20	11	7	12	Gewoon pluisjesmos
Pellia epiphylla	.	11	.	3	Gewone pellia
Lophocolea bidentata	10	44	26	6	Gewoon kantmos
Plagiomnium affine	.	7	4	18	Rondbladig boogsterremos
Plagiothecium laetum	10	.	11	3	Klein platmos
Polytrichum formosum	.	.	15	3	Fraai haarmos
Pseudoscleropodium purum	.	.	11⁻	3	Groot laddermos

a. Goed ontwikkelde elzenbroekbossen; associaties en subassociaties van de Alnetea glutinosae.

kolommen:
1. *(K = V) alle opnamen van de goed-ontwikkelde Elzenbroekbossen*
2. *(A1) alle opnamen die behoren tot de associatie Carici elongatae-Alnetum (Elzenzegge-Elzenbroek)*
7. *(A2) alle opnamen die behoren tot de associatie Thelypterido-Alnetum (Moerasvaren-Elzenbroek)*

Carici elongatae-Alnetum:
3. *(S1a) Bittere veldkers-Elzenbos (S cardaminetosum amarae)*
4. *(S1b) Zwarte bes-Elzenbos (S ribetosum nigri)*
5. *(S1c) Elzenzegge-Elzenbos (S typicum)*
6. *(S1d) Zompzegge-Elzenbos (S caricetosum curtae)*

Thelypterido-Alnetum:
8. *(S2a) Moerasvaren-Elzenbos (S typicum)*
9. *(S2b) Veenmos-Elzenbos (S sphagnetosum)*

Legenda:

		codering karakteristieke bedekking:
K	Klasse	
V	verbond	+ 6- 10%
A	associatie	I 11- 20%
S	subassociatie	II 21- 40%
kl.	in de kruidlaag	III 41- 60%
sl.	in de struiklaag	IV 61- 80%
bl.	in de boomlaag	V 81-100%

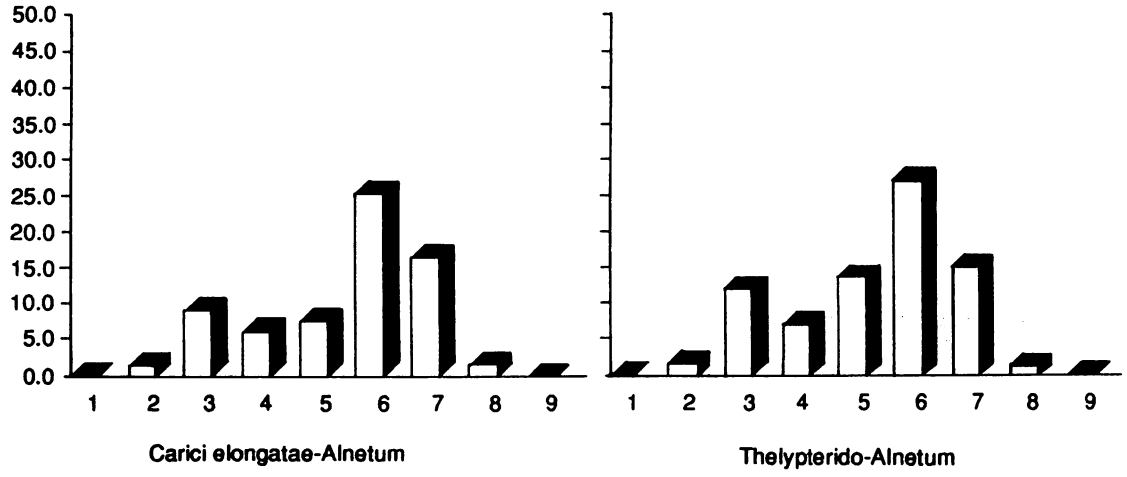
b. Gestoorde elzenbroekbossen; romp- en derivaatgemeenschappen van de Alnetea glutinosae.

kolommen:
1. *(R1) Braam-Elzenbos (Rg. Rubus fruticosus-[Alnion])*
2. *(R2) Moeraszegge-Elzenbos (Rg. Carex acutiformis-[Alnion])*
3. *(R3) Hennegras-Elzenbos (Rg. Calamagrostis/Sorbus-[Alnion])*
4. *(D1) Brandnetel-Elzenbos (Dg. Urtica dioica-[Alnion])*

Legenda:

		codering karakteristieke bedekking:
R	Rompgemeenschap	+ 6- 10%
D	Derivaatgemeenschap	I 11- 20%
kl.	in de kruidlaag	II 21- 40%
sl.	in de struiklaag	III 41- 60%
bl.	in de boomlaag	IV 61- 80%
		V 81-100%

De soortensamenstelling van de hier onderscheiden elzenbroekbosgemeenschappen kan worden afgelezen uit de presentietabellen (tabel 6.2a en 6.2b). Bij de onderstaande typebeschrijvingen wordt in de eerste plaats aangegeven welke soorten constant voorkomen, dat wil zeggen in meer dan 60% van de opnamen. Bij de vermelding van de differentiërende soorten van de bosgemeenschappen, d.w.z. van de soorten die belangrijk meer voorkomen, wordt uitgegaan van een verschil van tenminste 2 presentie- of bedekkingsklassen. Het best differentiëren de zogenaamde exclusieve soorten, deze zijn binnen de beschouwde broekbosgemeenschappen in hoofdzaak beperkt tot één bepaald type. In



Figuur 6.5. Zuurgraad-spectra voor de elzenbroekbos-associaties. Een laag indicatiegetal indiceert een zuur milieu.

andere bostypen komen zij hoogstens met 5% in de presentietabel voor. De volgorde waarin de bosgemeenschappen worden besproken, hangt samen met de geleidelijke verschuiving in de soortensamenstelling in de plantensociologische tabel, die min of meer correleert met een milieugradiënt van rijk-mineraal naar zuur-venig. De binnen de twee elzenbroekbos-associaties onderscheiden varianten (Framboos- en Oeverzegge-Elzenbos) zijn niet in de presentietabellen opgenomen.

Vegetatiebeschrijvingen

1 Bittere veldkers-Elzenbos
Carici elongatae-Alnetum cardaminetosum amarae

Binnen de broekbossen is het Bittere veldkers-Elzenbos het enige bostype met een duidelijk voorjaarsaspect van Dotterbloem (*Caltha palustris*) en Bosanemoon (*Anemone nemorosa*). De soortensamenstelling

vormt een overgang tussen de typische Elzenbroekbossen op beekvenen (waarvan de optimale vorm hier als Elzenzegge-Elzenbos beschreven is) en de natte, voedselrijke bossen van de minerale gronden (*Querco-Fagetea*; verbond *Alno-Padion*). Het grote aantal differentiërende soorten, waaronder een aantal duidelijke kwelindicatoren, o.a. Paarbladig goudveil (*Chrysosplenium oppositifolium*) sluit verwarring met andere broekbostypen uit. Kenmerkend is ook de afwezigheid van zowel Elzenzegge als Hennegras. De boomlaag bestaat in de door ons onderzochte proefvlakken geheel uit Zwarte els, die in dit type haar grootste hoogte bereikt. Merkwaardig is het geheel ontbreken van de Gewone es in de boomlaag.
Constante soorten: Zwarte els, Wilde lijsterbes, Gelderse roos (*Viburnum opulus*), Gewone braam, Dotterbloem, Bittere veldkers (*Cardamine amara*), Bitterzoet, Grote wederik, Moerasspirea (*Filipendula ulmaria*), Engelwortel (*Angelica sylvestris*), Bosanemoon, Grote brandnetel (*Urtica dioica*), Wijfjesvaren (*Athyrium filix-femina*), Smalle stekelvaren (*Dryopteris carthusiana*), IJle zegge (*Carex remota*), Ruw beemdgras (*Poa trivialis*), Gerimpeld boogsterremos (*Plagiomnium undulattum*), Fijn snavelmos, Gewoon dikkopmos (*Brachythecium rutabulum*).
Differentiërende soorten (t.o.v. alle andere *Alnion*-gemeenschappen):
Bittere veldkers, Bosanemoon, Gele dovenetel (*Lamium galeobdolon*), Kruipend zenegroen (*Ajuga reptans*), Paarbladig goudveil, Dotterbloem, Lidrus (*Equisetum palustre*), Moerasspiraea, Gewone engelwortel, Kale jonker, IJle zegge, Gerimpeld boogsterremos.

2 Brandnetel-Elzenbos
Dg. *Urtica dioica [Alnion]*

Het Brandnetel-Elzenbos is soortenarm en heeft een ruderaal karakter. Kenmerkend is het geringe aandeel van typische *Alnion*-soorten en het massaal voorkomen van nitrofiele soorten als Gewone vlier, Kleefkruid *(Galium aparine)*, Hondsdraf (*Glechoma hederacea*), Grote brandnetel en Gewoon dikkopmos. De nadrukkelijke aanwezigheid van deze soorten kan op zowel een sterk vervuild als op een sterk verdroogd milieu wijzen. In het laatste geval wordt het eutrafente karakter van de vegetatie bevorderd door mineralisatie van de veenbodem. Doorgaans zijn ook enkele soorten van de bossen op rijkere, minerale bodem (*Querco-Fagetea*) aanwezig, zoals Vogelkers (*Prunus padus*) in de struiklaag en Gewoon nagelkruid (*Geum urbanum*) in de kruidlaag. De presentie van deze soorten in dit bostype is echter laag. Naast de Zwarte els kunnen zowel de Es als de Zachte berk (*Betula pubescens*) in de boomlaag voorkomen.
Constante soorten: Zwarte els, Vlier, Gewone braam, Grote brandnetel, Ruw beemdgras, Gewoon dikkopmos en Fijn snavelmos.
Differentiërende soorten (t.o.v. alle andere *Alnion*-gemeenschappen):
Gewone vlier, Veldzuring (*Rumex acetosa*), Grote brandnetel (bedekking >5%), Kleefkruid (bedekking >5%), Gladde witbol (*Holcus lanatus*; bedekking >5%).

3 Braam-Elzenbos
Rg. *Rubus fruticosus [Alnion]*

Het Braam-Elzenbos is, zoals de naam rompgemeenschap al aangeeft, een verarmd vegetatietype met enkele soorten die hoge bedekkingen innemen als: Gewone braam, Brede stekelvaren (*Dryopteris dilatata*) en Hennegras. Ook Grote brandnetel, Gestreepte witbol, Gewone vlier, Hondsdraf en Ruw beemdgras hebben vrij hoge presenties, hoewel hun bedekking laag blijft.
De *Alnion*-soorten (vooral Gele lis en Bitterzoet), evenals moerasplanten, o.a. Oeverzegge (*Carex riparia*) en Wolfspoot, zijn goed vertegenwoordigd.
Constante soorten: Zwarte els, Wilde lijsterbes, Gewone braam, Grote brandnetel, Brede stekelvaren, Bitterzoet en Gele lis.
Differentiërende soorten (t.o.v. andere romp- en derivaatgemeenschappen): Gewone braam (hoge bedekking), Brede stekelvaren, Veldzuring, Grote kattestaart, Gewone engelwortel, Haagwinde (*Calystegia sepium*) en Wilgeroosje (*Chamaerion angustifolium*).

4 Framboos-Elzenbos
Carici elongatae-Alnetum var. met Rubus idaeus

Dit vrij soortenrijke elzenbos heeft een goed ontwikkelde struiklaag, waarin Gewone braam, Zwarte bes en Framboos (*Rubus idaeus*) hoge presenties hebben. De laatstgenoemde soort heeft in dit bostype zijn optimum. Ook Elzenzegge komt veel voor en heeft niet zelden een hoge bedekking. Verder komen *Alnion*-soorten slechts met lage presenties voor. In de kruidlaag wordt altijd Hennegras aangetroffen, vaak in combinatie met Ruwe smele, eveneens een soort die, binnen de broekbossen, in dit type haar optimum heeft. Deze soortencombinatie en het geringe aandeel van *Alnion*-soorten wijzen op een zekere verdroging van het milieu. Van een verruiging als in het hierboven beschreven type is echter geen sprake. Zwarte vlier, Kleefkruid, Grote brandnetel en Ruw beemdgras ontbreken vrijwel. Ook de soorten van moerasruigten (*Filipendulion*), die kenmerkend zijn voor het hierna te bespreken Zwarte bes-Elzenbos zijn van weinig betekenis. In de boomlaag kan naast de els een enkele berk aanwezig zijn; essen worden hier niet aangetroffen.
Constante soorten: Zwarte els, Zachte berk, Zwarte bes, Wilde lijsterbes, Sporkehout (*Rhamnus frangula*), Gewone braam, Framboos, Wilde kamperfoelie (*Lonicera periclymenum*), Grote wederik, Elzenzegge, Hennegras, Moeraswalstro, Pitrus, Smalle stekelvaren, Gele lis, Hop, Fijn snavelmos, Glanzend platmos, Gewoon dikkopmos, Gewoon sterremos.
Differentiërende soorten (t.o.v. alle andere *Alnion*-gemeenschappen): Framboos (bedekking > 5%), Wilde kamperfoelie en Ruwe smele.

5 Zwarte bes-Elzenbos
Carici elongatae-Alnetum ribetosum nigri

Het Zwarte bes-Elzenbos is soortenrijk en wordt gekenmerkt door een goed ontwikkelde, bloemrijke kruidlaag. Opvallend is het grote aandeel

van soorten van moerasruigten, zoals Moerasspiraea, Valeriaan en Leverkruid. De meeste *Alnion*-soorten zijn met vrij hoge presentiecijfers aanwezig; Blauw glidkruid heeft in dit type zelfs haar optimum. Hetzelfde geldt voor de liaanvormige Hop en de Zwarte bes, die in de struiklaag tot zeer hoge bedekking kan komen. De soortencombinatie wijst onmiskenbaar op een relatief eutroof en dynamisch milieu. Van sterke vervuiling of verdroging is echter geen sprake. Zwarte vlier komt hier weinig voor, terwijl de Grote brandnetel weliswaar regelmatig aanwezig is, maar nooit met hoge bedekking. Het veelvuldig voorkomen van IJle zegge en opslag van Es in de ondergroei wijst op het minerale karakter van de ondergrond. In de boomlaag speelt de Es echter geen grote rol (komt niet tot hoge bedekking).
Constante soorten: Zwarte els, Zwarte bes, Grauwe wilg, Gewone braam, Hop, Bitterzoet, Elzenzegge, Moerasspirea, Grote wederik, Grote brandnetel, Grote kattestaart, Moeraswalstro, Pinksterbloem, Wolfspoot, Gele lis, Smalle stekelvaren, Ruw beemdgras, Fijn snavelmos, Gewoon dikkopmos, Gewoon sterremos.
Differentiërende soorten: (t.o.v. alle andere *Alnion*-gemeenschappen): Zwarte bes (hoge bedekking), Gewone es in de ondergroei.

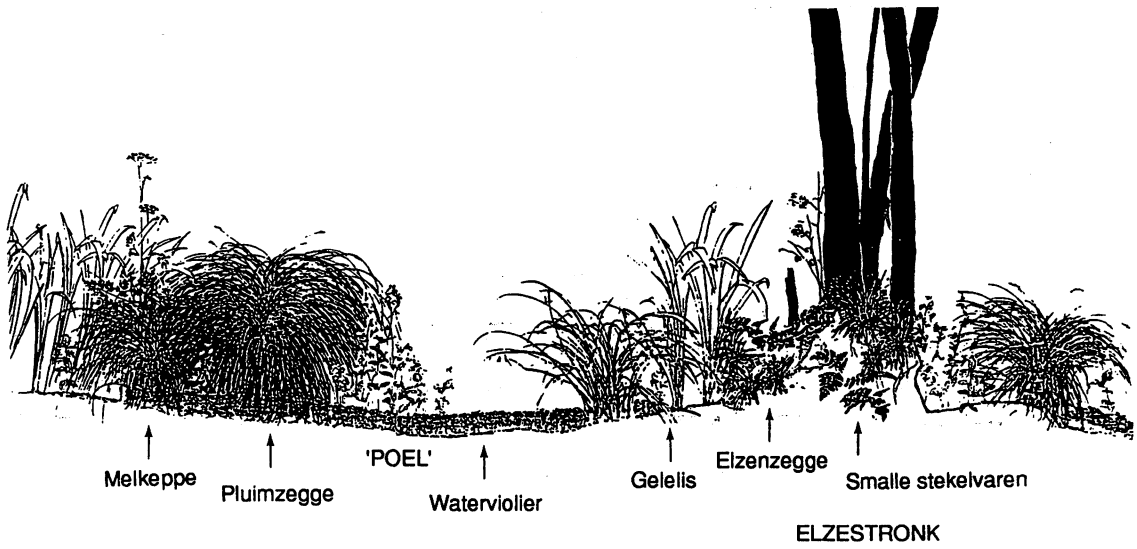
6 Zompzegge-Elzenbos
Carici elongatae-Alnetum caricetosum curtae

Vrij soortenarme, gemengde bossen van Zwarte els (dominant) en Zachte berk. Kenmerkend is het voorkomen van Zompzegge (*Carex curta*), een soort die in alle andere elzenbroektypen ontbreekt (m.u.v. het Veenmos-Elzenbroek). Ruigtkruiden zijn nagenoeg geheel afwezig. De kruidlaag bestaat daarentegen vooral uit echte *Alnion*-soorten, zoals Wederik, Bitterzoet, Moeraswalstro, Gele lis en Elzenzegge. De laatste soort is vrijwel altijd aanwezig en komt plaatselijk zelfs tot dominantie. In de moslaag komen veenmossoorten voor; Gewimperd veenmos is de meest algemene soort. Het grote aandeel van Zachte berk, het voorkomen van Zompzegge en het relatief oligotrafente karakter van de vegetatie geven aan dat deze gemeenschap een overgang vormt naar het berkenbroek (*Betulion*). Deze overgang kan zowel ruimtelijk als temporeel van aard zijn.
Constante soorten: Zwarte els (boomlaag en ondergroei), Zachte berk, Gewone braam, Bitterzoet, Grote wederik, Smalle stekelvaren, Elzenzegge, Zompzegge, Hennegras, Gele lis, Pitrus, Hartbladig nerfpuntmos (*Calliergon cordifolium)*, Fijn snavelmos, Gewoon sterremos.
Differentiërende soorten (t.o.v. alle andere *Alnion*-gemeenschappen): Zachte berk (boomlaag), Sporkehout, Wateraardbei (*Potentilla palustris*), Zompzegge en Moerasstruisgras (*Agrostis canina*).

7 Elzenzegge-Elzenbos
Carici elongatae-Alnetum typicum

Soortenrijke elzenbossen met een goed ontwikkelde, vaak zeer bloemrijke kruidlaag. Het betreft hier de optimaal ontwikkelde elzenbroekbossen van de beekdalen. Evenals het geval is in het hierboven beschreven

Zompzegge-Elzenbos ontbreken ruigtesoorten nagenoeg geheel en bestaat de ondergroei vooral uit typische *Alnion*-soorten. Het *Alnion*-element is hier echter veel sterker ontwikkeld: meer soorten komen voor en de presentie- en bedekkingscijfers zijn hoger. Naast de Elzenzegge hebben zowel Wolfspoot als Hoge cyperzegge binnen de broekbossen in dit type hun optimum. In de struiklaag komt veel Grauwe wilg voor, een soort die in alle hiervoor beschreven typen een ondergeschikte rol speelt. Plaatselijk kan de Stijve zegge (*Carex elata*), die typisch is voor de natte, venige beekdalbroekbossen, tot hoge bedekking komen. Kenmerkend voor het Elzenzegge-Elzenbos is voorts het plaatselijk voorkomen van poeltjes met Waterviolier (*Hottonia palustris*) en verschillende kroossoorten. Waar deze laaggelegen plekken met Waterviolier voldoende oppervlakte beslaan, vormt zich een mozaïek van opgaand elzenbos en wilgenstruweel, waarbij de Waterviolier een voorkeur heeft voor de struwelen. De *Hottonia*-poelen binnen deze bossen kunnen eventueel als aparte microgemeenschap worden onderscheiden, waarin ook Penningkruid (*Lysimachia nummularia*), Moeras-vergeet-me-nietje (*Myosotis palustris*) en Watermunt voorkomen; verjonging van Zwarte els is in deze 'poelen' nagenoeg afwezig (zie ook figuur 6.6).



Figuur 6.6. Bodembegroeiing van een goed ontwikkeld Elzenzegge-Elzenbos (Beekvliet bij Borculo). Natte delen met Waterviolier wisselen af met drogere plekken rond de elzestronken met Smalle stekelvaren en Elzenzegge.

Constante soorten: Zwarte els, Grauwe wilg, Bitterzoet, Moeraswalstro, Gele lis, Wolfspoot, Melkeppe, Grote wederik, Grote kattestaart, Smalle stekelvaren, Hennegras, Elzenzegge, Pitrus, Hartbladig nerfpuntmos, Gewoon puntmos, Fijn snavelmos en Gewoon sterremos.

Differentiërende soorten (t.o.v. alle andere *Alnion*-gemeenschappen): Waterviolier en Stijve zegge (hoge bedekking).

8 Moerasvaren-Elzenbos
Thelypterido-Alnetum typicum

Dit type vormt de laagveen-tegenhanger van de hierboven beschreven bosgemeenschap van de beekdalen. Zowel structureel als floristisch is dit bostype echter volkomen verschillend. De hoogte van het Moerasvaren-Elzenbroek bedraagt amper de helft van de beekbegeleidende elzenbroekbossen; daarnaast is het bos meer open (minder bedekking van de boomlaag) en komen stobben (hakhout) veel minder voor. Wel is het Moerasvaren-Elzenbos ook gevarieerd en bloemrijk, met Grauwe wilg

Detail van een Moerasvaren-Elzenbos (Thelypterido-Alnetum typicum); te zien zijn Moerasvaren en Pluimzegge; op de slappe kraggebodem waaien de elzebomen bij storm gemakkelijk scheef.

in de struiklaag, veel typische *Alnion*-soorten, voorkomend met hoge presentiecijfers en slechts weinig ruigtkruiden. De belangrijkste floristische verschillen met de beekdalbossen zijn: de aanwezigheid van Moerasvaren, de afwezigheid van Elzenzegge en het veel grotere aandeel van

grote zeggesoorten, zoals Pluimzegge, Moeraszegge en Oeverzegge. Van de genoemde soorten hebben Moerasvaren, Pluimzegge en Oeverzegge binnen de broekbossen van dit type hun optimum. De Moeraswederik is alleen in het hierna te bespreken Veenmos-Elzenbos nog algemener. De Gewone wederik komt in dit type echter duidelijk minder voor dan in de hiervoor beschreven bosgemeenschap van de beekdalen.
Constante soorten: Zwarte els (boomlaag en ondergroei), Grauwe wilg (ondergroei), Gewone braam, Bitterzoet, Gele lis, Moerasvaren, Pluimzegge, Hennegras, Melkeppe (optimaal), Riet (*Phragmites australis*), Fijn snavelmos, Gewoon dikkopmos, Gewoon sterremos.
Differentiërende soorten: de subassociatie is vooral negatief gekenmerkt t.o.v. het Veenmos-Elzenbos.

9 Veenmos-Elzenbos
Thelypterido-Alnetum sphagnetosum

Het Veenmos-Elzenbos is een bosgemeenschap die wat de structuur betreft sterk afwijkt van de typische vorm van de associatie. De soortensamenstelling doet nog wel denken aan de typische vorm, het Moerasvaren-Elzenbos, maar soortverhoudingen wijken zeer af van het hierboven beschreven type. Ook hier betreft het nog een vrij soortenrijk elzenbos met dominantie van mossen (vooral veenmossen) die veelal in zeer dichte, gesloten matten groeien. De *Alnion*-soorten zijn goed vertegenwoordigd, evenals de kensoort en de differentiërende soorten van de associatie. Het met hoge presentie voorkomen van Haakveenmos, Gewimperd veenmos en Moerasbuidelmos (*Calypogeia fissa*) onderscheidt deze subassociatie van de vorige.
Constante soorten: Moerasvaren, Riet, Pluimzegge, Moeraswederik, Zwarte els, Bitterzoet, Hennegras, Grauwe wilg, Gele lis, Haakveenmos, Gewone braam, Smalle stekelvaren, Fijn snavelmos, Gewoon sterremos, Glanzend platmos.
Differentiërende soorten (t.o.v. alle andere *Alnion*-gemeenschappen): Haakveenmos, Gewimperd veenmos en Moerasbuidelmos.

10 Oeverzegge-Elzenbos
Thelypterido-Alnetum var. met dominantie van Carex riparia

Zeer eenvormige en soortenarme elzenbroekbossen, gekenmerkt door een open struiklaag van Grauwe wilg en een door Oeverzegge gedomineerde kruidlaag. Het aantal begeleidende soorten in de kruidlaag is gering; Hennegras is de meest constante soort, maar komt niet tot bedekking. De moslaag is opvallend slecht ontwikkeld, hetgeen deze bosgemeenschap onderscheidt van het Moeraszegge-Elzenbos. Het structurele onderscheid tussen deze twee bostypen met dominantie van zeggen is (althans binnen het laagveengebied) nauwelijks waarneembaar; beide zeggesoorten lijken bovendien veel op elkaar. Ecologisch (en ook floristisch) is het verschil evenwel evident.
Constante soorten: Zwarte els, Grauwe wilg (ondergroei), Oeverzegge, Hennegras.

Differentiërende soorten (t.o.v. alle andere *Alnion*-gemeenschappen): Oeverzegge.

11 Moeraszegge-Elzenbos
Rg. *Carex acutiformis [Alnion]*

Deze bosgemeenschap komt, zoals gezegd, in structuur sterk overeen met het hierboven beschreven type. Ook hier betreft het een zeer eenvormig en soortenarm elzenbos met Grauwe wilg in de struiklaag en dominantie van een grote zegge in de kruidlaag. In dit geval is dit de Moeraszegge, die veelal in zeer dichte, gesloten matten groeit. In vergelijking met de hierboven beschreven bosgemeenschap is de moslaag iets rijker ontwikkeld met soorten als Gewoon kantmos (*Lophocolea bidentata*) en Gewoon puntmos. In de beekdalen komt dit bostype plaatselijk ook voor als microgemeenschap binnen andere natte broekbostypen, met name binnen het Bittere veldkers-Elzenbos.
Constante soorten: Zwarte els (boomlaag en ondergroei), Moeraszegge, Gewoon kantmos, Fijn snavelmos, Gewoon sterremos.
Differentiërende soorten (t.o.v. alle andere *Alnion*-gemeenschappen): Moeraszegge en Gewoon kantmos.

12 Hennegras-Elzenbos
Rg. *Calamagrostis/Sorbus [Alnion]*

In deze elzenbossen komt Zachte berk regelmatig in de boomlaag voor. Opvallend is ook zowel de armoede aan soorten als het ijle karakter van de ondergroei. Ten opzichte van de andere typen elzenbroek is dit een opvallend 'leeg' bos. Ook hier betreft het een duidelijke rompgemeenschap van het *Alnion*. Van de echte elzenbroeksoorten komen alleen de Zwarte els en het Hennegras nog constant voor, de laatstgenoemde soort alleen met lage bedekkingen.
Daarnaast is het constant voorkomen van *Quercion*-soorten opvallend; soorten die hun optimum hebben in de bossen van de drogere, arme zandgronden zoals: Wilde lijsterbes, Wilde kamperfoelie, Zomereik (in de ondergroei) en Drents krenteboompje. De soortensamenstelling in dit 'uitgekleed' elzenboekbos met opvallend veel *Quercion*-elementen wijst op een sterke verdroging van de bosbodem. De sporadisch voorkomende veenmospollen (*Sphagnum palustre*) moeten dan ook als relicten van het oorspronkelijk aanwezige broekbos worden opgevat. Opvallend is dat de verdroging niet, zoals in het Brandnetel-Elzenbos, heeft geleid tot een explosie van nitrofiele soorten. Van de constante soorten kunnen alleen Gewone braam en Brede stekelvaren als duidelijk nitrofiel beschouwd worden. Gewone vlier, Grote brandnetel, Kleefkruid en Hondsdraf ontbreken.
Constante soorten: Zwarte els, Zomereik (ondergroei), Wilde lijsterbes, Vuilboom, Gewone braam, Hennegras, Brede stekelvaren, Smalle stekelvaren, Fijn snavelmos, Glanzend platmos, Gewoon sterremos.
Differentiërende soorten (t.o.v. alle andere *Alnion*-gemeenschappen): Wilde lijsterbes, Drents krenteboompje, Sporkehout, Reukgras.

De Moeraszegge vormt onder els aan randen van kraggen dichte matten waarin weinig andere plantesoorten een plek kunnen vinden.

6.2 Berkenbroekbos

Het berkenbroekbos (*Betulion*) bereikt in ons land de zuidwestgrens van het areaal en komt hier in verarmde vorm voor (Westhoff & Den Held 1969). Ecologisch heeft het berkenbroek een duidelijke eigen positie, hoewel de overgang naar het vochtige, zure Berken-Eikenbos (*Quercion*) niet scherp is. Plantensociologisch wordt het *Betulion* in de klasse der naaldbossen geplaatst (klasse: *Vaccinio-Piceetea*; orde: *Vaccinio-Piceetalia*; Oberdorfer 1992; Westhoff & Den Held 1969), ondanks het bezwaar dat hierdoor de hoog-opgaande, altijd-groene naaldbossen en de (structureel gezien) armetierige, loofverliezende berkenbossen in één groep worden verenigd. De floristische overeenkomsten, die samenhangen met het extreme karakter van de standplaats (oligotrofie), lijken deze plaatsing te rechtvaardigen. Echte *Betulion*-kensoorten komen (evenals in het *Alnion*) nauwelijks voor, hetgeen ook hier samenhangt met de voor bosontwikkeling extreme milieu-omstandigheden. Een soort die als kensoort in aanmerking komt, is de Rijsbes (*Vaccinium uliginosum*). Differentië-

rende soorten (onderscheidend t.o.v. alle andere bossen) zijn: Eenarig wollegras (*Eriophorum vaginatum*), Veenpluis (*Eriophorum angustifolium*), Kleine veenbes (*Oxycoccus palustris*), Lavendelhei (*Andromeda polifolia*) en diverse veenmossen (o.a. *Sphagnum recurvum*).
Berkenbroeken zijn in het algemeen lichte, lage bossen (de hoogte varieert van enkele meters tot circa 10 m). In figuur 6.7 wordt een getekende doorsnede gegeven van een berkenbroekbos aan de rand van een vergraven hoogveen, waarin twee bostypen zijn vertegenwoordigd: het berkenbroekbos op veendijken: het Struikhei-Berkenbos met Rijsbes, en het Wollegras-Berkenbroek met dominantie van Eenarig wollegras in de verlande petgaten. Uit de vergelijking met de hiervoor op dezelfde schaal afgebeelde elzenbroekbossen blijkt hoe ijl en nietig deze berken-'bossen' zijn.
De boomlaag in het berkenbroek bestaat overwegend uit Zachte berk, soms gemengd met de Ruwe berk; beide soorten zijn echter niet altijd gemakkelijk van elkaar te onderscheiden. Plaatselijk kan ook Grove den (*Pinus sylvestris*) voorkomen, hoewel het aandeel in de boomlaag van deze soort beperkt blijft. Op enkele plaatsen (o.a. Vragenderveen) komt ook de Karpatenberk (*Betula pubescens* ssp. *carpatica*) voor. Onder de boomlaag is meestal een dwergstruiklaag aanwezig, met ten dele altijdgroene soorten als Dophei (*Erica tetralix*), Vossebes (*Vaccinium vitis-idaea*), Lavendelhei en soms ook Struikhei (*Calluna vulgaris*). De moslaag is vrijwel altijd goed ontwikkeld. Een hogere struiklaag wordt ook in het berkenbroek meestal niet gevormd, hoewel plaatselijk, op de overgang naar mineraal substraat, een struiklaag van Wilde gagel (*Myrica gale*) kan voorkomen of, in laagveenberkenbroek, een struiklaag van Zwarte appelbes (*Aronia x prunifolia*).

Figuur 6.7. Doorsnede van een berkenbroekbos aan de rand van een vergraven hoogveen, met het berkenbroekbos op veendijken (met Rijsbes en Struikhei) en het broekbos in verlande petgaten met dominantie van Eenarig wollegras.

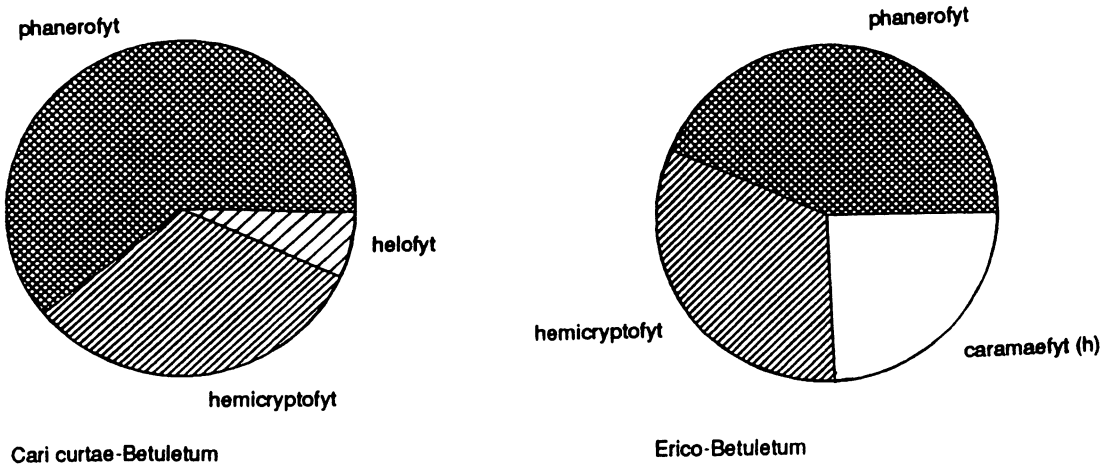
Indeling van de berkenbroekbossen

Binnen het berkenbroekbos worden twee associaties onderscheiden (*Carici curtae-Betuletum* en *Erico-Betuletum*), drie rompgemeenschappen en een derivaatgemeenschap. In het geheel betreft het negen typen Berkenbroek, waarvan de Rompgemeenschap van Braam/Sorbus (Rg. *Rubus fruticosus/ Sorbus aucuparia [Betulion]*) een overgang vormt naar de bossen van droge en voedselarme gronden (*Quercion*). Het Zompzegge-Berkenbroek (*Carici curtae-Betuletum*) wordt onderverdeeld in twee subassociaties, en het Dophei-Berkenbroek (*Erico-Betuletum*) in drie subassociaties (tabel 6.3).

Tabel 6.3. Indeling van de berkenbroekbossen

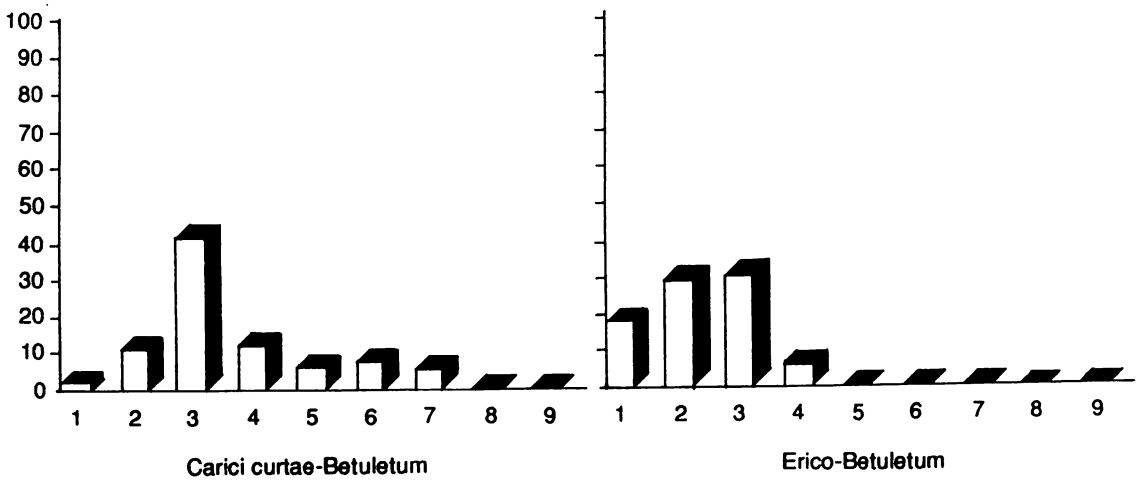
Wetenschappelijke naam	Nederlandse naam
KLASSE	
Orde	
VERBOND	
Associatie	
subassociatie	
VACCINIO-PICEETEA	
Vaccinio-Piceetalia	
BETULION PUBESCENTIS	
Carici curtae-Betuletum	
* *typicum*	* Zompzegge-Berkenbos
* *sphagnetosum*	* Veenmos-Berkenbos
Erico-Betuletum	
* *eriophoretosum vaginati*	* Wollegras-Berkenbos
* *callunetosum*	* Struikhei-Berkenbos
* *inops*	* Dophei-Berkenbos
romp- en derivaatgemeenschappen	
Rg. *Molinia caerulea [Betulion]*	* Pijpestrootje-Berkenbos
Rg. *Rubus fruticosus [Betulion]*	* Braam-Berkenbos
Rg. *Myrica gale [Betulion]*	* Gagel-Berkenbos
Dg. *Aronia x prunifolia [Betulion]*	* Appelbes-Berkenbos

In hoofdstuk 1 werd er reeds op gewezen dat een belangrijk verschil tussen elzen- en berkenbroekbossen gevormd wordt door de plaatselijke abundantie van dwergstruiken (chamaefyten), zoals bosbessoorten in de berkenbroeken. De levensvormenspectra voor de twee berkenbroekbos-



Figuur 6.8. Levensvormenspectra voor de berkenbroekbos-associaties.

associaties (fig. 6.8) maken duidelijk dat de chamaefyten in feite kenmerkend zijn voor een van beide associaties: het *Erico-Betuletum* ('hoogveenberkenbroek'). In het *Carici curtae-Betuletum* vinden wij daarentegen nog een aantal helofyten, hetgeen duidt op een ecologische verwantschap met de elzenbroekbossen.



Figuur 6.9. Zuurgraadspectra voor de berkenbroekbos-associaties. Een laag indicatiegetal indiceert een zuur milieu.

Ook de spectra die betrekking hebben op de indicatiewaarde van de soorten voor de zuurgraad van het milieu geven aan dat het "hoogveenberkenbroek" (*Erico-Betuletum*) een associatie is van een extreem (zuur) milieu (fig. 6.9). Soorten van sterk zure milieus (klasse 1 en 2) treden hier op de voorgrond. Voorbeelden zijn Gewone dophei, Rijsbes en Eenarig wollegras. Het "laagveenberkenbroek" *(Carici curtae-Betuletum)* vertoont meer overeenkomst met de elzenbroeken. Er zijn hier nog enige soorten van zwak zure tot neutrale milieus aanwezig, zij het niet in grote aantallen of bedekkingen.
De soortensamenstelling van elk van de hier onderscheiden berkenbroekbos-gemeenschappen kan worden afgelezen uit de presentietabellen (tabel 6.4a en 6.4b).

Tabel 6.4. Vegetatietabel berkenbroekbossen (Betulion pubescentis). Elk cijfer in de tabel geeft het percentage van het totale aantal opnamen waarin de betreffende soort is aangetroffen (presentie). Wanneer de karakteristieke bedekking van een plantesoort meer dan 5% bedraagt is deze met een code achter het presentiecijfer weergegeven. Met kaders is aangegeven voor welk vegetatietype of voor welke groep vegetatietypen de betreffende soorten kensoorten of diferentiërende soorten zijn. Wanneer een soort (ook) door een hoge karakteristieke bedekking differentieert is de bedekkingscode omkaderd.

Tabel 6.4a: Goed ontwikkelde Berkenbroekbossen (Betulion pubescentis)

Syntaxon Aantal opnamen	V 103	A1 60	S1a 46	S1b 14	A2 43	S2a 15	S2b 16	S2c 12	
Differentiërende soorten									
ZOMPZEGGE-ASSOCIATIE									
A1 *Alnus glutinosa -bl*	23^{r}	40^{r}	41^{r}	36^{+}	.	.	.	.	Zwarte els (Bl)
Salix cinerea -sl	27^{+}	45^{+}	50^{+}	29	2	7	.	.	Grauwe wilg (Sl)
Sorbus aucuparia -sl	22	35	30	50	5	7	6	.	Wilde lijsterbes (Sl)
Lonicera periclymenum - sl	10	17	13	29	.	.	.	.	Wilde kamperfoelie (Sl)
Aronia x prunifolia -sl	3	5	2^{+}	14	.	.	.	.	Zwarte appelbes (Sl)
Dryopteris carthusiana	40	53	52	57	21	40	19	.	Smalle stekelvaren
Phragmites australis	33^{+}	52^{+}	52^{+}	50^{+}	7	13	6	.	Riet
Calamagrostis canescens	29^{r}	48^{r}	54^{r}	29	2	7	.	.	Hennegras
Rubus fruticosus -kl	28	45	46	43	5	13	.	.	Gewone braam (Kl)
Carex curta	20	32^{+}	39^{+}	7	5	7	6	.	Zompzegge
Lysimachia vulgaris	14	23	24	21	.	.	.	.	Grote wederik
Holcus lanatus	9	15	17	7	.	.	.	.	Gestreepte witbol
Carex elata	9	15	17	7	.	.	.	.	Stijve zegge
Alnus glutinosa -kl	7	12	11	14	.	.	.	.	Zwarte els (Kl)
Mnium hornum	45	68	70	64	12	33	.	.	Gewoon sterremos
Sphagnum palustre	38^{rr}	55^{rr}	50^{r}	71^{rrr}	14^{r}	20^{r}	19^{r}	.	Gewoon veenmos
Polytrichum commune	22^{+}	33^{+}	26^{+}	57^{+}	7	13	6^{+}	.	Gewoon haarmos
Plagiothecium denticulatum	20	33	33	36	2	7	.	.	Glanzend platmos
Sphagnum squarrosum	18^{+}	27^{+}	28^{+}	21^{rr}	5	7	6	.	Haakveenmos
DOPHEI-ASSOCIATIE									
A2 *Molinia caerulea*	68^{r}	52^{+}	50^{r}	57^{+}	91^{rr}	100^{rrr}	81^{r}	92	Pijpestrootje
Erica tetralix	23^{+}	.	.	.	56^{+}	33^{r}	81	50	Gewone dophei
Eriophorum angustifolium	23^{+}	7	7	7	47^{+}	33	50^{r}	58	Veenpluis
Vaccinium uliginosum	15^{r}	.	.	.	35^{r}	.	50	58^{rr}	Rijsbes
Pinus sylvestris -kl	15	2	2	.	33	7	50	42	Grove den (Kl)
Campylopus pyriformis	21	2	2	.	49	53	31	67	Gewoon kronkelsteeltje
Hypnum jutlandicum	23^{+}	10	7	21	42^{+}	47	38	42^{rr}	Heide-klauwtjesmos
Dicranum scoparium	22	12	11	14	37	53	19	42^{+}	Gewoon gaffeltandmos
Campylopus flexuosus	22	13	13	14^{+}	35	47	19	42	Bos-kronkelsteeltje
Pleurozium schreberi	13	.	.	.	30	40	19	33^{+}	Bronsmos
Sphagnum papillosum	14^{+}	5^{+}	7^{+}	.	26^{+}	27^{+}	44^{r}	.	Wrattig veenmos
Dicranum polysetum	5	.	.	.	12	13	.	25	Gerimpeld gaffeltandmos
ZOMPZEGGE-BERKENBOS									
S1a *Carex acutiformis*	9^{+}	15^{+}	20^{+}	.	.	.	.	.	Moeraszegge
Solanum dulcamara	6	10	13	.	.	.	.	.	Bitterzoet
Lythrum salicaria	6	10	13	.	.	.	.	.	Grote kattestaart
Stellaria media	7	10	13	.	2	7	.	.	Vogelmuur
Lophocolea heterophylla	14	13	17	.	14	13	13	17	Gedrongen kantmos
Polytrichum longisetum	6	10	13	.	.	.	.	.	Gerand haarmos
Orthodontium lineare	12	8	11	.	16	20	25	.	Geelsteeltje
VEENMOS-BERKENBOS									
S1b *Sphagnum fimbriatum*	63^{r}	65^{rr}	54^{r}	100^{rr}	61^{+}	80^{+}	69^{+}	25	Gewimperd veenmos
DOPHEI-BERKENBOS									
S2a *Quercus robur -bl*	13	15	11	29^{+}	9	27	.	.	Zomereik (Bl)
Rhamnus frangula -sl	57^{+}	68^{r}	74^{r}	50^{+}	42^{+}	73^{+}	31	17	Sporkehout (Sl)
Amelanchier lamarckii -sl	4	3	2	7	5	13	.	.	Amerikaans krentebOompje
Juncus effusus	16	18^{+}	20^{+}	14	12	27	6	.	Pitrus
Brachythecium rutabulum	19	27	26	29	9	27	.	.	Gewoon dikkopmos
Plagiothecium laetum	6	5	2	14	7	20	.	.	Klein platmos
Eurhynchium praelongum	23	35	37	29	7	20	.	.	Fijn snavelmos
Plagiomnium undulatum	2	.	.	.	5	13	.	.	Gerimpeld boogsterremos
Pseudoscleropodium purum	6	7	7	7	5	13	.	.	Groot laddermos
Leucobryum glaucum	7	8	7	14	5	13	.	.	Kussentjesmos
Dicranum montanum	2	.	.	.	5	13	.	.	Bossig gaffeltandmos
WOLLEGRAS-BERKENBOS									
S2b *Eriophorum vaginatum*	29^{rr}	2	2	.	67^{rr}	47	81^{rrr}	75	Eenarig wollegras

Syntaxon	V	A1	S1a	S1b	A2	S2a	S2b	S2c	
Oxycoccus palustris	7	.	.	.	16	.	44	.	Kleine veenbes
Andromeda polifolia	3	.	.	.	7	.	19	.	Lavendelhei
Carex nigra	6-	7-	7-	7	5	.	13	.	Zwarte zegge
Hydrocotyle vulgaris	4-	3I	2I	7	5	.	13	.	Waternavel
Sphagnum cuspidatum	11	2	2	.	23	13	50-	.	Waterveenmos
Calliergon stramineum	15	17	15	21	12	.	31	.	Sliertmos
STRUIKHEI-BERKENBOS									
S2c *Calluna vulgaris*	15I	.	.	.	35I	.	19-	100I	Struikhei
Vaccinium myrtillus	15I	2	.	7	33I	7	31-	67II	Blauwe bosbes
Vaccinium vitis-idaea	11I	.	.	.	26I	13	19	50II	Rode bosbes
Cladonia floerkeana	3	.	.	.	7	.	.	25	Rood heidestaartje
Cladonia coccifera	2	.	.	.	5	.	.	17	Rood bekermos
Constante soorten									
Betula pubescens -bl	98IV	98IV	98IV	100IV	98IV	100IV	100IV	92III	Zachte berk (Bl)
Betula pubescens -kl	34	28	24	43	42	40	50	33	Zachte berk (Kl)
Sphagnum recurvum	48II	40II	39II	43-	58II	67-	88II	8	Slank veenmos
Pohlia nutans	43	37	37	36	51	53	44	58	Gewoon peermos
Aulacomnium palustre	37	37	30	57	37	40	44	25	Veen-knopjesmos
Overige soorten									
Betula pendula + pubescens -bl	7I	2IV	2IV	.	14-	20	.	25I	Ruwe + Zachte berk (Bl)
Pinus sylvestris -bl	10-	3	4	.	19-	.	31-	25-	Grove den (Bl)
Myrica gale -sl	12-	18-	20-	14	2I	7I	.	.	Wilde gagel (Sl)
Quercus robur -kl	19	18	17	21	21	33	19	8	Zomereik (Kl)
Agrostis canina	10I	15I	15	14III	2	.	6	.	Moerasstruisgras
Agrostis stolonifera	8-	12-	11I	14	2	7	.	.	Fioringras
Anthoxanthum odoratum	4-	7-	4-	14	.	.	.	.	Gewoon reukgras
Cirsium palustre	4	7	4	14	.	.	.	.	Kale jonker
Deschampsia flexuosa	5	5	2	14	5	7	.	8	Bochtige smele
Dryopteris dilatata	12	18	20	14	2	7	.	.	Brede stekelvaren
Peucedanum palustre	5	8	7	14	.	.	.	.	Melkeppe
Valeriana officinalis	3	5	2	14	.	.	.	.	Echte valeriaan
Calypogeia fissa	15	18	17	21	9	7	19	.	Moerasbuidelmos
Campylopus introflexus	13	5	4	7	23	20	25	25	Grijs kronkelsteeltje
Cephalozia bicuspidata	14	15	15	14	12	7	25	.	Gewoon maanmos
Cephalozia connivens	13	7	7	7	21-	13	31	17I	Glanzend maanmos
Ceratodon purpureus	3	.	.	.	7	.	13	8	Purpersteeltje
Dicranella heteromalla	9	13	15	7	2-	7-	.	.	Gewoon pluisjesmos
Dicranum bonjeanii	10	13	15	7	5I	7	.	8I	Moeras-gaffeltandmos
Drepanocladus fluitans	15	7	9	.	26	27	44	.	Ven-sikkelmos
Hypnum cupressiforme	13	10	11	7	16-	13	19	17I	Gewoon klauwtjesmos
Lophocolea bidentata	10	15	17	7	2	.	6	.	Gewoon kantmos
Polytrichum formosum	14	12	11-	14	16	27	.	25	Fraai haarmos
Polytrichum juniperinum	3	.	.	.	7	.	6	17	Zand-haarmos
Tetraphis pellucida	16	15	17	7	16	13	19	17	Viertandmos

Tabel 6.4b: Gestoorde Berkenbroekbossen (Betulion pubescentis)

Syntaxon Aantal opnamen	R1 27	R2 13	R3 12	D1 9	
Differentiërende soorten rompen					
BRAAM-BERKENBOS					
R1 *Prunus serotina -sl*	30	.	.	.	Amerikaanse vogelkers (Sl)
Sambucus nigra -sl	11	.	.	.	Gewone vlier (Sl)
Ceratocapnos claviculata	22	.	.	.	Rankende helmbloem
Holcus mollis	19	.	.	.	Gladde witbol
Rubus idaeus -kl	15	.	.	.	Framboos (Kl)
Carex nigra	15	.	.	.	Zwarte zegge
Urtica dioica	15	.	.	.	Grote brandnetel
Agrostis stolonifera	11	.	.	.	Fioringras
Agrostis canina	11	.	.	.	Moerasstruisgras
Rumex acetosella	11	.	.	.	Schapezuring
Polytrichum formosum	37	.	.	.	Fraai haarmos
Hypnum cupressiforme	15	.	.	.	Gewoon klauwtjesmos
Polytrichum juniperinum	11	.	.	.	Zand-haarmos
PIJPESTROOTJE-BERKENBOS					
R2 *Pinus sylvestris -bl*	.	15+	.	.	Grove den (Bl)
GAGEL-BERKENBOS					
R3 *Myrica gale -sl*	7	8+	100III	.	Wilde gagel (Sl)
Salix aurita -sl	.	.	17I	.	Geoorde wilg (Sl)
Drepanocladus fluitans	.	.	25	.	Ven-sikkelmos
Carex rostrata	.	.	17	.	Snavelzegge
Sphagnum denticulatum	.	.	17	.	Geoord veenmos
Constante soorten rompen					
Quercus robur -bl	48+	31	42+	.	Zomereik (Bl)
Rhamnus frangula -sl	63+	85+	75I	.	Sporkehout (Sl)
Molinia caerulea	78I	100V	100III	11	Pijpestrootje
Campylopus pyriformis	37	54	42	.	Gewoon kronkelsteeltje
Dicranella heteromalla	30	31	58	.	Gewoon pluisjesmos
Different. soorten derivaatgem.					
D1 *Alnus glutinosa -bl*	11	.	8	56+	Zwarte els (Bl)
Aronia x prunifolia -sl	.	.	.	100IV	Zwarte appelbes (Sl)
Alnus glutinosa -kl	4	.	.	33	Zwarte els (Kl)
Eurhynchium praelongum	26	23	8	89	Fijn snavelmos
Mnium hornum	44	23	.	67+	Gewoon sterremos
Sphagnum palustre	7+	8	.	67+	Gewoon veenmos
Calypogeia fissa	7	8	8	56	Moerasbuidelmos
Aulacomnium palustre	.	15	17+	44	Veen-knopjesmos
Lophocolea bidentata	11	.	.	44	Gewoon kantmos
Plagiomnium undulatum	.	.	.	44	Gerimpeld boogsterremos
Cephalozia bicuspidata	.	.	8	44	Gewoon maanmos
Sphagnum squarrosum	4+	.	8+	33	Haakveenmos
Constante soorten					
Betula pubescens -bl	100IV	100IV	100II	100III	Zachte berk (Bl)
Betula pubescens -kl	37	31	33	56	Zachte berk (Kl)
Pohlia nutans	52	62	58+	22	Gewoon peermos
Lophocolea heterophylla	52	39	8	33	Gedrongen kantmos
Hypnum jutlandicum	44	46	8	33	Heide-klauwtjesmos
Brachythecium rutabulum	44	31	8	33	Gewoon dikkopmos
Overige soorten					
Betula pendula + pubescens -bl	15+	.	33II	.	Ruwe + Zachte berk (Bl)
Populus tremula -bl	11	.	8+	.	Ratelpopulier (Bl)
Amelanchier lamarckii -sl	19	.	.	22	Amerikaans krenteboompje
Lonicera periclymenum - sl	19	.	.	33	Wilde kamperfoelie (Sl)
Pinus sylvestris -kl	4	15	8	.	Grove den (Kl)

Syntaxon	R1	R2	R3	D1	
Quercus robur -kl	37	46	.	.	Zomereik (Kl)
Salix cinerea -sl	15	8	.	22	Grauwe wilg (Sl)
Sorbus aucuparia -sl	63+	31	.	67+	Wilde lijsterbes (Sl)
Agrostis capillaris	11	.	8	.	Gewoon struisgras
Calamagrostis canescens	15+	23I	33I	11	Hennegras
Calluna vulgaris	11	15	8	.	Struikhei
Carex curta	4	8	.	11	Zompzegge
Chamerion angustifolium	19	8	.	.	Wilgeroosje
Deschampsia flexuosa	15	.	.	.	Bochtige smele
Dryopteris carthusiana	48	39	.	56	Smalle stekelvaren
Dryopteris dilatata	59	23	.	56+	Brede stekelvaren
Erica tetralix	.	23I	17	.	Gewone dophei
Eriophorum angustifolium	.	8	17	.	Veenpluis
Galeopsis tetrahit	11	8	.	.	Gewone hennepnetel
Holcus lanatus	33	.	8	22	Gestreepte witbol
Iris pseudacorus	7	.	.	11	Gele lis
Juncus effusus	19	8	33	.	Pitrus
Lysimachia vulgaris	15	8	.	11	Grote wederik
Phragmites australis	11	15+	33	11	Riet
Poa trivialis	15	.	.	22	Ruw beemdgras
Rubus fruticosus -kl	70I	39	.	89	Gewone braam (Kl)
Solanum dulcamara	4	.	.	22	Bitterzoet
Stellaria media	15	.	.	11	Vogelmuur
Atrichum undulatum	11	8	8	.	Groot rimpelmos
Aulacomnium androgynum	37	23	.	.	Gewoon knopjesmos
Calliergon stramineum	.	8	.	11	Sliertmos
Campylopus flexuosus	4	15	8	.	Bos-kronkelsteeltje
Campylopus introflexus	4	15	.	.	Grijs kronkelsteeltje
Ceratodon purpureus	7	15	8	.	Purpersteeltje
Dicranum scoparium	26	15	.	.	Gewoon gaffeltandmos
Gymnocolea inflata	4	8	33	.	Broedkelkje
Leucobryum glaucum	4	.	8	11	Kussentjesmos
Orthodontium lineare	7	8	.	33	Geelsteeltje
Plagiothecium denticulatum	19	15	8	.	Glanzend platmos
Plagiothecium laetum	19	8	8	11	Klein platmos
Pseudoscleropodium purum	7	.	.	11	Groot laddermos
Rhytidiadelphus squarrosus	4	.	.	11	Gewoon haakmos
Sphagnum fimbriatum	7+	8	42I	56+	Gewimperd veenmos
Sphagnum recurvum	.	15	25	33	Slank veenmos
Tetraphis pellucida	4	8	8	22	Viertandmos

a. Goed ontwikkelde berkenbroekbossen; associaties en subassosiaties van het Betulion pubescentis.

kolommen:
1. (V) alle opnamen van de goed-ontwikkelde berkenbroekbossen
2. (A1) alle opnamen die behoren tot de associatie Carici curtae-Betuletum (Zompzegge-Berkenbroek)
5. (A2) alle opnamen die behoren tot de associatie Erico-Betuletum (Dophei-Berkenbroek)

Carici curtae-Betuletum:
3. (S1a) Zompzegge-Berkenbos (SA typicum)
4. (S1b) Veenmos-Berkenbos (SA sphagnetosum)

Erico-Betuletum:
6. (S2a) Dophei-Berkenbos (SA inops)
7. (S2b) Wollegras-Berkenbos (SA eriophoretosum vaginati)
8. (S2c) Struikhei-Berkenbos (SA callunetosum)

Legenda:

		codering karakteristieke bedekking:
V	verbond	+ 6- 10%
A	associatie	I 11- 20%
S	subassociatie	II 21- 40%
kl.	in de kruidlaag	III 41- 60%
sl.	in de struiklaag	IV 61- 80%
bl.	in de boomlaag	V 81-100%

b. Gestoorde berkenbroekbossen; romp- en derivaatgemeenschappen van het Betulion pubescentis

kolommen:
1. (R1) Braam-Berkenbos (Rg. Rubus fruticosus-[Betulion])
2. (R2) Pijpestrootje-Berkenbos (Rg. Molinia caerulea-[Betulion])
3. (R3) Gagel-Berkenbos (Rg. Myrica gale-[Betulion])
4. (D1) Appelbes-Berkenbos (Dg. Aronia x prunifolia-[Betulion])

Legenda:

		codering karakteristieke bedekking:
R	Rompgemeenschap	+ 6- 10%
D	Derivaatgemeenschap	I 11- 20%
kl.	in de kruidlaag	II 21- 40%
sl.	in de struiklaag	III 41- 60%
bl.	in de boomlaag	IV 61- 80%
		V 81-100%

Vegetatiebeschrijvingen

13 Veenmos-Berkenbos
Carici curtae-Betuletum sphagnetosum

Vrij soortenarm berkenbos met een slecht ontwikkelde struik- en kruidlaag en een goed ontwikkelde moslaag, waarin veenmossoorten domineren. De belangrijkste soort is Gewoon veenmos (*Sphagnum palustre*). Deze typische bosgemeenschap vormt in zekere zin in het berkenbroek de tegenhanger van het hierboven beschreven Hennegras-Elzenbos. De *Alnion*-soorten Zwarte els en Hennegras zijn vervangen door de *Betulion*-soorten Zachte berk en Pijpestrootje (*Molinia caerulea*). Verdere ken- en differentiërende soorten ontbreken nagenoeg. Plaatselijk kan in dit bos Gewimperd veenmos, Gewoon veenmos als dominant vervangen. Ook komen in deze gemeenschap de genoemde *Quercion*-soorten (Wilde lijsterbes, Zomereik, Wilde kamperfoelie, Krenteboompje (*Amelanchier lamarckii*) veel voor, zij het met gemiddeld vrij lage bedekkingscijfers. Het aandeel van de nitrofiele soorten is gering; wel komt de Gewone braam regelmatig voor.
Constante soorten: Zachte berk (boomlaag en ondergroei), Veenknopjesmos (*Aulacomnium palustre*), Wilde lijsterbes, Smalle stekelvaren, Gewoon sterremos, Pijpestrootje, Gewoon haarmos (*Polytrichum commune*), Gewoon veenmos, Gewimperd veenmos.
Differentiërende soorten (t.o.v. alle andere *Betulion*-gemeenschappen): Gewimperd veenmos, Gewoon veenmos (bedekking > 25%).

14 Appelbes-Berkenbos
Dg. *Aronia x prunifolia [Betulion]*

Deze gemeenschap betreft vrij soortenarme berkenbossen met een dichte, vaak nagenoeg ondoordringbare ondergroei van Zwarte appelbesstruiken. De Zwarte appelbes is een oorspronkelijk uit Noord-Amerika afkomstige bastaardsoort die zich, in navolging van zijn landgenoot *Prunus serotina* (Amerikaanse vogelkers of "Bospest") op de droge zandgronden, in veenmoerassen na verwildering als een plaag kan ontwikkelen. De kruidlaag in deze bossen is steeds arm aan soorten; de moslaag is daarentegen erg goed ontwikkeld. Veenmossoorten zijn meestal dominant, maar in lagere bedekkingen komen ook veel andere mossoorten voor. Hiervan is het Gerimpeld platmos, een klasse-kensoort van de *Vaccinio-Piceetea*, binnen de broekbossen beperkt tot dit type. Ook Geelsteeltje of 'Mospest' (*Orthodontium lineare*), eveneens een Amerikaanse neofyt, en vele andere mossoorten, waaronder Gewoon maanmos, Gerimpeld boogsterremos en Gewoon kantmos hebben hier hun optimum. Een opvallend kenmerk is verder het vaak massaal voorkomen van kiemplanten van Zwarte els. De els werd in de boomlaag van dit bostype (nog) niet aangetroffen. Het is om deze reden waarschijnlijk dat de berkenbossen met Zwarte appelbes zich mettertijd zullen ontwikkelen tot een of andere vorm van elzenbroek, een ontwikkeling die tegengesteld is aan de hoofdtrend in de ongestoorde broekbossen (zie ook hoofdstuk 9). Opvallend is het nagenoeg ontbreken van Pijpestrootje.

De Zwarte appelbes is een oorspronkelijk uit Noord-Amerika afkomstige struik die zich, in veenmoerassen na verwildering als een plaag kan ontwikkelen ('Broekbospest').

Constante soorten: Zachte berk, Zwarte appelbes, Wilde lijsterbes, Zwarte els (ondergroei), Gewone braam, Brede en Smalle stekelvaren, Fijn snavelmos, Gewoon sterremos, Gerimpeld platmos (!), Heide-klauwtjesmos (*Hypnum jutlandicum*), Gewimperd veenmos, Gewoon veenmos en Moerasbuidelmos.
Differentiërende soorten (t.o.v. alle andere romp- en derivaatgemeenschappen): Zwarte appelbes, Zwarte els (ondergroei), Fijn snavelmos, Gerimpeld boogsterremos, Moerasbuidelmos, Gewoon veenmos, Gewoon haarmos, Geelsteeltje.

15 Zompzegge-Berkenbos
Carici curtae-Betuletum typicum

Veelal gemengde bossen, waarin de Zachte berk in de boomlaag domineert, maar ook de Zwarte els (nog) een duidelijke rol speelt. Struik- en kruidlaag zijn niet erg sterk ontwikkeld; de moslaag daarentegen haalt

hoge bedekkingscijfers en is opvallend soortenrijk. Hoewel de totale soortensamenstelling en de dominantie van Zachte berk plaatsing binnen het *Betulion* rechtvaardigt, is het duidelijk dat deze bosgemeenschap nog enige verwantschap vertoont met het elzenbroek (*Alnion*). Naast de Zwarte els komen steeds een aantal typische elzenbroeksoorten voor, zoals Hennegras, Stijve zegge, Grote kattestaart, Moeraszegge en Gewone wederik. De presentiecijfers van deze soorten zijn echter vrij laag, d.w.z. geen van deze elzenbroeksoorten komt constant voor. Opvallend is ook het voorkomen van Zompzegge, een soort die binnen de elzenbroekbossen juist overgangen naar het *Betulion* aangeeft. De soortensamenstelling geeft zo goed aan in wat voor milieu wij deze bosgemeenschap kunnen aantreffen. Het betreft hier vooral een type van verzurende en door hydrologische isolatie voedselarmer wordende laagvenen; ook in geïsoleerde delen van beekdalen kan dit type zich echter ontwikkelen. Het sporadisch optreden van enkele meer selectieve hoogveensoorten, zoals Veenpluis en zelfs Eenarig wollegras, geeft aan dat deze ontwikkeling meer en meer in de richting van echte hoogveensystemen zal verlopen.
Constante soorten: Zachte berk (boomlaag en ondergroei), Sporkehout, Zompzegge, Smalle stekelvaren, Gewoon sterremos.
Differentiërende soorten t.o.v. het Veenmos-Berkenbos: Moeraszegge, Bitterzoet, Grote kattestaart.

16 Braam-Berkenbos
Rg. *Rubus fruticosus [Betulion]*

Het Braam-Berkenbos is een bostype dat, behalve door een hoge bedekking van Gewone braam, Pijpestrootje en Zachte berk, wordt gekenmerkt door het (geleidelijk steeds meer) optreden van soorten van drogere bossen, zij het nog met lage bedekkingen en presenties, bijvoorbeeld Rankende helmbloem (*Ceratocapnos claviculata*), Amerikaanse vogelkers en Fraai haarmos (*Polytrichum formosum*). Andere soorten die hierop wijzen zijn: zowel Smalle als Brede stekelvaren, Zomereik, Wilde lijsterbes en Wilde kamperfoelie.
Veenmossoorten komen in deze rompgemeenschap nauwelijks meer voor.
Constante soorten: Zachte berk, Gewone braam, Sporkehout en Wilde lijsterbes
Differentiërende soorten (t.o.v. andere rompgemeenschappen):
Fraai haarmos, Amerikaanse vogelkers, Rankende helmbloem, Gewone braam en Gestreepte witbol (*Holcus mollis*).

17 Gagel-Berkenbos
Rg. *Myrica gale [Betulion]*

Het Gagel-Berkenbos is vrij soortenarm en heeft een sterk van de overige broekbossen afwijkende structuur. De boomlaag van Zachte berk is open; bedekkingscijfers van meer dan 75% komen weinig voor. Zowel de struiklaag als de kruidlaag halen daarentegen hoge bedekkingscijfers. De struiklaag wordt gedomineerd door Wilde gagel, de kruidlaag door

Pijpestrootje. Verder komen er in deze lagen weinig soorten voor. *Alnion*-soorten ontbreken volkomen. De moslaag is iets rijker aan soorten met relatief veel veenmossen en met Broedkelkje (*Gymnocolea inflata*) als differentiërende soort. Opvallend in deze en de hierna te bespreken bosgemeenschappen is het grote aandeel mossoorten dat kenmerkend is voor zure, voedselarme milieus en die zeer algemeen voorkomen in de bossen van de arme zandgronden.
Constante soorten: Zachte berk (boomlaag en ondergroei), Sporkehout, Wilde gagel, Pijpestrootje, Gewoon pluisjesmos (*Dicranella heteromalla*), Gewoon peermos (*Pohlia nutans*).
Differentiërende soorten (t.o.v. andere *Betulion*-gemeenschappen): Wilde gagel (indien bedekking > 25%), Koningsvaren (*Osmunda regalis*).

18 Pijpestrootje-Berkenbos
Rg. *Molinia caerulea [Betulion]*

Dit eenvormige en soortenarme bostype komt zeer sterk overeen met de hiervoor besproken Gemeenschap van Zachte berk en Wilde gagel. De belangrijkste verschillen hebben betrekking op de structuur en het voorkomen van Wilde gagel. Het betreft hier bossen met een gesloten boomlaag van Zachte berk. De struiklaag is daarentegen minder uitbundig ontwikkeld. Sporkehout en Zomereik zijn de belangrijkste soorten van deze laag; Wilde gagel is doorgaans afwezig en komt in geen geval tot dominantie. Pijpestrootje domineert hier echter altijd. Kruid- en moslaag komen in grote lijnen overeen met de overeenkomstige lagen in het hiervoor besproken Gagel-Berkenbos. Beide typen moeten beschouwd worden als verarmde vormen van het hierna te bespreken Dophei-Berkenbos.
Constante soorten: Zachte berk (boomlaag en ondergroei), Sporkehout, Smalle stekelvaren, Pijpestrootje, Gewoon peermos.
Differentiërende soorten (t.o.v. andere *Betulion*-gemeenschappen): Pijpestrootje (mits dominant).

19 Dophei-Berkenbos
Erico-Betuletum inops

Het betreft hier gesloten, ongemengde bossen van Zachte berk, die wat betreft de soortensamenstelling lijken op de hierboven besproken bossen van het type Zachte berk-Pijpestrootje, maar iets soortenrijker zijn. De belangrijkste verschillen hebben betrekking op de aanwezigheid van een dwergstruiklaag, bestaande uit pollen Dophei, en een meer gevarieerde kruidlaag, waarin tussen het ook hier dominant voorkomende Pijpestrootje, een aantal typische hoogveensoorten zoals Veenpluis en Eenarig wollegras gaan opvallen. De boomlaag is door de nattere omstandigheden minder hoog dan in het voorgaande bostype. In de moslaag is de verzameling mossoorten van zure, voedselarme bodems groot.
Constante soorten: Zachte berk (boomlaag en ondergroei), Sporkehout, Pijpestrootje, Slank veenmos (*Sphagnum recurvum*), Gewimperd veenmos.

Differentiërende soorten: (t.o.v. andere subassociaties van het *Erico-Betuletum*): Gewoon sterremos, Smalle stekelvaren, Zomereik, Pitrus, Gewoon dikkopmos, Klein platmos, Fijn snavelmos, Gerimpeld boogsterremos, Groot laddermos, Kussentjesmos (*Leucobryum glaucum*).

Pijpestrootje-Berkenbos op een sterk verdroogde hoogveenrand; de hoogte van de berk is hier aanzienlijk vergeleken met die van de niet-verdroogde berkenbroekbossen; op den duur zal de vegetatie overgaan in een vochtig Berken-Eikenbos.

20 Wollegras-Berkenbos
Erico-Betuletum eriophoretosum vaginati

Deze bosgemeenschap wordt vooral gekenmerkt door een structuur die zeer sterk afwijkt van alle hiervoor besproken broekbostypen. De boomlaag is vrij open en bestaat voornamelijk uit extreem lage en gedrongen berken. Daartussen kunnen verspreid enige Grove dennen voorkomen. De berken zijn veelal niet hoger dan 5 m, de dennen worden gemiddeld iets hoger. Een hoog opgaande struiklaag ontbreekt, maar dwergstruiken zijn volop aanwezig. In de kruidlaag is Pijpestrootje ook hier een constante soort, zij het in lage bedekkingen. De meest constante soort is Dop-

hei, maar daarnaast komen alle drie de bosbessoorten (*Vaccinium*) van ons land hier voor: Rijsbes, Vossebes, Blauwe bosbes (*Vaccinium myrtillus*), zij het met lagere presenties en bedekkingen dan het hierna volgende Struikhei-Berkenbos. De voor het hierboven beschreven type genoemde hoogveensoorten Eenarig wollegras en Veenpluis kunnen echter in de 'bossen' van dit type domineren. Een zeldzame hoogveensoort, die binnen de broekbossen tot deze gemeenschap beperkt is, is de Kleine veenbes. Lavendelhei, een in ecologisch opzicht verwante soort, groeit vaak aan de randen van deze bossen van dit type. Ook de moslaag is goed ontwikkeld en soortenrijk. Opvallend is de dominantie van veenmossoorten; Slank veenmos heeft binnen de broekbossen in dit type zijn optimum, terwijl in natte poeltjes Waterveenmos (*Sphagnum cuspidatum*) voorkomt.
Constante soorten: Zachte berk (boomlaag), Gewone dophei, Pijpestrootje, Eenarig wollegras, Gewimperd veenmos, Slank veenmos.
Differentiërende soorten (t.o.v. andere *Betulion*-gemeenschappen):
Kleine veenbes, Eenarig wollegras (indien bedekking > 25%), Lavendelhei, Waterveenmos (indien bedekking > 25%), Slank veenmos, Sliertmos (*Calliergon straminium*).

21 Struikhei-Berkenbos
Erico-Betuletum callunetosum

Ook hier betreft het vegetatietypen die wat betreft hun structuur nauwelijks de benaming bos verdienen, maar overigens in vegetatiekundig opzicht bijzonder interessant zijn. De boomlaag is zeer open en extreem laag (2-4 m). Kleine, grillig gevormde berken worden hier en daar vergezeld van een Grove den.
Opnieuw valt het aandeel van de dwergstruiken in de ondergroei op. De soortensamenstelling van de ondergroei wijkt echter in een aantal opzichten sterk af van het hierboven besproken typen. De Gewone dophei komt veel minder algemeen voor, terwijl Struikhei alom aanwezig is. Van de hierboven genoemde *Vaccinium*-soorten kunnen met name de Blauwe bosbes en de Rijsbes in opvallend hoge bedekkingen voorkomen. De relatief lage presentie van de laatstgenoemde soort wordt veroorzaakt door het beperkte areaal van deze soort binnen Nederland. In de moslaag zijn veenmossoorten weinig prominent aanwezig; Gerimpeld gaffeltandmos (*Dicranum polysetum*) en *Cladonia floerkeana* zijn daarentegen kenmerkend. Deze verschillen in soortensamenstelling, met name de verschuiving in heidesoorten en het verminderd aandeel van de veenmossen, wijzen erop dat de Zachte berk-Struikhei-bossen in vergelijking tot het hierboven beschreven type een drogere standplaats verkiezen.
Constante soorten: Zachte berk (boomlaag), Struikhei, Gewone dophei, Rijsbes, Blauwe bosbes, Rode bosbes, Veenpluis, Eenarig wollegras, Pijpestrootje, Gewoon kronkelsteeltje (*Campylopus pyriformis*), Peermos, Bronsmos.
Differentiërende soorten (t.o.v. andere *Betulion*-gemeenschappen):
Struikhei, Blauwe bosbes, Rijsbes (indien bedekking > 25%), Vossebes (indien bedekking > 25%), Heide-klauwtjesmos (indien bedekking > 12%), Bronsmos (indien talrijk), en het korstmos *Cladonia floerkeana*.

Ondergroei in het Wollegras-Berkenbos met bloeiend Eenarig wollegras en enkele pollen van Pijpestrootje; tussen de horsten van deze soorten is het zeer nat en domineren veenmossen.

7 BODEM EN HUMUS

Gronden waarop broekbossen voorkomen, kenmerken zich in het algemeen door een hoog gehalte aan organische stof. De dikte van de venige laag en het gehalte aan organische stof verschillen echter zodanig dat een breed scala aan bodemtypen is aan te treffen. Daar waar sprake is van een dunne venige laag (< 40 cm) onderscheidt men moerige gronden (moerige eerd-, podzol-, en kleigronden). Bij bodems met meer dan 40 cm aan venig materiaal wordt gesproken van veengronden (De Bakker & Schelling 1966). Lokaal wordt in beekdalen onder broekbos een minerale bodem aangetroffen. Meestal zijn dit leemrijke beeksedimenten met een dikke humusrijke bovengrond (b.v. beekeerdgronden).
Dat in broekbossen overwegend bodemprofielen voorkomen die rijk zijn aan organische stof is van grote ecologische betekenis. De horizontale verdeling en de aard van de organische stof wordt voornamelijk bepaald door microflora, microfauna en vegetatie. De organische stof vormt een continue, gebufferde voedselbron (vnl. N, P en S) en een substraat voor de vegetatie. Het organische deel van de bodem noemen we het humusprofiel of humusvorm. Samen met de vegetatie vormt het een correlatief complex (Scheffer & Schachtschabel 1973; Vos & Stortelder 1992). De belangrijkste ecologische bodemprocessen binnen de broekbossen hangen samen met de aard en de mate van omzetting van organische stof. Deze processen komen tot uitdrukking in de humusvorm.

Veenvorming

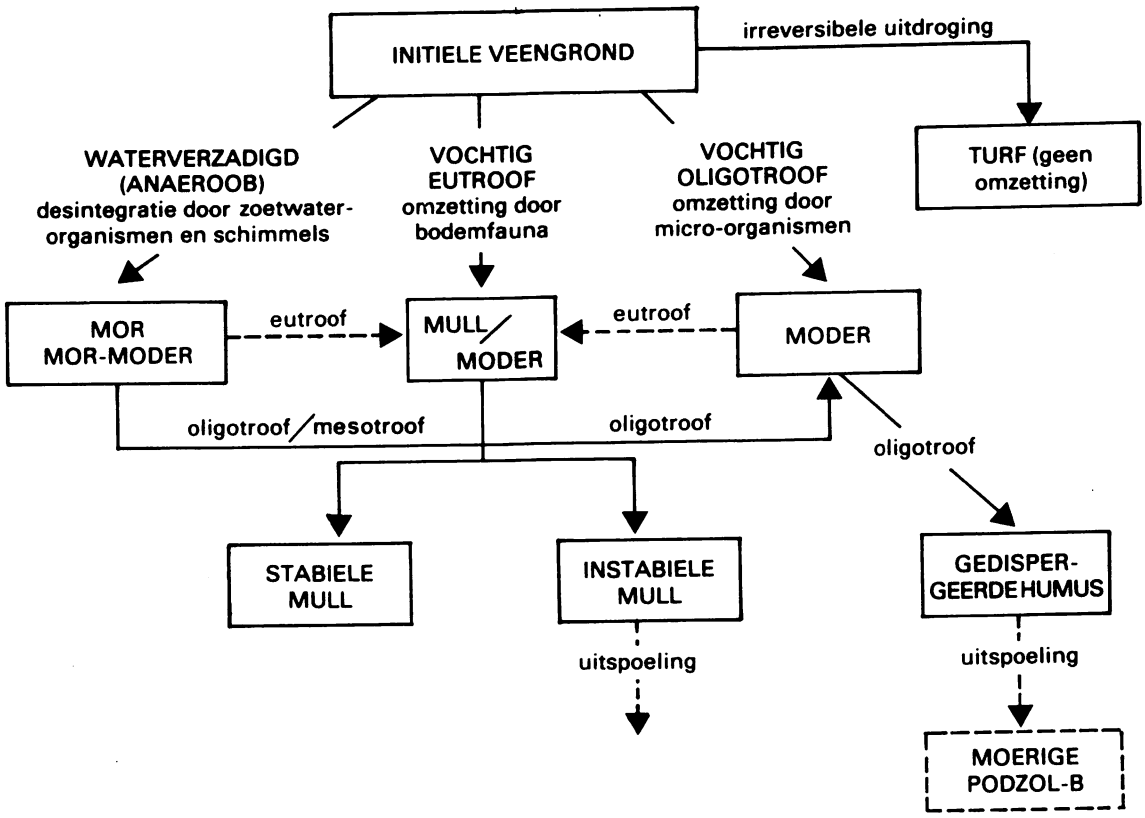
Wanneer de afbraak van dood plantaardig materiaal langzamer verloopt dan de aanvoer, treedt veenvorming op. De afbraaksnelheid is afhankelijk van de beschikbaarheid van zuurstof, de voedselrijkdom van de bodem en de temperatuur (Scheffer et al. 1982; Stevenson 1982). Bij geringe beschikbaarheid van zuurstof (anaërobe omstandigheden) verloopt de afbraak zeer traag. Dit is bijvoorbeeld het geval op meerbodems waar afgestorven zoetwaterorganismen een modderige, organische laag vormen ('gyttja' en 'sapropelium'). Gyttja ontstaat in relatief voedselrijk water en bestaat grotendeels uit afgestorven zoetwater-micro-organismen en planteresten. Sapropelium, ook wel rottingsslib genoemd, wordt onder voedselarme omstandigheden gevormd (Scheffer et al. 1982). Hierbij komen moerasgassen vrij, zoals zwavelwaterstof en methaan, die een rol kunnen spelen bij de vorming van kraggen (Meuleman 1989).
In semi-terrestrische zure, oligotrofe omstandigheden treedt ondanks de lage biomassaproduktie toch veenvorming op, doordat de afbraak van organisch materiaal extreem traag verloopt. Deze trage afbraak leidt ertoe dat in de veenbodem weinig stikstof en fosfor vrijkomt. Er kan zelfs sprake zijn van immobiliteit van fosfor (Verhoeven, Kooijman & Van Wirdum 1988, Verhoeven 1992). De planten zijn voor hun nutriëntenvoorziening dan afhankelijk van de aanvoer van stikstof en fosfor via oppervlaktewater (in jonge kraggen) of neerslag (in hoogvenen). Dit geldt in mindere mate ook voor zeer natte veengronden die onder in-

vloed staan van kalkhoudend oppervlaktewater. Dit is oppervlaktewater dat meer dan 50 mg calcium/l bevat, en is dus zwak zuur tot neutraal. Fosfor wordt hier gebufferd door de vorming van moeilijk oplosbare calciumfosfaatcomplexen (Koerselman 1989). Bij verzuring van deze gebufferde systemen komt onder invloed van vorming van organische zuren de fosfor weer vrij (Stevenson 1982).
Onder minder oligotrofe, natte omstandigheden treedt accumulatie op van amorfe humus en ontstaat een gliede-achtig humustype ('Anmoor'; Scheffer et al. 1982).
Wanneer de aëratie van venige bodems door periodieke of permanente grondwaterstandsdaling toeneemt, kunnen achtereenvolgens de volgende drie omvormingsprocessen optreden (Jongerius & Pons 1962):
- **rijping**, onomkeerbaar water- en volumeverlies (inklinking);
- **oxydatie of verwering**, gedeeltelijke omzetting van de organische stof in CO_2 en H_2O onder invloed van bacteriën en schimmels;
- **veraarding**, homogenisatie en omzetting van ruwe humus in moder- en, uiteindelijk, in mull-humus, onder invloed van bodemorganismen.

Het rijpingsproces treedt vooral op in ontwaterde veengebieden. Oxydatie en veraarding kunnen ook onder natuurlijke omstandigheden optreden en een belangrijke invloed hebben op de beschikbaarheid van nutriënten in de bovengrond. De snelheid van deze processen is onder aquatische en semi-terrestrische omstandigheden afhankelijk van de beschikbaarheid van zuurstof, de zuurgraad, de nutriëntenrijkdom, de temperatuur en de aard van het dode plantenmateriaal. Onder terrestrische omstandigheden speelt bovendien de waterverzadiging een rol. In voedselrijk, zwak zuur tot neutraal milieu en onder meer aërobe omstandigheden kan de omzetting van organische stof zo snel verlopen dat geen ophoping van organische stof optreedt en er geen (nieuw) veen gevormd kan worden. Er worden in dergelijke situaties veel gemakkelijk afbreekbare stikstofverbindingen gevormd, afkomstig uit resten van de in dit milieu gedijende plantesoorten (Stevenson 1982).
Bij verdroging van dikke voedselrijke veenpakketten ontstaat een dikke veraarde bovengrond. Bij veraardingsprocessen worden stikstof en fosfor gemineraliseerd, zodat ze ter beschikking komen van de vegetatie. Deze mineralisatie treedt zowel in voedselarme als vrij voedselrijke milieus op. De decompositie is echter in de voedselrijke venen aanmerkelijk hoger (Verhoeven 1992). De groeiende dikte van de veraarde laag gaat ten koste van de totale veendikte, hetgeen leidt tot daling van het maaiveld ('Moorschwund'). Soms komen hierdoor wortelstelsels van bijvoorbeeld elzen gedeeltelijk bovengronds te liggen. De elzestoven komen hierbij als het ware op steltwortels te staan (Succow & Jeschke 1986). Vaak bestaan dergelijke verdroogde veengronden uit een 20-30 cm dikke veraarde bovengrond van kleiig veen op een laag mesotroof broekveen van enkele decimeters dik. In de meeste gevallen wordt de minerale ondergrond binnen een diepte van 80 cm aangetroffen. Uiteindelijk resteert bij verdere verdroging en voortschrijdende oxydatie een moerige bodem, of zelfs een minerale bodem met een bovengrond die rijk is aan organische stof.
In kleirijke, eutrofe laagvenen en kwelrijke beekdalvenen kan de veraarding onder meer aërobe omstandigheden snel verlopen. Vooral een hoge

beschikbaarheid van stikstof versnelt de afbraak (Coulson & Butterfield 1978). In beekdalen treft men plaatselijk dan ook zeer dunne veenprofielen aan. Niet in alle gevallen echter wordt het ontbreken van een echte veenlaag verklaard door de snelle omzetting van organische stof. Dit kan ook worden veroorzaakt door erosie van het organisch profiel als gevolg van periodieke overstromingen. Organisch materiaal wordt dan door het stromende beekwater afgevoerd.
Onder zure, oligotrofe omstandigheden speelt de microbiologische activiteit bij het afbraakproces slechts een geringe rol. Bovendien is het aanwezige plantaardig materiaal, zoals van veenmossen (*Sphagnum* spec.) vaak moeilijk afbreekbaar. De beperkte microbiologische afbraak gaat gepaard met de vorming van fulvozuren en een geringe omzetting van organische stof in slecht in zuur oplosbare humus (Stevenson 1982). Zelfs bij periodiek aërobe omstandigheden blijft de microbiële afbraak gering. Onder invloed van de fulvozuren kan disperse moderhumus uitspoelen vanuit de bovengrond naar de overgang met de minerale ondergrond. Hierbij ontstaat een gliedelaag (Jongerius & Pons 1962). Zowel in de gliedelaag als aan de bovenzijde van de minerale ondergrond accumuleert de gedispergeerde humus (podzol-B). Deze vormt daar een slecht doorlatende laag (waterhardlaag).
Uit recent onderzoek blijkt dat de mineralisatie van organisch gebonden stikstof en fosfor, in tegenstelling tot de decompositie, in oligotrofe venen niet veel trager verloopt dan in eutrofe (Verhoeven, Kooijman & Van Wirdum 1988; Verhoeven 1992). Kennelijk bevatten de direct afbreekbare componenten van de veenmosplanten (protoplasma en de celmembranen) vrijwel de totale N- en P-voorraad. De celwanden echter zijn extreem slecht afbreekbaar door de aanwezigheid van microbiële "groeiremmers" (Verhoeven 1992). In verhouding tot het koolstofgehalte is het organische stikstof- en fosforgehalte in oligotrofe venen laag. De C/N en C/P zijn daardoor hoog. In veenmosvenen is de opname van stikstof en fosfor door de vegetatie beperkt. Mogelijk spelen de microbiële competitie en de lage pH hierbij een rol (Jeffrey 1987). De werkelijke oorzaak is echter nog niet aangetoond (Verhoeven 1992).
In de mesotrofe en oligotrofe venen wordt de afbraak van organische stof beïnvloed door een verhoogde aanvoer van stikstof- en zwavelverbindingen via de atmosfeer en het grond- en oppervlaktewater. Enerzijds treedt door atmosferische depositie van ammoniak en zwaveldioxyde verzuring op (Bloemendaal & Roelofs 1988; Vermeer & Joosten 1992). Dit leidt tot een vertraagde afbraak (decompositie). Anderzijds kan een verhoogde aanvoer van stikstof via de atmosfeer, lokaal landbouwwater of vogels de humificatie versnellen (Barkman 1992; Joosten & Bakker 1987; Masselink 1975). Het is in zijn algemeenheid niet duidelijk waarin de interactie van deze processen resulteert. Wel zijn er aanwijzingen dat deze processen, in combinatie met een sterke verdroging van aluminium- en ijzerhoudende venen en korte periodieke inundatie, resulteren in een verzuurd organisch profiel met een sterke immobilisatie van fosfor (zie ook groeiplaats III, hoofdstuk 10). Ook zijn er aanwijzingen voor lichte verrijking van hoogvenen en vennen door verhoogde atmosferische stikstofdepositie (Verhoeven 1992).

Op lokaal niveau kunnen kleine veranderingen in de temperatuurhuishouding grote invloed hebben op de afbraakprocessen. Een voorbeeld is het inwaaien van zand in kleine oligotrofe venen, waardoor de thermische eigenschappen (warmtegeleiding) van het veen zodanig kunnen veranderen dat een versnelde afbraak van organisch materiaal kan plaatsvinden (Barkman 1992).



Figuur 7.1. Humusvormingsprocessen in verdrogende veengronden (naar Jongerius & Pons 1962).

De fysische eigenschappen van veengronden hangen zowel samen met het veentype als met bodemvormingsprocessen. Bij weinig of niet verweerd veen neemt de (laterale en verticale) doorlaatbaarheid voor water in de volgorde riet-, rietzegge-, zegge- en veenmosveen sterk af (Wösten et al. 1987). Het waterbergend en naleverend vermogen neemt in die volgorde juist toe. Beide eigenschappen zijn van belang voor ontstaan en instandhouding van een hoogveenmilieu.
Verdroging gaat gepaard met verdichting van de veenstructuur (inklinking), waardoor in het algemeen het waterbergend vermogen en de doorlaatbaarheid verminderen. Ook de capillaire vochtnalevering is onder verdroogde omstandigheden geringer, zeker in vergelijking met leemhou-

dende minerale gronden (Wösten et al. 1987). In extreme gevallen, waarbij onomkeerbare verdroging optreedt, resulteert dit in een zeer slechte doorlaatbaarheid en een gering waterbergend vermogen. Dit is het sterkst bij oude veenmosvenen en zogenaamde spaltervenen, die zijn opgebouwd uit resten van Waterveenmos (*Sphagnum cuspidatum*). Ook door ophoping van gedeeltelijk verplaatste, disperse humus kan een sterke verdichting van de bodemmatrix optreden, waardoor de doorlaatbaarheid sterk afneemt. Dit laatste is bijvoorbeeld het geval bij de vorming van gliede- of waterhardlagen.

Classificatie van de veengronden

Determinatie van veengronden in het veld met behulp van het bodemclassificatiesysteem van De Bakker en Schelling (1966) leidt in veel gevallen niet tot de differentiatie die voor ecologische doeleinden wenselijk is. Zo worden alle veengronden die constant met water verzadigd zijn, in dit classificatiesysteem samengevat onder de noemer 'vlietveengrond'. De mate van veraarding wordt wel in de classificatie betrokken; het is echter te weinig onderscheidend om alleen op grond hiervan de verschillende groeiplaatsen uit elkaar te kunnen houden. Verder heeft de beschrijving van de veensoort in het bodemprofiel van De Bakker en Schelling (1966) slechts beperkte waarde voor de karakterisering van de actuele groeiplaatsomstandigheden (De Waal 1992). Vooral de accentuering van kenmerken die betrekking hebben op omstandigheden waaronder het veenprofiel in het verleden gevormd is, beperken de bruikbaarheid van de traditionele bodemtypologie voor het verklaren van verschillen in de actuele vegetatie. Aangezien de relatief snel veranderende groeiplaatsomstandigheden zich het best laten aflezen aan de bovengrond en aan het al dan niet organogene karakter van de bodem, vormen humuskenmerken een belangrijk onderdeel van de groeiplaatsbeschrijving. Het veenprofiel kan worden beschouwd als een dik semi-terrestrisch humusprofiel (humusvorm). In termen van bodemclassificatie komt dit overeen met 'bovengrond'.

Humusvormen

In het taxonomische humusclassificatiesysteem volgens Klinka et al. (1981) en Green et al. (1993) worden humusvormen onderscheiden op grond van de mate van omzetting van het dode plantenmateriaal in de strooisellaag en in de minerale A-horizont tot een maximale diepte van 40 cm beneden het maaiveld. Het deel van het humusprofiel dat men gebruikt voor de classificatie wordt aangeduid met 'controleprofiel' ('control section'). Volgens de terminologie van de humusclassificatie bestaan veenprofielen uit semi-terrestrische, organische master-horizonten (O-horizonten). Voor de broekbossen zijn alle veenhorizonten en restanten daarvan hiertoe gerekend. De O-horizont wordt onderverdeeld in:

- Een nauwelijks omgezette Of-horizont (f van fibric*), overeenkomend met een nauwelijks verweerde oligotrofe veenlaag. De Of-horizont

wordt gekenmerkt door een hoog gehalte aan duidelijk herkenbaar, consistent plantenmateriaal.
- Een sterk gehumificeerde Oh-horizont (h van humic), overeenkomend met een veraarde veenlaag. Hierin is de organische stof omgezet in een mengsel van *Moder* en *Mull*, waarin het plantenmateriaal niet of nauwelijks meer herkenbaar is.
- Een matig omgezette Om-horizont (m van mesic), overeenkomend met een verweerde veenlaag. De Om-horizont vormt de overgang tussen de Of- en de Oh-horizont en wordt gekenmerkt door aanwezigheid van nog herkenbaar plantenmateriaal en fijne organische substanties. Ook verweerde planteresten die met eutroof of mesotroof water verzadigd zijn vormen dit horizonttype (Green et al. 1993).

* niet te verwarren met de 'Of' in de indeling zoals die o.a. door Scheffer et al. (1982) en Jansen et al. (uit Locher 1985) gebruikt worden.

Buiten deze semi-terrestrische O-horizonten zijn er op sommige verdroogde groeiplaatsen ook "uitwendige" ectorganische humushorizonten aan te treffen. Deze bestaan uit een strooisellaag van veelal takjes, bladeren en andere planteresten (L-horizont), met soms daaronder een gefermenteerde laag (F-horizont). Op minerale gronden kunnen zich naast ectorganische horizonten ook endorganische, minerale horizonten ontwikkelen, gekenmerkt door aanrijking van organische stof (Ah-horizont). Deze komen overeen met Ah-horizonten in het bodemprofiel.

Bij humusclassificatie is het dominante humustype in het profiel (*Mor*, *Moder* of *Mull*) bepalend voor het onderscheid in **orden**. Deze orden worden op grond van de vorm van het materiaal verder onderverdeeld in **groepen**, soms **subgroepen**. Naar aanleiding van verschillen in o.a. mate van verstoring, trofiegraad, houtgehalte, minerale fractie, porositeit en kleur worden daarbinnen weer **fasen** onderscheiden.

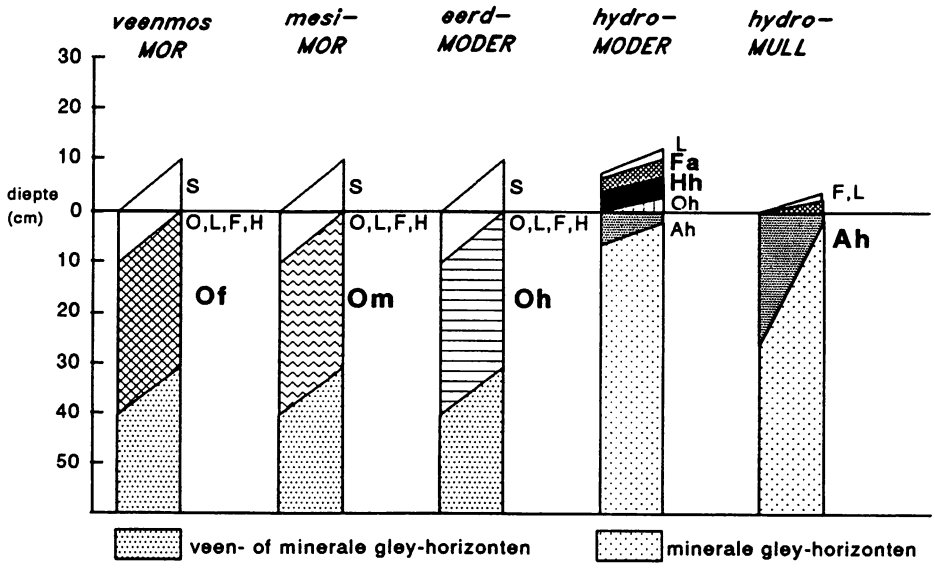
De door Green et al. (1993) en Klinka et al. (1981) voorgestelde indeling in humusvormen is, althans op het niveau van fasen, niet zonder meer toepasbaar voor de Nederlandse broekbossen. Zo zijn een groot deel van de Nederlandse broekbosgroeiplaatsen onderhevig aan een zekere mate van verdroging. Hierdoor liggen de sterkst gehumificeerde horizonten, in tegenstelling tot de aanvankelijk door Klinka et al. (1981) beschreven situaties, veelal boven in het humusprofiel. Bovendien wordt door Green en Klinka weinig aandacht besteed aan het voorkomen van amorfe en *Moder*-achtige disperse humustypen (o.a. gliede, dopplerietlagen), en aan onomkeerbaar verdroogde humusvormen.
Een ander probleem wordt gevormd door de lagen met 15-30% organische stof. Deze worden in Green en Klinka's nomenclatuur samen met de bovengronden met lagere organische-stofgehalten tot de minerale humusaanrijkings-horizonten (Ah-horizonten) gerekend. In broekbosmilieus zijn deze moerige lagen een verwerings- of veraardingsrest van een minerale veengrond. Hierin heeft geen aanrijking of inspoeling van organische stof plaatsgevonden, maar juist residuaire aanrijking van de minerale fractie door mineralisatie en uitspoeling van organisch materiaal.

Een soortgelijk probleem met sterk humeuze horizonten is door Vos & Stortelder (1992) ook voor terrestrische humusprofielen gesignaleerd.

Bovenstaande problemen hebben geleid tot aanpassing van het systeem van Green et al. (1993) en Klinka et al. (1981) aan de situatie van de Nederlandse broekbossen. Deze aanpassingen zijn de volgende:
- horizonten die bestaan uit een veenresidu met een organische-stofgehalte van 15-30%, worden aangegeven met OA;
- horizonten die geen veenresidu zijn, maar een organische-stofrijke overgang vormen van een ectorganische naar een endorganische horizont, worden aangegeven met AhO (Vos & Stortelder 1992);
- horizonten met geheel of gedeeltelijk oligotrofe veraarding krijgen het achtervoegsel d (van "dispers"). Gliede-achtige en oligotroof veraarde lagen worden dus aangegeven met Od;
- horizonten met fijn, voornamelijk onder water gevormd, organisch materiaal, die langdurig onder invloed staan van kwelwater, worden met Og aangegeven (g van 'gyttja');
- de groepen zijn, in tegenstelling tot Green et al. (1993), onderverdeeld in subgroepen.

Humusvormen van de broekbossen

Hieronder volgt een korte beschrijving van de in de Nederlandse broekbossen voorkomende humusvormen. Waar de eenheden overeenkomen met de eenheden uit de humusvormclassificatie van Klinka en Green (1981) is de desbetreffende naam van hun systeem tussen haakjes toe-



Figuur 7.2. De basistypen van de humusvorm-groepen die in de Nederlandse broekbossen kunnen worden aangetroffen (naar Green et al. 1993).

gevoegd. Tabel 7.1 geeft een overzicht van alle in broekbossen aangetroffen humusvormen. Een schematische weergave van humusvormgroepen die in Nederlandse broekbossen zijn aangetroffen, wordt weergegeven in figuur 7.2. In bijlage II is een begrippenlijst opgenomen die, samen met de in bijlage III afgebeelde schema's, determinatie van de semi-terrestrische humusvormen van de Nederlandse broekbossen mogelijk maakt.

Tabel 7.1. Overzicht van de humusvormen van de Nederlandse broekbossen.

Orde	Groep	Subgroep
MULL	HYDROMULL	Endo-hydromull
		Ecto-hydromull
MODER	HYDROMODER	Vaag-hydromoder
		Eerd-hydromoder
		Moer-hydromoder
	EERDMODER	Beek-eerdmoder
		Veen-eerdmoder
		Vaag-eerdmoder
		Meer-eerdmoder
		Gliede-eerdmoder
		Dunne eerdmoder
		Moer-eerdmoder
MOR	VEENMOSMOR	Rauw-veenmosmor
		Eerd-veenmosmor
		Dunne Veenmosmor
	MESIMOR	Beek-mesimor
		Veen-mesimor
		Turf-mesimor
		Rauw-mesimor
		Eerd-mesimor
		Gliede-mesimor
		Dunne mesimor
		Moer-mesimor

Mor-orde

Vrijwel alle profielen in de broekbossen van de *Mor*-orde bestaan grotendeels uit semi-terrestrisch organisch materiaal (veen). Ze kenmerken zich door het voorkomen van een dikke, vrijwel waterverzadigde, oligotrofe Of-horizont of door een matig verweerde Om-horizont. Daarboven wordt in veel gevallen een zeer dunne Oh-horizont aangetroffen ten gevolge van tijdelijke aëratie.

Binnen de *Mor*-orde wordt onderscheid gemaakt tussen de *Veenmosmor*-groep en de *Mesimor*-groep. *Veenmosmors* hebben een hoog organische-stofgehalte (meestal meer dan 90%), een zeer lage pH-KCl (<4,0) en relatief hoge C/N- en C/P-verhoudingen (resp. >25 en >700). *Mesimors* hebben een lager organische-stofgehalte (tussen 70 en 90% in de laagvenen en tussen 50 en 70% in de beekdalen). Zij zijn wat minder zuur dan *Veenmosmors* (pH-KCl 3,5-4,5) en hebben een lagere C/N- en C/P-verhouding (resp. >15 en >500).

Veenmosmor-groep

In oligotrofe situaties is het humusprofiel meestal opgebouwd uit een uit veenmos- of veenpluisresten bestaande Of-horizont. Op dergelijke profielen kunnen terrestrische horizonten voorkomen (L, F, H). Laatstgenoemde horizonten zijn in broekbossen echter zelden aangetroffen, behalve onder het Appelbes-Berkenbos (hoofdstuk 9). Binnen de *Veenmosmor*-groep zijn de volgende subgroepen onderscheiden:

- *Rauw-veenmosmor (Fibrimor)*; weinig verweerde, dikke *Veenmosmors* (Om- en Oh-horizont <10 cm); komt voor in niet verdroogde gedeelten van hoogvenen en vennen;
- *Eerd-veenmosmor (Sapric Fibrimor)*; humusvorm met een oligotroof veraarde laag (Od-horizont) van 10-20 cm dik op een Of-horizont; kenmerkend voor licht verdroogde oligotrofe venen;
- *Dunne Veenmosmor (Tenuic Fibrimor)*; humusvorm met een dunne dominante Of-horizont (<20 cm);

Mesimor-groep

Humusvormen binnen de *Mesimor*-groep worden gedomineerd door een Om- of een weinig verweerde OAm-horizont. Binnen de *Mesimors* zijn de volgende subgroepen onderscheiden (zie bijlage III):

- *Veen-mesimor*; humusvorm met een dominante Om en zonder substantiële Oh-horizont, met een organische-stofgehalte van meer dan 70%. Deze humusvorm komt voor in niet verdroogde laagvenen;
- *Beek-mesimor*; humusvorm met een dominante Om en zonder substantiële Oh-horizont, met een organische-stofgehalte van minder dan 70%. Deze humusvorm komt voor in niet-verdroogde beekdalen;
- *Turf-mesimor*; humusvorm met een sterk verdroogde, turfachtig karakter; deze humusvorm ontwikkelt zich bij plotselinge grondwaterstandsdaling in hoogveen, zoals bij turfwinning in het verleden is opgetreden;
- *Rauw-mesimor (Fibric Mesimor)*; *Mesimor* met een Of-horizont van meer dan 10 cm boven in het profiel; het voorkomen van deze fase duidt op een zekere mate van hoogveenontwikkeling;

- *Eerd-mesimor (Sapric Mesimor)*; *Mesimor* met een veraarde laag van meer dan 10 cm; deze fase komt veel voor in enigszins verdroogd laagveen;
- *Gliede-mesimor (Dystric Mesimor)*; *Mesimor* met een gliede-achtige laag (Od-horizont) van meer dan 10 cm; deze fase komt voor op de overgang van hoogveen naar arme zandgronden;
- *Dunne Mesimor (Tenuic Mesimor)*; *Mesimor* waarvan de Om-horizont dunner is dan 20 cm;
- *Moer-Mesimor (Mineric Mesimor)*; *Mesimor* met een dominante weinig verweerde moerige laag (OA-horizont); kenmerkend voor efemere veentjes;

Op de bovengenoemde semi-terrestrische *Mor*-humusvormen kunnen ectorganische L- en F-lagen voorkomen (Ecto-fase). Deze strooisellagen markeren het begin van een ontwikkeling naar meer terrestrische humusvormen. Deze ontwikkeling betekent meestal het einde van veenmosveenvorming, omdat strooisel op den duur het veenmos verstikt (Barkman 1992).

***Moder*-orde**

De humusvormen van de *Moder*-orde kenmerken zich door een dominante Oh-, Od-, of Og-horizont of een F- en H-horizont van meer dan 2 cm dik.
Moder-humusvormen hebben een duidelijk lagere C/N- en C/P-verhouding (resp. 12-25 en 200-600) dan *Mor*-humusvormen. De pH is in het algemeen hoger (4-5,5) dan bij de *Mors*. De meeste *Moder*-profielen in de broekbossen zijn ontstaan door oxydatie van *Mor*-profielen na verdroging. In een oligotroof milieu resulteert veraarding van veen veelal in arme *Moder*-achtige humus (Jongerius & Pons 1962). Profielen waarin een mengsel voorkomt van disperse, *Moder*-achtige humus en amorfe humus, worden eveneens tot de *Moders* gerekend. Dergelijke situaties ontstaan door oligotrofe veraarding, al dan niet in combinatie met humusverplaatsing. In deze gevallen hangt de *Moder*-vorming samen met verdroging en lichte verrijking. Echter ook verarming en verzuring van een aanvankelijk voedselrijk milieu, waarbij een mesotroof systeem ontstaat, kan leiden tot omzettingen waarbij *Moder*-vorming overheerst. *Moder*-achtige, oligotroof veraarde horizonten worden aangegeven als Od. Onder mesotrofe en eutrofe omstandigheden ontstaat bij veraarding een rijk modertype, dat uiteindelijk in mull-achtige humusvormen kan overgaan. Soms ontstaat onder kalkhoudende, anaërobe omstandigheden sterk omgezette fijne "onderwater"-humus gemengd met klei en of zanddeeltjes. Dergelijke Gyttja-achtige afzettingen worden eveneens aangegeven met "Od".
Binnen de *Moder*-orde wordt onderscheid gemaakt tussen de *Eerdmoder*-groep en de *Hydromoder*-groep. *Eerdmoders* hebben een dominante Oh-horizont en meestal een organische-stofgehalte van 30-70%. *Hydromoders* omvatten de overgang naar meer terrestrische humusvormen. Ze ontstaan bij waterstagnatie en worden gekenmerkt door een F- en een H-horizont die dikker zijn dan de eventueel aanwezige Oh-horizont.

Het humusprofiel bestaat gedeeltelijk uit een Ahg-horizont (zie bijlage III).

***Eerdmoder*-groep**

Binnen de *Eerdmoder*-groep zijn de volgende subgroepen onderscheiden:
- *Veen-eerdmoder (Saprimoder)*; *Eerdmoder* met een dominante Oh met een organische-stofgehalte van meer dan 70%; kenmerkend voor verdroogde laagvenen;
- *Beek-eerdmoder (Saprimoder)*; *Eerdmoder* met een dominante Oh met een organische-stofgehalte van minder dan 70%; kenmerkend voor verdroogde beekdalen;
- *Vaag-eerdmoder (Saprimoder)*; *Eerdmoder* met een dominante Oh met een organische-stofgehalte van minder dan 70% en een dikkere Ah onder de O-horizonten; kenmerkend voor verdroogde beekdalen;
- *Meer-eerdmoder (Mullic Saprimoder)*, waarin de Og-horizont dominant is; het betreft hier kleihoudende of zandige gyttja-achtige moerige bodem (organische-stofgehalte tussen 15 en 40%); vooral bronachtige situaties in beekdalen;
- *Gliede-eerdmoder (Dystric Saprimoder)*, met een dominante gliedeachtige laag (Od-horizont); dit type is kenmerkend voor verdroogde randen van hoogvenen en vennen;
- *Dunne eerdmoder (Tenuic Saprimoder)*, met een dominante veraarde laag van minder dan 20 cm dik; vooral in verdroogde beekdalen;
- *Moer-eerdmoder*, met een dominante OAh-horizont; kenmerkend voor veraard veen in verdroogde beekdalen.

***Hydromoder*-groep**

In broekbossen komen *Hydromoders* weinig voor. Zij zijn te vinden op sterk verdroogde, voedselarme plaatsen binnen beekdalen. Zij worden gekenmerkt door een F en H-laag van meer dan 2 cm en door afwezigheid van een dominante O-laag. Binnen de broekbossen worden de volgende subgroepen onderscheiden:
- *Eerd-hydromoder (Histic Hydromoder)*, gekenmerkt door de aanwezigheid van een zeer dunne veenlaag (Oh-horizont);
- *Moer-hydromoder (Histic Hydromoder)*, gekenmerkt door de aanwezigheid van een zeer dunne moerige laag met een organische-stofgehalte van onder de 30% (OAh-horizont);
- *Vaag-hydromoder*; hier ontbreekt een veenlaag.

***Mull*-orde**

Mull-humusvormen zijn sterk gebonden aan aërobe, eutrofe omstandigheden. Het moedermateriaal bevat een zeker gehalte aan klei (meestal > 8%) (Van der Sluis et al. 1985) en heeft een hoge basebezetting (meestal calcium). De omzetting verloopt hier zó snel dat vorming van een veen- of strooisellaag (L- en F-laag) nauwelijks plaats kan vinden. Veengronden worden overigens wat humusvorm betreft tegenwoordig niet meer tot de *Mull*- maar tot de *Moder*-orde gerekend (vergelijk Klinka et al. 1981 met Green et al. 1993). Semi-terrestrische profielen zijn hier slechts tot de *Mull*-orde gerekend wanneer:

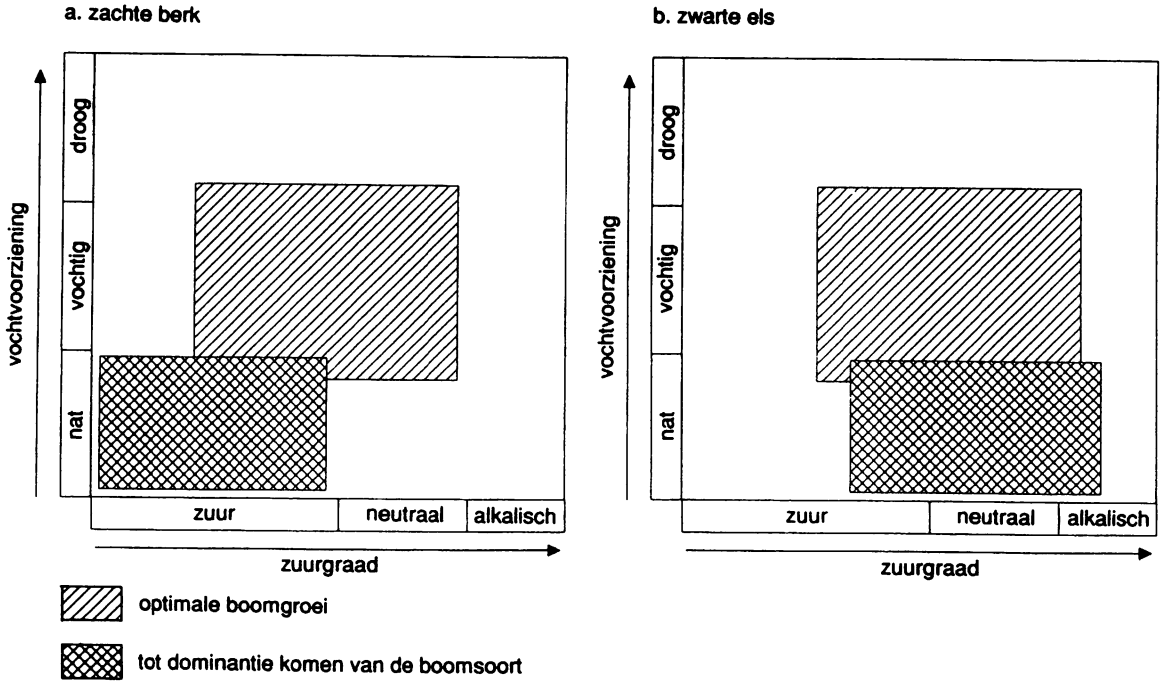
- er geen veenresidu (geen O- of OA-horizont) is aangetroffen;
- er humusaanrijking in de minerale bovengrond heeft plaatsgevonden (Ahg-horizont);
- er geen F- en H-horizonten voorkomen van samen meer dan 2 cm.

***Hydromull*-groep**
De in broekbos aangetroffen mull-humusvormen behoren alle tot de *Hydromull*-groep. Deze wordt gekarakteriseerd door een vrij hoge pH-KCL (meer dan 5,5) en een lage C/N- en C/P-verhouding (resp. 8-12 en <200). Binnen de *Hydromull*-groep zijn twee subgroepen onderscheiden:
- *Endo-hydromull*; zonder F-laag;
- *Ecto-hydromull (Acidic hydromull)*; bij het voorkomen van een dunne F-laag (dunner dan 2 cm).

8 GROEI EN ONTWIKKELING VAN BOOMSOORTEN

8.1 Boomsoorten

In broekbossen is de dominante boomsoort Zwarte els *Alnus glutinosa* (elzenbroekbossen) of Zachte berk *Betula pubescens* (berkenbroekbossen). In figuur 8.1 is aangegeven in welk traject van zuurgraad en vochtvoorziening de Zwarte els en de Zachte berk goed kunnen groeien. Ook is hierin aangegeven in welk traject deze twee boomsoorten in Nederland van nature tot dominantie komen (Schütz & Van Tol 1982, gewijzigd naar Ellenberg 1963). Vergelijken we de ecologische amplitudo's van de Zachte berk en de Zwarte els met elkaar, dan blijkt dat er een zeer grote overlap bestaat in de tolerantie van deze soorten t.a.v. de groeiplaatsfactoren zuurgraad en vochthuishouding. Beide boomsoorten komen in Nederland tot dominantie buiten het traject waarin ze optimaal groeien. In broekbossen, waar bijna altijd een van beide soorten domineert, sluiten de twee soorten elkaar uit. In zuur milieu domineert de Zachte berk; in minder zuur tot basisch milieu de Zwarte els. Beide zijn verdrongen naar zeer natte gronden, waar de concurrentie van andere boomsoorten wegvalt. De Zachte berk wordt in het voor haar meest geschikte traject vooral door eiken beconcurreerd, de Zwarte els vooral door essen (Wolf 1992b).



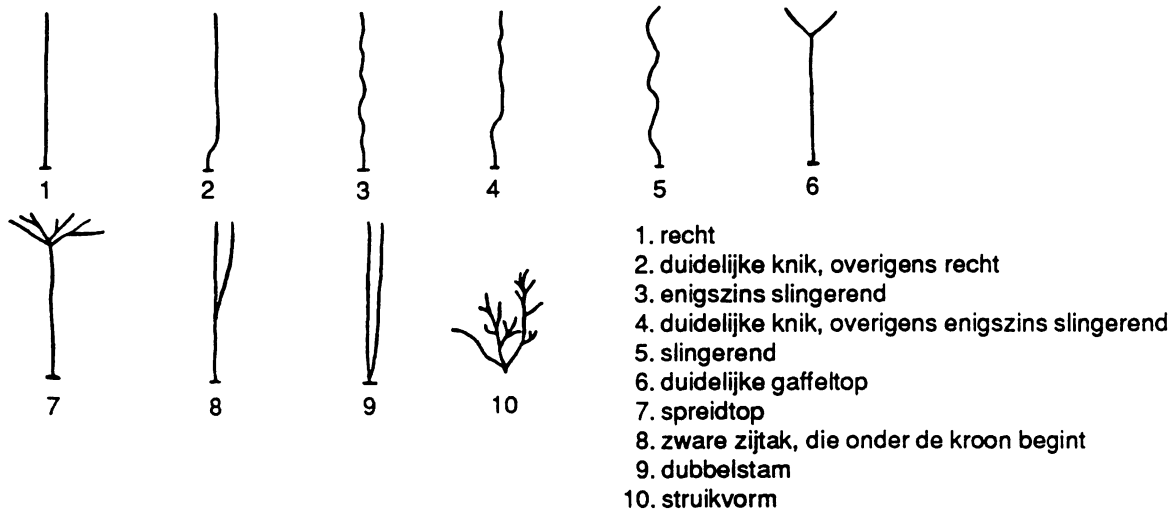
Figuur 8.1. Ecologische amplitudo's van Zachte berk en Zwarte els voor zuurgraad en vochtvoorziening (gewijzigd naar Ellenberg 1963).

8.1.1 Zwarte els (*Alnus glutinosa (L.) Gaertner*)

In de tot de *Alnetea glutinosae* (elzenbroekbossen) behorende bossen is de Zwarte els de dominante boomsoort. Het betreft een pioniersoort, die zich kan vestigen op extreem natte groeiplaatsen, waar weinig bodemvorming heeft plaatsgevonden (MacVean 1955, 1956 en 1958).

Ontwikkeling

Verjonging vindt plaats via stronkopslag of zaad; niet via wortelopslag. Na het stadium van kiemplant volgt een periode van snelle jeugdgroei, waarin in 15 jaar een hoogte van 15 meter kan worden bereikt. Na 20 jaar neemt de groeisnelheid af en na 60 jaar is er nog nauwelijks hoogtegroei. De els wordt ongeveer 80-100 jaar oud. In die tijd kan hij een maximale hoogte van 25-35 m en een diameter op borsthoogte (dbh) van ruim een meter bereiken (Houtzagers 1954; Wiersma & Westra 1981; Van Vuure 1973). Dit geldt alleen voor in bosverband opgegroeide exemplaren. In het open veld en op erg natte gronden hebben elzen een meerstammige, struikachtige vorm en worden ze slechts 12-15 m hoog. Dit moet niet uitsluitend gezien worden als een degradatievorm ten gevolge van slechte groeiplaatsomstandigheden. Behalve hoge grondwaterstanden en een geringe bodemvruchtbaarheid dragen ook een hoge lichtintensiteit en hoge windsnelheden bij tot de struikachtige vormen van de els (Van Vuure 1973; Verweij 1983). Dit is vergelijkbaar met verschillen tussen dennen in bosverband en vliegdennen. De verschillende boomvormen van els worden weergegeven in figuur 8.2.



Figuur 8.2. Indeling van verschillende boomvormen van Zwarte els (naar Verweij 1983).

Er is een duidelijk verschil in jeugdgroei tussen een gezaaide of geplante els en die van hakhoutelzen. In elzehakhout groeit een stoof na het afzetten weer goed uit, mits het afzetten boven de gemiddelde hoogste grondwaterstand (GHG) gebeurt (Funk 1965). De vitaliteit van de stoof wordt minder naarmate de afgezette stammen ouder zijn. De groei is het eerste jaar na de kap het best. Daarna neemt deze elk jaar af en is na 8 jaar aanzienlijk minder. Een gezaaide of geplante els heeft zijn optimale groei pas na enkele jaren bereikt en groeit 15-20 jaar goed door.
Door het bezit van snel verterend stikstofrijk blad, een diep wortelstelsel en wortelknollen die stikstof uit de lucht binden is de Zwarte els een goede bodemverbeteraar (Van der Meiden 1961). De snelle voedingsstoffencyclus van de els kan in een aantal gevallen bodemverzuring veroorzaken (Van den Burg 1986).

Zaaddracht kan al op zeer jonge leeftijd plaatsvinden. Normaal produceert de els zaad vanaf 5-15 jarige leeftijd (Schmidt 1989). Funk (1965) meldt zaadvorming vanaf 4-jarige leeftijd, Münch (1936) zelfs vanaf 3-jarige leeftijd. In vrijstand wordt op lagere leeftijd zaad geproduceerd dan in bosverband (Becking 1972). De bloeiperiode is februari-maart. De els is een windbestuiver (anemochoor). Eind september is het zaad rijp. De zaadproduktie wisselt van jaar tot jaar, maar is elk jaar groot: enkele miljoenen zaden per boom per jaar (MacVean 1956; Funk 1965).
Het zaad is licht, 1-2 mm groot, en bezit kurkweefsel aan de zijkant, zodat het op water blijft drijven. Het zaad wordt via stromend water over grote afstanden verspreid, soms met behulp van eenden of andere waterdieren. Windverspreiding gebeurt slechts over afstanden van 30-60 m (vgl. berk: 1600 m!). Dit komt doordat elzezaad geen vleugels heeft (Van Vuure 1973).
Normaliter is 25-30% van het zaad kiemkrachtig. Voor een goede kieming is een hoge luchtvochtigheid essentieel. Een hoge waterstand is niet noodzakelijk (Funk 1965). Optimale kiemomstandigheden zijn:
- een temperatuur van rond 25 °C;
- een pH-KCl tussen 3,5 en 7,5;
- een kaal omgewoeld substraat;
- een vochtige, maar niet geheel met water verzadigde bodem.

Elzezaad kan in open water kiemen. De jonge kiemplanten kunnen zich wekenlang drijvend in leven houden. Bij waterstandsverlaging vestigen ze zich en gaan ze groeien, bijvoorbeeld aan slootkanten (Van Vuure 1973).

Wortelvorming

De wortels van een kiemplant ontwikkelen zich vrij langzaam. Hierdoor is de verhouding tussen het verdampend oppervlak en het wortelopervlak ongunstig, en dus het uitdrogingsgevaar groot. Jonge elzen kunnen hoge waterstanden goed verdragen. Ze blijken zelfs 4-5 jaar inundatie te kunnen overleven. Ze vormen hierbij luchtwortels (Van Vuure 1973; Funk 1965).
Het wortelstelsel van de els kan worden gekarakteriseerd als een diepgaand, sterk vertakt hartwortelstelsel. Er zijn weinig haarwortels aan-

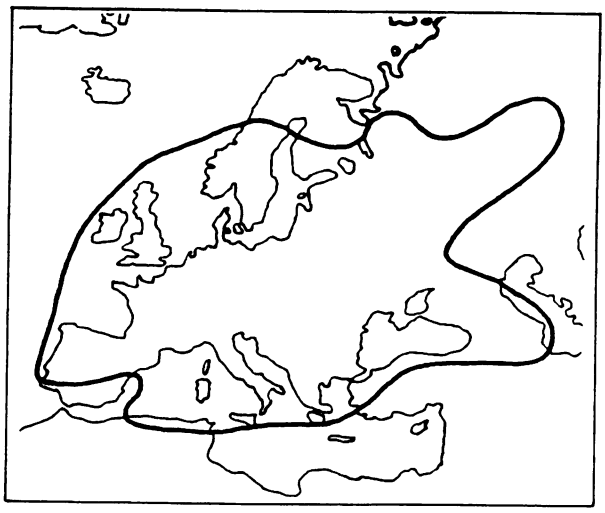
wezig. Deze zijn geconcentreerd in de bovenste bodemlaag èn aan de uiteinden van de diepste wortels. Het wortelstelsel blijft gedurende het hele leven van de boom doorgroeien. Na 2 jaar kan de beworteling 30-50 cm diep zijn, na 10 jaar 120-150 cm en na 70 jaar kunnen tot op 350 cm diepte wortels worden aangetroffen (Köstler et al. 1968).

Binnen het wortelstelsel zijn twee typen wortels te onderscheiden: horizontaal en verticaal groeiende wortels. Verder zijn soms ook luchtwortels aanwezig.
De horizontaal groeiende wortels bevinden zich in de bovenste bodemlaag. Hieraan bevinden zich wortelknollen, waarin stikstof uit de lucht wordt gebonden. Dit gebeurt met behulp van straalzwammen van het geslacht *Frankia* (Köstler et al. 1968). De grootste wortelknollen bevinden zich dicht bij de stamvoet, de kleinere verder van de stamvoet verwijderd en tot 50 cm diep (Funk 1965). In verband met hun zuurstofbehoefte zitten wortelknollen niet dieper dan de gemiddelde laagste grondwaterstand (GLG) (Van den Burg 1986). In met water verzadigde bodems zitten ze tot 5-10 cm diep. De wortelknollen worden doorgaans al gevormd vanaf het eerste groeiseizoen van de els. Ze zijn essentieel voor een goede groei, doordat ze de hoofdrol spelen bij de stikstofvoorziening. Volgens MacVean (1956) zou er pas sprake zijn van een goede wortelknolontwikkeling in bodems met een pH-KCl van 3,5 of hoger. Van den Burg (1986) vond echter goede wortelknolvorming in nog zuurdere bodems.
De verticaal groeiende wortels, ook wel zinkers genoemd, zijn vooral van belang voor de vochtvoorziening. De els is in staat met zijn wortels diep in gereduceerde, met water verzadigde bodemlagen door te dringen. Hij kan daardoor ongerijpte bodems het best van alle boomsoorten doorwortelen. De in de gereduceerde bodem aanwezige wortels hebben een afwijkende houtstructuur: ze zijn sponsachtig en breken snel (MacVean 1956; Köstler et al. 1968). Een op moerassige bodem omgevallen els lijkt vaak een plaatvormig wortelstelsel te hebben. Dit is echter een vertekend beeld, veroorzaakt doordat de wortels in de gereduceerde bodemlagen zijn afgebroken. Zinkers kunnen 70-90% van het totale wortelstelsel uitmaken (De Ruijter 1976).
Het onderscheid tussen de hierboven beschreven worteltypen is het duidelijkst aanwezig op regelmatig geïnundeerde groeiplaatsen met sterk wisselende waterstanden. Bij langdurige inundatie vormt de els naast de al genoemde wortels ook luchtwortels vanuit de stam (Van Vuure 1973).

Areaal

Het areaal van de Zwarte els is weergegeven in figuur 8.3. De soort stelt weinig klimatologische eisen. Ze is ongevoelig voor nachtvorst maar verdraagt geen winters waarin een half jaar of langer de temperatuur niet boven het vriespunt uitkomt. De oostelijke grens van het verspreidingsgebied blijkt samen te vallen met een neerslag van 450-500 mm/jr (Funk 1965). Dit heeft te maken met de grote droogtegevoeligheid van de els. De soort is gevoelig voor blikseminslag en goed bestand

tegen zoute zeewind en storm. Het is een soort van de laagvlakten, welke normaal niet boven 500 m voorkomt (Wiersma & Westra 1981; MacVean 1955).



Figuur 8.3. Areaal van de Zwarte els.

Ziekten en plagen

De Zwarte els heeft last van veel aantastingen. Geen enkele veroorzaakt echter grote schade. De schadelijkste insektesoorten zijn het Elzehaantje (*Agelastica alni*), de Elzebladwesp (*Croesus septentrionalis*) en de Elzesnuitkever (*Cryptorrhynchus lapathi*), waarvan de eerste twee het blad en de laatstgenoemde de stam aanvreten (De Ruijter 1976). Aantasting door de schimmel *Valsa oxystoma* treedt vaak op tussen 12- en 20-jarige leeftijd. Ze begint in de top en verspreidt zich vandaaruit naar andere takken. Wildschade aan els komt nauwelijks voor (Mayer 1984).

Gebruik

Elzehout is licht van gewicht, gemakkelijk te verzagen, zacht, zwak en weinig duurzaam. Onder water is het hout wèl zeer duurzaam. Het heeft een witte kleur, die na het verzagen verandert in roodbruin. Op goede groeiplaatsen heeft els doorgaans een rechte stam en een goede natuurlijke stamreiniging. Elzehout brandt goed, maar de kwaliteit als brandhout is slechts matig (Houtzagers 1954; Becking 1972).
In de middeleeuwen werd elzehout in Engeland gebruikt voor de fabricage van heipalen, steigerpalen en goedkope meubels. Later voor het maken van houtskool, buskruit (Napolitaanse oorlog), handvatten van gereedschappen en bezems (Rackham 1980). In Nederland werd het hout van de els gebruikt voor de volgende doeleinden (zie o.a.: Schmidt

1989; Van der Meiden 1961; Smittenberg & Roos 1972; Weeda et al. 1985; Funk 1965; Buis 1985; Wiersma & Westra 1981; De Molenaar & Schimmel 1984):
- waterwerken, zoals zinkstukken, krammatten, kribhout, houtdrainage en aanleg van dijken; in verband met duurzaamheid onder water;
- verbruiksartikelen als sigarenkistjes, potloden, klompen, kisten, speelgoed, lijsten, borstels, stoffers, bezems, bonestaken, erwterijs en goedkope meubels;
- brandhout voor bakkersovens, fabrieken en locomotieven; van de vorige eeuw tot begin deze eeuw werden hiervoor takkenbossen van rijshout gebruikt uit de hakhoutcultuur;
- produktie van houtskool; onder andere voor ijzergieterijen;
- triplex en multiplex;
- blauwbranden van dakpannen; hiervoor werd specifiek elzehout gebruikt;
- in visrokerijen;
- landaanwinning, door ondiepe veenplassen te dempen met takkenbossen van els;
- papier;
- looistoffen, uit de schors.

Bij een gemiddelde tot goede groei van elzenbos (S-waarde $\geq$20 m) kan elzehout na circa 30 jaar tot spaanplaat worden verwerkt, na 40-60 jaar tot palen, en kan het hout na ca. 80 jaar als zaag- en schilhout worden verkocht (Becking 1972). Een probleem is de sterk wisselende vraag naar elzehout en de daarmee gepaard gaande schommelingen in afzet en prijs. Als elzehout geschikt is voor fineer, zijn zeer goede prijzen mogelijk zijn (Van Vuure 1973). Elzehout dat afkomstig is uit hakhoutculturen in beekbegeleidend broekbos wordt nog steeds opgekocht voor de fabricage van bezems, borstels en handvatten.

Als hoofdhoutsoort in opgaand bos is de Zwarte els in Nederland tot op heden weinig gebruikt. Wèl wordt els toegepast als verplegende boomsoort bij de teelt van andere vochtminnende boomsoorten, zoals populier en wilg. De els is hiervoor geschikt doordat ze enerzijds weinig wortel- en lichtconcurrentie levert met de hoofdboomsoort, anderzijds de bodem verbetert door middel van zijn blad en wortelknollen (stikstofbemesting). In Oostelijk Flevoland leverde menging met Zwarte els ca. 20% opbrengstverhoging van een 'populierenbos' op (Van der Meiden 1961).
Een andere toepassing is het gebruik van de els bij de aanleg van windsingels en andere lijnvormige beplantingen. Vooral in de fruitteelt wordt de stormbestendige els veel als windscherm aangeplant rond boomgaarden (Schmidt 1989).

Tot nu toe zijn vaak slechte herkomsten van els gebruikt. Dit is vermoedelijk veroorzaakt doordat zaad is verzameld van uitbundig bloeiende bomen met slechte stammen. Het verzamelen van zaad van de lage elzen van het laagveen is veel gemakkelijker dan dat van de hoogopgaande, kwalitatief beter groeiende elzen van de minerale gronden. Door

selectie zou het huidige beperkte gebruik van els als houtproducent mogelijk kunnen worden vergroot (Van Vuure 1973; Verweij 1983).

8.1.2 Berk (*Betula pubescens Ehrh. en Betula pendula Roth.*)

Nederland kent twee inheemse berksoorten: de Ruwe berk (*Betula pendula*) en de Zachte berk (*Betula pubescens*). Deze twee soorten zijn zeer nauw met elkaar verwant. Ze vertonen echter een aantal kleine morfologische verschillen en hun groeiplaatseisen zijn niet geheel hetzelfde. De verschillen zijn klein en vaak onduidelijk. Er komen exemplaren voor die uiterlijke kenmerken van beide soorten vertonen. Bovendien komen de twee soorten bijna steeds samen voor. Meestal wordt er dan ook van 'de berk' gesproken, waarmee beide soorten tezamen worden bedoeld. In de berkenbroekbossen (*Betulion*) is de Zachte berk de dominante boomsoort, maar ook de Ruwe berk komt hier voor.

De Ruwe berk en de Zachte berk vertonen de volgende **morfologische verschillen** (naar Van der Meijden 1990 en Houtzagers 1954):

Ruwe Berk

kroon:	eivormig; tot 30 m hoog; spits; overhangende, niet sterk vertakte twijgen;
stam:	glad; helder wit; op latere leeftijd onderaan een dikke, donkere, onregelmatige schors;
blad:	3-7 cm lang; ruitvormig-eirond; wigvormige, soms afgeknotte voet; geen toegespitste top; onbehaarde onderkant;
twijgen:	hoogstens op de zeer jonge delen behaard; vele wrattige harskliertjes;
vrucht:	vleugels 2-3 maal zo breed als het nootje; stempelpunten steken niet boven deze vleugels uit; schutbladen van de vrucht met twee teruggekromde, afgeronde zijslippen;
knoppen:	lang; spits; soms kleverig.

Zachte berk

kroon:	stugger; sterker vertakt; tot 20 m hoge; opgerichte twijgen;
stam:	glad, ook op latere leeftijd; eerder grijs dan wit;
blad:	3-6 cm lang; eirond of ruitvormig-eirond; afgeronde tot breed wigvormige voet; kort toegespitste top; minimaal op de nerfoksels behaarde onderkant;
twijgen:	ten minste licht behaard; geen of slechts enkele harskliertjes;
vrucht:	vleugels ongeveer even breed als het nootje; stempelpunten steken boven vleugels uit; schutbladen van de vrucht met twee opstaande, spitse slippen;
knoppen:	forser; nooit kleverig;

Er zijn echter tal van exemplaren die wat betreft morfologische kenmerken instaan tussen die zoals hierboven voor de beide soorten zijn beschreven (Doing 1963). Het blijkt hier te gaan om een grote variabiliteit binnen de twee soorten en niet, zoals vaak wordt verondersteld, om bastaarden tussen de beide soorten. Zowel Verweij en Roskam (1984) als Mayer (1984) stellen vast dat bastaardering tussen de tetraploïde Zachte berk (2n = 56) en de diploïde Ruwe berk (2n = 28) weinig voorkomt. Plaatselijk komt een ondersoort van de Zachte berk voor: de

Karpatenberk (*Betula pubescens* spp. *carpatica*). Deze onderscheidt zicht van de gewone Zachte berk door een meerstammige groeivorm en een roodachtige stam. De Karpatenberk komt meestal gemengd met Zachte berk voor.

Ontwikkeling

De berk verjongt zich van nature zeer gemakkelijk. Vooral Zachte berk kan massaal opslaan, waardoor gelijkjarige dichte berkenbosjes ontstaan (Wolf 1989; Lammerts-van Bueren 1967).
Het eerste jaar is de groei van jonge berken gering. Het risico van overgroeiing door andere soorten is dan groot. 'Dekens' van braam, Adelaarsvaren (*Pteridium aquilinum*) en diverse grassen kunnen de groei van kiemplanten sterk belemmeren (Verweij 1978; Wolf 1989). Op veenkraggen in het laagveengebied worden kiemplanten van Zachte berk soms volledig overgroeid door veenmos (Wiegers 1985).
De daaropvolgende ca. 15 jaar vindt een snelle groei plaats. Na deze snelle jeugdgroeiperiode volgt een afname in de groeisnelheid (Van Rinsum-Bolt 1975). In Nederland doet Zachte berk in groeisnelheid niet onder voor Ruwe berk. In Zweden en Finland blijkt de Ruwe berk echter twee maal zoveel hout te produceren als de Zachte berk. Voor beide soorten geldt dat in Nederland de groeisnelheid op vergelijkbare groeiplaatsen beter is dan in Scandinavië. Op goede leemhoudende, losse gronden met een pH-KCl > 5 kan in Nederland een aanwas van 6-8 m^3/ha/jr. gehaald worden (Lammerts-van Bueren 1967). Op de Nederlandse hoogvenen en in verzuurde laagvenen is de berk weliswaar de enige boomsoort die nog enigszins groeit, maar de aanwas is hier bijzonder laag (zie ook 8.4).
Berken lopen in het voorjaar vroeg uit; de Ruwe berk ongeveer 10 dagen eerder dan de Zachte berk. Het exacte tijdstip blijkt grotendeels door de temperatuur te worden bepaald. De Ruwe berk verliest in het najaar zijn blad ongeveer 10 dagen eerder dan de Zachte berk. Het tijdstip van bladval wordt voornamelijk door de daglengte bepaald. In Noord-Scandinavië vindt de bladval al in de loop van augustus plaats, in Midden-Europa pas in oktober. De bomen worden doorgaans rond de 70-80, soms 100-150 jaar oud. Vruchtdracht vindt reeds plaats bij enkele jaren oude bomen. Bloei heeft elk jaar plaats; bij de Ruwe berk in maart/april, bij de Zachte berk in april.
Ten gevolge van een langzame overgroeiing van wonden hebben berken een lage weerstand tegen beschadiging. In het vroege voorjaar vloeit er bij beschadiging veel bloedingssap uit de stam en is de kwetsbaarheid extra groot (Wiersma & Westra 1981, Houtzagers 1954; Van Rinsum-Bolt 1975).
De beste berken worden gekenmerkt door een niet extreem snelle jeugdgroei, een goede groei vanaf circa 6-jarige leeftijd, een goede stamvorm en weinig bloei en vruchtdracht. Exemplaren met een snelle groei in de eerste 5-6 jaar blijken nadien een relatief geringe bijgroei te hebben (Verweij 1978).

Berken zijn eenhuizig. De vrouwelijke katjes komen in het voorjaar te voorschijn, de mannelijke pas in de zomer. De vrouwelijke katjes zijn rijp in augustus. De zaadverspreiding gebeurt via wind. Berkezaad kan, dankzij zijn vleugels, circa 1600 m worden verplaatst. De gemakkelijke zaadverspreiding, samen met enorme hoeveelheden zaad, maken dat snel nieuwe terreinen kunnen worden gekoloniseerd (Van Vuure 1973; Doing 1963). Berkezaad wordt geoogst in augustus en bij voorkeur in oktober of maart uitgezaaid (Houtzagers 1954).

De beide berkesoorten stellen weinig eisen aan klimaat en groeiplaats. Ze zijn niet gevoelig voor nachtvorst en, behalve op zeer natte groeiplaatsen, goed tegen wind bestand. Ook zijn ze vrij goed bestand tegen wisselende waterstanden, sterke zonnestraling, verdroging en voedselarme bodems. De Ruwe berk kan op de droogste en armste gronden nog groeien. Van Bemmelen en Van Boetselaer (1988) vonden in de duinen pas een aantoonbare groeiafname bij zware wateroverlast gedurende een heel jaar, extreme droogte gedurende een heel jaar of zeer snelle veranderingen in grondwaterstand (meer dan 1 m binnen een maand). De Zachte berk verdraagt droogte minder goed en heeft voor de kieming een vochtige, niet te dicht begroeide bodem nodig (Lammerts-van Bueren 1967).

We kennen de berk in Nederland vooral van de, zowel droge als natte, arme zand- en veengronden. Maar berken kunnen in vrijwel alle voor bosvorming geschikte milieus tijdelijk tot dominantie komen. Om zich te kunnen vestigen zijn berken echter afhankelijk van enigszins humeuze bodems. Daardoor zijn ze niet in staat om jonge sedimenten te koloniseren. Dit houdt mogelijk verband met het al dan niet voorkomen van mycorrhizaschimmels. De echte pionierstandplaatsen laat de berk dan ook over aan andere boom- en struiksoorten. Op de natte gronden zijn dit vooral verscheidene wilgesoorten en gagel, op de droge, arme gronden is dit vooral de Grove den (Doing 1963). Berk is doorgaans de eerste boomsoort die zich vestigt op kapvlakten, afgebrande terreinen, heidevelden en verdrogend hoogveen. Berken hebben een zeer open kroon. De geringe bodembeschaduwing hierdoor heeft tot gevolg dat onder berkenbossen vaak een dichte struik- en/of kruidlaag aanwezig is.

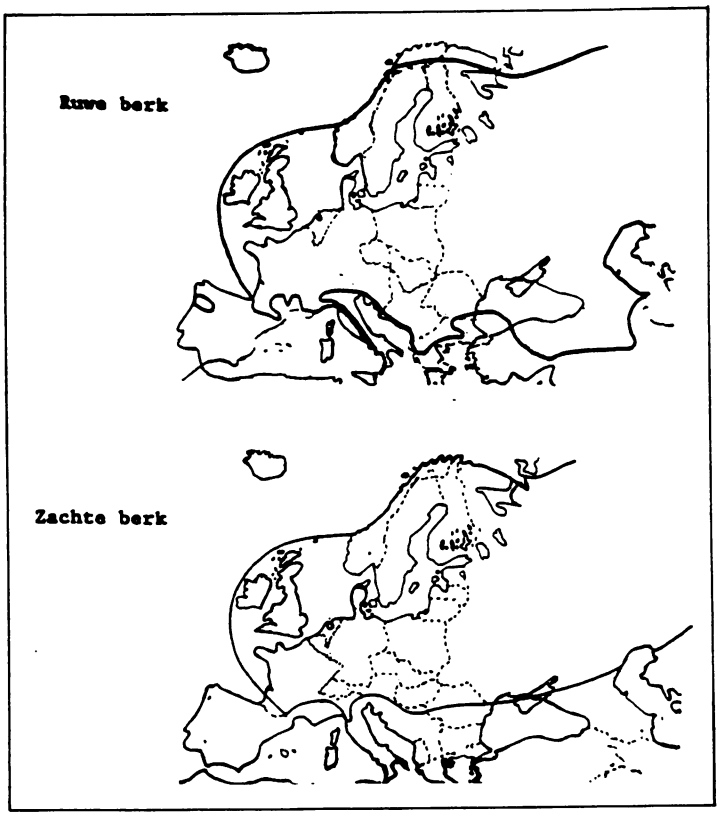
Wortelvorming

Berk vertoont een groot aanpassingsvermogen aan sterk wisselende bodemomstandigheden, bijvoorbeeld vocht. Hij bewortelt ook dichte bodems goed. De berkewortels kunnen echter niet, zoals die van de Zwarte els, in gereduceerde lagen doordringen. Het wortelstelsel begint als een penwortel, maar ontwikkelt zich verder als een breed uitgespreid hartwortelstelsel. Er is meestal een duidelijk onderscheid aanwezig tussen horizontaal groeiende wortels en zinkers. Doordat horizontaal groeiende wortels tot vele malen de kroonbreedte kunnen uitgroeien, wordt de berk soms echter ten onrechte als een typische vlakwortelaar gekarakteriseerd. Haarwortels bevinden zich vooral vlak onder het grondoppervlak en aan het uiteinde van zinkers. Er is een groot aantal endotrofe

mycorrhiza aanwezig, waarvan de Berkeboleet (*Leccinum scabrum* = *Boletus scaber*) een van de belangrijkste is (Köstler et al. 1968).

Areaal

De arealen van Ruwe- en Zachte berk zijn weergegeven in figuur 8.4. Ze overlappen elkaar voor het grootste deel. Slechts in de randgebieden treden verschillen op. De Ruwe berk ontbreekt in Europa ten noorden van 63-65° NB (noordelijk Scandinavië en Siberië) en in een deel van het Middellandse-Zeegebied. Deze soort is vooral in het laagland te vinden, maar komt ook tot vrij hoog in de bergen voor. De Ruwe berk is ongevoelig voor droogte en is dientengevolge tot ver in de steppen van Zuidoost-Europa te vinden.



Figuur 8.4. Areaal van Ruwe berk (boven) en Zachte berk (onder).

De Zachte berk is te vinden in het ten noorden van de Alpen en Karpaten gelegen deel van Europa. Hij ontbreekt in de steppen van Zuidoost-Europa, omdat Zachte berk voor zijn kieming hogere vochteisen stelt dan de Ruwe berk. De Zachte berk blijkt van de twee soorten het best bestand te zijn tegen kou. In het noorden en in de gebergten komt deze

soort voor tot aan de boomgrens (in het noorden: Zachte berk tot 69° NB) (Houtzagers 1954; Wiersma & Westra 1981).

Ziekten en plagen

Veel voorkomende aantastingen zijn:
- heksenbezems veroorzaakt door de ascomyceet *Taphrina betulina*;
- aantasting van de stam door de Berkezwam (*Piptoporus betulinus*);
- insektenvraat.

De twee berkesoorten worden door vee niet altijd in dezelfde mate aangevreten. Zo werd recentelijk waargenomen dat de schaapskudde van de droge Sallandse Heuvelrug vrijwel geen interesse vertoonde voor de daar op de heide aanwezige opslag van Ruwe berk. Toen dezelfde kudde werd neergezet op het natte Haaksbergerveen, ging ze de opslag van Zachte berk met veel enthousiasme te lijf.

Gebruik

Berkehout is elastisch, sterk, vrij zacht, moeilijk splijtbaar en niet duurzaam. De berk vormt geen kernhout. In Zweden wordt hout van de Ruwe berk hoger gewaardeerd dan dat van de Zachte berk. In Scandinavië wordt ten behoeve van fineerproduktie veel geselecteerd op mooie, gevlamde, uileveerachtige structuren in het hout. Er bestaan ten gevolge hiervan een aantal aparte vormen: de masuurberk of 'brown-curley birch' (knobbelige stam), de ijsberk, de 'flamy-birch' (alle Ruwe berk) en de 'grey birch' (gladde bast, weinig schors, zowel van Ruwe als Zachte berk). Verder kent men de 'Birds-eye' berk. Deze ontstaat door aantasting van kevers. Door deze aantasting krijgt het hout een mooi patroon en is daardoor erg geschikt voor fineer (Wiersma & Westra 1981; Houtzagers 1954).
Enkele door Buis (1985) vermelde oude, van voor de achttiende eeuw daterende, folkloristische gebruiksvormen van de berk betreffen: het toepassen van een afkooksel van de eerste uitlopers en jonge bladen als huidverzorgend middel, het gebruik van het binnenste schors als schrijfpapier en het plaatsen van net uitgelopen berketakken in de kamer om een 'verkwikkende geur' te verkrijgen.
Het hout van de berk wordt/werd gebruikt (zie Wiersma & Westra 1981; Houtzagers 1954; Buis 1985; Lammerts-van Bueren 1967):
- als brandhout; berkehout brandt gemakkelijk maar kort;
- voor meubels; vooral in Scandinavië;
- voor huishoudelijke artikelen, zoals ruggen van borstels, lepels, troggen, bezemstelen, klosjes, ladders, kruiwagens, hoepels, spoelen, haspels, klompen, pijpekoppen en kistjes;
- voor speelgoed;
- voor het maken van ski's ('grey-birch/ Graubirke');
- in de wagenmakerij;
- voor fineerplaten, zowel triplex als dekfineer (masuurberk/'brown-curley birch', 'grey birch/ Graubirke', 'flamy birch'); op arme zand- of veengronden kan geen bruikbaar fineerhout worden geproduceerd, hiervoor zijn rechte, dikke stammen met weinig noesten vereist;

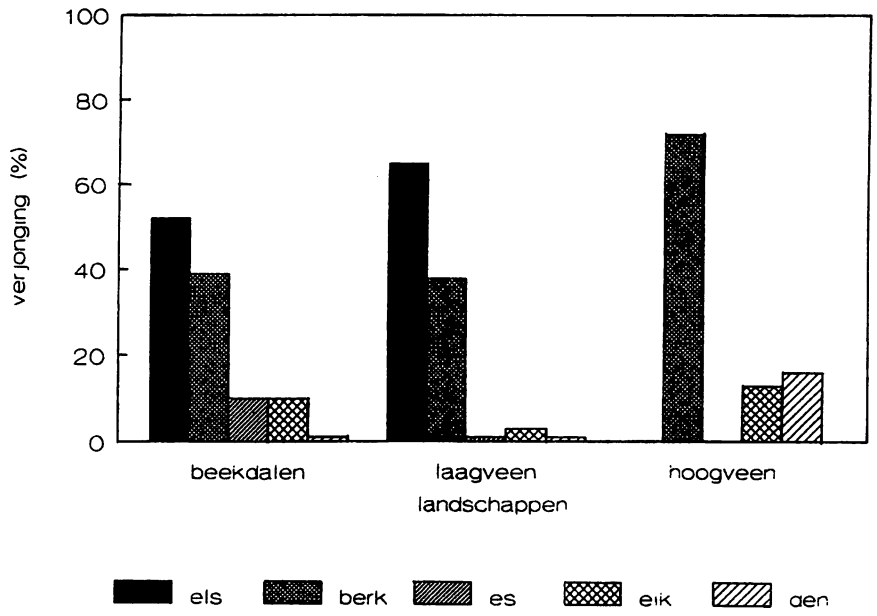
- voor vezelplaten en spaanplaten, papier, karton en pulp (lange, niet te dikke stammen en dikke takken, die goed te versnipperen zijn);
- voor de produktie van houtskool voor ijzersmelterijen.

In de 18e en 19e eeuw werd de berk in Nederland in de vorm van hakhout, in windsingels en voor bebossing van woeste gronden gebruikt. Berkehakhout kwam in die tijd vooral voor in menging met andere boomsoorten, voornamelijk Zwarte els en eik. De eerste kap had normaliter na ca. 5 jaar plaats, waarna het hout in een cyclus van ongeveer tien jaar werd gekapt. Als men hout van kleinere afmetingen nodig had (beentjeshout, bonestaken) werden kortere omlopen aangehouden. Langere omlopen hielden een vergroot risico in, omdat het uitstoelingsvermogen kon teruglopen.
Verder werden er een aantal bijprodukten gemaakt. Van roet werd zwarte verf gemaakt, die veel in het drukkerswezen werd gevraagd. Berkewijn werd verkregen door in het voorjaar een gat in de stam te boren. Het uittredende suikerrijke vocht liet men vervolgens gisten. De bast kon men verwerken tot berke-olie of berketeer. De olie werd gebruikt om leer soepel te houden. Er kon looizuur uit de bast worden gewonnen. Ook werd de berkebast gebruikt voor de vervaardiging van touw en vlechtwerk (korven en matten), schoenen, schoenzolen, koffers en dozen. Uit het blad werd gele verf verkregen en er werd was uit katjes gewonnen (Buis 1985).
Tegenwoordig vormen de fineerindustrie en karton- en papierfabricage een mogelijke afzetmarkt voor berkehout. Volgens Lammerts-van Bueren (1967) zou berk na selectie en veredeling op de betere gronden een goede producent van fineer- en meubelhout kunnen worden. In West-Europa is de stamvorm van berken overwegend slecht. Dit is de belangrijkste reden waarom berken in Nederland voor de houtproduktie tot de minst waardevolle boomsoorten behoren. Bovendien hebben berken hier de neiging tot 'zwiepen', waardoor ze in menging met andere boomsoorten soms beschadigingen veroorzaken. In Noord- en Oost-Europa hebben berken een goede stamvorm. Er is hier mogelijk sprake van een ander klimatologisch ras dan in West-Europa.

De berk is in Nederland toegepast in brandsingels, als laanbeplanting en als verplegende boomsoort in Fijnspar- en Douglasplantages. In vorstgaten is door menging vorstschade aan de hoofdboomsoort voorkomen. Als verplegende boomsoort zijn berken soms gelijktijdig met de hoofdboomsoort aangelegd, in andere gevallen is de hoofdboomsoort onder een gedund, 6-7 m hoog berkenbosje geplant. Meestal zijn de berken op jonge leeftijd geveld om schade door 'zwiepen' en verminderde groei door wortelconcurrentie te voorkomen (Wiersma & Westra 1981). Al met al had het gebruik van de berk als verplegende boomsoort doorgaans een positief effect op de groei van de hoofdboomsoort, maar het positieve effect van het gebruik van Zwarte els of Ratelpopulier als verplegende boomsoort is meestal groter.

8.2 Spontane verjonging

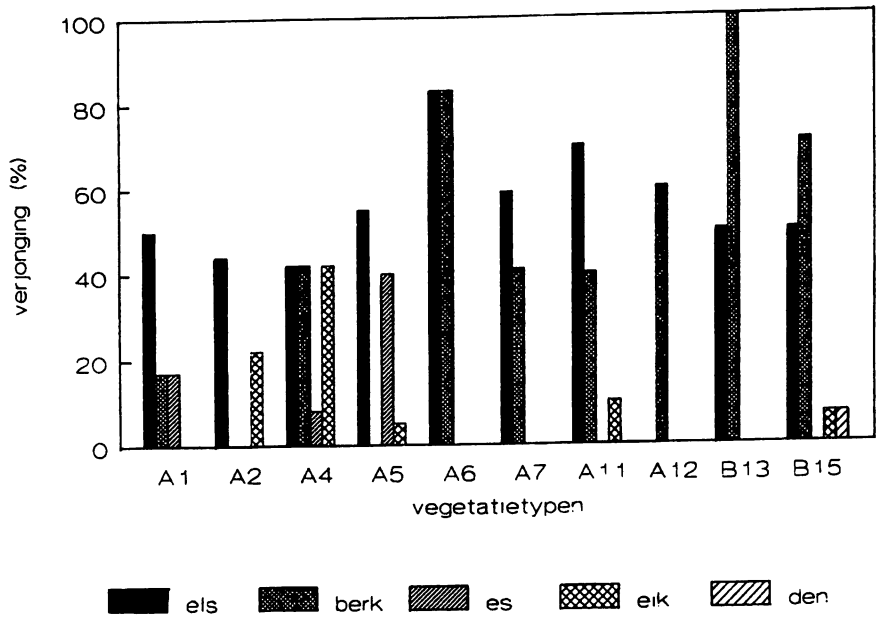
Om een globale indruk te krijgen van de betekenis van de verjonging van het bos in de verschillende landschappen en vegetatietypen werd voor alle binnen het kader van dit onderzoekproject gemaakte vegetatieopnamen bepaald welke boomsoorten in de ondergroei een rol spelen. Als criterium werd gehanteerd dat er van de betrokken soorten meer dan één exemplaar in de kruidlaag aanwezig moet zijn. Per boomsoort werd het percentage van de opnamen berekend waarin er van natuurlijke verjonging sprake is. De resultaten worden weergegeven in figuur 8.5 tot en met 8.8.



Figuur 8.5. Verjonging van boomsoorten in broekbossen, weergegeven per landschapstype.

Figuur 8.5 geeft de verschillen tussen de drie onderscheiden landschapstypen aan. Voor de spontane verjonging zijn binnen de broekbossen alleen de volgende vijf boomsoorten van belang: Zwarte els, Zachte berk, Es, Zomereik en Grove den. Uiteraard zijn de twee eerstgenoemde soorten het belangrijkst. Es, Zomereik en Grove den slaan vooral op in verdroogde, afgeleide situaties. Incidenteel worden in broekbossen jonge exemplaren van Gewone esdoorn of wilgesoorten aangetroffen.
Zwarte els levert een belangrijk aandeel in de verjonging in de beekdalbossen en de laagveenbossen; in het broekbos in het hoogveenlandschap komt echter in het geheel geen opslag van jonge els voor. Zachte berk kan zich in de bossen van alle drie de landschappen vestigen, maar jonge berken komen toch overwegend voor in het hoogveenlandschap. Vestiging van Zomereik vindt op beperkte schaal plaats in alle broekbossen, maar is van weinig belang in het laagveenbos. Jonge essen

komen vrijwel alleen in de beekdalbossen voor; verjonging van Grove den alleen in het hoogveenlandschap.



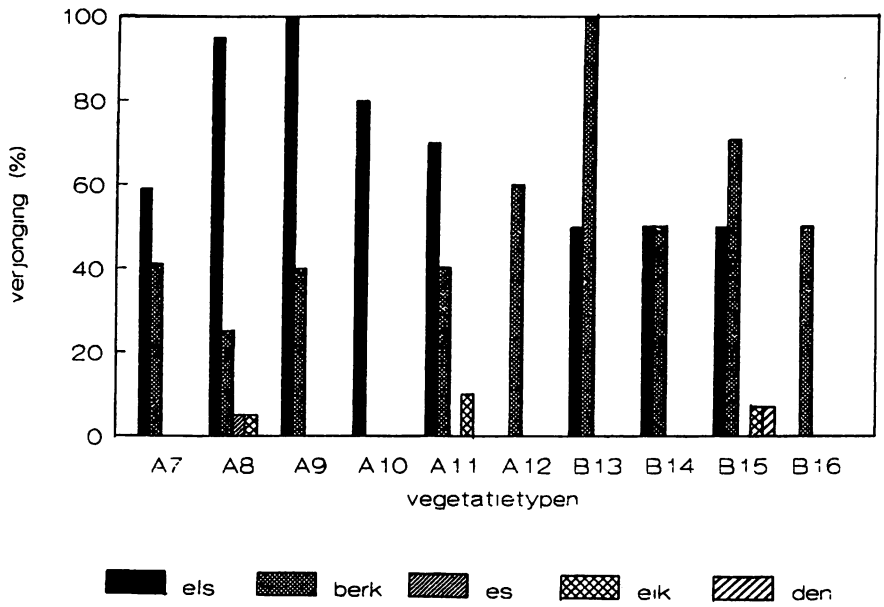
Figuur 8.6. Verjonging van vijf boomsoorten in de broekbossen van het beekdallandschap, weergegeven per vegetatietype.

1 = Veldkers-Elzenbos;	2 = Brandnetel-Elzenbos;
4 = Framboos-Elzenbos;	5 = Zwarte bes-Elzenbos;
6 = Zompzegge-Elzenbos;	7 = Elzenzegge-Elzenbos;
11 = Moeraszegge-Elzenbos;	12 = Hennegras-Elzenbos;
13 = Veenmos-Berkenbos;	15 = Zompzegge-Berkenbos.

Binnen de beekdalen (fig. 8.6) valt op dat verjonging van els in vrijwel alle vegetatietypen optreedt en wel met een vrij constante frequentie (rond de 50 tot 70%). De vestiging van elzen lijkt merkwaardigerwijs vlotter te verlopen in elzenbossen met veel berk in de boomlaag (Zompzegge-Elzenbos). De goede kieming van els is hier mogelijk het gevolg van de relatief grote hoeveelheid licht die tot op de bosbodem doordringt. Het enige bosecosysteem waar verjonging van els niet optreedt, is het Hennegras-Elzenbos. De soortensamenstelling van de ondergroei wijst hier op een overgang naar eikenbossen van de arme, zandgronden (*Quercion*), hoewel jonge eikjes nog niet aanwezig zijn. Kennelijk is hier sprake van een snel veranderend milieu, waarin de bosontwikkeling tijdelijk stagneert. Verjonging van Zomereik treedt wel vaak op in het sterk aan het *Quercion* verwante Framboos-Elzenbos.

Jonge berken worden in vrijwel alle beekdalbroekbossen aangetroffen; zij ontbreken alleen daar waar de verdere soortensamenstelling wijst op een relatief hoge beschikbaarheid van voedingsstoffen: in het Brand-

netel- en Zwarte bes-Elzenbos. Verjonging van Es is daarentegen juist gebonden aan de wat rijkere, minerale plekken en komt vooral voor in het Veldkers- en Zwarte bes-Elzenbos. In de dichte ondergroei van de brandnetels kan de Es echter niet goed opslaan.

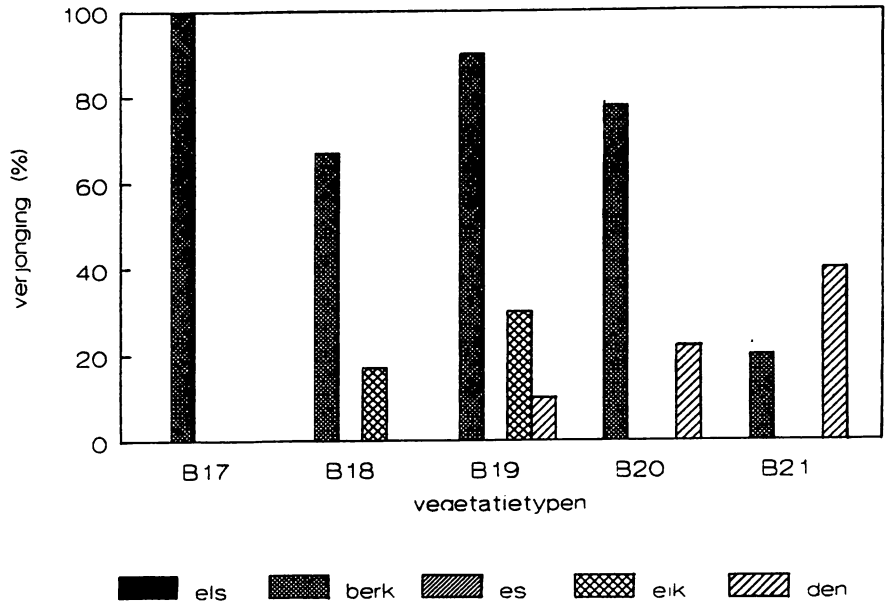


Figuur 8.7. Verjonging van vijf boomsoorten in de broekbossen van het laagveenlandschap, weergegeven per vegetatietype.

7 = Elzenzegge-Elzenbos;	8 = Moerasvaren-Elzenbos;
9 = Veenmos-Elzenbos;	10 = Oeverzegge-Elzenbos;
11 = Moeraszegge-Elzenbos;	12 = Hennegras-Elzenbos;
13 = Veenmos-Berkenbos;	14 = Appelbes-Berkenbos;
15 = Zompzegge-Berkenbos;	16 = Braam-Berkenbos.

In het laagveen (fig. 8.7) zien wij dat in de elzenbossen veel verjonging van els optreedt. Het lijkt of de soort zich hier makkelijker kan verjongen dan in de beekdalen. Een gemiddeld nattere standplaats en grotere beschikbaarheid van licht (minder goed ontwikkelde boomlaag!) vormen hiervoor wellicht de verklaring. Alleen in het hierboven reeds besproken Hennegras-Elzenbos ontbreekt verjonging van els op laagveen. Binnen de berkenbossen van het laagveen zijn de vestigingskansen voor elzen kennelijk aanzienlijk kleiner. In de berkenbroeken met een door bramen gedomineerde ondergroei komen zelfs helemaal geen jonge elzen meer voor. Opslag van berk vinden wij daarentegen in alle typen laagveenbroekbos. Andere soorten zijn hier nauwelijks van belang.

Binnen het hoogveenlandschap (fig. 8.8) vindt in het geheel geen opslag van Zwarte els plaats. Hoogveenbroekbossen zijn berkenbossen en de



Figuur 8.8. Verjonging van vijf boomsoorten in de broekbossen van het hoogveenlandschap, weergegeven per vegetatietype.
17 = Gagel-Berkenbos; 18 = Pijpestrootje-Berkenbos;
19 = Dophei-Berkenbos; 20 = Wollegras-Berkenbos;
21 = Struikhei-Berkenbos.

verjonging bestaat dan ook voornamelijk uit Zachte berk. Alleen in de door Struikhei en Bosbessoorten gedomineerde ondergroei van het sterk afwijkende Struikhei-Berkenbos neemt de Grove den deze rol over. Opslag van Zomereik vinden wij vooral daar waar de soortensamenstelling een zekere mate van verdroging van het oorspronkelijk hoogveenmilieu indiceert.

8.3 Boomgroei

Er is weinig bekend over de groei van broekbossen. Dit gebrek aan kennis heeft te maken met de geringe interesse voor deze bossen vanuit het oogpunt van houtproduktie. Alleen de goed groeiende beekbegeleidende elzehakhoutbossen zijn in economisch opzicht enigszins interessant. Voor een actief beheer van broekbossen is naast ecologische kennis ook kennis van kwantitatieve parameters van deze bosecosystemen van belang. Dit geldt vooral voor de elzenbroekbossen. Actief bosbeheer en houtproduktie zijn in berkenbroekbossen immers niet aan de orde. Aan de groei van berkenbroekbossen wordt hier dan ook minder aandacht besteed dan aan de groei van elzenbroekbossen.

Boominhoudstabel Zwarte els

In tabel 8.1 wordt de boominhoudstabel gegeven voor Zwarte els in Nederlandse broekbossen. Uit sectiemetingen is een functie afgeleid, die voor elke boom waarvan diameter op borsthoogte (dbh) en lengte (H) bekend zijn, een geschat stamvolume geeft. Deze functie is bovenaan in de tabel weergegeven. In de tabel is voor elke boomlengte en dbh het door middel van deze functie bepaalde stamvolume weergegeven.
De boominhoudsfunctie voor elzen in laagveengebieden en die voor elzen in beekdalen zijn niet significant verschillend. Er worden voor 'laagveenelzen' en voor 'beekdalelzen' dan ook geen aparte boominhoudsfuncties gegeven. Wèl is de plaats in de tabel waar de sectiemetingen van bomen uit het laagveen en die van bomen uit de beekdalen liggen duidelijk verschillend. De 'beekdalelzen' zijn over het algemeen veel langer en dikker dan de 'laagveenelzen'.
Bij de vergelijking van de boominhoudstabel met de tabel van Dik (1984), blijken de verschillen tussen deze twee tabellen betrekkelijk klein. Dit betekent dat de boominhoudsfunctie voor de Zwarte els in de Nederlandse broekbossen nauwelijks afwijkt van de algemeen geldende boominhoudsfunctie van de Zwarte els in Nederland. De spilvolumes van bomen met een hoge hoogte-diameter-verhouding (H/D) zijn in tabel 8.1 iets hoger, en die met een lage H/D zijn iets lager dan de waarden in de tabel van Dik.

Hoogte-diameter-verhouding Zwarte els

In figuur 8.9 wordt de relatie tussen de boomlengte en de dbh weergegeven voor 'beekdalelzen' en 'laagveenelzen', zoals die bepaald is uit de sectiemetingen. Hieruit blijkt dat de hoogte-diameter-verhouding voor 'laagveenelzen' significant kleiner is dan die voor elzen uit de beekdalen. Dit houdt dus in dat 'beekdalelzen' bij gelijke hoogte dunner zijn dan 'laagveenelzen'.

Opstandskenmerken elzenbroekbossen

Tabel 8.2 geeft een overzicht van alle opstandskenmerken die voor de proefvlakken zijn bepaald. Zowel de elzenbroekbossen (tabel 8.2a) als de berkenbroekbossen (tabel 8.2b) zijn geordend naar voorraad (V). De voorraad van de elzenproefvlakken varieert van 55 tot 511 m^3. Doorgeschoten hakhoutbossen van 30-40 jaar hebben een voorraad van maar liefst 250-450 m^3/ha. In het laagveen bedraagt de voorraad van 30 tot 40 jaar oude elzenbossen 80-230 m^3/ha. De voorraad van de gemeten berkenbroekbossen loopt uiteen van 21 tot 144 m^3/ha. Voor berkenbroekbossen van 30-40 jaar ligt de voorraad tussen 50 en 150 m^3/ha.

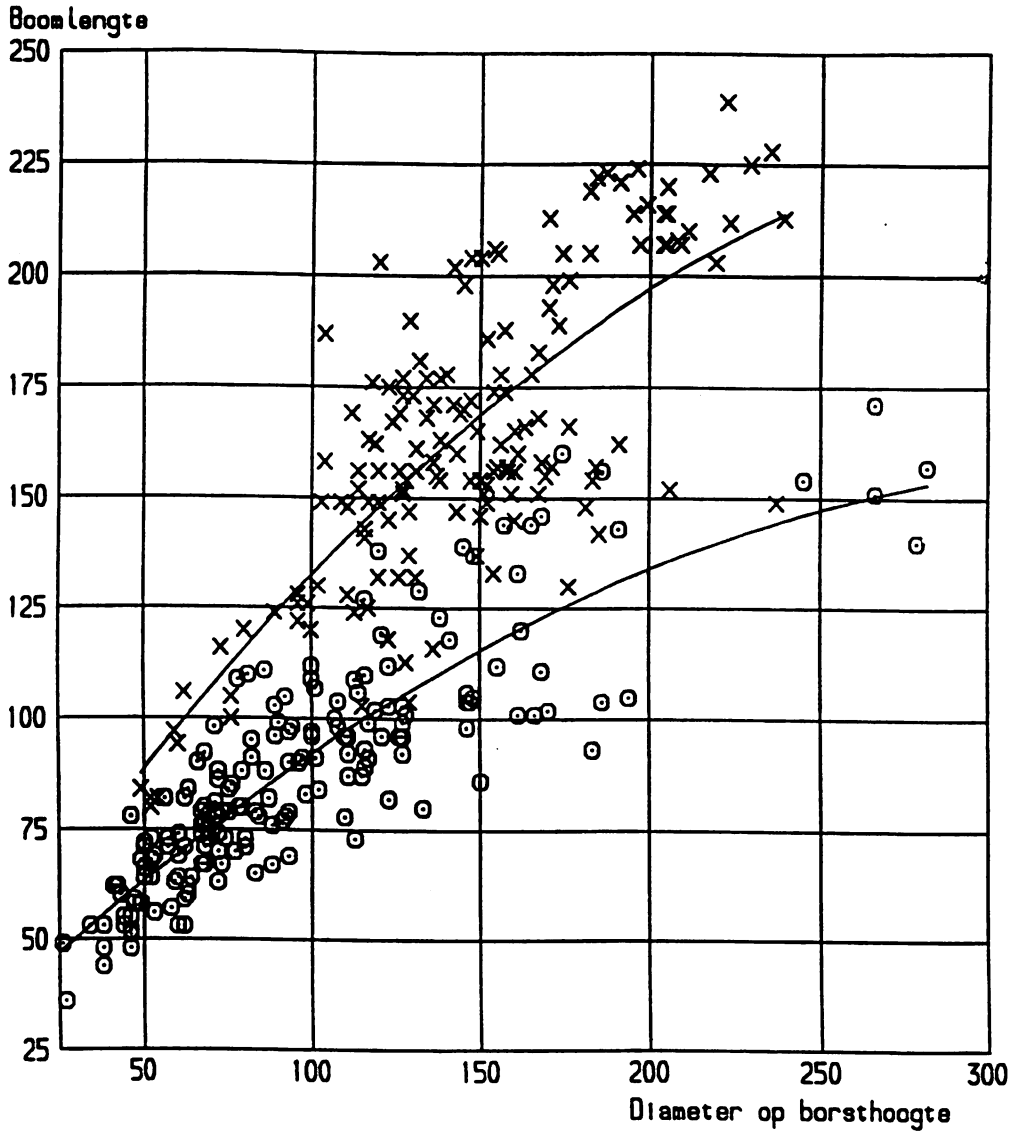
Tabel 8.1. Boominhoudstabel voor Zwarte els in Nederlandse broek-bossen.

functie: Ln V = 1.81132 Ln D + 1.02328 Ln H - 2.78836; standaardafwijking: 11.83

V spilvolume boom (dm^3) D diameter (cm) op borsthoogte
H boomlengte (m) aantal gemeten bomen: 395

D \ H	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
3	2	2	3	3	4	4	5	5	6	6	7	7	8	8	9	9	10	10	11	11
4	3	4	5	6	6	7	8	9	10	10	11	12	13	14	15	15	16	17	18	19
5	5	6	7	8	10	11	12	13	14	16	17	18	19	21	22	23	24	26	27	28
6	7	8	10	12	13	15	17	18	20	22	24	25	27	29	30	32	34	36	37	39
7	9	11	13	15	18	20	22	24	27	29	31	33	36	38	40	42	45	47	49	52
8	11	14	17	19	22	25	28	31	34	37	40	42	45	48	51	54	57	60	63	66
9	14	17	21	24	28	31	35	38	42	45	49	53	56	60	63	67	71	74	78	81
10	16	21	25	29	33	38	42	46	51	55	59	64	68	72	77	81	85	90	94	99
11	20	25	30	35	40	45	50	55	60	65	70	76	81	86	91	96	102	107	112	117
12	23	29	35	41	47	53	58	64	70	76	83	89	95	101	107	113	119	125	131	137
13	26	33	40	47	54	61	68	75	81	88	95	102	109	116	123	130	137	144	151	159
14	30	38	46	54	62	69	77	85	93	101	109	117	125	133	141	149	157	165	173	181
15	34	43	52	61	70	79	88	97	106	115	124	133	142	151	160	169	178	187	196	205
16	39	48	58	68	78	88	98	109	119	129	139	149	159	169	180	190	200	210	221	231
17	43	54	65	76	87	99	110	121	132	144	155	166	178	189	201	212	223	235	246	258
18	48	60	72	85	97	109	122	134	147	159	172	185	197	210	222	235	248	260	273	286
19	53	66	80	93	107	121	134	148	162	176	190	204	217	231	245	259	273	287	301	315
20	58	73	87	102	117	132	148	163	178	193	208	223	239	254	269	285	300	315	331	346
21	63	79	96	112	128	145	161	178	194	211	227	244	261	277	294	311	328	344	361	378
22	69	86	104	122	140	157	175	193	211	229	247	265	284	302	320	338	356	375	393	411
23	74	93	113	132	151	171	190	209	229	249	268	288	307	327	347	366	286	406	426	446
24	80	101	122	142	163	184	205	226	247	268	290	311	332	353	375	396	417	439	460	481
25	87	109	131	153	176	198	221	244	266	289	312	335	358	380	403	426	449	472	495	518
26	93	117	141	165	189	213	237	262	286	310	335	359	384	408	433	458	482	507	532	556
27	99	125	151	176	202	228	254	280	306	332	359	385	411	437	464	490	516	543	569	596
28	106	134	161	188	216	244	271	299	327	355	383	411	439	467	495	523	552	580	608	638
29	113	142	171	201	230	260	289	319	348	378	408	438	468	498	528	558	588	618	648	678
30	120	151	182	213	245	276	307	339	371	402	434	466	497	529	561	593	625	657	689	721
31	128	161	193	227	260	293	326	360	393	427	460	494	528	562	595	629	663	697	731	765
32	135	170	205	240	275	310	346	381	417	452	488	523	559	595	631	667	703	738	774	811
33	143	180	217	254	291	328	365	403	440	478	516	553	591	629	667	705	743	781	819	857
34	151	190	229	268	307	346	386	425	465	505	544	584	624	664	704	744	784	824	864	905
35	159	200	241	282	324	365	407	448	490	532	574	616	658	700	742	784	826	869	911	953
36	168	210	254	297	340	384	428	472	516	560	604	648	692	736	781	825	870	914	959	1003
37	176	221	267	312	358	404	450	496	542	588	634	681	727	774	820	867	914	961	1007	1054

Grens van het gebied waarbinnen de gemeten Zwarte elzen liggen:
▬ elzen uit het laagveen ____ elzen uit de beekdalen



X zwarte elzen uit de beekdalen
⊙ zwarte elzen uit laagveengebieden
De twee lijnen geven de relaties tussen de boomlengte (H) en dbh (D) weer voor "beekdalelzen" (bovenste lijn) en "laagveenelzen" (onderste lijn).

Functies:

"Beekdalelzen": $H = 36.5 + 1.116 * dbh - 0.001561 * dbh^2$
(n = 155, R = 0.777)
"Laagveenelzen": $H = 29.31 + 0.7301 * dbh - 0.001030 * dbh^2$
(n = 182, R = 0.866)

(H in dm, dbh in mm, n = aantal sectiemetingen, R = correlatiecoëfficiënt)

Figuur 8.9. Relaties tussen boomlengte en diameter op borsthoogte van Zwarte elzen in Nederlandse broekbossen.

Tabel 8.2. Kwantitatieve gegevens van broekbossen.

a. elzenbroekbos

object	sys	T	N	dbh	H	Hdom	G	V	Im	S
Linkstraat	B	10	8375	5.2	7.2	8.1	18	55	5.5	19.3
Ankeveen 1	L	18	8800	5.0	7.1	8.2	18	66	3.7	12.8
Naardermeer 1	L	32	1700	10.4	9.5	10.4	16	83	2.6	12.8
Loosdrecht 1	L	39	1893	11.6	8.4	8.9	22	95	2.4	10.1
Lindevallei	L	23	5313	7.4	7.8	8.5	27	106	4.6	11.9
Buitenliede	L	31	2000	13.2	8.5	9.0	28	123	4.0	11.3
Zuidlaardermeer 1	L	22	6667	6.7	7.8	9.1	30	137	6.3	12.9
Ankeveen 2	L	28	4545	9.9	8.2	8.8	37	156	5.6	11.4
Het Waal 1	L	33	1333	16.2	11.4	11.7	28	166	5.0	14.3
Princenhof 1	L	34	1759	14.4	10.4	11.9	29	167	4.9	14.3
Leekstermeer	L	54	1429	18.4	9.2	9.5	42	186	3.4	9.9
Korenburgerveen	B	23	5200	9.4	8.5	11.4	38	193	8.4	15.9
Loosdrecht 2	L	33	5568	9.0	8.6	10.6	39	199	6.0	12.9
Agelerbroek	B	26	1886	12.4	15.5	16.7	24	204	7.9	22.3
Loosdrecht 3	L	33	4219	10.4	9.1	11.4	39	210	6.4	13.9
Princenhof 2	L	36	3030	12.5	10.1	11.2	39	219	6.1	13.2
Het Waal 2	L	40	1667	15.6	11.8	12.1	37	224	5.6	13.8
Zuidlaardermeer 2	L	33	4667	10.4	9.7	10.9	43	232	7.0	13.3
Het Goor	B	39	1800	16.9	11.3	13.2	45	279	7.2	15.1
Beekvliet	B	24	3879	10.3	13.5	16.0	35	285	11.9	22.0
Leudal	B	33	2167	13.6	15.4	18.1	33	287	8.7	22.1
Vragenderveen 1	B	37	2350	14.1	16.3	18.6	37	329	8.9	21.7
Hazelbekke	B	31	1240	18.7	18.6	19.6	36	342	11.0	24.5
Kloppersblok	B	31	1889	15.2	17.4	18.0	38	344	11.1	22.5
Onland	B	27	1900	16.7	17.6	19.2	44	403	14.9	25.3
Staverden	B	84	462	34.0	23.1	24.3	43	445	5.3	24.3
Gunhof	B	40	1920	16.4	18.2	19.1	48	448	11.2	24.6
Liefstinghsbroek	B	67	1225	22.8	20.2	21.6	52	511	7.6	21.8

b. berkenbroekbos

object	sys	T*)	N	dbh	H	Hdom	G	V	Im*)	S*)
Wooldse Veen 1	H	20	9200	2.3	2.9	6.0	6	21	1	9
Vragenderveen 2	B	30	3150	5.5	6.4	12.2	10	58	2	15
Mariapeel	H	25	11600	3.4	3.6	7.2	14	63	2.5	10
Vragenderveen 3	H	35	6700	4.5	4.7	7.3	12	64	2	9
Vragenderveen 4	H	35	8254	4.7	4.7	7.3	16	87	2.5	9
Naardermeer 2	L	-	2000	10.0	8.5	10.5	17	104	-	-
Westbroekse Zodde	L	25	6100	5.9	6.0	8.5	18	105	4	11
Naardermeer 3	L	35	2933	8.7	7.7	12.5	18	109	3	15
Wooldse veen 2	H	35	15000	4.1	3.7	7.5	22	110	3	9
Wooldse veen 3	H	35	2400	10.0	8.8	13.2	22	134	4	16
Botshol	L	25	1400	14.5	10.4	12.5	23	144	6	17

*) schatting

Legenda

sys	systeem (hoogveen (H), laagveen (L) of beekdal (B))	H	gemiddelde hoogte (m)
		Hdom	opperhoogte (m)
T	leeftijd (jaar)	G	grondvlak (m^2/ha)
N	stamtal per ha	V	voorraad (m^3/ha)
dbh	gemiddelde diameter op borsthoogte (cm)	Im	gemiddelde aanwas (m^3/ha/jr)
		S	S-waarde (m)

Ter vergelijking: een gemiddeld groeiend Nederlands Grove dennenbos heeft na 40 jaar een voorraad van 170-260 m^3/ha, een gemiddeld groeiend eikenbos een voorraad van 100-220 m^3/ha.
In tabel 8.2 worden twee maten voor de groei van de gemeten elzen- en berkenbossen aangegeven: de gemiddelde aanwas (Im) en de S-waarde. De gemeten Im-waarden lopen in de elzenbossen van de laag-venen uiteen van 2.4 tot 7.0 m^3/ha/jr. Voor de beekbegeleidende elzenbroeken zijn Im-waarden van 5.3 tot 14.9 m^3/ha/jr gemeten. Im-waarden van minder dan 7 m^3/ha/jr komen echter zelden voor. De proefvlakken in het berkenbroek hebben Im-waarden variërend van 1 tot 6 m^3/ha/jr.
De Im is weliswaar een indicatie voor de groei van een bepaald bos, maar is niet geschikt om de groei van verschillende bossen (met sterk uiteenlopende leeftijden) onderling te vergelijken. Derhalve wordt de groei hier beoordeeld aan de hand van de S-waarde; een maat die onafhankelijk is van de leeftijd van het bos en waarmee de groei van de verschillende broekbossen onderling goed kan worden vergeleken.
De S-waarde loopt voor de elzenbroekbossen uiteen van 9.9 tot 25.3 m. De meeste beekbegeleidende elzenbroekbossen hebben een S-waarde tussen 21 en 26 m. In het merendeel van de overige proefvlakken liggen de S-waarden onder de 16 m. De hoogste gemeten S-waarde binnen het laagveenelzenbroek is 14.3 m. Op grond van S-waarde worden de Nederlandse bossen door Schütz en Van Tol (1982) ingedeeld in goed, gemiddeld en slecht groeiend. Voor de Zwarte els spreken zij over gemiddelde groei bij een S-waarde tussen 16 en 22 m. Elzenbossen met een S-waarde van minder dan 16 m worden gekarakteriseerd als slecht groeiend, elzenbossen met een S-waarde van meer dan 22 m als goed groeiend. Alle gemeten beekbegeleidende elzenbroekbossen kunnen op grond van hun S-waarde als gemiddeld of goed groeiend worden gekarakteriseerd, alle elzenbroekbossen van het laagveengebied als slecht groeiend.
Enkele berkenbossen hebben een relatief hoge S-waarde (15 tot 17 m). De overigen hebben een S-waarde van slechts 9-11 m. Zowel op hoogveen als op laagveen komen berkenbossen met relatief hoge èn met lage S-waarden voor. Voor de Berk is een groeiaanduiding op grond van de S-waarde niet voorhanden.

Doordat er voor de Zwarte els en de Berk in Nederland geen groeitabellen bestaan, kunnen alleen via een benaderingswijze waarden voor de absolute boniteit (Imax) worden geschat. Volgens Van den Burg (1978) is de absolute boniteit voor Zwarte els op geschikte gronden gemiddeld 6-8.5 m^3/ha/jr. De hoogste Imax die hij vond was 9.5 m^3/ha/jr. Uitgaande van de Im-waarden uit tabel 8.2 en de veronderstelling dat de Imax tussen 20 en 30 jaar wordt bereikt, varieert de Imax voor de elzenbroekbossen in laagveen van 3 tot 7 m^3/ha/jr, en voor de beekbegeleidende elzenbroekbossen van 7 tot 15 m^3/ha/jr. Doorgaans ligt de Imax voor elzenbroekbos in laagveen echter tussen 3 en 6 m^3/ha/jr en voor beekbegeleidende elzenbroekbossen tussen 8 en 12 m^3/ha/jr. Deze waarden zijn hoger dan die door Van den Burg (1978) zijn gevonden. In broekbossen treden als gevolg van hakhoutcultuur of opslag echter hogere stamtallen op dan in de door Van den Burg onderzochte elzenbossen.

Voor de gemeten berkenbossen kan worden gesteld dat de Imax varieert van slechts 1 m^3/ha/jr tot maximaal 6 m^3/ha/jr. Onder goede omstandigheden bereiken berkenbossen in Nederland Imax-waarden van 6 tot 8 m^3/ha/jr (Lammerts-van Bueren 1967).

Groei en groeiplaats

Bij de beoordeling van de invloed van diverse groeiplaatseigenschappen op de groei van het broekbos is onderscheid gemaakt tussen primaire en secundaire groeiplaatsfactoren. Primaire groeiplaatsfactoren worden niet beïnvloed door ontwikkelingen in het broekbosecosysteem, secundaire groeiplaatsen worden hier wel door beïnvloed (zie ook hoofdstuk 2). Zwarte els oefent grote invloed uit op zijn groeiplaats, o.a door de stikstofproduktie in de wortelknollen. Ook van berken is bekend dat deze hun groeiplaats sterk kunnen beïnvloeden (Miles 1981).
In tabel 8.3 staan de belangrijkste gemeten groeiplaatskenmerken uitgezet tegen de S-waarde. De primaire groeiplaatsfactoren staan weergegeven in tabel 8.3a, de secundaire groeiplaatsfactoren in tabel 8.3b. Bij de vergelijking tussen groeiplaatsfactoren en groei worden de elzenbroekbossen en de berkenbroekbossen afzonderlijk behandeld. Zwarte els stelt immers andere eisen aan de groeiplaats dan Zachte berk, zodat onderlinge vergelijking hier weinig zinvol is.

Elzenbroekbos

primaire groeiplaatsfactoren
In de proefvlakken met de hoogste S-waarden is steeds sprake van kwel. De chemische samenstelling van het aangevoerde grondwater is van groot belang voor de groei van het bos. Ook is essentieel of er sprake is van overstroming of aanvoer van oppervlaktewater. Als het kwelwater te diep voorkomt (bij veengronden ca. 60 cm of meer beneden maaiveld, voor leemhoudende minerale gronden ca. 120 cm) heeft deze geen invloed op de bovengrond en daardoor ook niet of nauwelijks op de groei van het bos.
De hoogte van de EGV-waarde blijkt op zich weinig betekenis te hebben voor de groei van elzenbroekbos. Dit komt doordat de EGV alleen in kwantitatieve zin iets zegt over de aanwezigheid van ionen, maar geen uitsluitsel geeft over de ionensamenstelling. Een hoge EGV kan zowel op invloed van brak, als kalkrijk of vervuild water wijzen.
De Ionenratio (IR) is wèl een goede maat voor de ionensamenstelling. Een hoge IR-waarde (>60) komt overeen met een hoog kalkgehalte in verhouding tot het chloridegehalte, en is een goede indicatie voor de aanwezigheid van kwel. In de elzenbroekbossen met gemiddelde tot goede groei ligt de IR boven de 60, in de slecht groeiende elzenbroekbossen is de IR minder dan 60, soms zelfs minder dan 35.
De beide componenten van de IR, het chloridegehalte en het kalkgehalte van het grondwater, vertonen ook afzonderlijk een goede correlatie met de groei. Een chloridegehalte van meer dan 100 mg/l Gemiddelde tot goede groei van elzenbroekbos gaat samen met chloridegehalten <75 mg/l, terwijl een chloridegehalte van >100 mg/l vrijwel altijd samengaat

met slechte groei. Chloridegehalten van meer dan 200-300 mg/l duiden hier op brakke kwel. Bij een kalkgehalte van minder dan 40 mg/l is de groei vrijwel altijd slecht. Gemiddeld tot goed groeiend elzenbroekbos gaat over het algemeen samen met relatief kalkrijk grondwater, slecht groeiend elzenbroekbos met kalkarm, verontreinigd en/of brak grondwater.

De gemiddeld laagste grondwaterstand (GLG) ligt in de goed tot gemiddeld groeiende elzenbroekbossen meer dan 15 cm beneden maaiveld (-mv), meestal meer dan 50 cm. In elzenbroeken met slechte groei is de GLG variabel, maar doorgaans niet dieper dan 50 cm -mv. In de elzenbroeken met de laagste S-waarde ligt de GLG minder dan 15 cm -mv. Bij een GLG ondieper dan 50 cm -mv is de groei van elzen niet optimaal (De Ruijter 1976). Dit wordt bevestigd in tabel 8.3a, waar GLG's van meer dan 50 cm -mv samengaan met gemiddelde tot goede groei. Gronden met lage waterstanden zijn alleen geschikt voor Zwarte els als het vochtleverend vermogen van de bodem minimaal 125 mm bedraagt (Van den Burg 1986). In elzenbroekbossen is onder normale omstandigheden echter geen sprake van waterstanden die zó laag zijn dat vochtgebrek een beperkende factor is voor de groei.

De gemiddeld hoogste grondwaterstand (GHG) en de gemiddelde voorjaars grondwaterstand (GVG) vertonen geen systematische verschillen in relatie tot de groei. Volgens De Ruijter (1976) en Wiersma en Westra (1981) werken hoge waterstanden buiten het groeiseizoen niet negatief op de groei van elzen, maar voorjaarswaterstanden tot aan of boven het maaiveld wel. Groeistagnatie bij zeer hoge voorjaarswaterstanden is volgens Wiersma en Westra (1981) vooral het gevolg van problemen in de stikstofvoorziening (verstoring van de werking van de wortelknollen). De waterstandschommelingen binnen het jaar (verschil tussen de GHG en de GLG) blijken in de goed tot gemiddeld groeiende elzenbroeken vrijwel steeds meer dan 40 cm te bedragen, terwijl dit verschil bij de slecht groeiende elzenbroeken doorgaans minder dan 40 cm is. In de proefvlakken met de laagste S-waarde is dit verschil zelfs minder dan 20 cm. Over het algemeen gaat gemiddelde tot goede groei dus samen met relatief grote jaarlijkse waterstandsfluctuaties.

De waterstandsgegevens in tabel 8.3a betreffen de huidige situatie. Het is echter bekend dat plotselinge verlaging van de grondwaterstand een aanzienlijke en blijvende vermindering van de groeisnelheid van Zwarte elzen kan veroorzaken. Vooral in de beekdalen hebben zich in de afgelopen decennia veel grondwaterstandsverlagingen voorgedaan (ontwatering en ruilverkaveling). Na ontwatering werd de hakhoutcyclus in beekbegeleidende elzenbroekbossen met ongeveer een derde verlengd om elzen van dezelfde afmetingen te kunnen oogsten als voorheen.

Tabel 8.3. Relaties tussen groeiplaatsfactoren en de groei van elzen- en berkenbroekbossen.

Van elk proefvlak is aangegeven of het een groeiplaatskenmerk wèl (1) of niet (-) vertoont, en wanneer een groeiplaatskenmerk niet is bepaald ( ). De proefvlakken zijn geordend naar S-waarde: van links naar rechts neemt de S-waarde af. Voor elk proefvlak is aangegeven tot welk sys-teem het behoort: beekdal (B), laagveen (L) of hoogveen (H)

a. primaire groeiplaatsfactoren

	elzenbroek		berkenbroek	
groei:	goed tot gemiddeld	slecht	rel. goed	zeer slecht
systeem:	BBBBBBBBBBBBB	LLLLLLLLLLLLLLL	BHLL	LHHHHHL
Leem 0-5 cm >10%	11111111111-1	------11---1---	1---	-------
< 1%	----------1-	111111--111-111	-111	1111111
Leem 5-25 cm >10%	1111111111111	------11--11---	1---	-------
< 1%	----------	111111--11--111	-111	1111111
Lutum 0-5 cm >10%	1111---1111-1	----------1---	----	-------
< 5%	----1-1----1-	1111111-11--111	-111	1111111
Lutum 5-25 cm >15%	1-1----1-1-11	----------1---	----	-------
< 5%	---11-1------	1111111-11--111	-111	1111111
Kalkgehalte >40 mg/l	1 -1111 111	----1-1-1-1----	1---	-------
Kalkgehalte ≤40 mg/l	- 1---- ---	1111-1-1-1-1111	-111	1111111
Kwel	11111-1-1-1-1	--1----1-111--1	----	------1
GLG minder dan 15 cm -mv	----------	11-1-1--11--111	----	1-1-1--
GLG meer dan 50 cm -mv	111-11-1-11--	--1----------	----	---1---
GHG - GLG ≤ 20 cm	----------	11-1-1--11--111	----	1-1-111
GHG - GLG ≥ 40 cm	111-111111111	--1-1----------	1---	---1---
EGV > 500	-1-1-- -1 -11	--1-1-1-- - ---	----	-------
EGV 250-500	--1--1 -- ---	1--1-1-11 1 1-1	---1	---1---
EGV 100-200	----1- 1- 1--	-1------- - -1-	111-	111-111
Ionenratio > 60	11 1 11 1 111	---- ---- -- --	1- -	--- -
Ionenratio < 35	-- - -- - ---	---1 1--- 1- 1-	-1 -	1-- 1
Chloride < 75	1- 1 11 1 111	-11- --1- -1 -1	11 -	1-1 1
Chloride > 100	-- - -- - ---	1--1 11-1 1- --	-- 1	-1- -
pH grondwater < 3.8	--------- ---	---- ---- - --	--1-	-11111-
pH grondwater 3.8-5.0	----11--1 ---	-1-1 ---1 1 --	-1-1	1-----1
pH grondwater > 5.0	1111--11- 111	1-1- 111- - 11	1---	-------
Veendikte < 40 cm	111-11-1-1-1-	---------1-----	-1--	-------
Veendikte > 80 cm	----------1	11111-11---1111	--11	111--11

b. secundaire groeiplaatsfactoren

	elzenbroek		berkenbroek	
groei:	goed tot gemiddeld	slecht	rel. goed	zeer slecht
systeem:	BBBBBBBBBBBBB	LLLLLLLLLLLLLLL	BHLL	LHHHHHL
pH (KCl) 0-5 cm ≤ 2.8	-- - 1-------	---- ------- --	-- 1	11111
pH (KCl) 0-5 cm 2.9-3.9	-- 1 --111--1	-1-- 1---11- 11	11 -	-----
pH (KCl) 0-5 cm 4.0-5.0	1- - -1---1--	--11 -111--1 --	-- -	-----
pH (KCl) 0-5 cm > 5.0	-1 - ------1-	1--- ------- --	-- -	-----
pH (KCl) 5-25 cm ≤ 2.8	-- - --------	---- ------- --	-- 1	1111-
pH (KCl) 5-25 cm 2.9-3.9	-- - 1--11---	-1-- ----11- 11	11 -	----1
pH (KCl) 5-25 cm 4.0-5.0	1- 1 -11--1-1	---1 1--1--1 --	-- -	-----
pH (KCl) 5-25 cm > 5.0	-1 - ------1-	1-1- -11---- --	-- -	-----
Geen veenmoslaag	1111111111111	111111111111--	1--1	-------
Dikte veenmoslaag 0-25 cm	----------	----------11	----	1--1---
Dikte veenmoslaag > 25 cm	----------	----------	-11-	-11-111
Veraarde bovengrond aanw.	-1-1-111-1111	--1----1---1---	----	-------
C/N 0-5 cm < 12	11 1 -1---1-1	---- ----------	-- -	-----
C/N 0-5 cm 12-20	-- - --111-1-	111- 111111111-	11 1	-1---
C/N 0-5 cm ≥ 20	-- - 1-------	---1 ---------1	-- -	1-111
C/N 5-25 cm < 12	11 1 -----1-1	--1- ----------	-- -	-----
C/N 5-25 cm 12-20	-- - -1111-1-	---1 1111111111	11 1	-----
C/N 5-25 cm ≥ 20	-- - 1-------	11-- ----------	-- -	11111
C/P 0-5 cm ≤ 300	-- - 111-11--	---- ----------	-- -	-----
C/P 0-5 cm 301-500	11 1 ---1--11	-11- -11--1 --1	-- -	--1--
C/P 0-5 cm > 500	-- - --------	1--1 1--11- 11-	11 1	11-11
C/P 5-25 cm ≤ 300	-1 - 111--11-	---- ------ ---	-- -	--1--
C/P 5-25 cm 301-600	1- 1 ---11--1	1-11 1111-1 --1	-- 1	1----
C/P 5-25 cm > 600	-- - --------	-1-- ----1- 11-	11 -	-1-11
Org. stofgeh. 0-5 cm < 60%	11 - 1-1--111	---- ------ --	-- -	-----
Org. stofgeh. 0-5 cm ≥ 60%	-- 1 -1-11---	1111 111111 11	11 1	11111
Org. stofgeh. 5-25 cm < 60%	11 1 111-1111	---- 1----1 --	-- -	-----
Org. stofgeh. 5-25 cm > 60%	-- - ---1----	1111 -1111- 11	11 1	11111

Hoewel het leem- en lutumgehalte van de bovengrond geen differentiërende factoren zijn voor het onderscheiden van groeiplaatsen, is er wel een correlatie tussen deze groeiplaatsfactoren en de boomgroei. In elzenbroekbossen met goede tot gemiddelde groei zijn het leem- en lutumgehalte in de bovengrond aanzienlijk hoger (vaak >10%) dan in slecht groeiend elzenbroek.
De veendikte is bij goed tot gemiddelde groeiend elzenbroekbos minder dan 80 cm (meestal minder dan 40 cm). Bij slechte groei hoort veelal een veendikte van meer dan 80 cm. De combinatie van kwel en een minder dan 40 cm dikke veenlaag is karakteristiek voor de elzenbroekbossen met goede groei. Door de kwelsituatie bestaat hier een grote mineralisatiesnelheid, waardoor er weinig veen wordt gevormd.
De pH van het grondwater is in de meeste proefvlakken meer dan 5, in enkele proefvlakken tussen 3,8 en 5,0. Er zijn hier echter geen relaties met verschillen in groei.

Uit de hier beschreven factoren blijkt dat de primaire factoren voor de gemiddeld tot goed groeiende elzenbroekbossen duidelijk verschillen van die van de slecht groeiende elzenbroekbossen. De verschillen binnen deze twee categorieën zijn minder duidelijk.

secundaire groeiplaatsfactoren
De pH-KCl van de bodem (bovengrond) ligt in de meeste proefvlakken tussen 2,8 en 5,0. In enkele proefvlakken is deze hoger dan 5,0. De bovenste 5 cm is over het algemeen iets zuurder dan de laag tussen 5 en 25 cm. Tussen 5 en 25 cm diep is de pH-KCl bij de elzenbroekbossen met de hoogste S-waarden hoger dan 4. Bij de slechtst groeiende elzenbroekbossen is de pH-KCl lager dan 4. Deze lage pH-waarden gaan samen met de beginnende ontwikkeling van een veenmoslaag (0-25 cm dik). Door verschillende onderzoekers is vastgesteld dat de pH vrij weinig invloed heeft op de groei van Zwarte els en dat deze boomsoort nog redelijk kan groeien op zeer zure gronden (Van den Burg 1986). Dit komt overeen met de gevonden geringe verschillen in pH-waarden tussen goed en slecht groeiende elzenbroekbossen.
De C/N-coëfficiënt ligt voor de meeste elzenbroekbossen tussen de 10 en 20. Elzenbroekbos met een goede groei heeft een C/N-coëfficiënt van minder dan 12. Dit duidt op een betere mineralisatie van de organische stof (mull-vorming) in deze bossen, hetgeen gepaard gaat met een grotere hoeveelheid voor de Zwarte els opneembare stikstof (hoge mineralisatiesnelheid van organische stof).
Voor de C/P-coëfficiënt geldt in grote lijnen hetzelfde. In de proefvlakken met een gemiddeld tot goed groeiend elzenbroekbos liggen alle C/P-coëfficiënten onder de 500 (bovenste 5 cm). De C/P-waarden in de slecht groeiende elzenbroeken liggen allemaal boven de 300; voor de helft zelfs boven de 500. Een lagere C/P-coëfficiënt duidt op een grotere hoeveelheid opneembaar fosfaat.
Het organische-stofgehalte van de bovenste 25 cm (0-5 cm en 5-25 cm) bedraagt bij de meeste elzenbroekbossen met een goede tot gemiddelde groei minder dan 60%. Bij de slecht groeiende elzenbroeken ligt dit hoger.

Een veraarde bovengrond komt veel voor in gemiddeld tot goed groeiende elzenbroekbossen (beekdalen). In de slecht groeiende elzenbroeken (laagveen) is vrijwel nergens sprake van een veraarde bovengrond. Door veraarding van de bovengrond komt er meer stikstof (N) en fosfor (P) beschikbaar. Veraarding heeft echter ook een verzurende invloed op de bovengrond en kan daardoor zowel een positief als negatief effect hebben op de groei van het bos.

Van de secundaire groeiplaatsfactoren uit tabel 8.3b, geven de C/N-coëfficiënt, de C/P-coëfficiënt en het organische-stofgehalte verschillen te zien tussen gemiddeld tot goed groeiende elzenbroekbossen enerzijds en slecht groeiende elzenbroekbossen anderzijds. Een zeer lage pH-KCl van de bodem in combinatie met de aanwezigheid van een veenmoslaag zijn karakteristiek voor nog nèt niet afstervend elzenbroek (laagste S-waarden; Wolf 1992b).

Berkenbroekbos

Voor de berkenbroekbossen wordt een onderscheid gemaakt tussen redelijk groeiende berkenbossen en slecht tot zeer slecht groeiende berkenbossen (zie tabel 8.3). Goed groeiende berkenbossen worden in de Nederlandse hoog- en laagvenen niet aangetroffen. Volgens Lammerts-van Bueren (1967) vertoont de berk een goede groei op een leemhoudende, goed doorlatende grond met een pH-KCl > 5, waar geen regelmatige of langdurige inundatie optreedt.

primaire groeiplaatsfactoren
In de meeste (zeer) slecht groeiende berkenbroeken is er een gering verschil tussen de GLG en GHG (< 20 cm), en bedraagt de pH van het grondwater minder dan 3.8. In berkenbroekbossen waar de groei van berk relatief goed is, is de jaarlijkse waterstandsfluctuatie groter (verschil tussen GLG en GHG > 20 cm) en is het grondwater minder zuur (de pH-water varieert van 3,8 tot > 5).

secundaire groeiplaatsfactoren
De pH-KCl van de bovenste bodemlagen (0-5 cm diep en 5-25 cm diep) is in de (zeer) slecht groeiende berkenbroeken 2,8 of lager. Bij de redelijk groeiende berkenbroeken variëren deze pH-waarden van minder dan 2,8 tot 3,9.
Relatief goede groei van berkenbroekbos gaat samen met C/N-waarden in de bovengrond van tussen de 12 en 20, terwijl deze waarden bij (zeer) slechte groei boven de 20 liggen. Dit onderscheid is erg scherp en betekent dat de beter groeiende berkenbroekbossen op een bodem staan met een betere humusvorm, een grotere mineralisatiesnelheid en een grotere hoeveelheid opneembaar stikstof dan de overige berkenbroeken. De gevonden C/P-waarden, dikten van de veenmoslaag en organische-stofgehalten verschillen niet tussen de (zeer) slecht groeiende en de redelijk groeiende berkenbroekbossen.
Het tekort aan voor de berken opneembare stikstof lijkt de belangrijkste beperkende factor voor de groei van berkenbroekbos te zijn. Een com-

binatie van gebrek aan voedingsstoffen met zeer natte omstandigheden (slecht ontwikkeld wortelstelsel) leidt er soms toe dat berken in het hoogveen al in augustus hun blad laten vallen (Wolf 1992b).

Overige factoren die de groei van broekbos beïnvloeden

Behalve de groeiplaats, die hiervoor beschreven is, kunnen vele andere factoren van invloed zijn op de groei van broekbossen. Volgens Schütz en Van Tol (1982) wordt meer dan de helft van de variatie in groeisnelheid van bos veroorzaakt door andere dan groeiplaatsfactoren. Men denke hierbij aan het voorkomen van ziekten en plagen, klimaat- en weerinvloeden (wind, temperatuur, neerslag), de ontstaanswijze van het bos (spontane opslag, methode van aanleg), het huidige en voormalige beheer (bijvoorbeeld hakhoutcultuur) en verschillen in zaadherkomst. Hoewel bekend is dat de invloeden van deze factoren op de groei groot kunnen zijn, is er weinig kwantitatieve informatie hierover.

In de Nederlandse broekbossen komen vrij weinig ziekten en plagen voor. Dit beeld wordt zowel bevestigd door gegevens omtrent het voorkomen van plagen van het elzehaantje in de Nederlandse bos- en natuurterreinen (1946-1990) als door de gesprekken met terreinbeheerders. Hoewel deze gegevens een enigszins vertekend beeld kunnen geven (men spreekt gezien het economische belang eerder van een plaag in een produktiebos dan in een broekbos), is het toch waarschijnlijk dat ziekten en plagen geen grote belemmering vormen voor de groei van broekbossen.
Een klimatologische factor die in laagveengebieden de hoogtegroei van de Zwarte els duidelijk negatief beïnvloedt is wind. In verscheidene laagveenbossen (o.a. Loosdrecht (Ut.), Naardermeer, Ankeveen, Buitenliede (N.H.), Lindevallei, Oude Venen (Fr.) en Leekstermeer (Dr.) werd een door de wind geschoren kronendak aangetroffen, waarin de topscheuten telkens afstierven. De elzen vormen herhaaldelijk een nieuwe topscheut om de vorige te vervangen, maar de nieuwe scheut sterft spoedig weer af. Een combinatie van wind en instabiliteit van de zeer natte laagveenbodems (vooral jonge kraggen) leidt in een aantal laagveengebieden tot het scheefzakken van de hier groeiende Zwarte elzen en berken. Dit scheefzakken is vooral te zien in wat oudere elzenbroekbossen, o.a. in de Ankeveense Plassen en de Loosdrechtse Plassen.
De invloed van de wijze van bosaanleg op de groei van broekbossen is over het algemeen gering. Vaak is er geen sprake van bosaanleg maar van spontane bosopslag (zie 4.2). Bij de aanleg van een aantal beekbegeleidende elzenbroekbossen zijn rabatten aangelegd (zie ook tabel 4.2). Deze hebben waarschijnlijk een positief effect op de groei van het broekbos, aangezien ze de groeiplaats gunstig beïnvloeden (minder extreem nat).
Het bosbeheer is vooral van invloed op de groei van broekbossen wanneer sprake is van hakhoutcultuur, voornamelijk voorkomend in beekbegeleidende elzenbroekbossen. Waar hakhoutcultures zijn of zijn geweest, is de groei van het elzenbroekbos in Nederland doorgaans beter dan waar dit nooit het geval was. De oorzaak hiervan ligt voor de hand:

er werd vooral hakhout afgezet op plaatsen waar de bossen goed groeiden, en waar dus veel hout geoogst kon worden. Uit experimenten van o.a. Glavac (Kroatië) is bekend dat hakhoutelzen in de eerste 12 jaar sneller groeien dan zaailingen op dezelfde groeiplaats, maar dat de uit zaailingen opgegroeide elzen deze achterstand weer inlopen en dat er na 25 jaar geen verschillen in hoogtegroei meer aanwezig zijn tussen hakhoutelzen en gekiemde elzen (Funk 1965; Glavac 1972). Deze resultaten worden door andere experimenten bevestigd.
Verweij (1983) vergeleek kieming en jeugdgroei van elzen uit de laagveenbroekbossen van de Weerribben met die van elzen op leemgrond in het Vogelkers-Essenbos (*Pruno-Fraxinetum*). Het betreft laboratoriumproeven en potproeven. De conclusie was dat van de els twee genetisch verschillende typen voorkomen. Er werden evenwel geen veldproeven en genetische bepalingen uitgevoerd; bovendien werden elzen afkomstig uit laagveenbroekbossen vergeleken met elzen op leemgronden. De invloed van de groeiplaats en die van vermeende genetische factoren is onder de gekozen experimentele omstandigheden moeilijk te scheiden.

9 GROEIPLAATS- en ECOSYSTEEMCLASSIFICATIE

	I Kwelrijke beekdalen	II Verdroogde beekdalen	III Verdroogde beekdalen met voedselarme kwel	IV Benedenlopen van beekdalen	V Natte beekdalen	VI Geïsoleerde delen van beekdalen	VII Verdroogde laagvenen	VIII Kragge in ondiepe veenplassen en petgaten	IX Brakke kraggeranden en oeervenen	X Niet-brakke kraggeranden en oeervenen	XI Kragge in ondiepe veenplassen	XII Randen van hoogvenen en vennen	XIII Sterk verdroogde hoogvenen en vennen	XIV Matig verdroogde hoogvenen en vennen	XV Verlande petgaten en arme vennen	XVI Sterk verdroogde veendijken en -ruggen
1 Veldkers-Elzenbos	I 1															
2 Brandnetel-Elzenbos		II 2		IV 2			VII 2									
3 Braam-Elzenbos							VII 3									
4 Framboos-Elzenbos		II 4														
5 Zwarte bes-Elzenbos				IV 5	V 5											
6 Zompzegge-Elzenbos						VI 6										
7 Elzenzegge-Elzenbos					V 7			VIII 7								
8 Moerasvaren-elzenbos								VIII 8			XI 8					
9 Veenmos-Elzenbos											XI 9					
10 Oeverzegge-Elzenbos									IX 10							
11 Moeraszegge-Elzenbos	I 11									X 11						
12 Hennegras-Elzenbos			III 12				VII 12									
13 Veenmos-Berkenbos			III 13								XI 13					
14 Appelbes-Berkenbos											XI 14					
15 Zompzegge-Berkenbos						VI 15					XI 15					
16 Braam-Berkenbos											XI 16					
17 Gagel-Berkenbos												XII 17				
18 Pijpestrootje-Berkenbos													XIII 18			
19 Dophei-Berkenbos														XIV 19		
20 Wollegras-Berkenbos															XV 20	
21 Struikhei-Berkenbos																XVI 21

IX 10 Potentieel natuurlijke vegetatie (PNV)

V 5 Geen PNV

Figuur 9.1. Onderscheiden bosecosystemen op basis van de vegetatietypen en de groeiplaatsen; zwart: bosecosysteem komt overeen met de potentieel-natuurlijke vegetatie (PNV) op de desbetreffende groeiplaats.

9.1 Inleiding

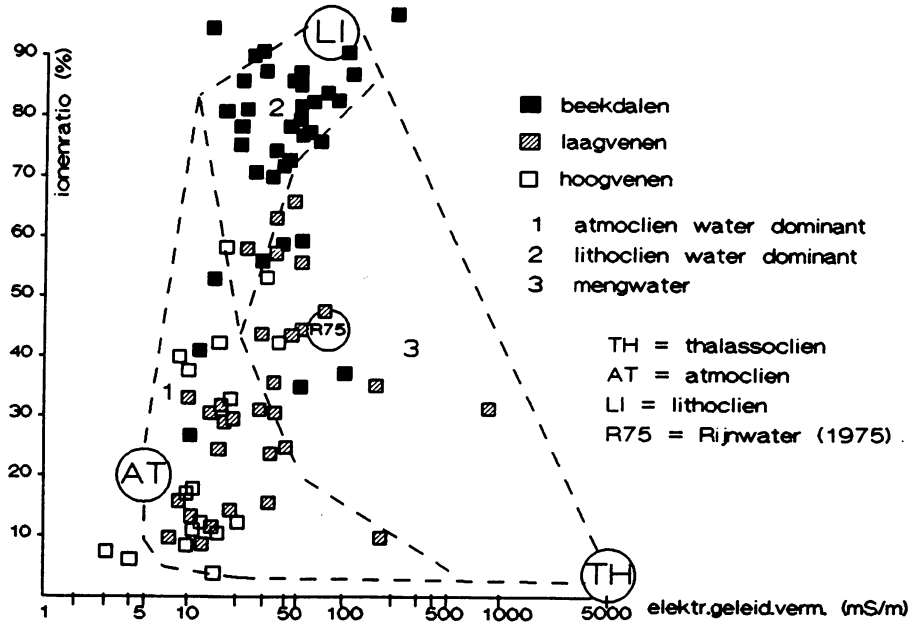
In dit hoofdstuk wordt een overzicht gegeven van de verschillende groeiplaatsen en bosecosystemen die binnen het broekbosmilieu onderscheiden worden (fig. 9.1), alsmede van de belangrijkste differentiërende factoren die aan deze indeling ten grondslag liggen. Het gaat hierbij wat betreft de groeiplaatsen om onafhankelijke groeiplaatsfactoren: de omgevingsfactoren die niet door de ecosysteemontwikkeling beïnvloed worden. Afhankelijke factoren hebben geen betekenis voor de groeiplaatsclassificatie s.s., maar geven wel aanvullende informatie over de abiotische processen die aan de vegetatieontwikkeling per groeiplaats ten grondslag liggen (zie ook hoofdstuk 2). De afhankelijke factoren zijn gebruikt bij het onderscheiden en beschrijven van de bosecosystemen.

Selectie van de relevante onafhankelijke factoren voor de indeling in groeiplaatsen (differentiërende groeiplaatsfactoren) vond in eerste instantie plaats door de vegetatietypen in frequentiediagrammen uit te zetten tegen de verschillende primaire groeiplaatsfactoren. Een aanvulling hierop is verkregen met behulp van canonische correspondentieanalyse (CANOCO), waarbij geselecteerde plantesoorten met groeiplaatsfactoren in verband zijn gebracht. Ook is de relatie tussen groeiplaatsfactoren en de groei van bomen in beschouwing genomen.

De uiteindelijke indeling in groeiplaatsen is opgesteld door middel van clustering van de ecosysteemopnamen op basis van alle geselecteerde primaire groeiplaatsfactoren. De clustering is uitgevoerd met behulp van het programma TWINSPAN (zie hoofdstuk 3). Bij deze clustering zijn niet alleen de geselecteerde groeiplaatsfactoren betrokken, maar ook een aantal geomorfologische kenmerken. Op deze wijze is de groeiplaatsclassificatie, min of meer op voorhand, op het hoogste niveau gestructureerd naar de drie hoofdsystemen (landschappen) waarbinnen broekbossen kunnen worden aangetroffen: beekdalen, laagvenen en hoogvenen/randen van voedselarme vennen.

Op het hoogste niveau wordt het verschil tussen de landschappen beekdal, laagveen en hoogveen bepaald door de kenmerken geomorfologie (of topografie) en kwaliteit van het voedingswater.
De factor geomorfologie beschrijft o.a. de relatieve hoogteligging en landvorm. Zij vormt daarmee de belangrijkste randvoorwaarde voor de hydrologische situatie binnen de verschillende landschappen. De landvorm en de relatieve hoogteligging bepalen in grote lijnen de wijze waarop de aan- en afvoer van het water binnen het systeem plaatsvindt. De samenstelling van het aangevoerde water, hier het voedingswater van het systeem genoemd, hangt hier sterk mee samen. Deze karakteristiek is globaal af te lezen uit een waterkwaliteitsdiagram voor de drie landschappen (fig. 9.2). Hier worden in extremo drie watertypen onderscheiden: atmoclien, lithoclien en thalassoclien water. Uit dit diagram blijkt dat het bodemwater in de broekbossen van de beekdalen in de meeste gevallen lithoclien van karakter is. In de laagvenen worden zeer uiteenlopende watertypen aangetroffen. Het basistype van de laagvenen is

lithotroof van karakter. Door vorming van een regenwaterlens op de lithotrofe 'matrix' heeft het bovenste bodemwater een sterk atmotroof karakter. Door de seizoenmatige fluctuaties van de grootte van deze regenwaterlens kan temporele afwisseling van lithotroof en atmotroof water optreden. De waterkwaliteit in de hoogvenen en vennen is voornamelijk atmoclien. Slechts bij uitzondering komt hier water voor dat een mengwater-karakter heeft. Het betreft in dat geval vervuilde situaties of overgangen naar beekdalen waar al sprake is van enige kwelinvloed.



Figuur 9.2. Waterkwaliteitsdiagram op basis van ionenratio en EGV van de drie landschappen (naar Van Wirdum 1980). De watermonsters zijn in boorgaten genomen en representatief voor de bovenste laag grondwater. Seizoeninvloeden zijn buiten beschouwing gelaten.

In tabel 9.1 wordt per landschap de variatie in waterkwaliteit aangegeven aan de hand van de belangrijkste parameters. Uit deze tabel valt af te leiden dat er sprake is van afnemende voedselrijkdom en oplopende zuurgraad van de beekdalen, via de laagvenen, naar de hoogvenen.

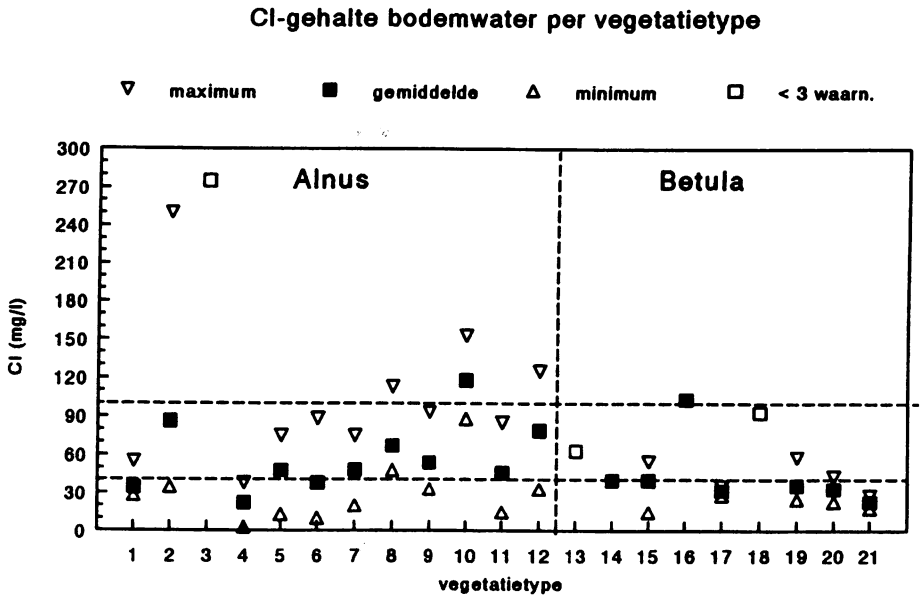
Tabel 9.1. Belangrijke chemische parameters van het bodemwater van de drie landschappen.

systeem	IR %	EGV mS/m	pHw	Ca2+ mg/l	Cl- mg/l	SO42- mg/l
beekdal	40-100	20-100	4.0-7.0	25-300	10-80	40-350
laagveen	25-60	10-80	3.5-6.5	10-70	30->100	0-30
hoogveen	5-40	2-40	3.5-4.5	0-15	15-40	0-25

9.2 Differentiërende groeiplaatsfactoren

Frequentiediagrammen

De frequentiediagrammen waarin de vegetatietypen tegen de afzonderlijke (primaire) groeiplaatsfactoren staan uitgezet, geven per groeiplaatsfactor een eerste indicatie van voor de indeling in groeiplaatsen relevante grenswaarden (klassegrenzen). Een voorbeeld betreft de factor chloridegehalte van het bodemwater (fig. 9.3). Uit de frequentie-verdeling blijkt dat deze factor gecorreleerd is met het voorkomen van het door Oeverzegge (*Carex riparia*) gedomineerde bostype (vegetatietype 10), dat in laagveengebieden voorkomt op kraggeranden en oevervenen. De frequentieverdeling geeft tevens aan dat de grenswaarde voor het chloride-gehalte voor dit vegetatietype rond 100 mg/l ligt.
Groeiplaatsfactoren die correleren met verschillen in vegetatie worden aangeduid als differentiërende groeiplaatsfactoren. De belangrijkste uit de frequentiediagrammen af te leiden differentiërende groeiplaatsfactoren zijn:
- de gemiddelde laagste grondwaterstand (GLG);
- de inundatieduur;
- het Ca^{2+}-, Cl^-- en SO_4^{2+}-gehalte van het bodemwater;
- het elektrisch geleidingsvermogen (EGV), de zuurgraad (pH) en de ionenratio
  (IR) van het bodemwater;
- de diepte van de minerale ondergrond, overeenkomend met de (potentiële)
  veendikte in het geval van kragge.



Figuur 9.3. Voorbeeld van een voor de groeiplaatsclassificatie gebruikt frequentiediagram.

Correspondentieanalyse

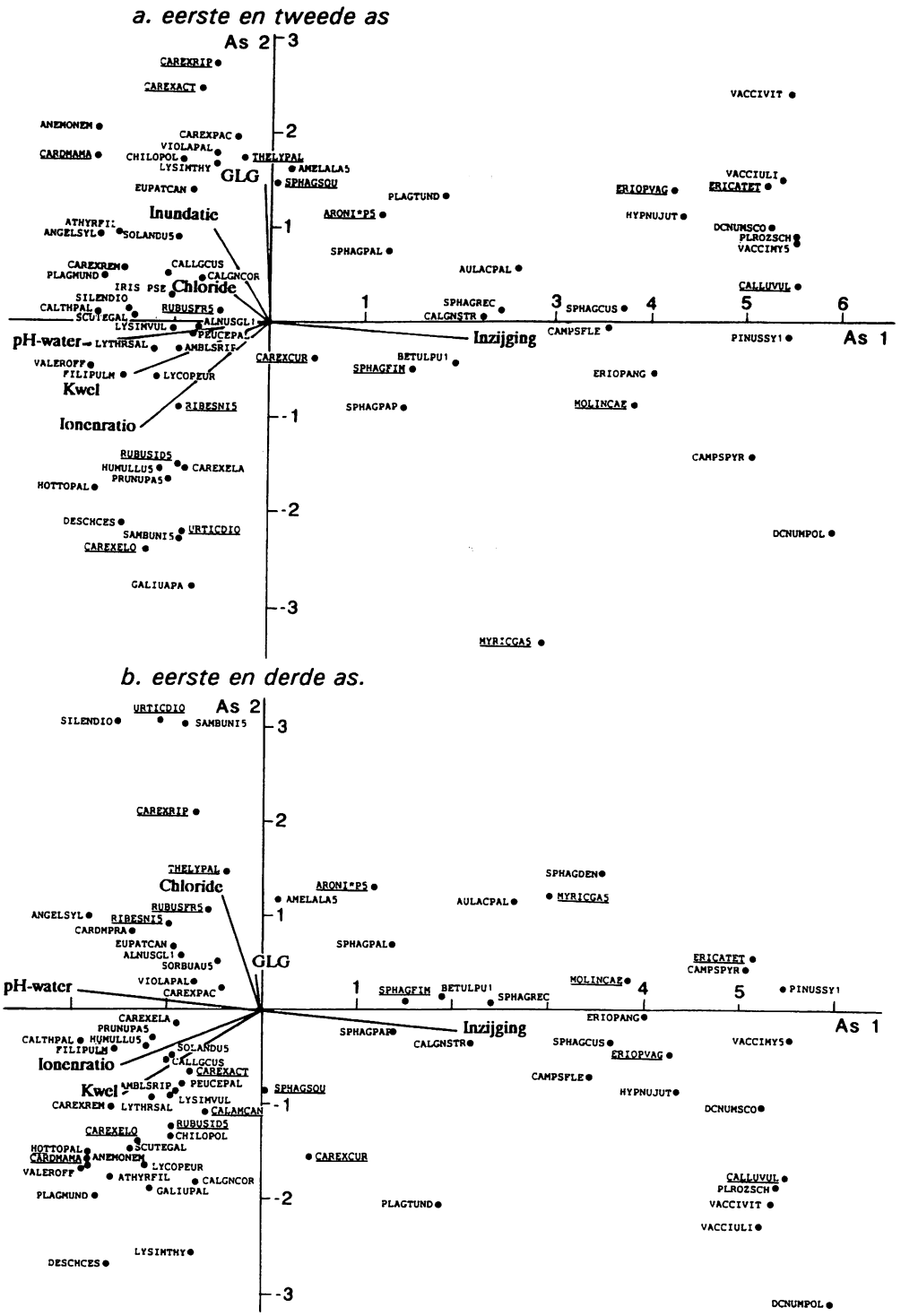
Met behulp van correspondentieanalyse (CANOCO) is nagegaan in welke mate het voorkomen van bepaalde plantesoorten verklaard wordt door de groeiplaatsfactoren. Een beperkt deel van de opnamen zijn in deze analyse betrokken, omdat van slechts 30% van de ecosysteemopnamen chemische analyses zijn uitgevoerd en dus volledige gegevens bekend zijn. De zeven geselecteerde factoren die een significante bijdrage leveren aan de verklaring van de variatie in de soortensamenstelling, hebben alle betrekking op de waterhuishouding (tabel 9.2; fig. 9.4). De grootste variatie (36%) wordt verklaard door het al dan niet met regenwater gevoed zijn van de ecosystemen (uitgedrukt door de factor inzijging), gevolgd door de ionenratio. De eigenwaarde van de eerste as (fig. 9.4) bedraagt 0,614; de eigenwaarde van de tweede as is laag en bedraagt slechts 0,144.

Tabel 9.2. Procentuele bijdrage per groeiplaatsfactor (afzonderlijk en cumulatief) aan de verklaarde variatie in de soortensamenstelling (bepaald m.b.v. CCA).

Groeiplaatsfactor	Percentage verklaarde variatie	
	afzonderlijk	cumulatief
inzijging	36,2	36,2
ionenratio	16,9	53,1
inundatie	7,7	60,8
pH-water	7,7	68,5
chloridegehalte	6,2	74,6
kwel	5,4	80,0
GLG	5,4	85,4

De ordinatiediagrammen tonen de spreiding van de soorten in relatie tot de groeiplaatsfactoren. De groeiplaatsfactoren worden in de vorm van pijlen in het diagram weergegeven (figuur 9.4a en 9.4b).

De richting van de pijlen geeft aan in welke mate de groeiplaatsfactoren gecorreleerd zijn en hoe de soorten op deze factoren scoren. Naarmate de hoek tussen twee pijlen kleiner is, zijn de twee factoren sterker gecorreleerd. Een hoek van 90 graden betekent dat de twee factoren ten opzichte van elkaar min of meer indifferent zijn; lopen de pijlen in tegenovergestelde richting, dan zijn de factoren juist negatief gecorreleerd. De lengte van de pijl is een maat voor het gewicht van de factor.
Naarmate een soort verder van de oorsprong en in de richting van een pijlpunt weergegeven wordt is het verband tussen de desbetreffende factor en de soort groter. De soorten worden op de pijlen geprojekteerd door ze loodrecht naar de pijl toe te trekken; de pijl kan denkbeeldig worden verlengd. Liggen de projekties van de soorten voorbij de pijlpunt, dan scoren de soorten significant op de groeiplaatsfactor. De soort komt dan voor op plaatsen waar deze factor een hoge waarde heeft. Soorten met een projectie beneden de pijlpunt zijn niet significant voor de desbetreffende groeiplaatsfactor. Elke pijl kan ook in tegenovergestelde richting doorgetrokken worden. Soorten die aan deze kant geprojekteerd zijn, zijn negatief gecorreleerd met deze factor.
In het geval van de GLG kan uit figuur 9.4a worden afgeleid dat een aantal soorten, waaronder Pluimzegge (*Carex paniculata*), Oeverzegge (*Carex riparia*) en Moeraszegge (*Carex acutiformis*), voorkomen op plaatsen met een hoge GLG (Let wel: GLG is hier negatief voor waarden beneden maaiveld en positief voor waarden boven maaiveld). De Braam (*Rubus fruticosus*), die in de buurt van de oorsprong ligt, is indifferent voor GLG.



Figuur 9.4. Ordinatiediagram van groeiplaatsfactoren en plantesoorten; de naamgevende soorten voor de onderscheiden vegetatietypen zijn onderstreept; voor toelichting afgekorte namen van de plantesoorten zie tabel 9.3.

Tabel 9.3. Overzicht van de 76 geselecteerde broekbossoorten

ALNUSGL1	Alnus glutinosa * - Zwarte els
AMBLSRIP	Amblystegium riparium - Beekmos
AMELALA5	Amelanchier lamarckii ** - Amerikaans krenteboompje
ANEMONEM	Anemone nemorosa - Bosanemoon
ANGELSYL	Angelica sylvestris - Gewone engelwortel
ARONI*P5	Aronia*prunifolia ** - Zwarte appelbes
ATHYRFIL	Athyrium filix-femina - Wijfjesvaren
AULACPAL	Aulacomnium palustre - Rood viltmos
BETULPU1	Betula pendula * - Ruwe berk
CALAMCAN	Calamagrostis canescens - Hennegras
CALGNCOR	Calliergon cordifolium - Hartbladig nerfpuntmos
CALGNSTR	Calliergon stramineum - Sliertmos
CALLGCUS	Calliergonella cuspidata - Gewoon puntmos
CALLUVUL	Calluna vulgaris - Struikhei
CALTHPAL	Caltha palustris - Dotterbloem
CAMPSFLE	Campylopus flexuosus - Bos-kronkelsteeltje
CAMPSPYR	Campylopus pyriformis - Breekblaadje
CARDMAMA	Cardamine amara - Bittere veldkers
CARDMPRA	Cardamine pratensis - Pinksterbloem
CAREXACT	Carex acutiformis - Moeraszegge
CAREXCUR	Carex curta - Zompzegge
CAREXELA	Carex elata - Stijve zegge
CAREXELO	Carex elongata - Elzenzegge
CAREXPAC	Carex paniculata - Pluimzegge
CAREXREM	Carex remota - IJle zegge
CAREXRIP	Carex riparia - Oeverzegge
CHILOPOL	Chiloscyphus polyanthos - Lippenmos
DESCHCES	Deschampsia cespitosa - Ruwe smele
DCNUMPOL	Dicranum polysetum - Gerimpeld gaffeltandmos
DCNUMSCO	Dicranum scoparium - Gewoon gaffeltandmos
ERICATET	Erica tetralix - Gewone dophei
ERIOPANG	Eriophorum angustifolium - Veenpluis
ERIOPVAG	Eriophorum vaginatum - Eenarig wollegras
EUPATCAN	Eupatorium cannabinum - Koninginnekruid
FILIPULM	Filipendula ulmaria - Moerasspirea
GALIUAPA	Galium aparine - Kleefkruid
GALIUPAL	Galium palustre - Moeraswalstro
HOTTOPAL	Hottonia palustris - Waterviolier
HUMULLU5	Humulus lupulus ** - Hop
HYPNUJUT	Hypnum jutlandicum - Heide-klauwtjesmos
IRIS PSE	Iris pseudacorus - Gele lis
LYCOPEUR	Lycopus europaeus - Wolfspoot
LYSIMTHY	Lysimachia thyrsiflora - Moeraswederik
LYSIMVUL	Lysimachia vulgaris - Grote wederik
LYTHRSAL	Lythrum salicaria - Grote kattestaart
MOLINCAE	Molinia caerulea - Pijpestrootje
MYRICGA5	Myrica gale ** - Wilde gagel
OXYCOPAL	Oxycoccus palustris - Kleine veenbes

PEUCEPAL	Peucedanum palustre - Melkeppe
PINUSSY1	Pinus sylvestris * - Grove den
PLAGMUND	Plagiomnium undulatum - Gerimpeld boogsterremos
PLAGTUND	Plagiothecium undulatum - Gerimpeld platmos
PLROZSCH	Pleurozium schreberi - Bronsmos
PRUNUPA5	Prunus padus ** - Vogelkers
RIBESNI5	Ribes nigrum - Zwarte bes
RUBUSFR5	Rubus fruticosus ** - Gewone braam
RUBUSID5	Rubus idaeus ** - Framboos
SAMBUNI5	Sambucus nigra ** - Gewone vlier
SCUTEGAL	Scutellaria galericulata - Blauw glidkruid
SILENDIO	Silene dioica - Dagkoekoeksbloem
SOLANDU5	Solanum dulcamara ** - Bitterzoet
SORBUAU5	Sorbus aucuparia ** - Wilde lijsterbes
SPHAGCUS	Sphagnum cuspidatum - Waterveenmos
SPHAGDEN	Sphagnum denticulatum - Geoord veenmos
SPHAGFIM	Sphagnum fimbriatum - Gewimperd veenmos
SPHAGPAL	Sphagnum palustre - Gewoon veenmos
SPHAGPAP	Sphagnum papillosum - Wrattig veenmos
SPHAGREC	Sphagnum recurvum - Slank veenmos
SPHAGSQU	Sphagnum squarrosum - Hakig veenmos
THELYPAL	Thelypteris palustris - Moerasvaren
URTICDIO	Urtica dioica - Grote brandnetel
VACCIMY5	Vaccinium myrtillus ** - Blauwe bosbes
VACCIULI	Vaccinium uliginosum - Rijsbes
VACCIVIT	Vaccinium vitis-idaea - Rode bosbes
VALEROFF	Valeriana officinalis - Echte valeriaan
VIOLAPAL	Viola palustris - Moerasviooltje

* (1)in de boomlaag
** (5)in de struik- of kruidlaag

Uit figuur 9.4a blijkt dat inzijging de meest significante factor is op de eerste as, die het verschil aangeeft tussen de soorten die voorkomen in inzijgingsmilieu en soorten die groeien op plaatsen waar geen inzijging optreedt. Sterk gecorreleerd met de negatieve kant van de eerste as is de factor pH-water. Dotterbloem (*Caltha palustris*), Echte valeriaan (*Valeriana officinalis*) en Waterviolier (*Hottonia palustris*), zijn significant voor plekken met een hoge pH. Zo als verwacht mag worden zijn de factoren 'kwel' en 'ionenratio' vrij sterk gecorreleerd. De ionenratio scoort ook significant op de tweede as; de factor kwel echter niet. Elzenzegge (*Carex elongata*), Ruwe smele (*Deschampsia cespitosa*), Waterviolier, Grote brandnetel en Hop (*Humulus lupulus*) zijn karakteristiek voor plaatsen waar een hoge ionenratio samengaat met de aanwezigheid van kwel. Eveneens een positieve correlatie met de tweede as hebben de factoren GLG en inundatieduur. Linksboven in figuur 9.4a zijn de soorten afgebeeld van zeer natte omstandigheden, waar bovendien sprake kan zijn van enige kwel, zoals: Oeverzegge, Moeraszegge, Moerasvaren (*Thelypteris palustris*), Moeraswederik (*Lysimachia thyrsiflora*),

Koninginnekruid (*Eupatorium cannabinum*) en Moerasviooltje (*Viola palustris*); alle indicatief voor een hoge GLG en lange inundatieduur.

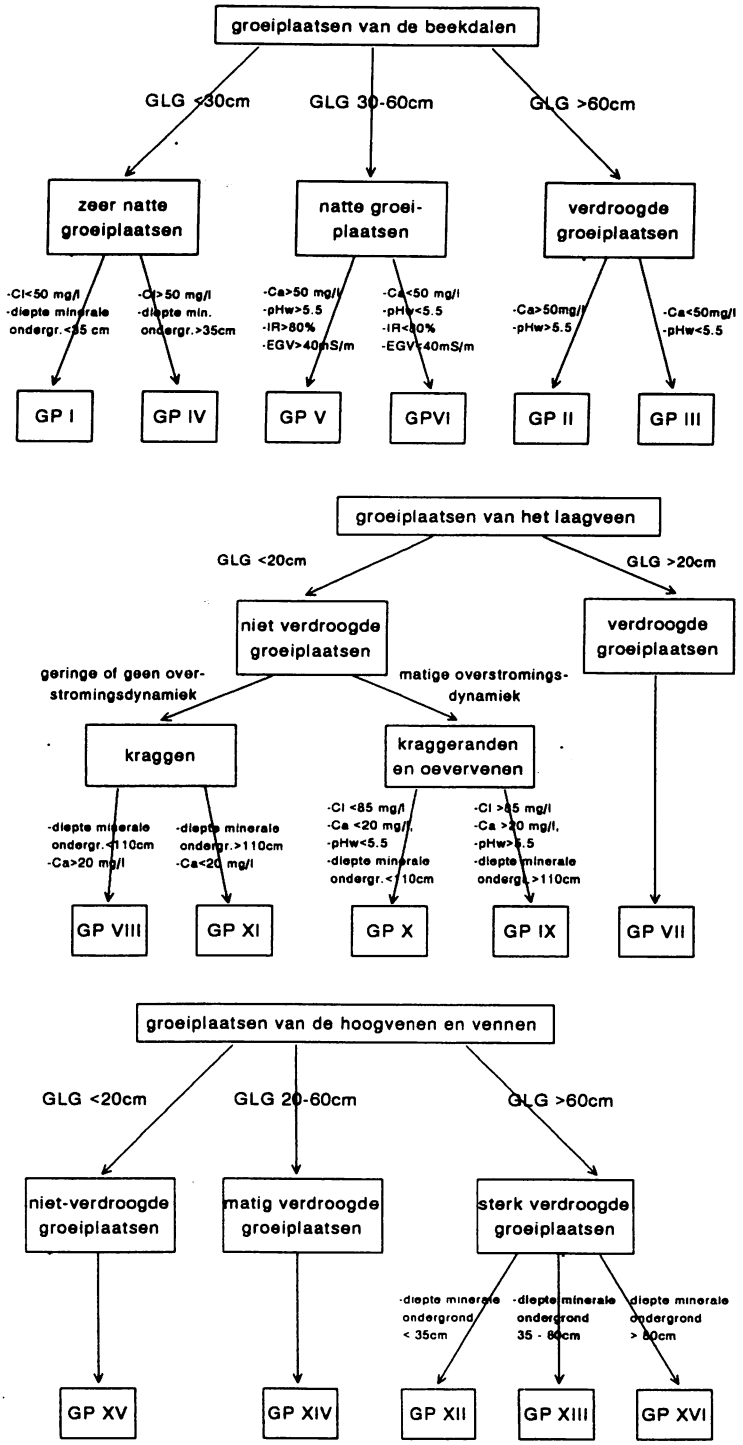
Groeiplaatsfactoren en boomgroei

Naast de groeiplaatsfactoren die samenhangen met verschillen in vegetatie, spelen ook die groeiplaatsfactoren een rol die samenhangen met verschillen in boomgroei. De groeiplaats van gemiddeld tot goed groeiende (beekbegeleidende) elzenbroekbossen onderscheidt zich van groeiplaatsen van slecht groeiende elzenbroekbossen door de aanwezigheid van:
- meer leem, dan wel lutum in de bovengrond;
- grotere jaarlijkse schommelingen in de grondwaterstand;
- een hogere ionenratio;
- een lager chloridegehalte;
- een geringere dikte van de veenlaag.

De beekbegeleidende elzenbroekbossen die de beste groei vertonen worden gekenmerkt door de combinatie van aanvoer van kwelwater en de afwezigheid van een dik veenpakket. De slechtst-groeiende elzenbroekbossen (laagveen) komen op groeiplaatsen voor waar zich thans een veenmoslaag ontwikkelt. De pH-KCl van de bovenste bodemlaag is hier minder dan 4.
De groei van berkenbroekbossen is over het algemeen slechter naarmate de groeiplaats zuurder is, de C/N-coëfficiënt hoger (meer dan 20) en de grondwaterstand (permanent) hoger. In de praktijk betreft het hier door regenwater gevoede, hydrologisch geïsoleerde standplaatsen. De slechtst groeiende berkenbroekbossen komen dus voor op groeiplaatsen die het meest op een natuurlijk hoogveenmilieu gelijken.
Overigens zijn secundaire groeiplaatsfactoren medebepalend voor de boomgroei. In het geval van de broekbossen betreft het de C/N- en C/P-verhoudingen en het organische stofgehalte van de bovengrond. Ook veranderingen van de groeiplaats kunnen van groot belang zijn voor de boomgroei. Plotselinge grondwaterstandsdalingen kunnen voor beekbegeleidende elzenbroekbossen een aanzienlijke vermindering van de groeisnelheid opleveren. Voor berken zijn soortgelijke effecten van grondwaterstandsveranderingen bekend, o.a. uit de kustduinen.

9.3. De onderscheiden groeiplaatsen

Als resultaat van de clustering van ecosysteemopnamen op basis van de belangrijkste diffentiërende (onafhankelijke) groeiplaatsfactoren, is uiteindelijk een indeling in 16 broekbosgroeiplaatsen verkregen. Een overzicht van deze groeiplaatsen wordt gegeven in figuur 9.1. Hierin is ook aangegeven hoe de verdeling van de groeiplaatsen over de drie landschappen is en op welke groeiplaatsen de verschillende onderscheiden vegetatietypen voorkomen. In figuur 9.5 wordt per landschap aangegeven op grond van welke factoren de verschillende groeiplaatsen te onderscheiden zijn. De belangrijkste van deze differentiërende factoren zullen hieronder kort worden besproken.



Figuur 9.5. Waarden van differentiërende factoren op grond waarvan de groeiplaatsen te onderscheiden zijn. Indien meer factoren worden genoemd, zijn deze geordend naar afnemende betekenis voor het onderscheid.

Tabel 9.4. Relatie tussen de differentiërende, onafhankelijke groeiplaatsfactoren en de zestien broekbosgroeiplaatsen. Voor elke groeiplaats is het percentage van de proefvlakken aangegeven waarvoor geldt dat de waarde van de groeiplaatsfactor binnen de aangegeven grenzen (klasse) ligt. De waarden die slechts op enkele waarnemingen gebaseerd zijn, zijn aangegeven met een 'X'. De klassen die op landschapsniveau differentiëren, zijn met een grijze balk aangegeven.

groeiplaats	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	XIII	XIV	XV	XVI
landschap	Beekdalen						Laagvenen					Hoogvenen en vennen				
overstr.dyn.	-	+/-	-	+	+	-	-	+/-	+	+	+/-	-	-	-	-	-
GLG<=20 cm	63			50				100	100	88	85				100	
GLG<=30 cm	63			75			80	100	100	100	97				100	
GLG<=60 cm	88			100	91	92	100							90	100	
GLG>20 cm		100	100		81	92	80					100	100	100		80
GLG>30 cm		90	100		65	92						100	100	80		60
GLG>60 cm		70	100									75	83			60
EGV<20 cm						50						75		60	90	100
EGV<40 cm	63		50	57		75		79	50	71	74	75	100	100	100	100
EGV<80 mS/m	100	91	50	86	71			100	100	100	94	100	100	100	100	100
EGV>20 mS/m	75	64	100	86	83	50	89	79	75	100	68		100			
EGV>40 mS/m		55	50		58		67		50	57						
EGV>80 mS/m							56									
pHW<4.5			50									75	100	90	100	100
pHW<5.5			100			67	78			75	77	100				
pHW<6.5	63	82	100	67	81	100	100	79		100	100	100				
pHW>4.5	100	100	50	100	96	58	67	100	100	80	57					
pHW>5.5	100	82		83	76			79	75							
pHW>6.5									75							
IR<20 %											54			50	50	
IR<40 %							100		50	100	77	50	X	50	75	
IR<80 %	75	83	X	100		57	100					50	X	100	100	100
IR>20 %	100						100	100	100	100		100	X	50	50	100
IR>40 %	100	100	X	71	100	86		83	50			50		50		75
IR>80 %					89											
CaW<20 mg/l										100	77	100		83	75	100
CaW<50 mg/l	50		X			86	100		67	100	100	100				
CaW>20 mg/l	88	100	X	71	100	86	67	100	100							

groeiplaats	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	XIII	XIV	XV	XVI
CaW>50 mg/l	50	86		71	89			67								
SO4<60 mg/l						80	67	83	100	100	100		X	72	100	100
SO4>60 mg/l	87	83	X	57	100							X				
Cl<50 mg/l	88	50			50	50		50				100		83	75	100
Cl<85 mg/l	100							100	33	100	77			100	100	
Cl>50 mg/l		50	X	83	50	50	100	50	100	100	85		X			
Cl>85 mg/l							100		67				X			
DMO<35 cm	88	68	100		54	50						100				
DMO<80 cm	100	84			71	67						100	80	90		
DMO<110 cm	100	84		50	85	83		73		100		100	80	90		
DMO>35 cm				100		50	100						80	70	100	100
DMO>80 cm				64			100	81	100	64	90				89	100
DMO>110 cm				50			100		100		80				67	80

legenda:
overstr.dyn.: overstromingsdynamiek, aangegeven in '+' = in belangrijke mate aanwezig, '+/-'= in geringe mate aanwezig, '-'5 = afwezig;
GLG :gemiddelde laagste grondwaterstand;
pHW :pH van het (bodem)water;
CaW :kalkgehalte van het (bodem)water;
Cl :chloridegehalte water;
EGV :elektrisch geleidend vermogen;
IR :ionen-ratio;
SO4 :sulfaatgehalte water;
DMO :diepte van de minerale ondergrond.

Groeiplaatsen en waarden van differentiërende groeiplaatsfactoren

Tabel 9.4 geeft een overzicht van de waarden van de differentiërende (onafhankelijke) groeiplaatsfactoren per groeiplaats. Aan de hand van grenswaarden (klassegrenzen) is per groeiplaatsfactor een aantal klassen onderscheiden. In de tabel is weergegeven hoe de verdeling van de onderscheiden klassen over de zestien groeiplaatsen is. Uiteraard is met behulp van deze factoren nooit een volledig onderscheid te maken tussen de groeiplaatsen. In werkelijkheid zal er altijd een overlap voorkomen tussen de waarden van de differentiërende factoren van de verschillende groeiplaatsen. In Tabel 9.5 is getracht een indicatie te geven van de betekenis van de in figuur 9.5 gegeven factoren door per groeiplaats aan te geven welk percentage van de waarnemingen aan een of meer differentiërende criteria voldoet.

Tabel 9.5. Percentages van het aantal waarnemingen per groeiplaats dat voldoet aan de in figuur 9.5 aangegeven criteria.
In de eerste kolom is het aantal proefvlakken waarin veldgegevens zijn verzameld aangegeven (N-veld); in de tweede kolom het aantal proefvlakken waarvan tevens chemische analyses zijn uitgevoerd (N-analyses). Vervolgens is per kolom aangegeven welk percentage van de waarnemingen voldoet aan het belangrijkste criterium (1 crit.), de twee belangrijkste criteria (2 crit.) etc., tot maximaal de 5 belangrijkste criteria, waarbij de volgorde van belangrijke naar minder belangrijke criteria dezelfde is als die in figuur 9.5. Achter sommige getallen is tussen haakjes de score aangegeven in het geval dat een geringe overlap van de grenswaarde in acht wordt genomen. De grijze vakjes geven de score aan van het minimum aantal criteria dat nodig is voor het onderschei-den van de desbetreffende groeiplaats. In de laatste kolom is het percentage weergegeven dat verkregen wordt indien men bij het onderscheid alleen de twee belangrijkste veldkenmerken gebruikt.

	N-veld	N-analyses	5 crit.	4 crit.	3 crit.	2 crit.	1 crit.	2 veld crit.
GP I	8	8			50 (75)	63 (75)		63 (75)
GP II	18	7			67	73 (83)		73 (83)
GP III	4	2			100	100		75(100)
GP IV	6	8			71	75 (88)		75 (88)
GP V	25	9			44 (67)	67 (74)		50 (60)
GP VI	12	7			43 (71)	71		67 (75)
GP VII	9	3					90	90
GP VIII	15	6		50	73 (80)	100		73 (80)
GP IX	5	3	66	66	67(100)	80(100)		67(100)
GP X	8	3	66	66	67(100)	75(100)		63(100)
GP XI	31	13		55	81 (84)	90 (94)		81 (87)
GP XII	4	3			-	75		75
GP XIII	6	3			-	50 (67)		50 (67)
GP XIV	10	5			-		90(100)	90(100)
GP XV	10	4			-		100	100
GP XVI	5	3			-	60 (80)		60 (80)

Waterpeilfluctuaties

De gemiddelde laagste grondwaterstand (GLG) is in veel gevallen een differentiërende factor. In het algemeen vertonen de gemiddelde hoogste grondwaterstand (GHG), de gemiddelde voorjaars-grondwaterstand (GVG) en in mindere mate de inundatieduur dezelfde tendens als de GLG. De GLG is echter gemakkelijker vast te stellen in het veld en daarom betrouwbaarder. Binnen de beekdalen kan op grond van verschillen in GLG een onderscheid worden gemaakt in zeer natte, lang geïnundeerde beekdalen (groeiplaats I en IV) met een GLG minder dan 30 cm, natte beekdalen met een GLG tussen de 30 en 60 cm (groeiplaats V en VI) en verdroogde beekdalen met een GLG van meer dan 60 cm (groeiplaats II en III; zie tabel 9.4 en figuur 9.5). Binnen de laagvenen markeert een GLG van 20 cm het verschil tussen de verdroogde (VII) en de niet-verdroogde groeiplaatsen (VIII tot en met XI).
Binnen de hoogvenen wordt onderscheid gemaakt in niet-verdroogde (XV), matig verdroogde (XIV) en sterk verdroogde groeiplaatsen (XII, XIII, XVI).
Niet overal voorziet de GLG echter in een duidelijke scheiding tussen primaire groeiplaatsen. De grondwaterfluctuaties en inundatieduur in (vooral de jonge) kraggen en oevervenen, zoals die voorkomen op groeiplaats VIII, IX, X, XI en XV zijn namelijk moeilijk nauwkeurig vast te stellen. Door het drijvend vermogen van de vegetatiemat zijn bij jonge kraggen de fluctuaties in grondwaterstand zeer gering. Verschillen tussen deze groeiplaatsen zijn wat betreft de dynamische aspecten van het water dan ook moeilijk te kwantificeren. Toch zijn de kraggeranden en de oevervenen van groeiplaats IX en X duidelijk verschillend van de andere laagveengroeiplaatsen voor wat betreft de horizontale dynamiek van het water. Kraggeranden zijn weinig tegen wind en golfslag beschut; oevervenen (niet-drijvende venen) worden rechtstreeks door het oppervlaktewater overstroomd. Deze kwalitatieve factor wordt met de term overstromingsdynamiek in tabel 9.4 aangegeven.

Waterkwaliteit

Binnen de beekdalen zijn naast de waterpeilfluctuaties ook waterkwaliteitsfactoren differentiërend.
De zeer natte groeiplaatsen I (kwelrijke beekdalen) en IV (overgangen naar laagveen) verschillen in chloridegehalte; de grenswaarde ligt bij 50 mg/l. De ionenratio (bepaald door het calcium- en het chloridegehalte) en het calciumgehalte geven de scheiding minder duidelijk weer. Het calciumgehalte is wel duidelijk differentiërend tussen de geïsoleerde en niet-geïsoleerde natte beekdalen (resp. groeiplaats VI en V). De geïsoleerde beekdalen (groeiplaats VI) worden in de meeste gevallen gekenmerkt door grondwater met een calciumgehalte van minder dan 50 mg/l, terwijl in de niet-geïsoleerde beekdalen waarden van meer dan 100 mg/l normaal zijn. Ook hier is het verschil tussen beide groeiplaatsen op grond van de ionenratio minder duidelijk (de grenswaarde ligt bij een IR van ongeveer 80%).

De pH van het grondwater onderscheidt in de verdroogde beekdalen de zure van de meer neutrale groeiplaatsen (verschil tussen groeiplaats II en III). De grenswaarde ligt rond pH 5,5. Deze grens is eveneens van belang voor het onderscheid tussen groeiplaats V en VI. Het elektrisch geleidend vermogen (EGV) is binnen de beekdalen in het algemeen een weinig consistente, differentiërende factor. Alleen in het onderscheid tussen groeiplaats V en VI speelt deze factor een rol (grenswaarde: 40 mS/m).
In de laagvenen zijn de waterkwaliteitsfactoren vaak niet onderscheidend. Waterkwaliteitsfactoren zijn ook niet altijd als primaire groeiplaatsfactor te beschouwen. Vooral de pH, de EGV en het sulfaatgehalte worden in sommige situaties beïnvloed door bodemprocessen als veraarding, uitwisseling van kationen, oxydatie van pyriet en invloeden van de vegetatie (Veenmos!). Deze processen treden vooral op waar de groeiplaats hydrologisch geïsoleerd raakt van oppervlaktewater- of kwelwaterinvloeden. Dit is een zichzelf versterkend proces dat veelvuldig plaatsvindt in laagveenkraggen. In deze situaties is de waterkwaliteit in toenemende mate een afhankelijke factor, die echter wel binnen de groeiplaats kan samenhangen met verschillen in bosecosystemen. Voor het chloridegehalte, en in mindere mate de ionenratio, geldt dit niet of minder sterk. In het onderscheid tussen de kraggerand/oeverveen-groeiplaatsen IX en X speelt het chloridegehalte van het water een belangrijke rol. De grens tussen deze twee groeiplaatsen ligt bij een chloridegehalte van rond de 85 mg/l. Het calciumgehalte en de pH van het water ondersteunen dit onderscheid (de grenswaarden bedragen resp. 20 mg/l en 5,5). Het calciumgehalte van het bodemwater is ook van belang bij het onderscheid tussen de kraggegroeiplaatsen VIII en XI (grens bij 20 mg/l).
Sterk brakke of zoute situaties kunnen gemakkelijk op grond van waterkwaliteitsfactoren van de overige laagveengroeiplaatsen gescheiden worden. De grens ligt voor het chloridegehalte daarbij op 1500 mg/l. De saliene groeiplaatsen worden echter niet apart onderscheiden omdat broekbossen hier nauwelijks voorkomen. Ze komen voor als onderdeel van groeiplaats VII en XI.
Bij het onderscheiden van de hoogveengroeiplaatsen speelt de waterkwaliteit geen belangrijke rol: op de groeiplaatsen XIII-XVI loopt de gemiddelde grondwaterkwaliteit van de groeiplaatsen niet sterk uiteen.
Overigens zijn voor de waterkwaliteitsfactor seizoeninvloeden buiten beschouwing gelaten. Dit betekent dat er op groeiplaatsen met een grote afwisseling van lithocliene, oppervlaktewater- en atmocliene invloed een zekere spreiding in waarden voor waterkwaliteitsfactoren gemeten is. Zo is bekend dat de regenwaterlens in sommige kraggen in droge zomers tot minder dan de helft van de winteromvang kan afnemen (Meuleman 1989).

Ondergrond

Kenmerken van het moedermateriaal van de ondergrond spelen in veel gevallen een ondergeschikte rol bij het onderscheiden van groeiplaatsen. In de beekdalen blijkt de aard van het minerale substraat onder de veen-

laag nauwelijks te leiden tot verschillen in de vegetatie. Wel bestaat het vermoeden dat de ionenabsorbtie aan het bufferend complex per volume-eenheid van de substraattypen een rol speelt. Zelfs binnen een homogeen vegetatietype kan een verscheidenheid aan substraattypen voorkomen. Alleen de dikte van het veen, of de diepte van de minerale ondergrond, kan aanleiding zijn tot een onderscheid op groeiplaatsniveau. Laatstgenoemde factor is niet geheel onafhankelijk van de vegetatie; ze is echter toch voornamelijk het resultaat van de complexe interferentie van onafhankelijke factoren als waterpeilschommelingen, aëratie, waterkwaliteit en stabiliteit van het milieu in de tijd. In de beekdalen vormt de diepte van de minerale ondergrond (of veendikte) een belangrijk verschil tussen groeiplaats I en groeiplaats IV. In de overgangen naar het laagveen (groeiplaats IV) is de veendikte groter dan 35 cm, terwijl in de kwelrijke beekdalen (groeiplaats I) in de regel binnen 35 cm de minerale ondergrond wordt aangetroffen.
Voor de kragge-achtige groeiplaatsen in het laagveen is de diepte van de minerale ondergrond, ofwel de diepte van de plas, sloot of petgatbodem, een belangrijk scheidend kenmerk. Bij een geringe diepte van de veenplas kan de kragge vrij snel vastgroeien aan de plasbodem, zodat er nauwelijks een isolatieproces (ten opzichte van het grondwater) op gang kan komen. Bovendien is kwel in ondiep water meer van invloed op de plantengroei dan in relatief diep water (groter verdunningseffect). Het onderscheid tussen de kraggegroeiplaatsen VIII en XI is op de diepte van de minerale ondergrond gebaseerd (grenswaarde ongeveer 110cm). De diepte van de minerale ondergrond speelt ook een rol in het onderscheid tussen de oeverveen-groeiplaatsen X en XI (grenswaarde eveneens ongeveer 110cm).
Ook in de hoogveenbroekbossen is het onderscheid tussen de sterk verdroogde groeiplaats XIII en de overige groeiplaatsen terug te voeren op diepte van de minerale ondergrond. Deze factor houdt in het hoogveenmilieu verband met de ligging. Zo is overgangsgroeiplaats XII met een veendikte van minder dan 35 cm gesitueerd aan de randen van hoogvenen, meestal op overgangen naar beekdalen. Groeiplaats XIII, met een veendikte van 30-80 cm, komt voor op de overgang naar droge zandgronden. Groeiplaats XVI (veendijken en -ruggen) omvat resten van het oorspronkelijke veenpakket (met een dikte van meer dan 80 cm), gelegen midden in het vergraven hoogveencomplex.

Groeiplaatsen en verschillen in soortensamenstelling

Worden de 16 onderscheiden groeiplaatsen bij correlatieberekeningen als omgevingsvariabelen van plantesoorten ingevoerd, dan kan per groeiplaats worden bepaald in hoeverre deze de variatie van de soortensamenstelling bepaalt (zie tabel 9.6).

Het grootste aandeel (16%) wordt geleverd door groeiplaats XVI (veendijken); uit de tabel blijkt dat van de zes meest verklarende groeiplaatstypen er vijf tot de hoogvenen behoren (samen ruim 50% van de variatie in de soorten verklarend). Gezien het extreme karakter van het hoogveenmilieu is dit echter niet verwonderlijk. Groeiplaats IV (benedenlopen

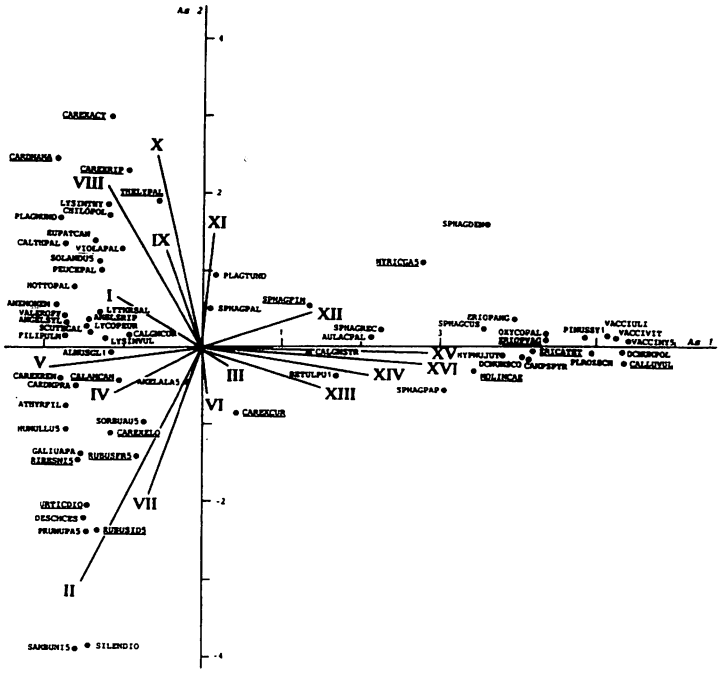
Tabel 9.6. Procentuele bijdrage per groeiplaats (afzonderlijk en cumulatief) aan de variatie in de soortensamenstelling (bepaald m.b.v. CCA).

Groeiplaats	Percentage verklaarde variatie	
	afzonderlijk	cumulatief
XVI	15,7	15,7
XV	12,8	28,5
XII	10,3	38,8
XIV	7,9	46,7
XI	7,9	54,6
XIII	6,6	61,2
I	6,2	67,4
X	5,8	73,2
IX	5,8	79,0
VII	4,1	83,1
II	5,0	88,1
VI	3,7	91,8
VII	3,3	95,1
III	2,1	97,2
V	2,1	99,3
IV	0,7	100,0

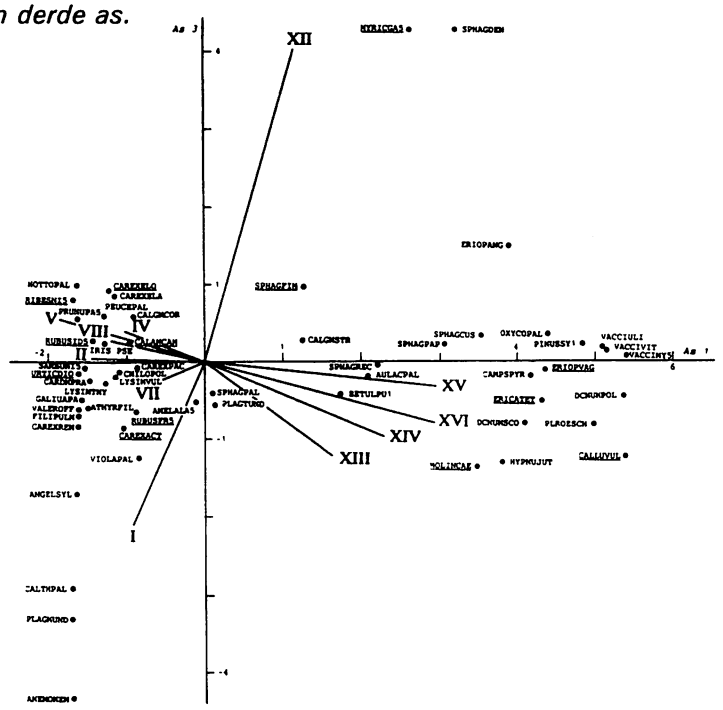
van beekdalen) levert geen significante bijdrage. Het onderscheiden van deze groeiplaats lijkt, gezien de soortensamenstelling, min of meer arbitrair.

In figuur 9.6a en 9.6b worden de ordinatiediagrammen weergegeven van resp. de eerste tegen de tweede as en de eerste tegen de derde as. Voor de uitleg van de wijze van interpretatie wordt verwezen naar 9.2 (toelichting bij fig. 9.4).
De eigenwaarden van de assen zijn vrij hoog, met name van de eerste as (0,721). De waarden van de tweede en derde as zijn veel lager, resp. 0,181 en 0,147. De soorten die naamgevend zijn voor de onderscheide vegetatietypen zijn in de figuren onderstreept.

a. eerste en tweede as.



b. eerste en derde as.



Figuur 9.6. Ordinatiediagram van groeiplaatsen en plantesoorten; de naamgevende soorten voor de onderscheiden vegetatietypen zijn onderstreept; voor toelichting afgekorte namen van de plantesoorten zie tabel 9.3.

Legenda

(Beekdal)
I Kwelzones (Groeiplaats I)
II Verdroogde beekdalen (Groeiplaats II)
III Verdroogde beekdalen met zure kwel (Groeiplaats III)
IV Benedenlopen van beekdalen (Groeiplaats IV)
V Natte beekdalen (Groeiplaats V)
VI Geïsoleerde delen van beekdalen (Groeiplaats VI)
(Laagveen)
VII Verdroogde laagvenen (Groeiplaats VII)
VIII Kraggen in ondiepe veenplasssen en petgaten (Groeiplaats VIII)
IX Brakke kraggeranden en oevervenen (Groeiplaats IX)
X Niet brakke kraggeranden en oevervenen (Groeiplaats X)
XI Kraggen in diepe veenplassen (Groeiplaats XI)
(Hoogveen)
XII Randen van hoogvenen en vennen (Groeiplaats XII)
XIII Sterk verdroogde hoogvenen en vennen (Groeiplaats XIII)
XIV Matig verdroogde hoogvenen en vennen (Groeiplaats XIV)
XV Verlande petgaten en arme vennen (Groeiplaats XV)
XVI Sterk verdroogde veendijken en -ruggen (Groeiplaats XVI)

De hoogveengroeiplaatsen (XII tot en met XVI) zijn sterk positief gecorreleerd met de eerste ordinatie as; de laagvenen en beekdalen zijn negatief gecorreleerd (links in de figuur). Op de derde as (figuur 9.6b) treedt nadere differentiatie op binnen de hoogveengroeiplaatsen. Groeiplaats XII (randen van hoogvenen en vennen) is negatief gecorreleerd met de vier andere hoogveengroeiplaatsen (significant op de derde as; zie ook tabel 9.7). Groeiplaats XV (verlande petgaten en voedselarme vennen) is hier niet meer significant.
In de beide diagrammen (figuur 9.6a en 9.6b) vormen de hoogvenen een aparte groep ten opzichte van de overige groeiplaatsen. Negatief gecorreleerd met de eerste as (links in figuur 9.6) liggen de beekdal- en laagveengroeiplaatsen. Deze laatste twee hoofdgroepen worden op de tweede as gescheiden. In grote lijnen zijn de beekdaltypen negatief gecorreleerd met de tweede as, met uitzondering van groeiplaats I. De bijdragen van de afzonderlijke beekdalgroeiplaatsen aan de verklaarde variatie zijn significant op diverse assen (tabel 9.7). Groeiplaats V (natte beekdalen) draagt pas significant bij op de vierde as. Groeiplaats I (kwelzones) onderscheidt zich behalve op de tweede as ook op de derde as van de overige beekdaltypen. De beekdalgroeiplaatsen dragen voor 20% bij aan de verklaarde variatie.
In hoofdzaak positief gecorreleerd met de tweede as zijn de laagveengroeiplaatsen (GP VII tot en met XI). Alleen groeiplaats VII wijkt af en is negatief gecorreleerd met de overige laagveengroeiplaatsen. Dit is een verdroogd laagveen, terwijl de overige laagveengroeiplaatsen nat zijn. De laagveentypen zijn alle significant op de tweede as. Tezamen dragen zij voor 27% bij aan de verklaarde variatie.

Tabel 9.7. t-Waarden van significant-scorende groeiplaatsen voor de verschillende canonische assen.

Groeiplaats	Eerste as	Tweede as	Derde as
I		3.4	-9.5
II		-4.7	
III	5.1	-2.3	
V			
VI	6.1		2.1
VII		-4.1	-2.7
VIII		6.7	
IX		5.4	
X		9.0	-2.7
XI	7.3	4.9	
XII	12.4	2.5	21.7
XIII	13.2		-6.1
XIV	17.1		-4.7
XV	19.9		
XVI	20.8		-4.0
IV			

Beekdalen

Groeiplaats I (kwelzones) ligt enigszins gescheiden van de overige beekdalgroeiplaatsen. Kenmerkend zijn o.a. Bittere veldkers (*Cardamine amara*), Dotterbloem (*Caltha palustris*), Bosanemoon (*Anemone nemorosa*) en Waterviolier. Groeiplaats II (verdroogde beekdalen) lijkt in figuur 9.6a een grote overeenkomst te hebben met groeiplaats VII (verdroogd laagveen). In figuur 9.6b liggen deze twee typen echter meer uiteen. Ten opzichte van de derde as is groeiplaats II totaal indifferent. Significant op de tweede as scorende soorten in groeiplaats II zijn Gewone vlier en Dagkoekoeksbloem (*Silene dioica*).
Groeiplaats III (verdroogde beekdalen met zure kwel) wordt door een kleine pijl weergegeven. Een verklaring voor het niet erg duidelijk naar voren komen van deze groeiplaats kan worden gezocht in het feit dat groeiplaats III geen eigen, alleen hier voorkomend vegetatietype kent en dus geen eigen soorten. Dit geldt ook voor groeiplaats IV. De positie van groeiplaats VI (geïsoleerde beekdalen) lijkt eveneens onduidelijk. De oorzaak hiervoor is dat op deze groeiplaats zowel soorten van het berkenbroekbos (rechts in figuur 9.6) als soorten van het elzenbroekbos (links in de figuur 9.6) kent.
Groeiplaats VI vormt een overgang naar hoogveen en venachtige situaties, waarin Zompzegge en Braam voorkomen.
Van de soorten die kenmerkend zijn voor de groeiplaatsen IV (benedenlopen) en V (natte beekdalen) zijn er ook een aantal kenmerkend voor groeiplaats VII (verdroogd laagveen). Zwarte bes (*Ribes nigrum*), Wijfjesvaren (*Athyrium filix-femina*), Hop, Kleefkruid en Elzezegge behoren tot het Zwarte bes-Elzenbos dat zowel op groeiplaats IV als V voorkomt.

Ook soorten van het Brandnetel-Elzenbos (dat zowel op groeiplaats II, IV als VII voorkomt) zoals Brandnetel en Braam scoren significant voor groeiplaats IV. Op de eerste en derde as is groeiplaats IV wel significant.

Laagveen

Groeiplaats VII (verdroogde laagvenen) vormt, zoals gezegd, een aparte eenheid binnen de laagvenen. Significant scorende soorten binnen dit type zijn negatief gecorreleerd met de overige laagveengroeiplaatsen. Dit zijn op de tweede as Gewone vlier, Framboos (*Rubus idaeus*), Vogelkers (*Prunus padus*), Brandnetel en Ruwe smele. Op de derde as scoren op deze groeiplaats Braam, Kleefkruid, Engelwortel (*Angelica sylvestris*), Wilde lijsterbes (*Sorbus aucuparia*) en Bitterzoet (*Solanum dulcamara*).
De laagveenkraggen (m.n. groeiplaatsen VIII, IX en X) liggen in figuur 9.6 dicht bij elkaar. Ze zijn alle significant op de tweede as. Groeiplaats X is ook significant op de derde as en wijkt hier af van groeiplaats VII en IX. Ook groeiplaats XI (kraggen in diepe veenplassen) heeft op de tweede as een redelijke correlatie met groeiplaats X, maar ten aanzien van de derde as lopen ze in figuur 9.6b in tegenovergestelde richting. Groeiplaats XI is echter niet significant op de derde as. Moeraszegge scoort in figuur 9.6a op de groeiplaatsen VIII tot en met XI). Oeverzegge scoort op VIII, IX en XI, Moerasvaren scoort op groeiplaats IX en XI. Pluimzegge en Moeraswederik scoren op de tweede as significant op de groeiplaatsen IX en XI.
Op de derde as is alleen de bijdrage van groeiplaats X (niet brakke kraggeranden en oevervenen) significant. Scorende soorten zijn Engelwortel, Moerasviooltje (*Viola palustris*), Ijle zegge (*Carex remota*), Moeraszegge, Moerasspirea (*Filipendula ulmaria*), Echte valeriaan en Kleefkruid.

Hoogveen

Groeiplaats XII (Randen van hoogvenen en vennen) is op alle drie de assen goed gecorreleerd met Gagel (*Myrica gale*) en Geoord veenmos (*Sphagnum denticulatum*). Slank veenmos (*Sphagnum recurvum*) en Veen-knopjesmos (*Aulacomnium palustre*) scoren significant op de eerste as.
Groeiplaats XIII (sterk verdroogde hoogvenen en vennen) heeft, hoewel significant op de eerste en derde as, geen kenmerkende soorten. Algemene soort is Pijpestrootje (*Molinia caerulea*). Deze scoort echter op alle hoogveengroeiplaatsen. Groeiplaats XIV heeft evenals XV en XVI veel significant scorende soorten van de berkenbroekbosvegetatie. Gewone dophei (*Erica tetralix*), Eenarig wollegras (*Eriophorum vaginatum*) en Struikhei (*Calluna vulgaris*) scoren hoog op de eerste as voor deze drie groeiplaatsen. De tweede as heeft hierop geen invloed. De derde as trekt deze typen iets uiteen. Groeiplaats XV is hier niet significant; de groeiplaatsen XIV en XIV zijn dit wel. Veelvoorkomende soorten zijn o.a. Eenarig wollegras, Struikhei en een aantal bessoorten (*Vaccinium spec*). Alle rechts in de figuren 9.6a en 9.6b gelegen soorten zijn typisch voor het berkenbroekbos op de hoogveengroeiplaatsen.

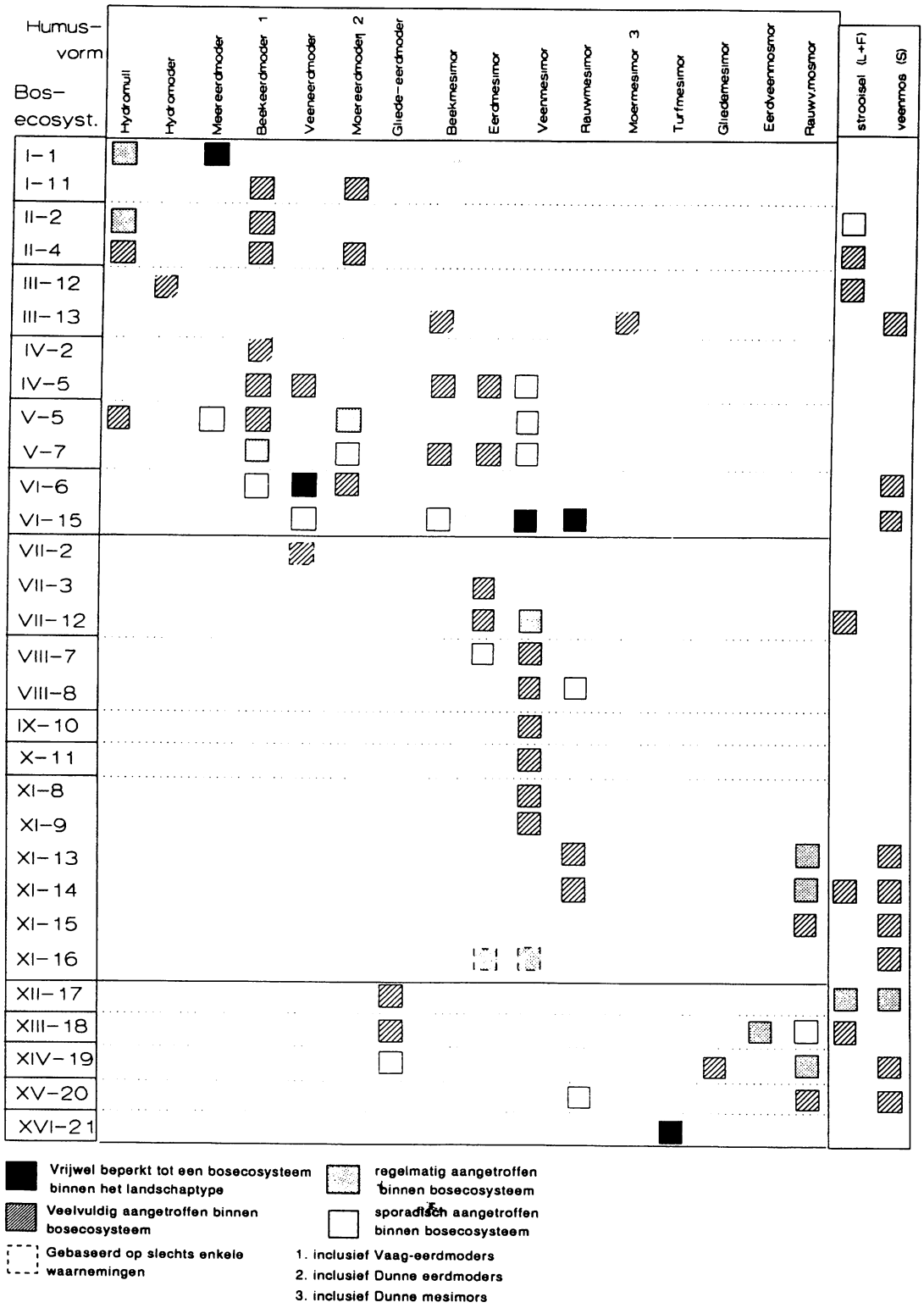
9.4 Classificatie van bosecosystemen

Binnen de groeiplaats, op ecosysteemniveau, zijn in principe de afhankelijke factoren onderscheidend. In dit onderzoek is de vegetatie als differentiërende factor gebruikt. Per groeiplaats zijn op grond van verschillen in vegetatie een of meer bosecosystemen onderscheiden. Figuur 9.1 geeft aan hoe de verschillende bosecosystemen gedefinieerd worden door een karakteristieke combinatie van vegetatietype (1-21) en groeiplaats (I-XVI). De bosecosystemen zijn in de matrix aangegeven met hun codes.
Opvallend is dat binnen het hoogveenlandschap de vegetatietypen steeds uniek zijn voor de groeiplaatsen. Binnen de beekdalen en de laagvenen kan een zelfde vegetatietype daarentegen op verschillende groeiplaatsen voorkomen. Zo komt het Moeraszegge-Elzenbos zowel in het bronachtige milieu van de kwelrijke beekdalen (groeiplaats I) voor, als in de regelmatig overstroomde laagvenen (groeiplaats X). Het Brandnetel-Elzenbos is zelfs op drie verschillende groeiplaatsen aan te treffen. Dit is niet verwonderlijk. Beide bostypen zijn min of meer gestoord; het Moeraszegge-Elzenbos wordt geclassificeerd als een romp-, het Brandnetel-Elzenbos als een derivaatgemeenschap binnen de klasse der elzenbroekbossen (*Alnetea*; zie hoofdstuk 6). In het algemeen kan gesteld worden dat de gestoorde romp- en derivaatgemeenschappen een bredere ecologische amplitudo en daarmee een geringere indicatiewaarde voor hun groeiplaats hebben dan de meer natuurlijke (sub)associaties.
In figuur 9.1 wordt tevens aangegeven welk van de voorkomende vegetatietypen op een bepaalde groeiplaats als potentieel-natuurlijke vegetatie (PNV) beschouwd kan worden. In het algemeen betreft het hier vegetatietypen die syntaxonomisch te classificeren zijn als subassociaties van het *Alnion* of *Betulion*. Slechts in enkele gevallen bestaat de PNV uit een rompgemeenschap of een soortenarme, niet als subassociatie te definiëren variant van een broekbosassociatie. Het is niet toevallig dat dit alleen het geval is bij groeiplaatsen die gekenmerkt worden door een hoge mate van milieudynamiek en een relatief geringe hydrologische isolatie (kraggeranden, oevervenen, randen van hoogvenen: resp. groeiplaats IX, X en XII). Derivaatgemeenschappen vormen nooit de PNV; op de meest gestoorde groeiplaatsen (II, III, VII en XIII) is de PNV geen broekbostype, maar leidt de vegetatie-ontwikkeling in de richting van bossen van minerale gronden.
Tenslotte kan uit figuur 9.1 worden afgelezen dat (al blijkt dit niet zonder meer uit de Nederlandse namen) de onderscheiden broekbosassociaties in hoge mate specifiek zijn voor één bepaald landschapstype. Het *Thelypterido-Alnetum* (Moerasvaren-, Veenmos- en Oeverzegge-Elzenbos) is een laagveenassociatie; het *Erico-Betuletum* (Dophei-, Wollegras- en Struikhei-Berkenbos) is volledig beperkt tot het hoogveenlandschap. De overige twee broekbosassociaties zijn niet geheel, maar wel in hoge mate kenmerkend voor één landschapstype. Het *Carici elongatae-Alnetum* (Veldkers-, Framboos-, Zwarte bes-, Zompzegge- en Elzenzegge-Elzenbos) is vooral een beekdal-associatie; het *Carici curtae-Betuletum* (Zompzegge- en Veenmos-Berkenbos) komt vrijwel niet buiten de laagvenen voor. Waar deze laatstgenoemde twee associaties buiten hun

'eigen' landschap voorkomen, betreft dit ecologisch interessante, zeldzame situaties, waarin binnen een bepaald landschapstype locaal abiotische omstandigheden heersen die in feite karakteristieker zijn voor een ander landschapstype. Zo leidt de groeiplaatsontwikkeling in ondiepe laagveenplassen met invloed van kwelwater (groeiplaats XI) tot een milieu dat sterk lijkt op dat van de natte beekdalen (groeiplaats V). De aanwezigheid van het 'beekdal-elzenbroek' (*Carici elongatae-Alnetum*) op deze laagveengroeiplaats heeft dus een hoge ecologische indicatiewaarde.

Bosecosystemen en humusvormen

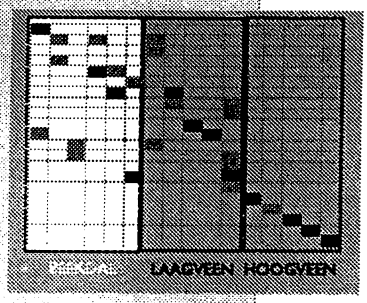
Humusvormen zijn binnen de bosecosystemen als beschrijvende factor beschouwd. Zij accentueren het onderscheid tussen de verschillende ecosystemen. Sommige humusvormen zijn zelfs beperkt tot één bepaald landschap, groeiplaatstype of bosecosysteem. De verdeling van de verschillende semi-terrestrische humusvormen over de landschappen, groeiplaatsen en bos-ecosystemen wordt gegeven in figuur 9.7. De bosecosystemen zijn per landschap en groeiplaats gerangschikt. De humusvormen zijn per orde en groep gerangschikt (zie hoofdstuk 7), zoveel mogelijk naar afnemende humificatiegraad.
Uit figuur 9.7 blijkt dat de best gehumificeerde, rijkere humusvormen als *Hydromulls, Meer-eerdmoders, Moer-eerdmoders* en *Beek-eerdmoders* beperkt zijn tot het beekdallandschap. De *Meer-eerdmoders* zijn vrijwel beperkt tot de bronachtige delen van de beekdalen. Binnen het beekdallandschap blijken organische-stofrijke humusvormen als *Veen-eerdmoders* en *Veen-mesimors* voor te komen in niet verdroogde, mesotrofe en arme bosecosystemen. Deze humusvormen zijn echter niet beperkt tot de beekdalen. Het armste op hoogveenvorming wijzende humusvorm, de *Rauw-mesimor* komt binnen de beekdalen alleen voor in de geïsoleerde beekdalen (groeiplaats VI). Het voorkomen van levend veenmos op deze groeiplaats duidt op een ontwikkeling naar nog armere humusvormen. Opmerkelijk is het voorkomen van beginnende terrestrische humusvormen (L en F-horizonten) boven op de semi-terrestrische horizonten in de verdroogde beekdalen (groeiplaats II en III). Het voorkomen van een dergelijke dunne ectorganische humuslaag geeft aan dat er een ontwikkeling gaande is van een broekbosgroeiplaats naar een meer terrestrische groeiplaats van de vochtige, rijke bossen behorend tot de klasse van de *Querco-Fagetea*.
In het laagveenlandschap ontbreken de relatief minerale humusvormen. De rijkste en best gehumificeerde humusvormen, zoals *Veeneerdmoders* en *Eerdmesimors* komen in verdrogende situaties voor. Evenals binnen de beekdalen het geval is leidt isolatie, hier ten opzichte van het oppervlaktewater, tot vorming van arme, weinig gehumificeerde humusvormen met een levende veenmoslaag (*Rauw-veenmosmors*). Onder invloed van lichte verdroging kunnen zich, mede afhankelijk van de aard van het strooisel, ectorganische horizonten ontwikkelen. Hierdoor kan een eind komen aan de groei van het veenmosveen.



Figuur 9.7. Humusvormen in de broekbosecosystemen.

De centrale humusvorm binnen het hoogveenlandschap is de *Rauw-veenmosmor*. Vier voor het hoogveenlandschap typische humusvormen hangen samen met degeneratie van het hoogveen. De *Turf-mesimor* is een acuut en daarom meestal irreversibel verdroogde humusvorm, waarin door de extreme zuurgraad, de nutriëntenarmoede en de slechte vochtvoorziening weinig verdere humificatie zal plaatsvinden. Bij geleidelijke verdroging van de *Rauw-veenmosmor* ontstaat in eerste instantie een *Eerd-veenmosmor*. De *Gliede-eerdmoder* en de *Gliede-mesimor* duiden op een verregaande, oligotrofe vorm van humificatie die samenhangt met verdroging en veraarding van het veenmosveen. De vorming van ectorganische humushorizonten getuigt van een ontwikkeling naar een terrestrische humusvorm.

10 BROEKBOSSEN VAN DE BEEKDALEN



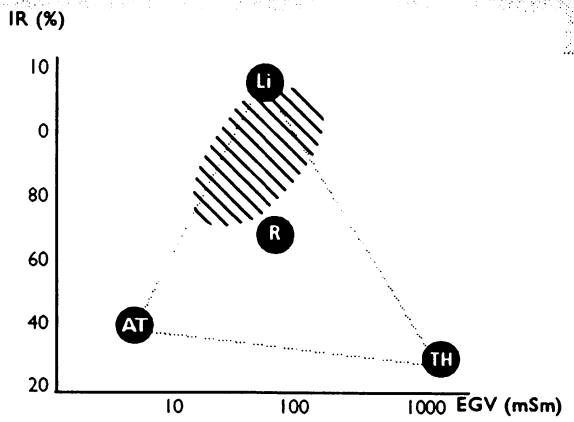
GEOMORFOLOGIE Dalvormige laagten

SYSTEEMKARAKTER Open met doorstroming

VOEDINGSWATER Lithoclien grondwater

BOSGEMEENSCHAP Voornamelijk Elzenbroekbos (Alnion); Incidenteel Berkenbroekbos (Betulion)

Karakteristieke associatie **Elzenzegge-Elzenbroek (Carici elongatae-Alnetum)**



GROEIPLAATS	I Kwelrijke beekdalen	II Verdroogde beekdalen	III Verdroogde beekdalen met voedselarme kwel	IV Benedenlopen van beekdalen	V Natte beekdalen	VI Geïsoleerde beekdalen
EGV (mSm)	20-45	15-60	30-40	20-100	40-100	10-40
IR (%)	55-80	75-90	50-70	>65	>80	40-85
pH-water	6.0-7.0	5.5-7.0	4.0-5.0	5.5-7.0	5.5-7.0	4.5-6.0
Ca^{2+}	25-100	>70	20-45	55-100	>70	<50
CL^-	<50	25-55	>40	>50	20-80	<50
GLG (cm-mv)	<30	>60	>60	10-30	30-60	30-60
Veendikte (CM)	<30	0->120	<35	>60	0->120	>10
pH-KCL (0-5cm)	5.0-6.0	3.5-5.0	2.5-3.5	4.0-5.0	4.0-6.0	2.5-4.5
C/N (0-5cm)	<12	<15	20-30	<14	10-13	12-30

VEGETATIE								KENMERKENDE
ELZEN-BROEK-bos	1 Bittere veldkers-Elzenbos	I 1						Bittere veldkers, Goudveil, Lidrus, Gewone engelwortel,
	2 Brandnetel-Elzenbos		II 2		IV 2			Gewone vlier, Trosvlier, Vogelmuur,
	3 Braam-Elzenbos							
	4 Framboos-Elzenbos		II 4					Framboos, Gewone braam,
	5 Zwarte bes-Elzenbos				IV 5	V 5		Zwarte bes (h b)
	6 Zompzegge-Elzenbos						VI 6	Zachte berk, Zompzegge
	7 Elzenzegge-Elzenbos					V 7		geen eigen soorten
	8 Moeraszegge-Elzenbos							
	9 Veenmos-Elzenbos							
	10 Oeverzegge-Elzenbos							
	11 Moeraszegge-Elzenbos	I 11						Moeraszegge (hoge bedekking)
	12 Hennegras-Elzenbos			III 12				Wilde lijsterbes, Hennegras,
BERKEN-BROEK-bos	13 Veenmos-Berkenbos			III 13				Gewimperd veenmos (h b)
	14 Appelbes-Berkenbos							
	15 Zompzegge-Berkenbos						VI 15	Zompzegge
	16 Braam-Berkenbos							
	17 Gagel-Berkenbos							
	18 Pijpestrootje-Berkenbos							
	19 Dophei-Berkenbos							
	20 Wollegras-Berkenbos							
	21 Struikheide-Berkenbos							

Figuur 10.1. Overzicht en determinatieschema van de broekbosecosystemen in beekdalen.

De in de beekdalen voorkomende broekbosecosystemen zijn aangegeven in de matrix die gevormd wordt door de beekdalgroeiplaatsen en de in de beekdalen voorkomende vegetatietypen. De bosecosystemen die overeenkomen met de potentieel-natuurlijke vegetatie (PNV) op de groeiplaats zijn in zwart aangegeven. Om bij determinatie op het juiste bosecosysteem uit te komen zijn enerzijds per groeiplaats karakteristieke kenmerken aangegeven, anderzijds bij de vegetatietypen kenmerkende plantesoorten opgesomd. Om te kunnen bepalen tot welk vegetatietype een concreet beekdalbroekbos behoort dienen de kenmerkende plantesoorten van rechts naar links te worden bekeken. Het kader waarin de plantesoorten staan geeft aan voor welke groep van vegetatietypen of voor welk afzonderlijk vegetatietype de plantesoorten kenmerkend zijn.

SOORTEN IN DE ONDERGROEI

Gerimpeld boogstermmos, Bosanemoon	Gelderse roos, Vogelkers, Wijfjesvaren, Framboos, Ijle zegge, Stijve zegge, Kruipende boterbloem	Grauwe wilg, Bitterzoet, Gele lis, Hennegras, Grote wederik, Moeraswalstro, Grote kattestaart, Wolfspoot, Melkeppe, Kale jonker, Pitrus, Watermunt, Blauw glidkruid, Hoge cyperzegge, Holpijp, Kamvaren, Gewoon puntmos
Grote brandnetel (h.b.), Hondsdraf (h.b.)		
Ruwe smele, Brede stekelvaren		
Amerkaanse vogelkers		
		Pijpestrootje, Slank veenmos, Gewoon peermos, Gewoon veenmos, Veenknopjesmos, Gewoon haarmos

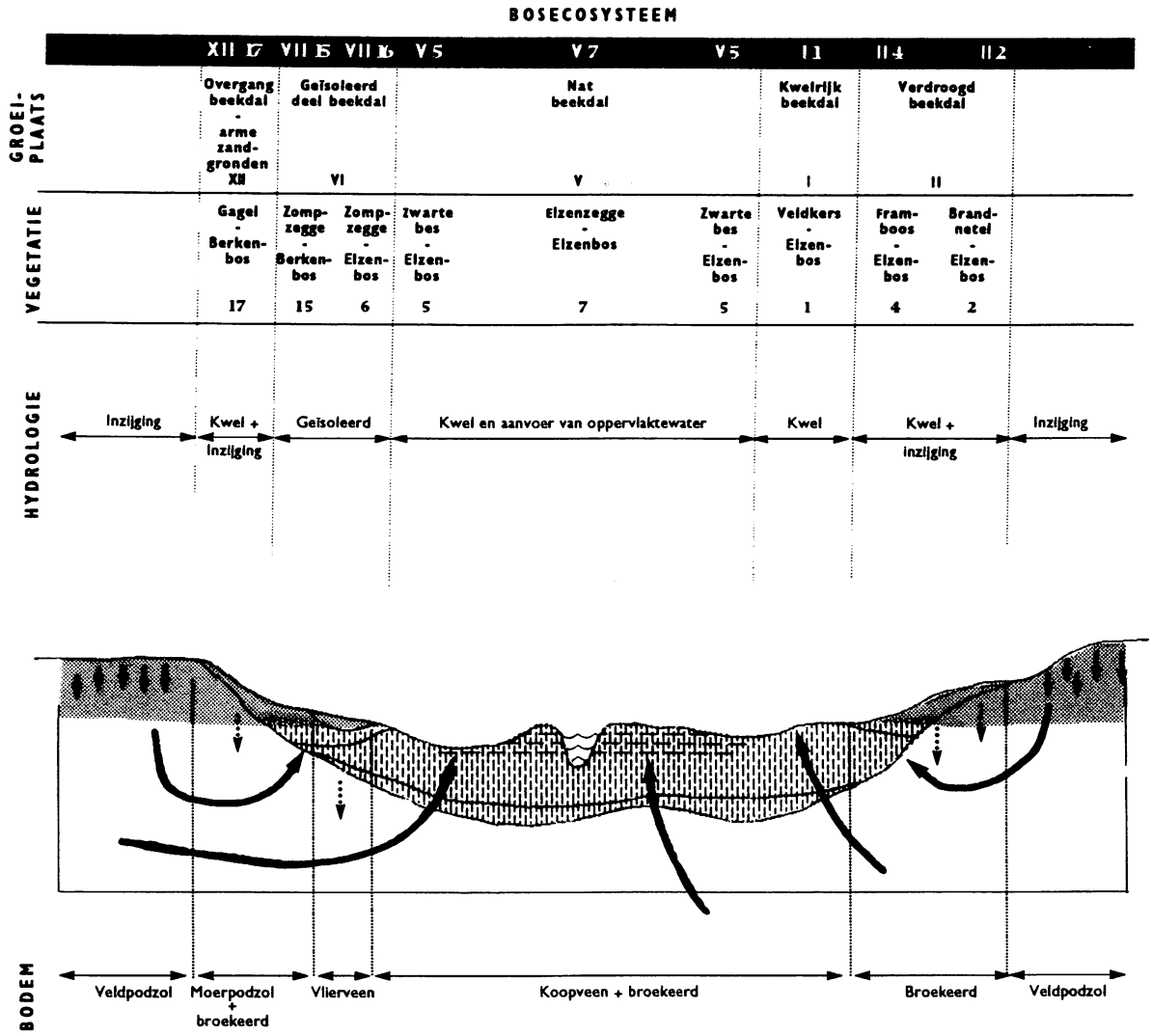
(h.b.)= hoge bedekking

10.1 Inleiding

Kort overzicht

Figuur 10.1 geeft een overzicht van de broekbosecosystemen van de beekdalen. In het beekdallandschap worden zes broekbosgroeiplaatsen onderscheiden. Het aantal verschillende actuele vegetatietypen bedraagt tien. Het betreft hier vrijwel uitsluitend elzenbroekbossen (*Alnion*); in slechts twee vegetatietypen, die in de beekdalen bovendien weinig voorkomen, is de berk dominant. In het algemeen staan de beekdalgroeiplaatsen onder invloed van lithoclien water. Ten opzichte van de andere landschapstypen met broekbossen zijn de fluctuaties in waterstanden groter en vinden vaker inundaties plaats.
Drie groeiplaatsen betreffen verschillende trajecten van de beekloop, elk met een eigen hydrologie en vegetatietype (groeiplaats I, IV en V). De drie op deze groeiplaatsen aangetroffen vegetatietypen zijn drie subassociaties van het *Carici elongatae-Alnetum*, de natuurlijke bosassociatie van de ongestoorde beekdalen.
De meest voorkomende, afgeleide groeiplaats wordt gevormd door de verdroogde beekdalen (groeiplaats II). Verschillen in de huidige vegetatie zijn hier te herleiden tot verschillen in mate van verdroging en externe eutrofiëring als gevolg van overstroming, en tot verschillen in voedselrijkdom. De veensoort en het gehalte aan minerale bestanddelen zijn van minder belang.
De verdroogde beekdalen die worden gevoed door voedselarme kwel, worden als afzonderlijke groeiplaats beschreven (groeiplaats III). Deze tot Midden-Limburg beperkte dalsystemen vormden in de oorspronkelijke, niet-verdroogde toestand het milieu van het Koningsvaren-Elzenbroek (*Carici laevigatae-Alnetum*). Thans komt dit bostype in ons land niet meer in ongestoorde vorm voor. De belangrijkste kensoort, de Stijve zegge (*Carex laevigata*), is in ons land zelfs nooit in een bosmilieu aangetroffen. Momenteel komt deze soort nog maar op één plaats in Nederland voor.
Een geheel afwijkende groeiplaats wordt gevormd door de geïsoleerde delen van de beekdalen (groeiplaats VI), waar zich door toenemende hydrologische isolatie een milieu ontwikkelt dat in ecologisch opzicht een overgang vormt naar het milieu van hoogvenen en venranden. De potentieel-natuurlijke vegetatie wordt hier gevormd door een berkenbos, behorend tot het Berkenbroek-verbond (*Betulion*). Ook nu worden op deze groeiplaats plaatselijk al berkenbroekbossen aangetroffen (fig. 10.12).

In figuur 10.2 worden de ligging, hydrologie en bodem van verschillende broekbosecosystemen weergegeven in een schematische doorsnede van een beekdal. Figuur 10.3 geeft een overzicht van de waterkwaliteit in de broekbosecosystemen van de zes onderscheiden beekdalgroeiplaatsen. In figuur 10.4 worden per bosecosysteem de meest aangetroffen humusvormen aangegeven. Figuur 10.5 geeft een overzicht van de C/N- en C/P-verhoudingen van de bosecosystemen op de beekdalgroeiplaatsen.



Legenda:

- Bodem onder invloed van beekwater
- Bodem onder invloed van kwelwater
- Bodem onder invloed van regenwater
- Inzijging
- Periodieke inzijging
- Kwel

Figuur 10.2. Schematische doorsnede van een beekdal.

Hydrologie

De Nederlandse laaglandbeeksystemen werden bovenstrooms oorspronkelijk gevoed door voedselarm water afkomstig uit uitgestrekte hoogveencomplexen of van de hoge zandgronden. In de huidige situatie wordt in veel gevallen geëutrofieerd freatisch water of lokaal kwelwater aangevoerd. Overstromingen zijn in de bovenstroomse gebieden meestal het gevolg van verhoogde aanvoer van dit freatisch water of kwelwater van lokale herkomst. In de benedenstroomse beektrajecten wordt overstroming veroorzaakt door het buiten de oevers treden van de beek, al dan niet aangevuld met kalkrijk regionaal kwelwater.

Bovenstrooms wordt de waterkwaliteit van nature gedomineerd door de arme lithotrofe component, gekarakteriseerd door een matig hoog calcium- (Ca^{2+}) en bicarbonaatgehalte (HCO^{3-}) en een relatief laag gehalte aan andere (an)ionen (Na^+, K^+, Cl^-, Mg^{2+} SO_4^{2-}). De ionenratio (IR) varieert van 55 tot 80% en het Ca-gehalte van 20 tot 45mg/l. Meer benedenstrooms is plaatselijk door lage ligging en door het voorkomen van slecht doorlatende lagen in de ondergrond (bijvoorbeeld keileem en potklei) de invloed van regionale kwel groot (Van der Straaten & Von Meijenfeldt 1977; Kleijberg 1988; Everts & De Vries 1991).
In de middenloop van de beeksystemen is het gehalte aan calcium- en bicarbonaat-ionen in het bodemwater meestal hoger dan in de bovenloop (IR > 75%, Ca-gehalte > 70mg/l). De gehalten van de overige ionen zijn in het algemeen laag. In de richting van de benedenloop neemt de invloed van regionale kwel doorgaans toe. Bovendien krijgt het water door cumulatieve verrijking ten gevolge van diverse vormen van vervuiling een eutroof karakter (hoge pH, en een hoog chloride- en sulfaatgehalte).
Op de overgang van beeksystemen naar laagveen- en kleigebieden kan door toevoer van brak kwelwater het gehalte aan Mg^{2+}- en Cl^--ionen hoog zijn (bijvoorbeeld aan de noordrand van het Drents Plateau). Wanneer dit het geval is worden de aanwezige groeiplaatsen tot het laagveensysteem gerekend (zie hoofdstuk 11). De niet brakke overgangen van beekdalen naar laagveen hebben meer een beekdalkarakter en worden in dit hoofdstuk behandeld (groeiplaats IV). Omdat bij verwering van veen sulfaten vrijkomen, kan in de benedenstroomse beekdalen, gezien de grote dikte van de veenpakketten het SO_4^{2-}-gehalte relatief hoog zijn.
De aanvoer van voedingswater vertoont in de weinig gestoorde beekdalen fluctuaties, die samenhangen met periodieke neerslagverschillen. De waterstandsverschillen werden vroeger beperkt door de remmende werking van de vegetatie op de afvoer, en door het ontbreken van extra drainage door waterstaatkundige werken.
De invloed van kwel kan op lokale schaal sterk verschillen. Afhankelijk van de eigenschappen van de ondergrond volgt het kwelwater preferente banen, waardoor op korte afstand van elkaar verschillende omstandigheden heersen. Een klein gebied met op korte afstand een grote afwisseling van plekken met verschillende mate van kwelinvloed wordt een poikilotrofe zone genoemd (Van Wirdum 1980).

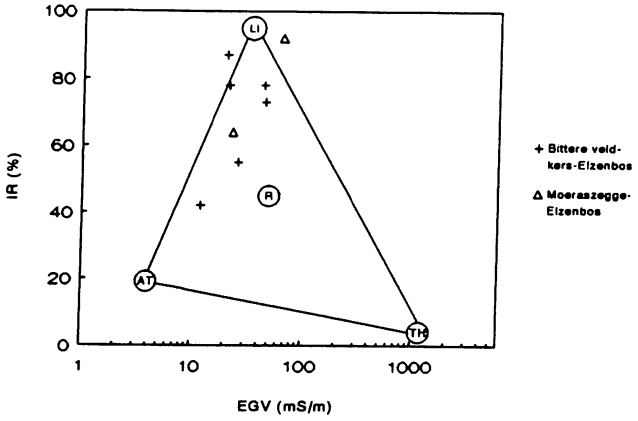
Beekdalen worden van nature gekenmerkt door grote fluctuaties in de waterstanden en frequente inundatie; deze foto's geven een zomerbeeld (boven) en een winterbeeld (onder) van hetzelfde beekbegeleidende elzenbroekbos bij Vragender (Gld.)

Samenvattend geldt dat door hoogveenontginning, drainage, beeknormalisaties, grondwateronttrekking en door de aanvoer van landbouwwater de kwaliteit, kwantiteit en dynamiek van het beekwater sterk zijn veranderd. Het verschil tussen lithoclien, matig kalkhoudend water van de bovenloop en het rijkere water van de benedenstroomse trajecten is in veel beeksystemen echter nog wel herkenbaar. De veranderingen zijn het meest ingrijpend in de beekdalen die vroeger voornamelijk door voedselarme, lokale kwel gevoed werden. Het gevolg is dat een karakteristiek bostype, het Koningsvaren-elzenbroek (*Carici laevigatae-Alnetum*) is verdwenen. Vroeger kwam deze associatie plaatselijk voor in Midden-Limburg (o.a. in het Leudal).
De waterkwantiteit is in veel beekdalen beïnvloed door het rechttrekken van beken of door de aanleg van stuwtjes. De afname van de hoeveelheid kwelwater wordt vooral veroorzaakt door wateronttrekking. De verdroging van beekdalen heeft tot gevolg gehad dat natte, door kwelwater gevoede, geïnundeerde beeksegmenten zijn veranderd in groeiplaatsen met een inzijgingskarakter, d.w.z. dat de bovengrond langzamerhand onder invloed van atmoclien water komt te staan.
Tenslotte kan de hydrologie ook door veenafgraving veranderd zijn, waardoor lokaal situaties ontstaan die sterk afwijken van de ongestoorde beekdalgroeiplaatsen; er is hier vaak sprake van een complex van atmotrofe en lithotrofe milieus.

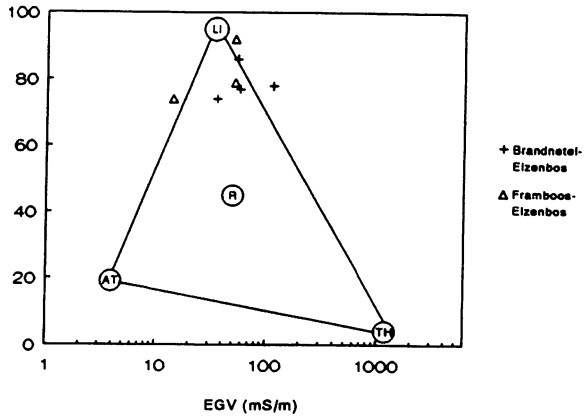
Bodem en humusvormen

Het beekdal is een open systeem, waarvoor de uitwisseling van nutriënten met de omgeving een belangrijke rol speelt. Van nature is hier de kwaliteit van het grondwater bepalend voor de nutriëntenvoorziening in de bodem. Een van de belangrijkste kenmerken van beeksystemen is het hoge calciumgehalte van het water waardoor fosfaat en sulfaat in dit zwak zure tot neutrale milieu in zekere mate gebufferd kunnen worden.
Door het voorkomen van leem op geringe diepte in de bodem en door omzettingsprocessen in het veen onder tijdelijk aërobe omstandigheden is de stikstofvoorziening in de beekdalen hoog. Dit leidt tot vorming van deels gehumificeerde, relatief voedselrijke humusvormen, zoals licht veraarde venige *Mors* en *Moders* (tabel 10.1).
Ook de beschikbaarheid van fosfor is hoog, ondanks de van nature hoge buffering. Dit wordt mede veroorzaakt door aanvoer van geëutrofieerd kwelwater, freatisch water en beekwater.
Het aandeel van het anorganisch gebonden fosfor in de totale P-voorraad is, gezien de zeer hoge P-totaal-cijfers, in de beekdalen waarschijnlijk vele malen hoger dan in de laag- en hoogvenen. Anorganisch fosfor komt gemakkelijker beschikbaar voor de plantengroei dan organisch gebonden fosfor.
Door verdroging van beekdalen vermindert de invloed van kalkrijk kwelwater en van beekwater, met als gevolg dat de bovengrond verzuurt (Kazda et al. 1992). Wanneer het beekdal verdroogt, verandert de nutriëntenhuishouding in de bodem van extern bepaald naar intern bepaald, waardoor grondwater synoniem wordt met bodemwater. Humusvormen die zich onder deze omstandigheden ontwikkelen, zijn venige *Moders* en

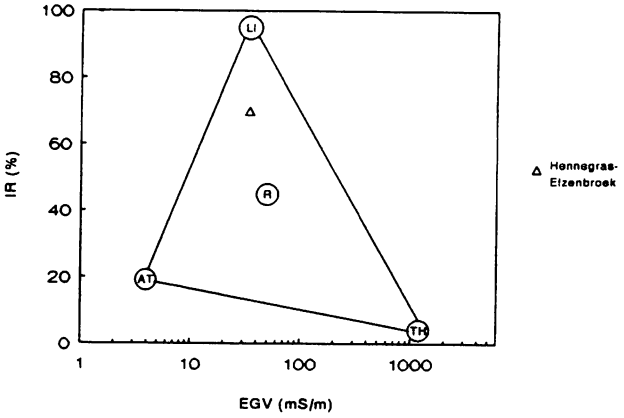
a. Groeiplaats I, kwelrijke beekdalen



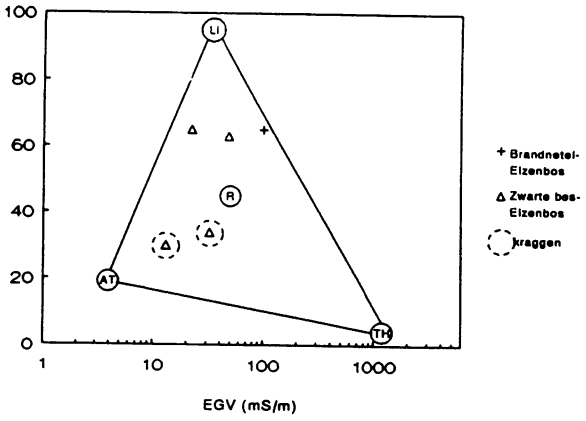
b. Groeiplaats II, verdroogde beekdalen



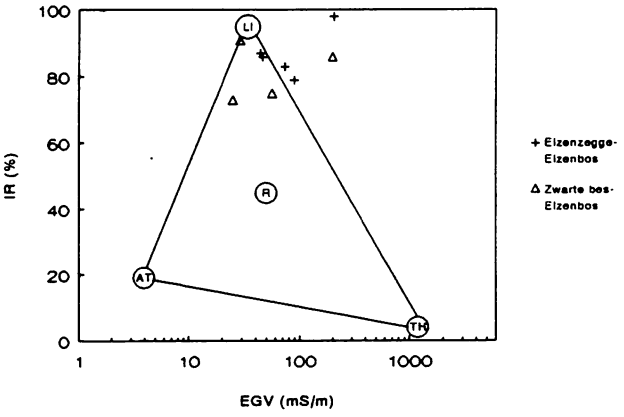
c. Groeiplaats III, verdroogde beekdalen met voedselarme kwel



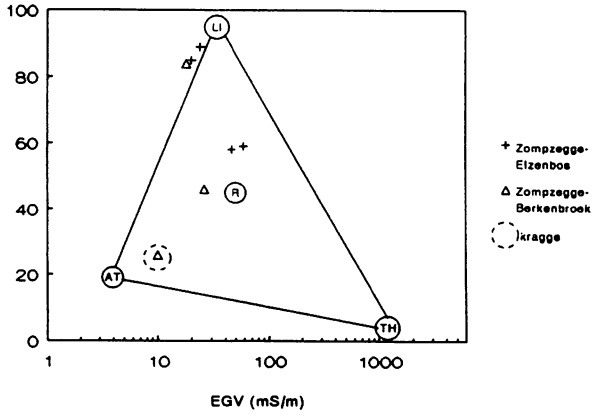
d. Groeiplaats IV, benedenlopen van beekdalen



e. Groeiplaats V, natte beekdalen



f. Groeiplaats VI, geïsoleerde beekdalen



Figuur 10.3. Waterkwaliteit van de bosecosystemen op de beekdalgroeiplaatsen.

Tabel 10.1. Humusvormen van de beekdalbroekbossen.

bosecosysteem	omschrijving karakteristieke humusvormen (zie schema)	belangrijkste humusvormen (taxonomisch)
I-1	Moders in dun lemig veendek	Meer-eerdmoder, Endo-hydromull
I-11	Moders in lemig veendek	Beek-eerdmoder, Dunne eerdmoder
II-2	Moders in lemig veendek en sterk lemige mulls (+L)	Beek-eerdmoder, Endo-hydromull
II-4	Moders in dun lemig veendek en sterk lemige Mulls (+L); soms Mors	Beek-eerdmoder, Ecto-hydromull, Endo-hydromull, Dunne eerdmoder
III-12	Moders in dun, arm lemig veendek +L	Eerd-hydromoder
III-13	Mors in arm lemig veendek +S	Beek-mesimor, Dunne mesimor
IV-2	Moder in eutroof veen	Beek-eerdmoder
IV-5	Licht veraarde Mor in eutroof veen, soms moder	Beek-, Eerd- en Veen-mesimor, Beek en Veen eerdmoder
V-5	Moders in lemig veen of lemige Mulls	Beek-eerdmoder, Meer-eerdmoder, Endo-hydromull
V-7	Mors en Moders in eutroof veen	Beek- en Eerd-mesimor, Beek-eerdmoder
VI-6	Moders in mesotroof veen (+S)	Veen-eerdmoder, Dunne eerdmoder
VI-7	Mors in mesotroof veen +S	Veen-mesimor, Rauw-mesimor

+L aanzienlijke bedekking door L- of F-strooisellaag;
+S hoge bedekking van levend Veenmos;
( ) lage bedekkingen.

sterk lemige *Mulls* met plaatselijk een strooisellaag (L of F) (Jansen et al. 1994).

Binnen de beekdalen zijn de groeiplaatsen die gevoed worden door relatief arm kwelwater, zoals de 'kwelrijke beekdalen en brongebieden' (groeiplaats I) het meest gevoelig voor eutrofiëring. Het relatief lage kalkgehalte van het water en organische-stofgehalte van de bodem leiden hier namelijk tot een relatief gering bufferend vermogen, hoewel fosfaten voor een deel worden gebufferd door ijzerionen. De humusprofielen zijn ontstaan in een dunne gyttja-achtige laag die tot de *Moder*-klasse behoort.

Bosgeschiedenis

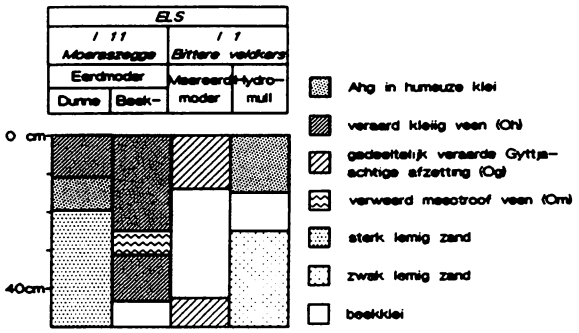
Vrijwel alle beekdalbroekbossen zijn ouder dan vijftig jaar. In vergelijking met de broekbossen van de andere landschapstypen is het aandeel van bossen ouder dan 150 jaar groot. De ouderdom van de huidige generatie bos is sterk wisselend. Voor zover bekend zijn de beekdalbroekbossen

vooral ontstaan als gevolg van spontane opslag, doorgaans op verlaten graslanden, plaatselijk ook op uitgeveende terreinen. Aanplant heeft zelden plaatsgevonden en ook van vergraving van de bodem is zelden sprake geweest; wel zijn op veel plaatsen rabatten aangelegd. Hakhoutbeheer was zeer gebruikelijk en wordt plaatselijk nog steeds toegepast. In de beekdalen komen verreweg de best groeiende elzenbroekbossen voor; de bijgroei kan hier oplopen tot 15 m^3/ha/jaar en de S-waarde tot 25 m (zie 8.3).

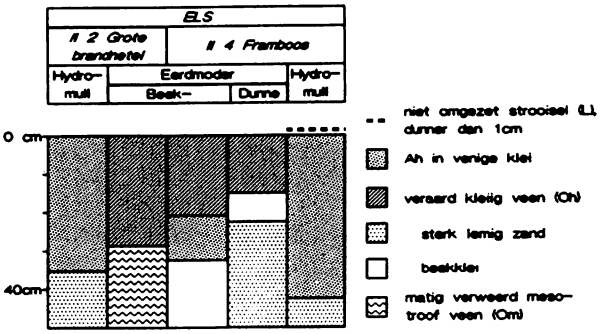
Ligging en hydrologie

Kwelrijke beekdalen en brongebieden komen vooral voor in kwelzones of op flanken van grote beekdalen (b.v. Swalmdal, Geuldal) of aan de voet van stuwwallen (b.v. Sint-Jansberg bij Mook, Duivelsberg bij Nijmegen). Deze locaties kenmerken zich door een min of meer constante aanvoer van weinig vervuild, licht lithoclien kwelwater (fig. 10.3a). De groeiplaats is te karakteriseren als een kwelveen of als een mengvorm van een kwel- en een doorstromingsveen.
Het kalkgehalte van het grondwater is matig hoog (Ca^{2+} 25-100mg/l). Directe overstroming vanuit de beek vindt niet of slechts bij uitzondering plaats. Meestal staat het grondwater meer dan 5 maanden per jaar boven het maaiveld. De fluctuaties tussen hoogste en laagste grondwaterstand blijven beperkt. De grondwaterstand is hoog en de gemiddeld laagste grondwaterstand (GLG) varieert slechts van 5 tot 30 cm onder het maaiveld. Als het grondwater bij uitzondering dieper wegzakt, blijft de invloed van het lithocliene kwelwater gehandhaafd door de hoge vochtnalevering van de leemrijke bodem. De pH van het grondwater bedraagt 6-7. Het EGV van het kwelwater ligt in het algemeen tussen 20 en 45mS/m en de ionenratio tussen 55 en 80%. De temperatuur van het uittredend grondwater bedraagt 9-10°C (Van der Werf 1991).

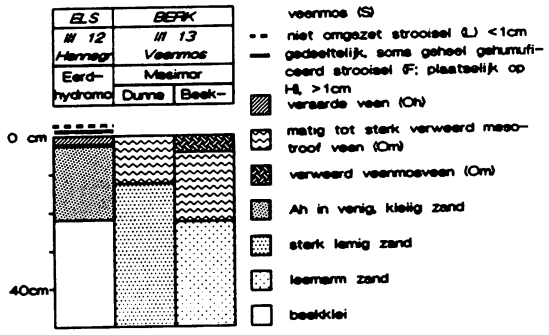
a. Groeiplaats I, kwelrijke beekdalen



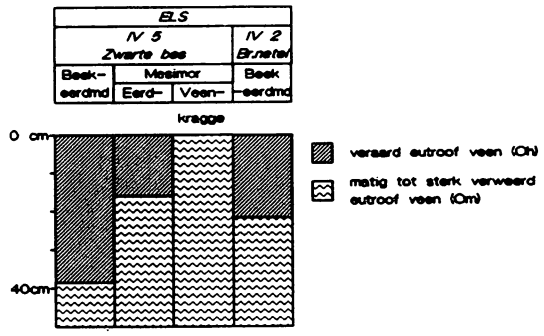
b. Groeiplaats II, verdroogde beekdalen



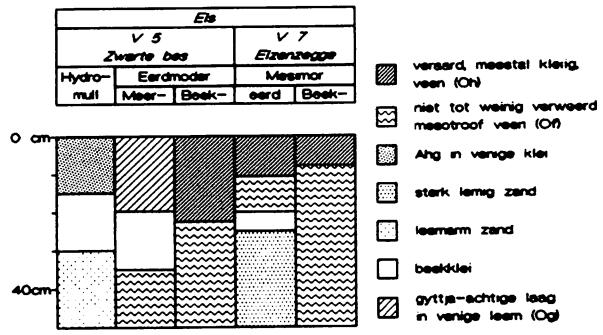
c. Groeiplaats III, verdroogde beekdalen met voedselarme kwel



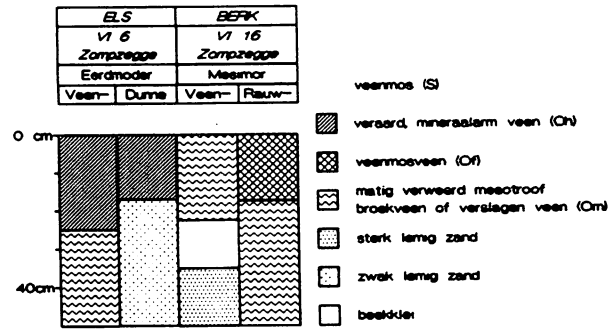
d. Groeiplaats IV, benedenlopen van beekdalen



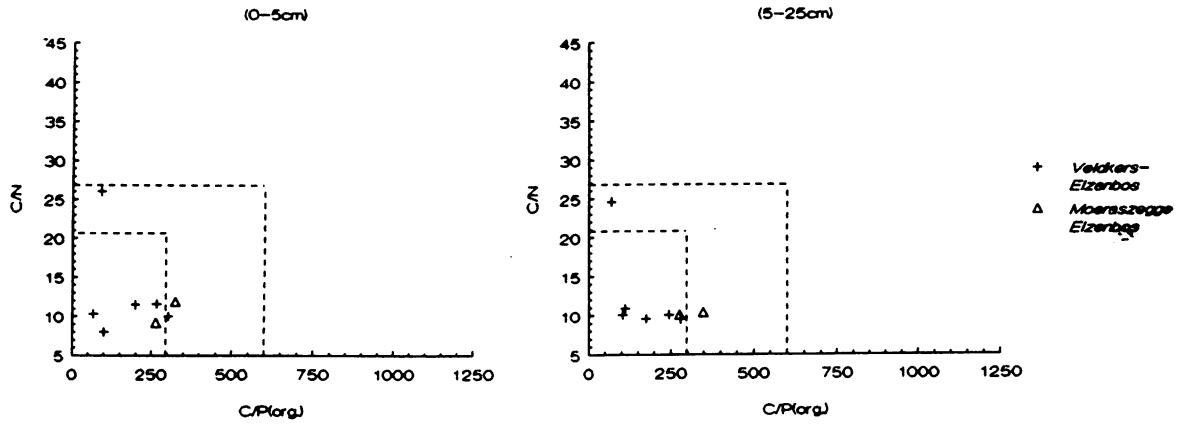
e. Groeiplaats V, natte beekdalen



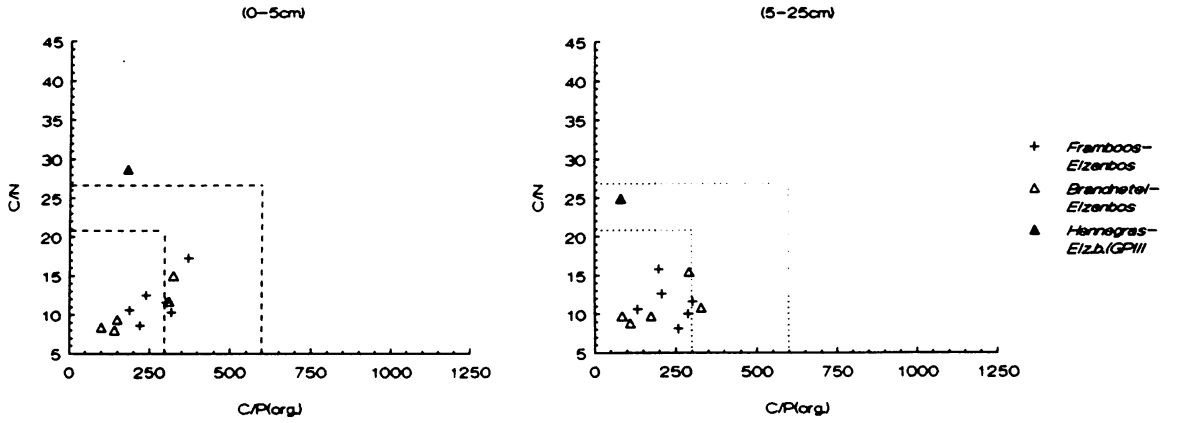
f. Groeiplaats VI, geïsoleerde beekdalen



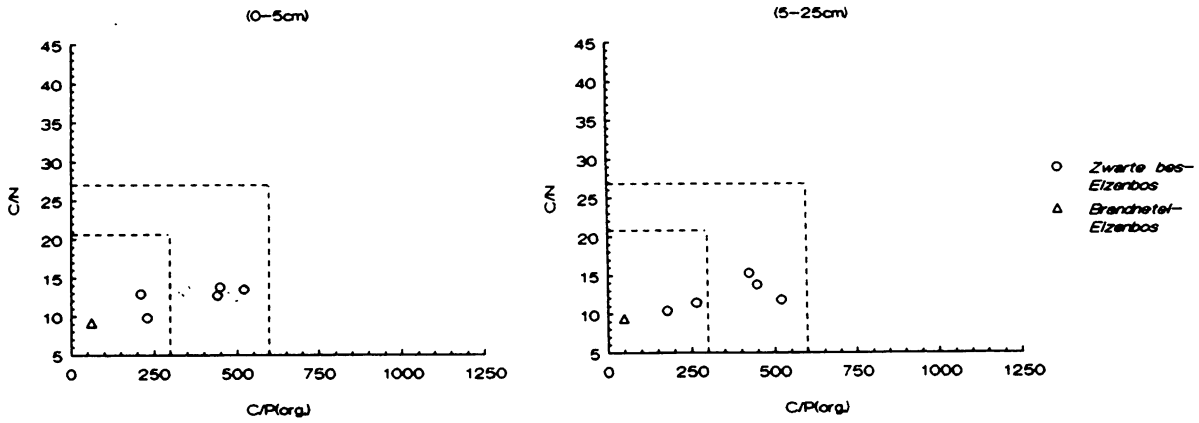
Figuur 10.4. Meest aangetroffen humusvormen per bosecosysteem op de beekdalgroeiplaatsen.



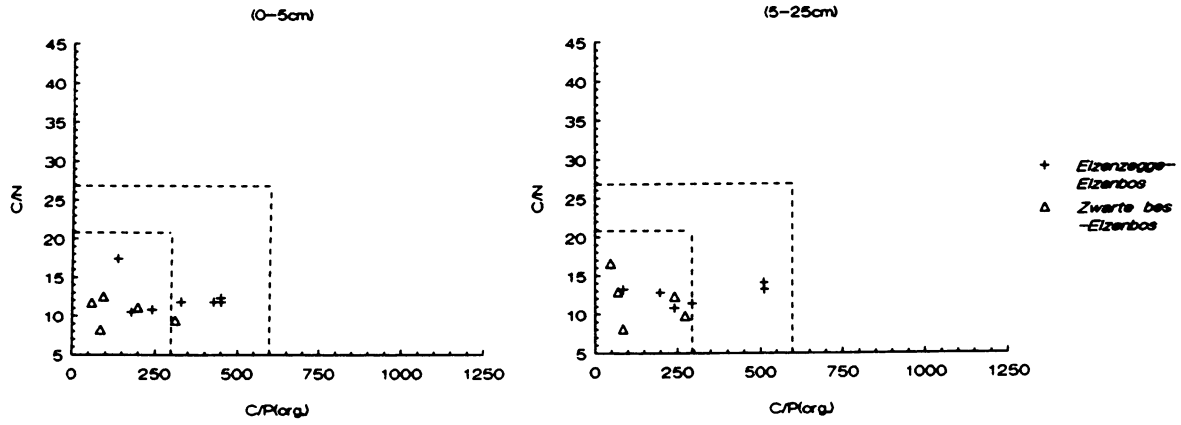
a. Groeiplaats I, kwelrijke beekdalen



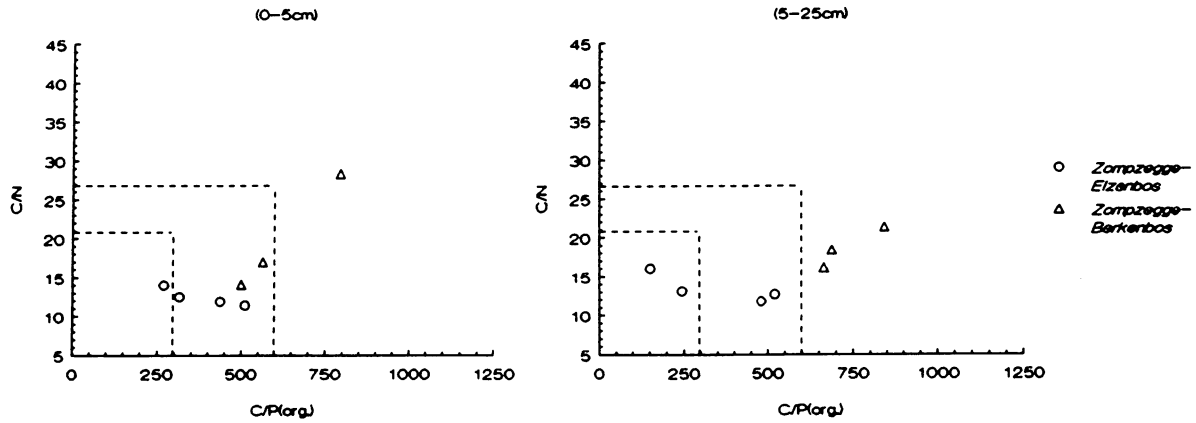
b. Groeiplaats II, verdroogde beekdalen en groeiplaats III, verdroogde beekdalen met voedselarme kwel



c. Groeiplaats IV, benedenlopen van beekdalen



d. Groeiplaats V, natte beekdalen



e. Groeiplaats VI, geïsoleerde beekdalen

Figuur 10.5. C/N- en C/P-verhoudingen van de bosecosystemen op de beekdalgroeiplaatsen (0-5 cm diepte links; 5-25 cm diepte rechts). De met een onderbroken lijn aangegeven kaders geven een indicatie van de biologische activiteit in de bovengrond: de binnenste zone komt overeen met hoge, de middelste met matige en de buitenste met lage of vrijwel geen biologische activiteit.

10.2 Groeiplaatsen en bosecosystemen

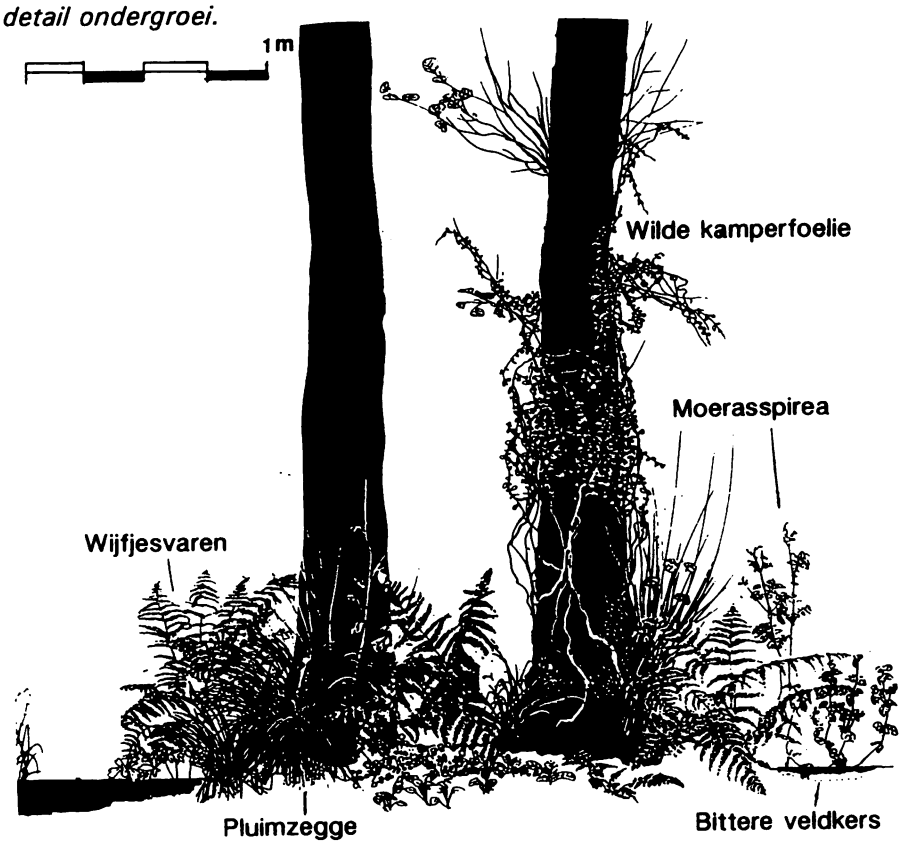
10.2.1 Elzenbroekbossen van kwelrijke beekdalen (groeiplaats I)

Belangrijkste onderscheidende groeiplaatsfactoren:
hoge grondwaterstand met geringe fluctuaties; de grondwaterkwaliteit wordt bepaald door matig kalkhoudend lithotroof kwelwater; er is weinig directe invloed van beekwater; de bodem is lemig met een dunne moerige bovengrond.

Bosecosystemen:
I.1 Beekdal-Veldkers-Elzenbos (vegetatie: Carici elongatae-Alnetum cardaminetosum amarae, uitsluitend op deze groeiplaats);
I.2 Beekdal-Moeraszegge-Elzenbos (vegetatie: Rg. Carex acutiformis [Alnion], binnen de beekdalen uitsluitend op deze groeiplaats).

a. bosbeeld.

b. detail ondergroei.



Figuur 10.6. Bittere veldkers-Elzenbos in een kwelzone langs de Staverdense beek (Gld.); in dit milieu bereikt de Zwarte els zijn maximale hoogte (25-30 m)

Bodem en humusvormen

De bodems van de beide op deze groeiplaats voorkomende bosecosystemen zijn in vergelijking met de bodems van andere broekbossen sterk mineraal. Zij kenmerken zich door de aanwezigheid van leem- en soms kleirijk, moerig materiaal (15-50% organische stof) in de bovenste 30 cm. Op sommige plaatsen ontbreekt het moerige karakter echter. De bovengrond van de moerige bodems is meestal veraard tot op een diepte van 15-25 cm. De meer minerale bovengronden komen voor binnen de kwelzones van het Bittere veldkers-Elzenbos (bosecosysteem I.1). Daar het water nooit ver onder maaiveld zakt, wordt de omzetting van organische stof geremd, aangezien er gedurende een groot deel van het jaar een anaërobe situatie heerst. Door de aanwezigheid van leem en van de kalkhoudende kwel wordt de organische stof in vergelijking met andere natte groeiplaatsen echter toch snel omgezet (gehumificeerd). Dit leidt tot het ontstaan van 'gyttja-achtige' humusvormen met een zeer fijne structuur (*Meer-eerdmoder*; fig. 10.4a). Plaatselijk ontbreekt

het lemige veendek en komen semi-terrestrische humusvormen met een humusrijke minerale bovengrond voor (*Hydromulls*). Enkele malen werden in de humusprofielen kalkhoudende lagen aangetroffen (o.a. moeraskalk). In de sporadisch voorkomende sterk venige gronden (in beide bosecosystemen) houdt de omzetting van organische stof min of meer gelijke tred met de toevoer ervan. Dit resulteert in humusvormen met een matig dik moerig *Moder*-profiel (al naar gelang de dikte van het venig pakket *Beek-eerdmoder* of een *Dunne Eerdmoder*). De pH-KCl van de bovengrond is in beide ecosysteemtypen 5,0-6,0.

Nutriëntenhuishouding

De groeiplaats is constant nat en de aanvoer van nutriënten vindt via het grondwater plaats, zodat interne eutrofiëring, en daarmee de veendikte, nauwelijks van invloed is op de soortensamenstelling van de vegetatie. Het voorkomen van leem, de constante invloed van ijzerrijk, lithoclien kwelwater en de daarmee samenhangende snelle mineralisatie van organische stof, komt tot uitdrukking in lage C/N- en C/P-verhoudingen (resp. < 12 en < 300; fig. 10.5a). Dit duidt op een vrij hoge nutriëntenvoorziening. Het grootste gedeelte van de fosfor in het systeem is door de geringe invloed van beekwater waarschijnlijk in organische vorm beschikbaar. Dit in tegenstelling tot de situatie in de meeste andere beekdalgroeiplaatsen. Waar eutroof beekwater voor een grote aanvoer van fosfaten zorgt, wordt de beschikbaarheid van fosfor beperkt door buffering door de calcium- en ijzerionen die in het kwelwater aanwezig zijn.

Samenvatting van de groeiplaatsfactoren van kwelrijke beekdalen (groeiplaats I)

- *zeer natte groeiplaats met weinig grondwaterfluctuaties (Gt I, met een GLG variërend van 5-30 cm); inundatieduur > 5 maanden per jaar;*
- *waterkwaliteit: lithoclien water, EGV 20-45 mS/m, IR 55-80% pH van 6-7,0; Ca 25-100 mg/l;*
- *bovengrond variërend van mineraal, moerig (vooral I.1: Beekdal-Veldkers-Elzenbos) tot veraard veen (vooral I.2: Beekdal-Moeraszegge-Elzenbos), echter altijd leemhoudend binnen 30 cm;*
- *ondergrond: veelal leemrijke afzettingen;*
- *bodemtypen: hVd,Vr,vWz,vWk, kpZg23 (koopveen-, vlierveen-, broek- en beekeerdgronden);*
- *humusvormen: Humusprofielen in dunne, Gyttja-achtige, lemige Moders (Meer-eerdmoder), humusprofielen in deels veraarde veendekken (Eerdmoder) en sterk lemige, semi-terrestrische Mulls (Hydromulls).*

Bosecosystemen en hun ontwikkeling

De elzenbroekbossen van de kwelrijke beekdalen (groeiplaats I) zijn meestal ouder dan 150 jaar. Het grootste deel werd vroeger als hakhout beheerd. Tegenwoordig is er van een hakhoutbeheer vrijwel nergens meer sprake. Het betreft goed groeiend elzenbos met S-waarden van 22-26 m.
Het Elzenbroekbos waarin de ondergroei gedomineerd wordt door de Moeraszegge (*Carex acutiformis*; bosecosysteem I.2), komt voor op de natste en laagste plekken binnen de kwelrijke beekdalen. Het betreft hier veelal moerassige laagten waar gedurende langere tijd water boven maaiveld blijft staan, waardoor in het broekbos met Moeraszegge meestal dikkere veenprofielen voorkomen. Door indamping kunnen de ionenconcentraties in dergelijke lage delen sterk toenemen, hetgeen in het veld zichtbaar is doordat het water vertroebeld wordt door uitvlokkende ijzeroxyden. Verder kan dominantie van Moeraszegge ook optreden na kap (meestal een tijdelijk effect) en in bosranden.
Op plekken die minder lang onder water staan, vindt men onder een gesloten boomlaag het soortenrijkere Bittere veldkers-Elzenbos (bosecosysteem I.1; fig. 10.6), dat opvalt door de aanwezigheid van bosplanten van rijke, vochtig tot natte, minerale bodems (*Alno-Padion*). Dit bostype wordt gekenmerkt door een duidelijk voorjaarsaspect met o.a. Dotterbloem (*Caltha palustris*) en Bosanemoon (*Anemone nemorosa*). De Bosanemoon groeit vooral op de iets hogere en drogere plekjes, bijvoorbeeld rond de elzestobben. Dotterbloem en Bittere veldkers groeien samen met de ook hier aanwezige Moeraszegge op de lagere, natte delen.
Bij ernstige vervuiling of na het wegvallen van de kwelinvloed kan in beide ecosysteemtypen Grote brandnetel (*Urtica dioica*) gaan domineren. Een lichte eutrofiëring werkt evenwel niet direct door in de vegetatie, omdat de fosfaten aanvankelijk gebufferd worden door kalk- en ijzerhoudend kwelwater. Bovendien is het effect van lichte verdroging, waarbij gedeeltelijke mineralisatie van de organische stof optreedt en waarbij extra stikstof beschikbaar komt (interne eutrofiëring), hier minder groot dan op de meer venige gronden. Bij sterke verdroging, als gevolg van het wegvallen van de kwelwaterinvloed kunnen deze bostypen zich niet handhaven en ontstaan bosecosystemen van groeiplaats II (fig. 10.12).

10.2.2 Elzenbroekbossen van verdroogde beekdalen (groeiplaats II)

Belangrijkste onderscheidende groeiplaatsfactoren:

grote grondwaterstandsfluctuaties met lage gemiddelde laagste grondwaterstanden (GLG's); het grondwater is sterk kalkhoudend, lithotroof; de grondwaterkwaliteit wordt bepaald door een afwisselende dominantie van kwel- en beekwaterinvloed:

slechts gedurende korte tijd staat het grondwater boven of nabij het maaiveld;

in de natte perioden is de invloed van het min of meer geëutrofieerde beekwater dominant.

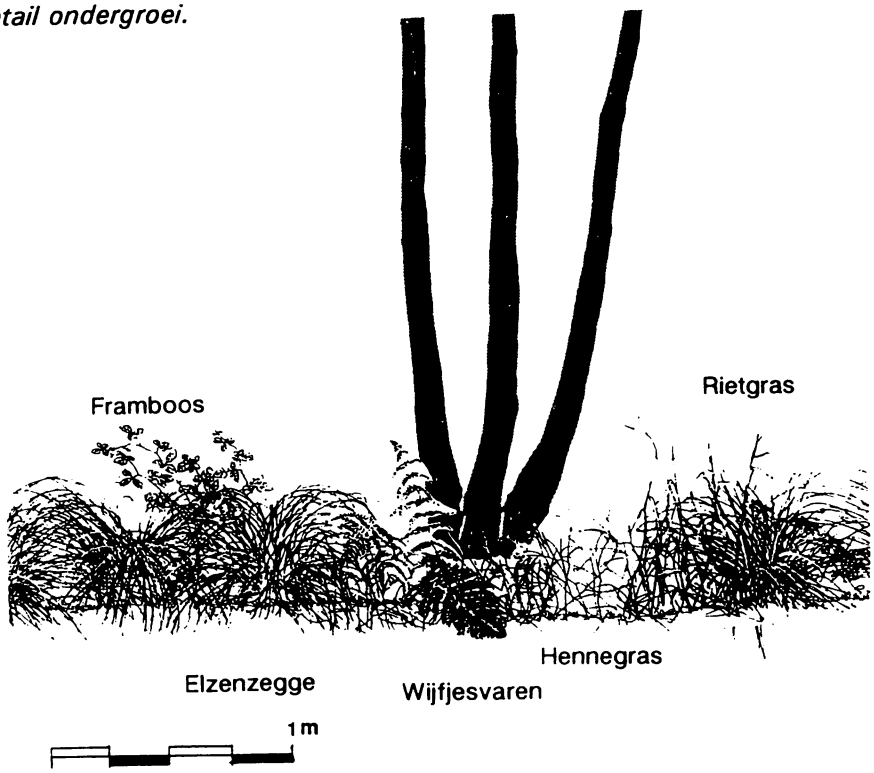
Bosecosystemen:

II.2 Beekdal-Brandnetel-Elzenbos (vegetatie: Rg. Urtica dioica [Alno-Padion]).

II.4 Beekdal-Framboos-Elzenbos (vegetatie: Carici elongatae-Alnetum variant met Rubus idaeus, uitsluitend voorkomend op deze groeiplaats).

a. bosbeeld.

b. detail ondergroei.



Figuur 10.7. Verdroogd beekdal met Framboos-Elzenbos in het Agelerbroek (Ov.); de Elzenzegge kan in dit bostype een opvallend hoge bedekking bereiken.

Ligging en hydrologie

De groeiplaats komt voor langs sterk gedraineerde, meestal 'genormaliseerde' beeklopen (afgeleid van groeiplaats I, IV, of V). Ook treffen wij deze groeiplaats aan in droge delen van benedenstroomse en natte beekdalen (resp. groeiplaats IV en V). Het voorkomen van deze groeiplaats is dus niet gebonden aan boven-, midden- of benedenloop van een beek. De meest geëutrofieerde situaties binnen deze groeiplaats komen voornamelijk voor langs de midden- en benedenloop van beken.
Het grondwater staat in natte perioden net onder of gedurende korte tijd boven het maaiveld. In de zomermaanden zakt het grondwater tot een gemiddelde diepte van 60-110 cm onder het maaiveld.
De grondwaterkwaliteit is in principe gelijk aan die van de vochtige beekdalen al kan er door de tijdelijke invloed van inzijgend regenwater enige verzuring optreden. De pH van het grondwater varieert van 5,5 tot 7. Het EGV kan van plek tot plek sterk verschillen (15-60 mS/m); de IR kent een traject van 75-90% (fig. 10.3b). Omdat het grondwater gedurende een groot deel van het groeiseizoen meer dan 60 cm onder het maaiveld staat, is de invloed van beek- en kwelwater op de vegetatie-

ontwikkeling hier minder dan op de groeiplaatsen I, IV en V. Het grondwater heeft hier als gevolg van modificatie door de bovengrond en de invloed van inzijgend regenwater dan ook minder duidelijk het karakter van een primaire groeiplaatsfactor.

Bodem en humusvormen

In de verdroogde beekdalen zijn door het dalen van de grondwaterspiegel aërobe omstandigheden ontstaan. Onder invloed hiervan is het veenprofiel sterk veraard en soms zelfs voor een groot deel gemineraliseerd. Dit leidt tot een verhoogde beschikbaarheid van stikstof en fosfor. De omzetting van het organisch materiaal naar moderachtige humus (veraarding) is in het Framboos-Elzenbos (bosecosysteem II.4) meestal minder compleet dan in het Brandnetel-Elzenbos (bosecosysteem II.2), getuige de iets hogere C/N- en C/P-getallen in het Framboos-type. Ook is de diepte van de veraarding er geringer dan in het Brandnetel-Elzenbos, als gevolg van de relatief snelle verzuring van de bovengrond. Deze verzuring treedt op doordat er protonen (H^+-ionen) vrijkomen bij het veraardingsproces en door de toenemende regenwaterinvloed.
De humusprofielen bestaan in het Framboos-Elzenbos in veel gevallen uit moerige lagen met een dikte van minder dan 35 cm, opgebouwd uit enigszins verzuurde *Moder*-humusvormen met een pH-KCl van 3,5 tot 5,0 (*Beek-eerdmoder*, *Dunne-eerdmoder* en soms *Moer-* of *Vaag-eerdmoder*; fig. 10.4b). Soms ontbreekt de moerige laag en zijn vrij dunne humushoudende bovengronden met een dikte van 10 tot 20 cm ontstaan (*Hydromulls*). Plaatselijk wordt een dunne strooisellaag (L, soms F) aangetroffen, een voorbode van een zuiver terrestrisch bosecosysteem.
In het Brandnetel-Elzenbos komen sterk veraarde, venige, soms kleihoudende, minerale bodems voor. Het geëutrofieerde grondwater heeft hier meer invloed op de bodem dan in het Framboos-Elzenbos. Hierdoor verloopt de verzuring van de bovengrond trager en is de veraarding vollediger, hetgeen resulteert in lagere C/N- en C/P-verhoudingen. In de veenbodems zijn moderachtige humusprofielen ontstaan met een organische-stofgehalte van 30-60% (*Beek-eerdmoders*). In de minerale profielen ontstaan humusvormen met een dikke tot matig dikke (15-35 cm) *Mull*-achtige bovengrond (*Hydromulls*).

Nutriëntenhuishouding

De nutriëntenvoorziening wordt in het Framboos-Elzenbos (bosecosysteem II.4) voor een belangrijk deel bepaald door de eigenschappen van de bodem en van het humusprofiel, in samenhang met de verzuring van de bovengrond onder invloed van inzijgend regenwater. De invloed van kwelwater of van min of meer eutroof beekwater op de nutriëntenhuishouding is in dit ecosysteemtype relatief gering. Bij sterke verdroging en onvoldoende bufferend vermogen van de bodem (gering calciumgehalte) wordt de mineralisatie van de organische stof geremd en treed verzuring op door nitrificatie en in beperkte mate door oxydatie van tweewaardig ijzer (Scheffer et al. 1982). Deze verzuring leidt vervolgens tot uitspoeling van voedingsstoffen uit de bovengrond, vooral van nitraat.

In sterk geëutrofieerde, verdroogde beekdalen met het Brandnetel-Elzenbos (bosecosysteem II.2) is het nutriëntenaanbod aanvankelijk zeer hoog, resulterend in hoge stikstof- en fosforgehalten. Dit wordt veroorzaakt door beginnende mineralisatie van het veen (Kazda et al. 1992). Hoe meer nutriënten aanwezig zijn, des te meer veraarding zal er optreden, waardoor het nutriëntenaanbod nog verder verhoogd wordt; een duidelijk voorbeeld van positieve terugkoppeling. Hierdoor kan een zeer voedselrijke situatie ontstaan. Dit proces resulteert in de vorming van een dikke veraarde laag van meer dan 30 cm en leidt soms zelfs tot volledige oxydatie van de veenlaag, waarbij een rijke minerale bodem, bestaande uit beekklei overblijft. Chemisch wordt de bovengrond gekenmerkt door een lage C/N- en een lage C/P-verhouding (resp. minder dan 15 en minder dan 300; fig. 10.5b). De aanwezige fosfor bestaat, gezien het in verhouding met de aanwezige N-totaal hoge P-totaal, voor een groot deel uit anorganische fosfaten. De fosforverbindingen vallen bij beginnende verzuring uiteen, hetgeen een verhoogde P-beschikbaarheid voor de plantengroei met zich meebrengt.

Samenvatting van groeiplaatsfactoren van verdroogde beekdalen (groeiplaats II)

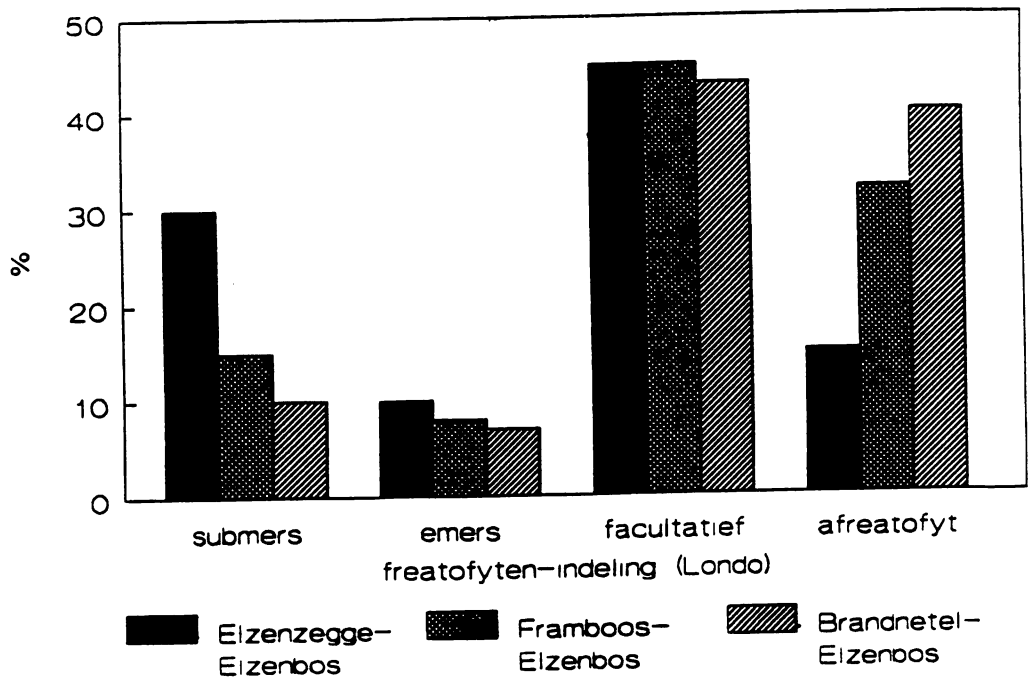
- *vochtige tot periodiek droge groeiplaats met grondwatertrap II tot V, met een GLG van meer dan 60 cm; inundatieduur kort of vrijwel geen overstroming;*
- *waterkwaliteit:*
  II.2 (Brandnetel-Elzenbos): geëutrofieerd, lithoclien water met een EGV van 35 tot 60 mS/m en een IR tussen de 75 en 90%; pH tussen 5,5 en 7,0; Ca-gehalte van 80 tot 250 mg/l en een Cl-gehalte van 35-55 mg/l;
  II.4 (Framboos-Elzenbos): lithoclien water met een EGV van 15 tot 50 mS/m;
  IR 75 tot 90%; pH-water tussen 5,5 en 7,0.; Ca-gehalte > 70 mg/l; een Cl-gehalte van minder dan 25 mg/l tot 55 mg/l;
- *bovengrond sterk veraard, leemhoudend, moerig of venig;*
- *ondergrond veelal lemig zand en plaatselijk binnen II.2 ook beekklei of veen;*
- *bodemtypen:*
  II.2 (Brandnetel-Elzenbos): hVc, hVz, aVc, aVz, bZg23, pRn59 (koop- en made-veen-gronden, bruine beekeerd- en beekeerdgronden);
  II.4 (Framboos-Elzenbos): vWz, pZg23, Vz, aVz (broekeerd-, beekeerd-, vlierveen- en madeveengronden).
- *humusvormen:*
  II.2 (Brandnetel-Elzenbos): Moders in lemig veendek (Beek-eerdmoder), semi-terrestrische, sterk lemige, soms kleirijke mulls (Endo-hydromulls);
  II.4 (Framboos-Elzenbos): Moders in dun lemig veendek (Beek-eerdmoder, Dunne, Moer- en Vaag-eerdmoder), en verzurende semi-terrestrische lemige mulls (Hydromull) met lokaal een dunne F- en L-laag (Ectohydromull).

Bosecosystemen en hun ontwikkeling

In de verdroogde beekdalen komen bossen voor van zeer verschillende leeftijd. Het merendeel was reeds in 1920 aanwezig; een kleiner deel dateert zelfs van voor 1840. Hakhoutbeheer kwam veel voor op deze groeiplaats en wordt op een aantal locaties nog steeds voortgezet. Het betreft over het algemeen elzenbos met een gemiddelde groei (S-waarden van 16-22 m).
Het meest kenmerkende bosecosysteem van deze groeiplaats is het Framboos-Elzenbos (bosecosysteem II.4; fig. 10.7), karakteristiek voor niet al te sterk geëutrofieerde situaties. Gedurende de eerste fase van verdroging, waarbij af en toe nog overstroming met relatief kalkrijk beekwater optreedt of waarbij lithoclien grondwater soms nog tot aan het maaiveld stijgt, treedt mineralisatie van de organische bovengrond op. Het Framboos-Elzenbos ontstaat uit het Elzenzegge-Elzenbos (bosecosysteem V.7; fig. 10.12). De Elzenzegge (*Carex elongata*) kan na verdroging nog lang standhouden, of zich zelfs tijdelijk uitbreiden. Naast de Framboos kunnen ook Gewone braam (*Rubus fruticosus*) en Ruwe smele (*Deschampsia cespitosa*) op de voorgrond treden. Verdere verdroging leidt tot veraarding (*Moder*- en *Mull*-vorming) en verzuring. Geleidelijk wordt het veraardingsproces echter geremd. Hierbij verschuift de pH-KCl van de bovengrond van rond 5,5 naar waarden onder de 3,5 en de C/N-verhouding van waarden onder de 10 naar waarden rond de 20. De verzuring ten gevolge van het veraardingsproces in het Framboos-Elzenbos leidt evenwel niet direct tot een ander vegetatietype. De humusvorm vertoont na de verdroging aanvankelijk nog alle uiterlijke kenmerken van een *Mull*-achtige omzetting, maar gaandeweg ontstaan armere, *Moder*-achtige humusvormen. Deze veranderingen in het humusprofiel zijn in het veld aanvankelijk moeilijk waar te nemen. Plaatselijk wordt echter een ectorganische humuslaag gevormd. Het ontstaan van deze strooisellaag is samen met het verschijnen van plantesoorten van voedselarme bossen (*Quercion*) een voorbode van een overgang naar een droger bosecosysteem. Bij verdergaande verdroging ontstaat een bostype dat niet meer tot het Elzenbroek (*Alnion*) gerekend kan worden. De vegetatieontwikkeling verloopt in de richting van een *Quercion*-bos, waarin zich al naar gelang de voedselrijkdom van de bosbodem meer of minder soorten van het Elzen-Vogelkersverbond (*Alno-Padion*) kunnen handhaven, zoals Vogelkers (*Prunus padus*).
Bij verdroging van geëutrofieerde groeiplaatsen (I, IV en V) treedt dominantie van Grote brandnetel in de ondergroei op en ontstaat het Brandnetel-Elzenbos (bosecosysteem II.2). Het grondwater is hier rijker dan in het Framboos-Elzenbos; de pH-water en de gehalten aan chloride, sulfaat en kalk zijn hoger. De bodem bevat een relatief hoog gehalte anorganisch fosfor. Ook mineralisatieprocessen zorgen voor een verhoogd nutriëntenaanbod (interne eutrofiëring). Typische soorten als Elzenzegge, die zich in het Framboos-Elzenbos nog lang kunnen handhaven, worden weggeconcurreerd. Ook binnen het Brandnetel-Elzenbos treedt bij verdere verdroging verzuring op. Dit gebeurt, vanwege de eutrofe uitgangspositie echter later dan bij het Framboos-Elzenbos. Op den duur zal het Brandnetel-Elzenbos overgaan in een bostype dat tot het Elzen-

Vogelkers-verbond behoort. Afhankelijk van de mate van verzuring worden hierin ook *Quercion*-elementen aangetroffen.

Figuur 10.8 geeft aan hoe de soortensamenstelling van het broekbos verandert bij verdroging van een nat beekdal. Verklaring van de in de figuur gebruikte termen wordt gegeven in de begrippenlijst (bijlage I). De figuur geeft de verdeling van de soorten over de freatofytenklassen van Londo (1988) weer, bij een ontwikkeling van het oorspronkelijke Elzenzegge-Elzenbos (groeiplaats V), via het Framboos-Elzenbos, naar het Brandnetel-Elzenbos (beide groeiplaats II). Duidelijk is dat de verdroging vooral ten koste gaat van de submerse ("natte") freatofyten, waaronder Melkeppe (*Peucedanum palustre*) en Hoge cyperzegge (*Carex pseudocyperus*). Met name in het Brandnetel-Elzenbos zien wij daarentegen een sterke uitbreiding van de niet van het grondwater afhankelijke soorten (afreatofyten), zoals Gewone vlier (*Sambucus nigra*), Gewone braam (*Rubus fruticosus*), Grote brandnetel (*Urtica dioica*) en Ruw beemdgras (*Poa trivialis*).



Figuur 10.8. Verdeling van de soorten van drie beekdalelzenbroekbostypen over de freatofytenklassen van Londo (1988). Twee categorieën niet-obligate freatofyten (facultatief en plaatselijk) zijn in deze figuur samengenomen.

De Elzenzegge

De meest typische soort voor de elzenbroekbossen in de beekdalen, de Elzenzegge, treedt altijd op onder omstandigheden, waar het water periodiek tot aan of tot boven het maaiveld stijgt. In rijke, geëutrofieerde natte beekdalen verdwijnt deze soort na geringe verdroging al vrij snel. Er is dan voor de Elzenzegge nog genoeg vocht aanwezig, maar de toegenomen aëratie, en de met een lichte ontwatering gepaard gaande mineralisatie van de organische stof in de bovengrond, leiden tot een verdere eutrofiëring van de toch al rijke groeiplaats. Dit heeft tot gevolg dat de minder Elzenzegge door de concurrentiekrachtigere Grote brandnetel wordt overwoekerd.
Bij verdroging van minder voedselrijke groeiplaatsen wordt de mineralisatie van de organische stof geremd door het verzuringsproces. Onder deze omstandigheden kan de Elzenzegge zich nog gedurende langere of kortere tijd handhaven. Enerzijds leidt een lichte verzuring ertoe dat overwoekering door concurrentiekrachtige soorten als Grote brandnetel wordt voorkomen, anderzijds wordt door de aanvoer van nutriënten bij periodieke overstroming met rijk kwel- of beekwater nog in voldoende mate aan de milieu-eisen van de Elzenzegge voldaan. Onder dergelijke omstandigheden kan de bedekking van de Elzenzegge zelfs tijdelijk toenemen. Verdere verdroging heeft tot gevolg dat het rijke water de bovengrond niet meer buffert, zodat uitspoeling van nutriënten en verdere verzuring van de bovengrond optreedt. Onder die omstandigheden verdwijnt Elzenzegge op den duur.

10.2.3. Elzen- en berkenbroekbossen van verdroogde beekdalen met voedselarme kwel (groeiplaats III)

Belangrijkste onderscheidende groeiplaatsfactoren:
diepe GLG, grote grondwaterstandfluctuaties; sterk inzijgingskarakter;
grondwaterkwaliteit bepaald door aanvoer van kalkarme, zure kwel en door aanvoer van matig lithotroof water; slechts kortstondige overstroming met beekwater.

Bosecosystemen:
III.12 Beekdal-Hennegras-Elzenbos, (vegetatie: Rg. Calamagrostis/Sorbus [Alnion], binnen de beekdalen uitsluitend voorkomend op deze groeiplaats);
III.13 Beekdal-Veenmos-Berkenbos (vegetatie: Carici curtea-Betuletum sphagnetosum, binnen de beekdalen uitsluitend voorkomend op deze groeiplaats).

Ligging en hydrologie

De groeiplaats is gebonden aan de beneden- en middenloop van relatief korte, diep ingesneden beekdalen. Het voedingsgebied van deze beken bestaat altijd uit kalkarme afzettingen. Deze groeiplaats is nagenoeg beperkt tot Midden-Limburg (Leudal, Castenray, Tegelen). Oorspronkelijk is de dynamiek van het waterregime in deze beekdalen, gezien de relatief grote hoogteverschillen in het stroomgebied, groter geweest dan elders in de laaglandbeken. Alleen langs de flanken van deze beekdalen is nu nog enige invloed van lokale, arme kwel merkbaar. De hier beschreven groeiplaats is een verdroogde vorm van een karakteristieke, thans niet meer in ons land voorkomende beekdalgroeiplaats.
De GLG is dieper dan 60 cm onder het maaiveld; er vindt slechts incidenteel en gedurende korte tijd overstroming plaats. De huidige grondwaterkwaliteit wordt gekenmerkt door een pH van minder dan 5, een EGV van minder dan 40 mS/m, een laag kalkgehalte (< 45 mg/l) en een verhoogd sulfaatgehalte (> 80 mg/l, soms > 145 mg/l). De groeiplaats is daarmee duidelijk zuurder en kalkarmer (dus in geringere mate gebufferd) dan de groeiplaatsen van de overige sterk verdroogde beekdalen (groeiplaats II).

Bodem en humusvormen

De bodem wordt gevormd door moerige zandgronden; plaatselijk komen leemhoudende lagen voor. Het humusprofiel zoals dit wordt aangetroffen in het Hennegras-Elzenbos (bosecosysteem III.12) kenmerkt zich door de pleksgewijze ontwikkeling van een schimmelrijke, meer dan 2 cm dikke fermentatielaag (Fa) met daaronder een dunne moerige veenrest met een moderachtig karakter (fig. 10.4c). De pH-KCl van deze veenrest is zeer laag en ligt tussen 2,8 en 3,5. Men kan hier al spreken van een zure, terrestrische humusvorm (*Eerd-hydromoder*). De vorming

van een strooisellaag duidt op een tanende invloed van overstromingen door beekwater.
Onder het Veenmos-Berkenbos (bosecosysteem III.13) heeft zich een veenmosdek op een dun gedeeltelijk verweerd venig profiel (*Dunne mesimor, Beek-mesimor*) ontwikkeld, dat hier en daar zelfs tot nieuwvorming van veenmosveen heeft geleid (ontwikkeling naar een *Rauwmesimor*). Deze veenmosontwikkeling is mogelijk geworden door stagnatie van regenwater en voedselarm kwelwater op de moerige leemlaag, met name op plekken waar de overstromende beek slechts incidenteel of zelfs helemaal geen toegang heeft.

Nutriëntenhuishouding

De nutriëntenhuishouding in de bovengrond wordt vooral in het Hennegras-Elzenbos gekenmerkt door een hoge C/N-verhouding en in enkele gevallen (bijvoorbeeld in het Leudal) een lage C/P-verhouding (resp. 20/25 en 200/80; fig. 10.5b). Dit duidt op een lage N-beschikbaarheid en een hoge P-voorziening. De geringe dikte van de venige bovengrond en de zeer lage pH beperken de werkelijke opname van stikstof nog sterker. De relatief lage beschikbaarheid van stikstof en de hoge beschikbaarheid van fosfor hangen waarschijnlijk samen met het geringe bufferend vermogen van de bodem, het zure karakter van het grondwater en de aanvoer van geëutrofieerd beekwater. Het aandeel van het relatief gemakkelijk opneembare anorganische fosfor in de bodem is waarschijnlijk extreem hoog. Het grote verschil in N- en P-voorraad in de bodem ontstaat doordat de overmaat aan stikstof in natte perioden vrij gemakkelijk weer met het grondwater of met het over de bodem stromende beekwater wordt afgevoerd. Ook verdwijnt het door denitrificatie als N_2 in de atmosfeer (Bolt & Bruggenwert 1978). Fosfor daarentegen bindt zich gemakkelijk aan de bodem. Een korte inundatie met fosfaatrijk water resulteert al in een sterke verrijking van de bovengrond (Beek & De Haan 1974).
Het grondwater dat dieper in het profiel voorkomt is in vergelijking met het water in de bovengrond weliswaar rijker, maar uitsluitend bereikbaar voor diep wortelende plantesoorten. Met name de bomen kunnen van het relatief hoge nutriëntenaanbod in de ondergrond profiteren.

Samenvatting van groeiplaatsfactoren van verdroogde beekdalen met voedselarme kwel (groeiplaats III)

- *sterk verdroogde groeiplaats (Gt II-III, GLG > 60 cm); kortstondige inundatie met vervuild beekwater.*
- *geëutrofieerd, zuur, licht lithoclien grondwater: EGV 30-40 mS/m; IR 50-70%;*
  pH 4,0-5,0; Ca-gehalte 20-45 mg/l; SO4-gehalte lokaal meer dan 145 mg/l;
- *in de bovengrond een leemrijke, moerige veenrest of een dunne verweerde veenlaag (Veenmosveen op mesotroof broekveen);*
- *minerale ondergrond (zandig met sterk lemige lagen);*

- *bodem: vWz, vWk (broekeerdgronden);*
- *humusprofielen:*
  III.12 (Hennegras-Elzenbos): zure moderachtige zeer dunne moerige restlaag, met een enkele cm dik ectorganisch gedeelte (Eerd-hydromoder);
  III-13 (Veenmos-Berkenbos): mor-achtig moerig of venig profiel met levende veen-moslaag (Beek-mesimor en Dunne mesimor).

Bosecosystemen en hun ontwikkeling

De broekbossen in de verdroogde beekdalen die worden gevoed door voedselarme kwel zijn vaak meer dan 150 jaar oud. Zij worden deels nog steeds als hakhout beheerd. De elzenbossen vertonen doorgaans een gemiddelde groei, met S-waarden van 18-22 m. Voor de berkenbossen ligt de S-waarde rond 15 m.
Het Koningsvaren-Elzenbroek (*Carici laevigatae-Alnetum*) is hier het oorspronkelijke broekbostype dat voorkwam voordat verdroging of eutrofiëring was opgetreden (fig. 10.12). Van deze plantengemeenschap zijn voor ons land echter nooit goed ontwikkelde voorbeelden beschreven. De belangrijkste kensoort, de zeer zeldzame Gladde zegge (*Carex laevigata*) is in Nederland nooit in een bos aangetroffen. Tegenwoordig komt het *Carici laevigatae-Alnetum* waarschijnlijk in het geheel niet meer in ons land voor. Als relict kan men nog wel plaatselijk enkele Koningsvarens (*Osmunda regalis*) aantreffen in bossen die vroeger tot dit type behoorden (zie Van der Werf 1991).
In de verdroogde beekdalen met voedselarme kwel komen thans elzenbossen voor met in de ondergroei zowel soorten van het Verbond van Zomer- en Wintereik (*Quercion*) als echte broekbossoorten. Dit vegetatietype wordt beschouwd als een rompgemeenschap met Hennegras en Lijsterbes van het *Alnion*, een bostype dat eveneens voorkomt in het laagveengebied (groeiplaats VII).
Bij verdergaande verdroging ontwikkelt het Hennegras-Elzenbos (bosecosysteem III.12) zich in de richting van een bostype behorend tot het Verbond van Zomer- en Wintereik (*Quercion*). Het verschijnen van Dubbelloof (*Blechnum spicant*) in dit beekdalelzenbroek is van deze ontwikkeling reeds een voorbode! Ook het voorkomen van Blauwe bosbes (*Vaccinium myrtillus*) op overeenkomstige PNV-standplaatsen wijst in deze richting (Van der Werf 1991). Samenhangend met deze veranderingen in de vegetatie verandert het humusprofiel van semi-terrestrisch endorganisch naar terrestrisch ectorganisch.
Bij overstroming van de lager gelegen delen van het beekdal blijven de flanken meestal droog. Hier verzuurt de bodem door stagnatie van regenwater en door de aanvoer van arm, lokaal kwelwater, waardoor het milieu plaatselijk geschikt kan worden voor de vestiging van veenmossen. De veenmoslaag blijft door de relatief droge omstandigheden evenwel dun. Het humusprofiel ontwikkelt zich in de richting van een enigszins verweerde Mor met een veenmosveendek (*Veenmos-mesimor*). De ontwikkeling van typische ectorganische horizonten, zoals L, F en H, ontbreekt hier. Er ontstaan hier O-horizonten door accumulatie van afgestorven veenmos. In de boomlaag neemt de Zachte berk een steeds

grotere plaats in. De els kan zich handhaven, maar nauwelijks verjongen. Waar na verdroging kap heeft plaatsgevonden wordt het elzenbroek vervangen door het soortenarme Veenmos-Berkenbos (bosecosysteem III.13). Hierin kan ondanks de verdroging en dankzij de lage zuurgraad van de bodem sprake zijn van enige veenmosgroei. Bij verdere verdroging zal het veenmos echter verdwijnen en is niet langer sprake van een broekbos; er ontstaat een Berken-Eikenbos. Alleen waar het milieu vochtig, zuur en arm genoeg is om verdere ontwikkeling van een veenmospakket toe te laten, is het ontstaan van een Berken-Zomereikenbos onzeker. Bij verdere hydrologische isolatie zal in die gevallen de successie verlopen zoals hieronder beschreven voor de geïsoleerde delen van beekdalen en stroomdalvennen (groeiplaats VI).
Onder invloed van vervuild beekwater kan ook op groeiplaats III een zekere verruiging optreden, hetgeen in de kruidlaag o.a. tot uitdrukking komt door de toename van Gestreepte witbol (*Holcus lanatus*). In het voedselarme en zure milieu van deze groeiplaats vormt de C/P-verhouding een betere maat voor de eutrofiëring dan het C/N-quotiënt. Verruiging van de vegetatie vindt vooral plaats wanneer het C/P-quotiënt van de bovengrond lager is dan 150. Door Grote brandnetel gedomineerde begroeiingen werden op deze groeiplaats niet aangetroffen.

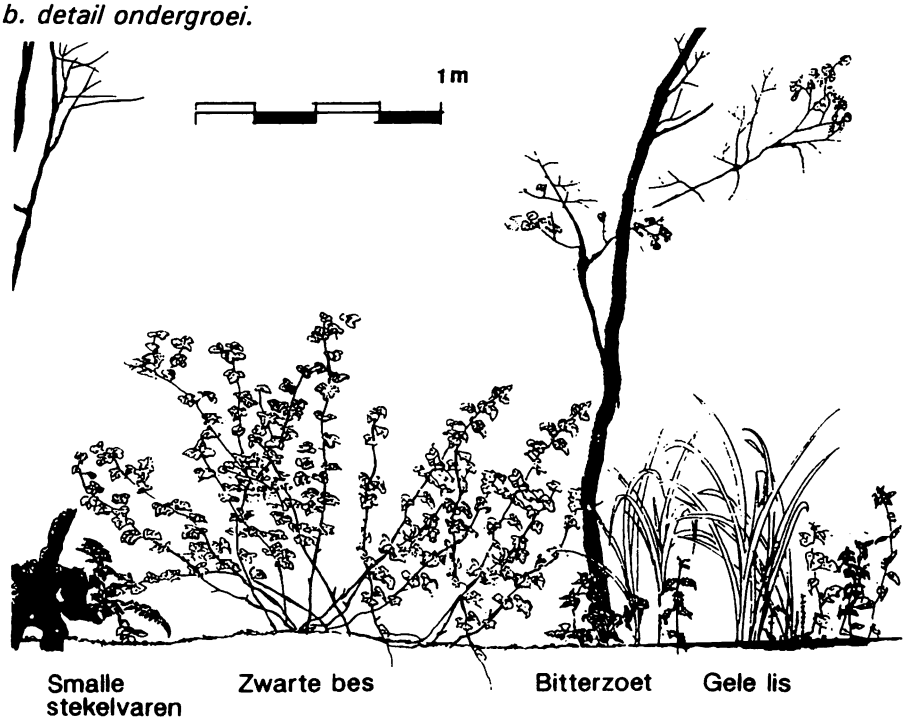
10.2.4 Elzenbroekbossen van benedenlopen van beekdalen (overgang naar laagveen; groeiplaats IV)

Belangrijkste onderscheidende groeiplaatsfactoren:
langdurige inundatie, afgewisseld met perioden met inzijging; de grondwaterkwaliteit wordt bepaald door aanvoer van zeer kalkrijke regionale kwel of sterk verrijkt beekwater; de veenpakketten zijn dik en hebben een veraarde bovengrond.

Bosecosystemen:
IV.2Benedenloop-Brandnetel-Elzenbos (vegetatie: Dg. Urtica dioica [Alnion]);
IV.5Benedenloop-Zwarte bes-Elzenbos (vegetatie: Carici elongatae-Alnetum
ribetosum nigri).

a. bosbeeld.

b. detail ondergroei.



Figuur 10.9. Zwarte bes-Elzenbos op de overgang van een beekdal naar het laagveen (Lettelberter Petten; Gr.); in dit landschap kan men verschillende groeiplaatsen op korte afstand van elkaar aantreffen.

Ligging en hydrologie

Benedenlopen van beekdalen vormen in veel gevallen de overgang van het beekdalsysteem naar het laagveen. Deze groeiplaats komt vooral voor in het uitmondingsgebied van belangrijke beeksystemen en aan de randen van pleistocene plateaus op de contactzone met mariene of fluviatiele vlakten. Daar waar diverse brede beekdalen samenkomen en het vlakke holocene laagland bereiken, zijn door de geconcentreerde watertoevoer drassige gebieden ontstaan, die regelmatig overstroomd worden (overstromingsvenen). Zeespiegelfluctuaties, resulterend in een afwisseling van erosie- en accumulatiefasen, hebben in de loop van de tijd grote invloed gehad op het karakter van deze overgangsgebieden. Directe overstroming vanuit de beek treedt hier tegenwoordig door diverse waterstaatkundige werken veel minder frequent op dan voorheen. Een deel van de benedenlopen van de beken bestaat uit voormalige veenwinningen (o.a. het Friesche Veen).
De belangrijkste benedenloopse groeiplaatsen komen voor aan de noordrand van het Drents Plateau en het noordelijk gedeelte van de Brabantse Slenk bij Den Bosch. Op enkele locaties, zoals het Leekstermeer en de Lettelbetterpetten, wisselen laagveen- en beekdalgroeiplaatsen elkaar op korte afstand af. In deze oorspronkelijk uitgestrekte veengebieden zijn door veenwinning tal van plassen ontstaan. Door latere 'normalisatie'

van beken en ontginning van het veen is enerzijds de aanvoer van water vergemakkelijkt en anderzijds de bergingscapaciteit van deze gebieden drastisch achteruitgegaan. Hierdoor ontstond in het verleden veel waterovertast (Westhoff et al. 1976). Nog steeds worden de natste delen van deze veengebieden in vergelijking met laagveengroeiplaatsen gekenmerkt door grote seizoenmatige fluctuaties van waterstanden. De waterkwaliteit in deze gebieden vertoont grote overeenkomst met die van geëutrofieerde beekdalen. Opvallend is echter het hoge Cl-gehalte (>65 mg/l). Dit duidt enerzijds op vervuiling, anderzijds, althans voor de Drentse regio, op de invloed van licht brak grondwater (Kleijberg 1988). Deze groeiplaats wordt verder gekenmerkt door voedselrijk grondwater met een pH van 5,5-7,0, een EGV van 20 tot 100 mS/m, en een IR boven 65% (fig. 10.3d). De inundatie met beekwater en lokale kwel duurt korter dan 6 maanden. De GLG varieert van 10 tot 30 cm. Diep kwelwater heeft als gevolg van waterwinningen en drainagewerken geen directe invloed meer op de groeiplaats (Kleijberg 1988). Op enkele locaties zijn niet-geïsoleerde kraggen aangetroffen (verlandingsvenen met doorstroomkarakter). Deze kraggen zijn op grond van overeenkomsten in waterkwaliteit niet als aparte groeiplaats onderscheiden.

Bodem en humusvormen

Het veenpakket van de overgangen van beekdal naar laagveen is dikker dan 1 m. Het organische-stofgehalte in deze pakketten is in het algemeen lager dan in de laagvenen: 40-70%. In de bovengrond is in de meeste gevallen een veraarde laag ontwikkeld van 10-30 cm dik. Het betreft madeveengronden en koopveengronden. De pH-KCl van de bovenste 25 cm varieert van 4,0 tot 5,5. Onder sterk geëutrofieerde omstandigheden kan de pH echter aanmerkelijk hoger liggen. In de bovengrond hebben zich in de profielen met de grootste grondwaterfluctuaties *Moder*-achtige humusprofielen ontwikkeld (*Beek- en Veen-eerdmoder*; fig. 10.4d). Op de nattere plekken in het Zwarte bes-Elzenbos (bosecosysteem IV.5) worden relatief rijke, licht veraarde, *Mor*-achtige humusvormen met een dunne veraarde bovengrond aangetroffen (*Eerd-mesimors*). De kraggen (met Zwarte bes-Elzenbos) kunnen worden getypeerd als vlietveengronden; hierop komen weinig tot niet gehumificeerde humusvormen in eutroof veen voor (*Veen-mesimors*).

Nutriëntenhuishouding

De nutriëntenhuishouding in de benedenlopen wordt bepaald door een hoge stikstof- en fosformineralisatie en door de aanvoer van nutriëntenrijk oppervlakte- en kwelwater. Het bodemwater heeft hierdoor een vrij hoog calciumgehalte (meer dan 60 mg/l), wat het vermogen om fosfaat te bufferen verhoogt. De lage C/N- en C/P-verhoudingen (resp. <14 en <250) in de bovengrond van de *Moder*-achtige humusvormen in het Zwarte bes-Elzenbos indiceren een goede stikstof- en fosforvoorziening (fig. 10.5c). In het Brandnetel-Elzenbos (bosecosysteem IV.2) liggen de waarden van deze ratio's het laagst. In de natte kraggen is de minera-

lisatie van N en P minder ver gevorderd. Hier vindt de aanvoer van nutriënten hoofdzakelijk plaats via het oppervlaktewater.

Samenvatting van groeiplaatsfactoren van benedenlopen van beekdalen (groeiplaats IV)

- *natte tot zeer natte groeiplaats met een GLG variërend van 20-30 cm (in kraggen 10-20 cm); inundatieduur 3 tot 5 maanden per jaar;*
- *boezemachtig water met lithoclien karakter; EGV meer dan 20 mS/m, IR meer dan 65% (in de kraggen wat lager), pH variërend van 5,5-7,0 en een Ca-gehalte van meer dan 50 mg/l;*
- *dikke veengronden (> 60 cm) met veraarde bovengrond (madeveengronden, koop-veengronden) met een organische-stofgehalte van 40-70%; in enkele gevallen kraggen (vlietveengronden);*
- *minerale ondergrond veelal dieper dan 120 cm;*
- *bodems: hVc, aVc, aVz, aVd soms Vo (koop-,made en vlietveengronden);*
- *humusvormen: onder IV.2 (Brandnetel) veraard moderprofiel (Beekeerdmoder);*
  in IV.5 (Zwarte bes) Moder profielen met een veraarde laag (Veeneerdmoder) en Mor-profielen met dunne veraarde bovengrond (Eerdmesimors) en vrijwel onverweerde mors in eutroof veen (Veen-mesimors).

Bosecosystemen en hun ontwikkeling

De broekbossen op deze groeiplaats zijn in het algemeen veel jonger dan de hierboven beschreven beekdalbossen. Bosaanleg (of spontane opslag) vond in het algemeen plaats tussen 1920 en 1950 op terreinen waar daarvoor veen werd afgegraven. Het betreft hier vooral doorgeschoten hakhout. De groei van de elzen is slecht tot gemiddeld, met S-waarden van 14-20 m.
Het meest algemene bosecosysteem op deze groeiplaats is een elzenbroek met een struiklaag van Zwarte bes (*Ribes nigrum*): het Zwarte bes-Elzenbos (bosecosysteem IV.5; fig. 10.9). De vegetatie is veelal soortenrijk en vooral herkenbaar aan het voorkomen van de Dotterbloem (*Caltha palustris*), in combinatie met Zwarte bes en andere typische soorten van het beekbegeleidende elzenbroek. Het (met lage presentiecijfers) voorkomen van soorten van rijkere bostypen als Vogelkers (*Prunus padus*) en Gewone es (*Fraxinus excelsior*) wijst op de relatief goede zuurstofvoorziening van de bodem. Hetzelfde vegetatietype is te vinden op door rijk oppervlaktewater gevoede jonge kraggen op de overgang naar laagveen, die eveneens tot deze groeiplaats worden gerekend.
Verdroging van dit bostype, waarbij aanvankelijk interne eutrofiëring optreedt, gevolgd door verzuring van de bovengrond, leidt tot het ontstaan van groeiplaats II met een vegetatie die wordt gedomineerd door Grote brandnetel (bosecosysteem II.2). Dit zal zich vervolgens geleidelijk

ontwikkelen tot een soortenrijk bostype met een toenemend aantal soorten van het Elzen-Vogelkersverbond (*Alno-Padion*).
Bij extreme eutrofiëring door vuilstort of overstroming met sterk verontreinigd water komt ook op groeiplaats IV de Grote brandnetel (*Urtica dioica*) tot dominantie, waarbij de typische broekbossoorten verdwijnen. De Zwarte bes kan zich vaak nog lange tijd handhaven. De bovengrond van dit gestoorde bostype (bosecosysteem IV.2) heeft een lage C/N-verhouding (lager dan 10) en een hoge pH (pH-KCl hoger dan 6). Bij verdroging kan het Brandnetel-Elzenbos enige tijd standhouden en ontstaat bosecosysteem II.2. Ook hier verloopt echter de vegetatieontwikkeling uiteindelijk in de richting van een soortenrijker bostype, behorend tot het Elzen-Vogelkersverbond.

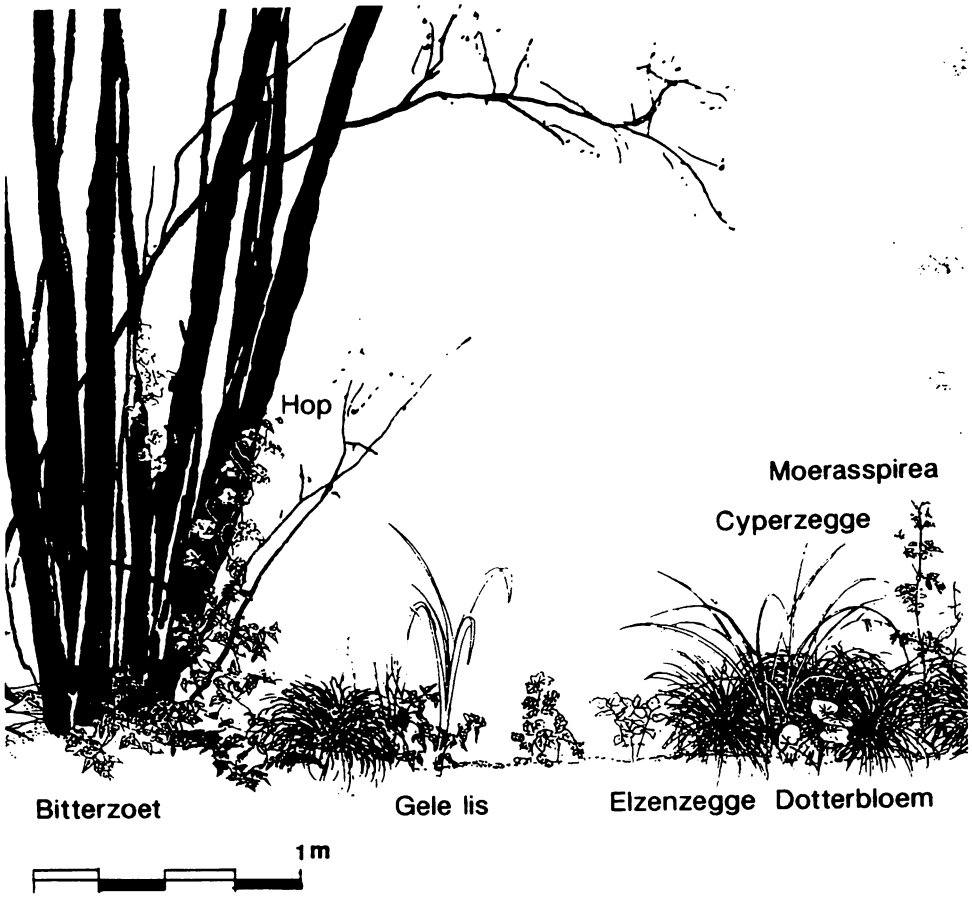
10.2.5 Elzenbroekbossen van natte beekdalen (groeiplaats V)

Belangrijkste onderscheidende groeiplaatsfactoren:
regelmatige overstroming door de beek, geringe invloed van inzijgend regenwater;
grondwaterkwaliteit bepaald door aanvoer kalkrijk kwelwater of verrijkt beekwater;
sterk wisselende dikte van het veen, matig dikke veraarde bovengronden.

Bosecosystemen:
V.5 Beekdal-Zwarte bes-Elzenbos (vegetatie: Carici elongatae-Alnetum ribetosum nigri);
V.7 Beekdal-Elzenzegge-Elzenbos (vegetatie: Carici elongatae-Alnetum typicum, vegetatie binnen de beekdalen uitsluitend op deze groeiplaats).

a. bosbeeld.

b. detail ondergroei.



Figuur 10.10. Elzenhakhout in Beekvliet (Gld.); goed ontwikkeld, soortenrijk Elzenzegge-Elzenbos in een nat beekdal.

Ligging en hydrologie

De natte beekdalen liggen meestal in de middenloop van het beeksysteem, vaak niet al te ver verwijderd van de huidige stroombedding. Het betreft hier een groeiplaats die zowel ruimtelijk als fysisch-chemisch tussen kwelzones (groeiplaats I) en benedenlopen (groeiplaats IV) in ligt. Het milieu is dynamischer dan in de kwelzones. De waterkwaliteit lijkt sterk op die van de kwelrijke dalen, al is de mineralenrijkdom van het water in het algemeen wat hoger. Dit wijst enerzijds op de aanvoer van rijker kwelwater en anderzijds op toevoer van vervuild water via de beek. De inundatie wordt in belangrijke mate veroorzaakt door het buiten de oevers treden van de beek en duurt meestal meer dan vier maanden. In droge perioden zakt het water in vergelijking met groeiplaats I dieper weg (30 tot 60 cm beneden maaiveld); van sterke verdroging is echter geen sprake. De pH van het grondwater varieert van matig zuur

tot bijna neutraal (van 5,5 tot 7,0). Het EGV ligt boven de 40 mS/m en kan tot 100 oplopen (bij uitzondering ook ver daarboven). De IR is meestal groter dan 80%, soms zelfs meer dan 90% (fig. 10.3e).
Een bijzondere vorm van deze groeiplaats komt voor in de natte duinen. Het betreft hier elzenbroekbossen op brede moerassige randen van duinmeren in de kalkrijke duinen (bijvoorbeeld het Quackjeswater in Voornes Duin). Op grond van hun kalkrijkdom, grondwaterstandfluctuaties en vegetatie komt de groeiplaats van deze, overigens vrij zeldzame, duinbroekbossen overeen met die van de natte, kwelrijke beekdalen. De horizontale dynamiek van overstromend beekwater ontbreekt hier echter.

Bodem en humusvormen

De veendikte varieert sterk, van 0 tot meer dan 120 cm. In het Elzenzegge-Elzenbos (bosecosysteem V.7) zijn de veenprofielen over het algemeen wat dikker dan in het Zwarte bes-Elzenbos (bosecosysteem V.5). Het Zwarte bes-Elzenbos is over het algemeen iets minder nat dan het Elzenzeggetype (GLG resp. rond 30 cm en rond 50 cm). De veraarding van het veen is binnen het Elzenzegge-Elzenbos vaak het minst ver gevorderd. Dit verschil in mate van veraarding komt ook tot uiting in verschillen in C/N-quotiënt van de bodem: veelal is in het Elzenzegge-Elzenbos het C/N-quotiënt hoger dan in het Zwarte bes-Elzenbos. Het bodemwater is in het Elzenzegge-Elzenbos ten gevolge van het relatief dikke veendek iets zuurder dan in het Zwarte bes-type.
De meest voorkomende humusvormen zijn in het Elzenzegge-Elzenbos *Mor*-achtig van karakter en zijn slechts tot een geringe diepte veraard (*Beek-mesimor, Eerd-mesimor*; fig. 10.4e). Slechts in enkele gevallen is er sprake van *Moder*-humusvormen (*Beek-eerdmoders*).
In het Zwarte bes-Elzenbos behoort een aanzienlijk deel van de humusvormen tot het *Mull*-type. Hier is het humificatieproces, onder invloed van de wat grotere grondwaterfluctuaties en het veelal meer minerale karakter van de bodem, relatief ver gevorderd en zijn *Endo-hydromulls* ontstaan (fig. 10.4e). Daarnaast komen er, vooral indien er sprake is van een dunne veraarde venige laag, ook *Moder*-humusvormen voor (*Beek-eerdmoders*). In sommige gevallen bestaat de bovengrond uit fijn gyttja-achtig materiaal (*Meer-eerdmoders*).
De pH van de bovengrond is binnen het Elzenzegge-Elzenbos het laagst in de *Mors* en *Moders*: de pH-KCl ligt daar in de bovenste 5 cm tussen 3,0 en 4,5; in de laag daaronder tussen 4,5 en 5,0. In de *Mull*-typen, vooral in de meer minerale, ligt de pH in het algemeen hoger. Binnen het Zwarte bes-Elzenbos varieert de pH-KCl van de bovengrond van 4 tot 6 in de bovenste 5 cm en van 4,5 tot 6,5 in de daaronder gelegen 20 cm.

Nutriëntenhuishouding

De lage C/N- en C/P-ratio's duiden op een hoge interne N- en P-voorziening (fig. 10.5d). Het aandeel van de anorganische fosfor in de totale hoeveelheid fosfor is, vooral in de meer minerale gronden, relatief hoog. In het Elzenzegge-Elzenbos (bosecosysteem V.7) is de nutriëntenaanbod minder groot dan in het Zwarte bes-Elzenbos (bosecosysteem V.5). De

invloed van het grondwater, en daarmee de aanvoer van nutriënten via het water, is echter groter in het Elzenzeggetype. De beide ecosysteemtypen zijn verreweg de meest kalkrijke van alle onderscheiden broekbossen. De hoge calciumconcentraties in het bodemwater bewerkstelligen een goede buffering van H^+-ionen in de ondergrond.

Samenvatting van groeiplaatsen van natte beekdalen (groeiplaats V)

- *natte tot vochtige, lang geïnundeerde groeiplaats; de GLG varieert van 30 tot 60 cm; de inundatieduur is meer dan 4 maanden per jaar;*
- *lithoclien water met een EGV van 40 tot 100 mS/m, een IR van meer dan 80%, een pH van 5,5 tot 7,0 en een Ca-gehalte van meer dan 70 mg/l;*
- *de bovengronden bestaan meestal uit matig verweerd tot veraard veen; soms mineraal; lemig materiaal komt altijd binnen 30 cm voor;*
- *de ondergrond bestaat overwegend uit leemrijke afzettingen (beekklei);*
- *bodems: Vo, Vk en Vc (vooral in bosecosysteem V.5); vooral in bosecosysteem V.7, vWz, pRn59 en pZg23 (broek-, beek- en zwarte beekeerdgronden) en hVc en Vz (koop- en vlierveengronden);*
- *humusvormen: V.5 (Zwarte bes): Moders in dunne veraarde veenlaag (Beek- en soms Meer-eerdmoder) en minerale mull-profielen (Endohydromull);*
  V.7 (Elzenzegge): Mors in eutroof veen, vrijwel zonder veraarding (Beek-mesi-mors), venige Mors met dunne veraarde laag (Eerd-mesimor) en soms Moder-achtige humusvormen (Beek- en Moer-eerdmoder);

Bosecosystemen en hun ontwikkeling

De broekbossen van de natte midden- en bovenlopen van de beekdalen (groeiplaats V) zijn van een sterk wisselende ouderdom. Verreweg het merendeel werd echter aangelegd of is spontaan opgeslagen voor 1950; ongeveer de helft is zelfs ouder dan 150 jaar. Jongere bossen zijn meestal aangelegd/ontstaan op verlaten grasland; het Elzenzegge-Elzenbos (bosecosysteem V.7) komt echter ook wel voor in uitgeveende delen van het beekdal, het Zwarte bes-Elzenbos (bosecosysteem V.5) ook wel in voormalig rietland. De meeste bossen op deze groeiplaats werden vroeger als hakhout beheerd; tegenwoordig blijft beheer vaak achterwege en is sprake van doorgeschoten hakhout. Het betreft goed of gemiddeld groeiend elzenbos met S-waarden van 16-25 m.
Het Elzenzegge-Elzenbos is het meest voorkomende vegetatietype (en tevens de PNV) op deze groeiplaats (fig. 10.10). Het afgeleide Zwarte bes-Elzenbos is gebonden aan situaties met grotere grondwaterfluctuaties (meer dan 60 cm verschil tussen GLG en GHG) en de daarmee samenhangende sterkere mineralisatie (relatief lage C/N en C/P) van de organische bovengrond. Ook wordt het Zwarte bes-Elzenbos aangetroffen op plekken waar sprake is van aanvoer van rijker, minder lithotroof kwel- of beekwater (lagere ionenratio en hogere pH) èn op gronden met

een meer voedselrijk, mineraal karakter. Dergelijke situaties komen onder meer voor aan de randen van de dalbodems, dit wil zeggen op de overgang van Elzenbroek met Elzenzegge (*Alnion*; bosecosysteem V.7) naar de bossen van de minerale gronden (*Alno-Padion*). De veendikte onder het Zwarte bes-Elzenbos kan sterk variëren. In tegenstelling tot de bossen van groeiplaats I betreft het hier echter systemen die nog volledig onder invloed van het beekwater staan. Bij eutrofiëring neemt de Grote brandnetel hier weliswaar toe, maar blijven toch ook de echte broekbossoorten aanwezig, mits de groeiplaats niet verdroogt. Slechts bij extreme eutrofiëring komt de Grote brandnetel tot dominantie.
Bij verdroging van groeiplaats V ontstaat groeiplaats II, waarbij het Elzenzegge-Elzenbos (bosecosysteem V.7) wordt vervangen door het elzenbos met Framboos (bosecosysteem II.4; fig. 10.12). Hierin kan de Elzenzegge zich overigens nog langdurig handhaven (zie groeiplaats II). Het elzenbos met Zwarte bes (bosecosysteem V.5) kan zich bij verdroging zowel ontwikkelen tot een Framboos-Elzenbos (bosecosysteem II.4) als tot een Brandnetel-Elzenbos (bosecosysteem II.2). Het laatstgenoemde type treedt vooral op in situaties waarin eutroof beekwater nog lang invloed blijft uitoefenen op de groeiplaats. Verzuringsprocessen worden dan vertraagd, vooral op kleiige bodems of op relatief dikke veenpakketten (zie groeiplaats II). Brandnetel-Elzenbos wordt lokaal ook in niet verdroogde beekdalen aangetroffen en wel in sterk geëutrofieerde situaties. Deze bossen zijn overigens niet als apart bosecosysteem onderscheiden. Ook na verdroging blijft de Grote brandnetel hier dominant.
Bij isolatie van de groeiplaats ten opzichte van beek- en kwelinvloed treedt sterke verzuring van de bodem op. Waar dit proces verloopt zonder dat substantiële verdroging optreedt, ontstaat groeiplaats VI, het geïsoleerde beekdal (zie 10.2.6). Het Elzenzegge-Elzenbos ontwikkelt zich dan eerst naar het Zompzegge-Elzenbos (bosecosysteem VI.6), en uiteindelijk naar een veenmosrijk berkenbroek (Zompzegge-Berkenbos, bosecosysteem VI.15). Als naast isolatie ook een substantiële verdroging optreedt, zal de vegetatieontwikkeling echter eerder verlopen in de richting van een vochtig Eiken-Berkenbos, een ontwikkeling die vaak gepaard gaat met het tot dominantie komen van bramen.

Een goed-ontwikkeld Elzenzegge-Elzenbos wordt vaak gekenmerkt door de aanwezigheid van poelen met Waterviolier, zoals hier in een nat beekdal bij Vragender (Gld.).

10.2.6 Elzen- en berkenbroekbossen van geïsoleerde delen van beekdalen (groeiplaats VI)

Belangrijkste onderscheidende groeiplaatsfactoren:
GLG > 35 cm; sterke afwisseling van inzijging en waterverzadiging; de grondwaterkwaliteit wordt bepaald door inzijgend regenwater, aanvoer van freatisch grondwater en aanvoer van matig lithotroof kwelwater; weinig directe invloed van overstromend beekwater; dunne of matig dikke veraarde bovengrond.

Bosecosystemen:
VI.6 Beekdal-Zompzegge-Elzenbos (vegetatie: Carici elongatae-Alnetum caricetosum curtae, uitsluitend voorkomend op deze groeiplaats);
VI.15 Beekdal-Zompzegge-Berkenbos (vegetatie: Carici curtae-Betuletum typicum, binnen de beekdalen uitsluitend voorkomend op deze groeiplaats).

Ligging en hydrologie

Op de overgangen van beekdalen naar meer geïsoleerde moerassystemen, zoals vennen en hoogvenen, kan een reeks van groeiplaatsen worden onderscheiden. De aan de rand van het hoogveen en arme vennen gelegen groeiplaatsen zijn voedselarm (zie hoofdstuk 12, groeiplaats XII). De voedselrijkere overgangen, die hier worden behandeld, maken duidelijk deel uit van het beekdalsysteem. Ze liggen binnen de grotere beekdalstelsels op min of meer van het beeksysteem geïsoleerde depressies zoals stroomdalvennen. In veel gevallen zijn deze locaties voor veenwinning vergraven.
De GLG bedraagt meestal meer dan 30 cm, waardoor de groeiplaats in hoge mate beïnvloed wordt door inzijgend regenwater. De inundatie met lokaal kwelwater en aangevoerd freatisch water blijft meestal beperkt tot hooguit drie maanden per jaar. De verdroogde stroomdalvennen onderscheiden zich van de ven- en hoogveenranden door hun 'doorstroomkarakter' en grondwaterkarakteristiek. In tegenstelling tot de arme overgangsgroeiplaats (XII) heeft de beek hier periodiek nog enige invloed op het grondwater. Het grondwater vertoont dan ook een matig lithotroof karakter (fig. 10.3f). De pHwater (4,5-6,0), de ionenratio (IR 40-85%) en het calciumgehalte in het bodemwater zijn duidelijk hoger dan in de arme overgangsgroeiplaats (XII). De aangetroffen SO_4^{2-}-concentraties zijn, een enkele uitzondering daar gelaten, gering (<50 mg/l).
Een enigszins afwijkende groep binnen deze groeiplaats (VI) wordt gevormd door de veenafgravingen die het gehele jaar onder water staan en die van directe beekinvloed geïsoleerd zijn. In deze veenputten kan zich een kragge vormen die grote overeenkomst vertoont met een geïsoleerde laagveenkragge.

Bodem en humusvormen

De veendikte kan binnen deze groeiplaats sterk variëren (van 10 cm tot meer dan 120 cm). Het grote verschil met de meer minerale profielen in de overige beekdalgroeiplaatsen is dat hier altijd veenvorming plaatsvindt. Het organische-stofgehalte van de bovengrond ligt hoger dan bij de overige beekdalgroeiplaatsen (meestal meer dan 70%), hetgeen wijst op een geringe directe beekinvloed. De bovengrond van het Zompzegge-Elzenbos (bosecosysteem VI.6) is sterk veraard, waarbij *Moder*-profielen zijn ontstaan (*Veen-eerdmoder* en soms *Dunne eerdmoder*); fig. 10.4f). Deze zijn echter onder invloed van inzijgend regenwater sterk verzuurd. Het meer geïsoleerde, sterker verzuurde Zompzegge-Berkenbos (bosecosysteem VI.15) wordt gekenmerkt door een geringere omzetting van het organische materiaal, waarbij voor het merendeel niet of slechts in geringe mate veraarde mors zijn gevormd (*Veen-mesimor*). Op deze plekken kunnen zich zelfs dunne veenmosveen-profielen ontwikkelen (*Rauwmesimors*). In deze profielen is de pH-KCl laag: van 3,5 tot plaatselijk minder dan 3,0. De ondergrond bestaat plaatselijk uit rijker broekveen, maar is meestal opgebouwd uit zand met leemrijke lagen.

Nutriëntenhuishouding

De nutriëntenhuishouding wordt bepaald door twee tegengestelde processen. Aanvankelijk vindt door lichte verdroging een interne verrijking van de bovengrond plaats ten gevolge van mineralisatie van organisch materiaal (veraarding). Bij deze veraarding komt veel stikstof en fosfor beschikbaar en treedt enige verzuring op (Kazda et al. 1992). Het veraardingsproces kan voortduren zolang het lithotrofe, kalkhoudende grond- en beekwater nog invloed uitoefent. Bij het verdwijnen van deze invloed (isolatie) wordt de bovengrond het grootste gedeelte van het jaar uitsluitend gevoed door inzijgend regenwater, waarbij een sterke verzuring optreedt die de veraarding uiteindelijk tot staan brengt. Ondanks de optredende verarming kunnen relatief diep wortelende gewassen nog lange tijd profiteren van het lithocliene grondwater. In het Zompzegge-Elzenbos (bosecosysteem VI.6) is de veraarding nog gaande, getuige de vrij lage C/N-verhouding van de bovenste 25 cm van het humusprofiel (12 tot 16; fig. 10.5e). Plaatselijk is de C/N-verhouding in de bovenste 5 cm van het humusprofiel al duidelijk hoger dan dieper in het profiel. De mineralisatie van stikstof is in het Zompzegge-Berkenbos (bosecosysteem VI.15) veel minder. De C/N-verhouding in de bovengrond varieert hier van 15 tot 30. Dezelfde tendens is waar te nemen wat betreft de mineralisatie van fosfor.
De verhouding tussen de beschikbare fosfor en stikstof in de humusprofielen duidt op een relatief laag gehalte aan anorganisch gebonden fosfor. In de overige, niet-geïsoleerde beekdalgroeiplaatsen (I-V) ligt de verhouding tussen organisch en anorganisch fosfor duidelijk anders.

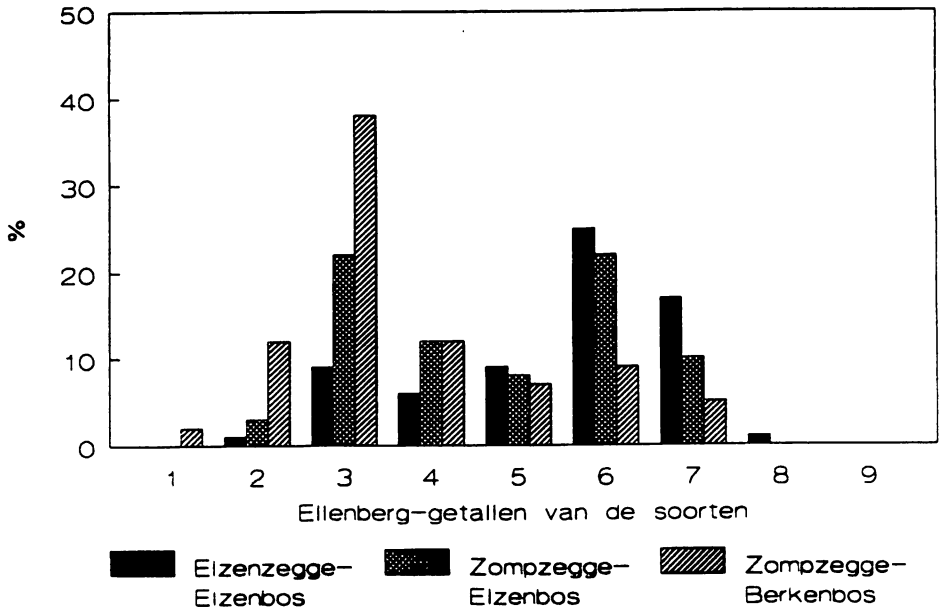
Samenvatting van groeiplaatsfactoren van de geïsoleerde delen van beekdalen (groeiplaats VI)

- *vochtige groeiplaats met nauwelijks directe invloed van de beek (Gt II-III, GLG 30 tot 60 cm, inundatie 0 tot 4 maanden per jaar);*
- *waterkwaliteit: matig lithoclien water; EGV 10-40 mS/m; IR 40-85%; pH 4,5-6,0; Ca-gehalte < 50 mg/l; SO4-gehalte < 40 mg/l;*
- *veenlaag met sterk wisselende dikte (zeggeveen en mesotroof broekveen);*
- *minerale ondergrond meestal zandig met soms sterk lemige lagen (beekklei)*
- *bodem: in beide ecosystemen vWz, aVc, aVz, hVz (broekeerd-, madeveen- en koop-veengronden); alleen in bosecosysteem VI.15 Vo en Vz (vliet- en vlierveengronden);*
- *humusvormen:*
  VI.6 (Zompzegge-Elzenbos): verzuurde, veraarde venige Moder-profielen (Veen-eerdmoder en Dunne eerdmoder); alle met een pH-KCl in de bovengrond van 3,5-4,5 en een C/N-verhouding van 12 tot 16;
  VI-15 (Zompzegge-Berkenbos): Mor-profielen in mesotroof veen met dun oligotroof dek (Veen-mesimor en Rauw-mesimor), extreem lage pH in de bovengrond (2,7-3,5) en hoge C/N-verhouding (17-30).

Bosecosystemen en hun ontwikkeling

De ontwikkeling van de bossen in de geïsoleerde beekdalen en de stroomdalvennen wijkt sterk af van de ontwikkeling van de overige beekdalbroekbossen. Het betreft voornamelijk jonge bossen. Bos ouder dan 150 jaar komt op deze groeiplaats in het geheel niet voor. De bosaanleg vond in de meeste gevallen plaats op voormalige veenafgravingen, soms ook op grasland. De groei van elzenbossen is slecht tot matig (S-waarden 14-18m). Voor het berkenbos liggen de S-waarden rond 15 m.
Het Zompzegge-Elzenbos (bosecosysteem VI.6) is ontstaan door isolatie van groeiplaats V ten opzichte van het kalkrijke beek- en kwelwater (zie ook fig. 10.12). Bij lichte verdroging is in eerste instantie veraarding van de bovengrond opgetreden. Dit proces kon doorgaan zolang kalkrijk beek- en kwelwater nog enige invloed hadden op het bovenste deel van het bodemprofiel. Op deze wijze is er een vrij dikke veraarde *Moder*-achtige bovengrond ontstaan. Na de isolatie wordt de groeiplaats voornamelijk beïnvloed door vrij arm lokaal kwelwater en regenwater, zonder dat er verdere verdroging optreedt. Het gevolg is een verarming en verzuring van de bodem, waarbij mineralisatie van het veen vrijwel tot stilstand komt en zich oligotrafente soorten als Zompzegge en veenmossen (o.a. *Sphagnum fimbriatum*) kunnen vestigen. De reeds aanwezige elzen kunnen zich onder invloed van het relatief rijke grondwater nog handhaven, maar verjonging van de els is door de steeds zuurder wordende bovengrond onmogelijk geworden (zie ook groeiplaats III).
Het Zompzegge-Elzenbos (bosecosysteem VI.6) ontstaat niet uitsluitend ten gevolge van beginnende isolatie van het beekbegeleidende elzen-

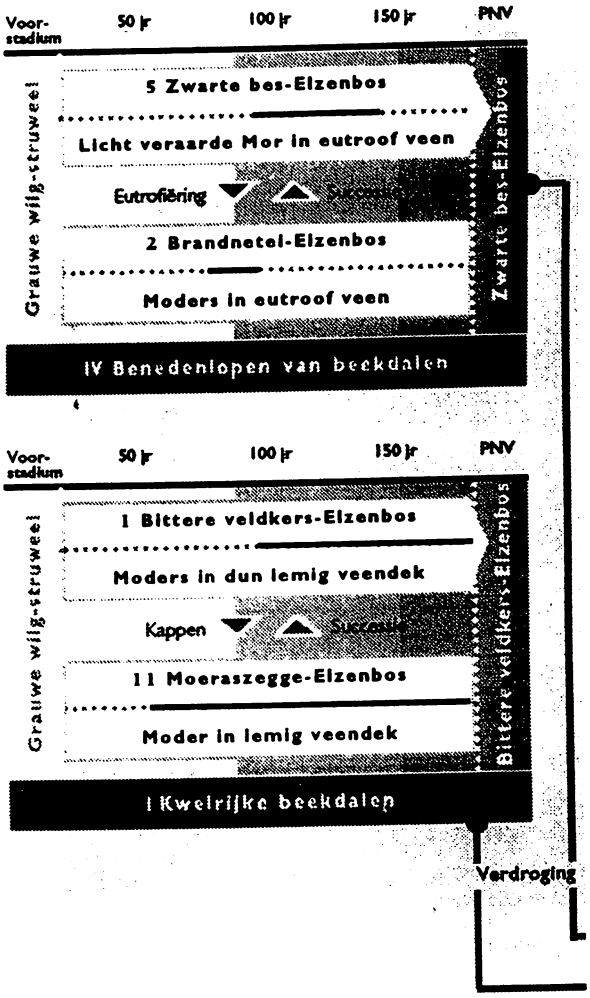
broekbos. Door afgraving van veen in reeds langer geïsoleerde, licht verdroogde delen van een beekdal kunnen kwel en beekinvloed weer toenemen zodat de omstandigheden gunstig worden voor verjonging van Zwarte els. Vaak leidt kleinschalige vergraving van een beekdal tot complexe situaties met op veenrestanten relatief droog berkenbroek, waarin zelfs Zomereik (*Quercus robur*) op kan treden, en met elzenbroekbos in de afgegraven delen. In geïsoleerde veenputjes, waar het eutrofe water geen toegang heeft, slaan geen elzen op, maar regenereert het veen door veenmosgroei.
Het Zompzegge-Berkenbos (bosecosysteem VI.15) ontstaat door verdere verzuring, mede dankzij toenemende invloed van het veenmos (vorming van veenmosveen). Hierbij wordt Zwarte els in het Zompzegge-Elzenbos langzamerhand verdrongen door Zachte berk (zie ook Döring-Mederake 1991). Zo ontstaat aan de arme, zure kant van deze gradiëntgroeiplaats een type berkenbroekbos, waarin nog duidelijk elementen van het elzenbroek (*Alnion*) te vinden zijn, zoals Grote wederik (*Lysimachia vulgaris*) en Pluimzegge (*Carex paniculata*), maar waarin Wilde gagel (*Myrica gale*) al met lage bedekking aanwezig is. De ontwikkeling van het Elzenzegge-Elzenbos (bosecosysteem V.7) via het Zompzegge-Elzenbos (bosecosysteem VI.6) naar het door berk gedomineerd bos met Zompzegge (bosecosysteem VI.15) kan overigens ook zonder een veraardingsproces in de venige bovengrond verlopen. Dit duidt dan op een vrij abrupte isolatie van rijker beek- en kwelwater, waarbij nauwelijks verdroging optreedt. Bij sterke verdroging van dit milieu gaat de ontwikkeling van de vegetatie al snel in de richting van een vochtige variant van het Berken-Eikenbos (*Betulo-Quercetum molinietosum*).



Figuur 10.11. Indicatiewaarde van de soorten van drie beekdalbroekbostypen voor de zuurgraad van het milieu op basis van Ellenberg-getal-len (Ellenberg et al. 1991).

In figuur 10.11 wordt weergegeven hoe de indicatiewaarde van de plantesoorten voor de zuurgraad van het milieu verandert bij toenemende hydrologische isolatie. De ontwikkelingsreeks omvat drie bostypen: het oorspronkelijke Elzenzegge-Elzenbos (bosecosysteem V.7), het reeds iets verzuurde en geïsoleerde Zompzegge-Elzenbos (VI.6) en het eindstadium van de ontwikkeling: het Zompzegge-Berkenbos (VI.15). Duidelijk is dat alle drie de bostypen soorten bevatten met een sterk uiteenlopende indicatie voor de zuurgraad van het milieu. In alle drie de typen worden namelijk zowel soorten van zure tot sterk zure bodems (klasse 2), als soorten van een zwak zure tot zwak basische bodems (klasse 7) aangetroffen. Het zwaartepunt ligt echter voor de verschillende bostypen geheel anders. Het Elzenzegge-Elzenbos heeft vooral soorten van een zwak zuur tot zwak basisch milieu (klasse 6 en 7), zoals Zwarte els (*Alnus glutinosa*), Elzenzegge (*Carex elongata*) en Moeraszegge (*Carex acutiformis*). In het Zompzegge-Berkenbos treden daarentegen vooral soorten van zure bodem (klasse 3) op de voorgrond; voorbeelden zijn Zachte berk (*Betula pubescens*), Snavelzegge (*Carex rostrata*) en Moerasstruisgras (*Agrostis canina*). Het Zompzegge-Elzenbos neemt duidelijk een intermediaire positie in, maar lijkt het meest op het Elzenzegge-Elzenbos. Ook in dit subtiele overgangsmilieu blijft het verschil tussen *Alnion*- en *Betulion*-bossen duidelijk.

OVERGANG NAAR LAAGVEEN



Vegetatie bos-ecosysteem komt overeen met PNV

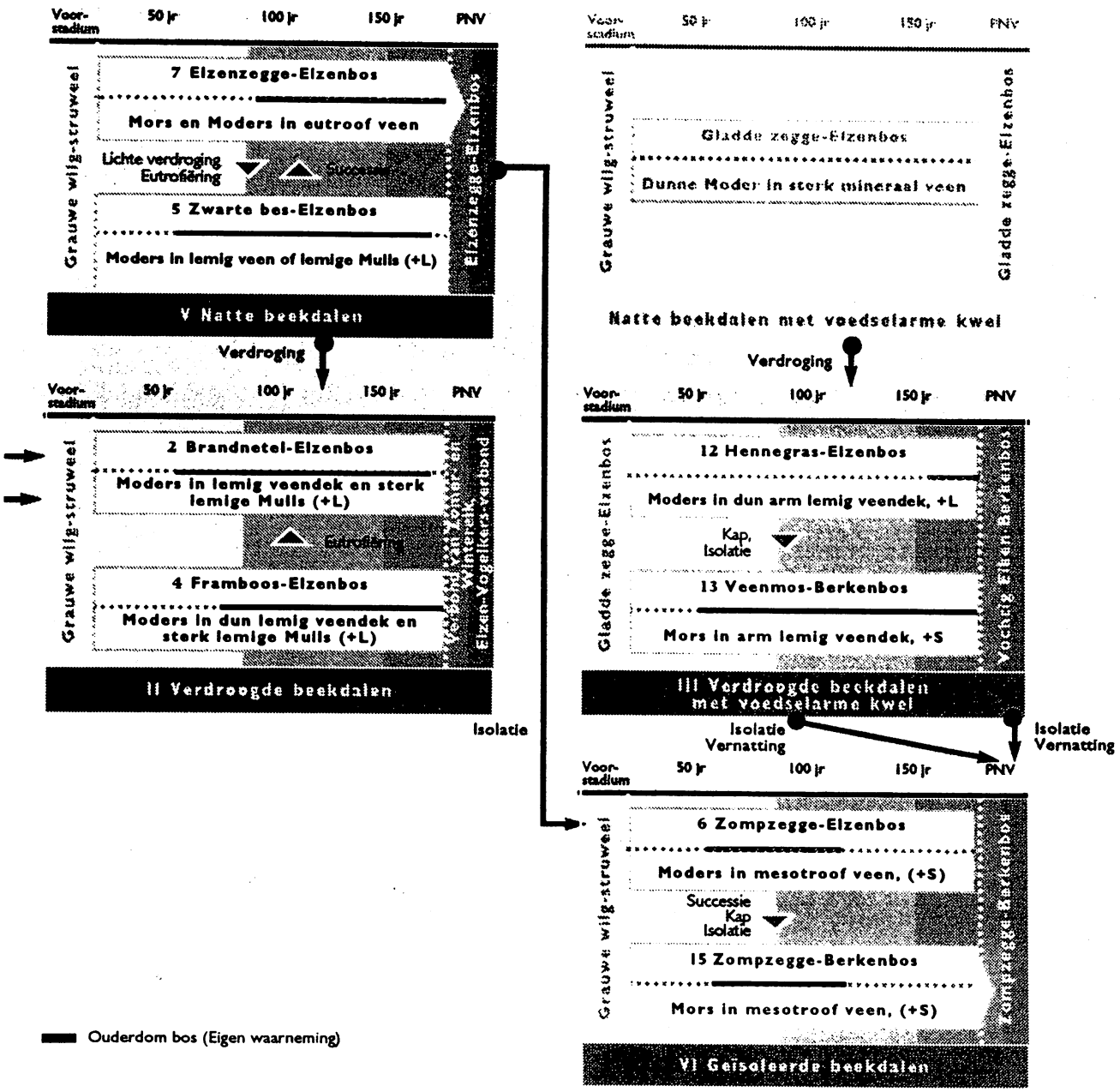
12 Vegetatietype — Bos-ecosysteem

Humusvorm

OVERGANG NAAR HOOGVEEN

+L: Met strooisellaag (L+F)
(+L): Plaatselijk met strooisellaag (L+F)
+S: Met veenmoslaag (Sphagnum)

Figuur 10.12. Broekbosontwikkeling in beekdalen. Per beekdalgroeiplaats is aangegeven uit welk voorstadium de aangetroffen bosecosystemen zijn ontstaan en wat de potentieel-natuurlijke vegetatie (PNV) is. Per bosecosysteem is een korte karakteristiek van de humusvorm gegeven; een zwarte balk duidt de ouderdom van het bos aan (alleen eigen waarnemingen); verder is vermeld of de huidige vegetatie overeenkomt met de PNV. Door middel van pijlen is aangegeven hoe de verschillende groeiplaatsen en bosecosystemen kunnen overgaan in andere broekbosgroeiplaatsen en -ecosystemen.



10.3 Natuurwaarde

10.3.1 Natuurwaarde van de bosecosystemen

Tabel 10.2 geeft een globaal overzicht van de natuurwaarde van de broekbosecosytemen van de beekdalen. De natuurwaarde van de meeste bosecosystemen in de beekdalen is groot. Dit houdt vooral verband met de sterke achteruitgang in oppervlakte van natte beekdalen gedurende de tweede helft van deze eeuw, waardoor beekbegeleidende broekbossen zowel nationaal als internationaal zeldzaam zijn geworden. De achteruitgang heeft niet uitsluitend betrekking op elzenbos, ook berkenbos is tegenwoordig schaars (Meeuwissen 1993). Om beekdalbroekbossen in stand te houden of optimaal te ontwikkelen is het noodzakelijk dat permanent voldoende water van de juiste kwaliteit beschikbaar is. Tegenwoordig wordt bij enkele bossen op groeiplaats I nog steeds aan die voorwaarde voldaan. De tijd dat er lyrische beschrijvingen werden gepubliceerd van de floristische rijkdom van bijvoorbeeld Twentse bronnetjesbossen ligt echter al ver achter ons (De Wit 1947). Overigens zijn bronnetjesbossen van nature zeldzaam en stonden ze reeds in de jaren veertig en vijftig aan bedreigingen bloot (Passchier 1941; Zwart 1944; De Wit 1947). Sindsdien hebben cultuurtechnische ingrepen in het beekdallandschap een zware tol geëist.
De hoogste natuurwaarde wordt toegekend aan de elzenbroekbossen op groeiplaats I. Het Veldkers-Elzenbos (bosecosysteem I.1) scoort voor alle criteria in klasse 3. Waardevol zijn verder het Moeraszegge-Elzenbos (bosecosysteem I.11), het Veenmos-Berkenbos (bosecosyteem III.13), het Zwarte bes-Elzenbos (bosecosysteem IV.5 en V.5), het Elzenzegge-Elzenbos (bosecosysteem V.7) en de Elzen- en Berkenbossen met Zompzegge op groeiplaats VI (resp. bosecosysteem VI.6 en VI.15). Een matig hoge natuurwaarde wordt toegekend aan het Framboos-Elzenbos en het Hennegras-Elzenbos (resp. bosecosysteem II.4 en III.12).
De kans op herstel van deze twee bosecosysteemtypen naar een meer natuurlijke situatie wordt redelijk hoog ingeschat. De laagste natuurwaarden hebben betrekking op de Elzenbroekbossen met dominantie van Grote brandnetel, zowel op groeiplaats II als op IV (bosecosysteem II.2 en IV.2). Aangezien groeiplaats IV veel zeldzamer is dan groeiplaats II, scoort het Brandnetelbos in op eerstgenoemde groeiplaats hoger.
Uit tabel 10.2 valt verder af te leiden dat de natuurlijkheid van de beekbegeleidende broekbossen sterk uiteenloopt. Met uitzondering van het Veldkers-Elzenbos (op groeiplaats I) zijn alle beekdalbossen in principe vervangbaar.

10.3.2 Betekenis van broekbossen in beekdalen voor de fauna

Voor een beoordeling van de geschiktheid van broekbossen als biotoop voor dieren is een aantal factoren van belang: de begaanbaarheid, de grootte van het boscomplex, de structuur van de vegetatie en de beschikbaarheid van voedsel.

Tabel 10.2. Natuurwaarde van de bosecosystemen in de beekdalen.

Bosecosysteem	I 1	I 11	II 4	II 2	III 13	III 12	IV 5	IV 2	V 7	V 5	VI 15	VI 6
Natuurlijkheid (overeenkomst met PNV)	3	2	1	1	2	1	3	1	3	2	2	2
Onvervangbaarheid (ontwikkelingsduur)	3	2	2	1	2	1	2	1	2	2	2	2
Internationale zeldzaamheid	3	2	2	2	2	2	2	3	3	3	3	3
Nationale zeldzaamheid	3	3	2	2	3	2	3	3	3	3	3	3
Aanwezigheid karakteristieke soorten	3	2	2	1	3	2	3	1	3	3	3	3
Afwezigheid storingssoorten	3	3	2	1	3	2	2	1	3	2	3	3
Kans op herstel van gestoorde groeiplaatsen	-	-	3	2	*	3	-	2	-	*	-	*

1 = gering; 2 = matig; 3 = groot; * = verandering in verband met hoge natuurwaarde ongewenst; - = niet van toepassing.

I.1 Beekdal-Veldkers-Elzenbos;
I.11 Beekdal-Moeraszegge-Elzenbos;
II.4 Beekdal-Framboos-Elzenbos;
II.2 Beekdal-Brandnetel-Elzenbos;
III.13 Beekdal-Veenmos-Berkenbos;
III.12 Beekdal-Hennegras-Elzenbos;
IV.5 Benedenloop-Zwarte bes-Elzenbos;
IV.2 Benedenloop-Brandnetel-Elzenbos;
V.7 Beekdal-Elzenzegge-Elzenbos;
V.5 Beekdal-Zwarte bes-Elzenbos;
VI.15 Beekdal-Zompzegge-Berkenbos;
VI.6 Beekdal-Zompzegge-Elzenbos.

Vogels

De broedvogeldiversiteit hangt in bossen ten nauwste samen met de structuur van de begroeiing. Een afwisseling van hakhout en opgaand bos met open plekken biedt de meeste mogelijkheden. Beekbegeleidende broekbossen grenzen vaak aan vochtige graslanden en aan andere gevarieerde voedselrijke bostypen van het Essen-Vogelkersverbond. Ook biedt het vochtige broekbosmilieu levensmogelijkheden voor veel insekten (zowel in kwalitatieve als in kwantitatieve zin). Er is dus een relatief groot aanbod van voedsel.
In het algemeen zijn de beekbegeleidende bossen zeer rijk aan broedvogels. Desalniettemin zijn er eigenlijk geen broedvogelsoorten die uit-

sluitend voorkomen (en dus gebonden zijn aan) beekbegeleidend elzenbroek. Wel was de Blauwborst (*Luscinia svecica*) in het verleden karakteristiek voor bosranden en struwelen in de Brabantse beekdalen; deze soort is daar nu echter vrijwel verdwenen (Kwak 1989).
De broedvogelsamenstelling wisselt met de ontwikkelingsfase van het broekbos. De kapcyclus heeft hierop uiteraard grote invloed. Als in het bos bijvoorbeeld een hakhoutbeheer wordt gevoerd kan in enkele jaren de betekenis voor broedvogels geheel veranderen (Kalkhoven & Opdam 1984). Aangezien jongere bosstadia veel broedvogels herbergen, betekent ouder worden van het bos een verarming aan vogels. Het kan zinvol zijn om in doorgeschoten hakhout op kleine schaal de hakhoutcultuur te hervatten. In enkele gevallen is de natuurwaarde van een broekbos met deze maatregel te verhogen. Met het kappen van elzen in het natste broekbostype, het Elzenzegge-Elzenbos op groeiplaats V, ontstaat een geschikt broedbiotoop voor o.a. Waterhoen (*Gallinula chloropus*), Meerkoet (*Fulica atra*), Watersnip (*Gallinago gallinago*) en Waterral (*Rallus aquaticus*). Vooral de beide laatstgenoemde soorten zijn in Nederland weinig algemeen en voor het natuurbeheer van grote betekenis. Zodra de jonge bomen weer boven de kruidlaag zijn uitgegroeid, begint een verschuiving in de broedvogelsamenstelling op te treden (Kalkhoven & Opdam 1984). Jong hakhout, met veel ruigte, is het domein van o.a. Sprinkhaanrietzanger (*Locustella naevia*), Bosrietzanger (*Acrocephalus palustris*) en Kleine karekiet (*A. scirpaceus*). Bij het verder uitgroeien van de boomlaag neemt een aantal specifieke bosvogels toe. O.a. Tuinfluiter (*Sylvia borin*), Tjiftjaf (*Phylloscopus collybita*) en Fitis (*P. trochilus*) profiteren van deze situatie. In opgaand hakhout komen weinig karakteristieke en/of zeldzame broedvogels voor. Wel kunnen, mits het bos in kwestie minstens 1 hectare groot is, minder algemene soorten als Wielewaal (*Oriolus oriolus*), Havik (*Accipiter gentilis*) en Sperwer (*A. nisus*) tot broeden komen. Vooral in afwisseling met randen en struwelen vormen oude bossen een geschikt biotoop voor de Nachtegaal (*Luscinia megarhyngos*) en echte bosvogels als Kleine bonte specht (*Dendrocopos minor*), Roodborst (*Erithacus rubecula*) en Appelvink (*Coccothraustes coccothraustes*). Een dergelijke vogelbevolking komt o.a. nog voor in een van de fraaiste beekbegeleidende broekbossen in Nederland, het langs de Slinge gelegen Bekendelle bij Winterswijk. Hier, maar ook in oude broekbossen elders, bouwen roofvogels als Havik, Sperwer en Buizerd (*Buteo buteo*) hun horsten graag in de kroon van bejaarde elzen.
Behalve nestgelegenheid bepaalt o.a. de beschikbaarheid van voedsel of een broekbos voor een bepaalde soort als biotoop in aanmerking komt. De hoeveelheid dood hout speelt voor insekteneters een rol. Ge-deeltelijk vermolmde stobben zijn bijvoorbeeld in trek bij Matkopmezen (*Parus montanus*).

Zoogdieren

Goed ontwikkelde elzen- en berkenbroekbossen zijn vanwege de hoge grondwaterstand en de slapheid van de veenbodem vrijwel onbegaanbaar. Als biotoop voor grotere zoogdieren zijn zij daarom ongeschikt. Broekbossen op overgangen naar minerale gronden zijn beter begaan-

baar. Dergelijke situaties komen vooral veel voor in beekdalen, met name in de brongebieden en langs de flanken van het beekdal, en in mindere mate ook in het hoogveenlandschap. De Nederlandse broekbossen in beekdalen zijn gewoonlijk van geringe afmetingen, zodat ze te klein zijn als territoria van grote zoogdieren. Alleen waar deze broekbossen onderdeel uitmaken van veel grotere boscomplexen, zijn er bestaansmogelijkheden. Een dergelijke situatie is bijvoorbeeld aanwezig in de beekbegeleidende broekbossen van Staverden en aan de rand van het Vragenderveen. Soms kan men dan ook in de modder sporen vinden van Wilde zwijnen (*Sus scrofa*). Deze dieren wentelen zich graag in de met water verzadigde bodem van (bron)bossen om af te koelen en zich van parasieten te ontdoen (Rijksinstituut voor Natuurbeheer 1983).
De dichtheid aan grote herbivoren wordt voorts in hoge mate bepaald door de beschikbaarheid van voedselplanten. Wij nemen aan dat deze binnen de broekbossen het grootst is op de meer minerale, door kwel gevoede bodems in de beekdalen. Met name de broekbossen op nattere en meest zure bodems in het laag- en hoogveenlandschap zijn in dit opzicht weinig geschikt.

Reptielen en amfibieën

Kleine diersoorten stellen andere habitateisen dan grote zoogdieren. Reptielen worden maar weinig in broekbossen aangetroffen (Wiegers 1989). Twee uitzonderingen moeten hier genoemd worden: de Ringslang (*Natrix natrix*) en de Levendbarende hagedis (*Lacerta vivipara*). Voor beide soorten is vooral de mate van variatie binnen een terrein van belang. Ringslangen vertonen daarbij in het algemeen een voorkeur voor de overgang van veen- naar zandgronden. Alle ongestoorde broekbostypen in de beekdalen, in combinatie met vochtige graslanden aan de randen, vormen dan ook in potentie een geschikt biotoop voor deze soort.

Voor de amfibieën zijn de beekdalbroekbossen voor vier, landelijk gezien zeldzame soorten van bijzonder groot belang: de Alpenwatersalamander (*Triturus alpestris*), de Vinpootsalamander (*Triturus helveticus*), de Vuursalamander (*Salamandra salamandra terrestris*) en de Boomkikker (*Hyla arborea*).
De salamandersoorten tonen, althans wat hun terrestrische habitat betreft, een voorkeur voor loofbossen. De Alpenwatersalamander prefereert broekbossen in het algemeen. Vinpoot- en Vuursalamander zijn kritischer bij de biotoopkeuze en zijn vrijwel beperkt tot bronbossen. In schoon, min of meer stromend, water zetten de wijfjes van de Vuursalamander de eieren af. Nederland ligt aan de rand van het areaal van deze westpalearctische soort (Siepel et al. 1993). Hier te lande waren Vuursalamanders in het verleden al zeldzaam. Tegenwoordig zijn alleen lokaal in Twente en Zuid-Limburg nog populaties van deze landelijk nu ernstig bedreigde soort aanwezig (Bergmans & Zuiderwijk 1986). Binnen de broekbossen van deze regio's is voor de Vuursalamander vooral het Beekdal-Veldkers-Elzenbos als biotoop van belang. Alpenwatersalamander en Vinpootsalamander zijn voor hun voortplan-

ting eveneens aangewezen op beken en bronnen. Die hoeven niet per se in bossen te zijn gelegen, maar de afname van het 'beekdalbosareaal' is volgens Bergmans en Zuiderwijk (1986) toch wel de belangrijkste oorzaak van de bedreigde status van beide soorten. Borgula (in Stumpel & Tester 1993) noemt het vernietigen van plaatsen om eieren af te zetten als hoofdoorzaak voor de achteruitgang van amfibieën in het algemeen. Alleen in het zuiden van ons land zijn nog levensvatbare populaties van Alpenwater- en Vinpootsalamander aanwezig.
Voor de Boomkikker vormen de randen van beekbegeleidende elzenbossen een geschikt biotoop. In heel West-Europa is deze soort in de afgelopen decennia door verschillende oorzaken sterk achteruitgegaan (Borgula in Stumpel & Tester 1993; Blab et al. 1984). Bergmans en Zuiderwijk (1986) rekenen de Boomkikker, samen met de Geelbuikvuurpad (*Bombina variegata*), tot de twee meest bedreigde amfibiesoorten van Nederland. Onder andere in de Achterhoek zijn er echter, ondanks het alom verdwijnen van kleine landschapselementen, nog geschikte biotopen en zelfs restpopulaties aanwezig (Lenders et al. 1991). In het Agelerbroek mikt het beheer op een terugkeer van de Boomkikker middels een uitgekiend maairegime van moerasruigte aan de rand van het elzenbroek. Lokaal heeft het beheer al succes. Recent verschenen berichten dat de Boomkikker weer in aantal toeneemt.

Loopkevers

Voor loopkevers (*Carabidae*) zijn de Nederlandse broekbossen van grote betekenis. Ten minste 25 loopkeversoorten, waarvoor ons land het centrum van het areaal vormt, leven bij voorkeur in broekbossen. Insektenplagen spelen in broekbossen economisch geen rol van betekenis. Het Elzehaantje (*Agelastica alni*) kan wel massaal optreden, maar elzehout is tegenwoordig van weinig nut, en dus is de schade gering. Andere plaagsoorten zijn Elzesnuitkever (*Cryptorrhyngus lapathi*), Elzemot (*Coleophora serratella*) en Elzebladwesp (*Croesus septentrionalis*). De Wilgehoutrups (*Cossus cossus*) beperkt haar vreterij niet tot wilgestammen, maar komt ook op berken, elzen en andere loofbomen voor (Schütz & Van Tol 1982).

10.3.3 Betekenis van broekbossen in beekdalen voor de flora

Hogere planten

De broekbossen van de beekdalen bevatten in het algemeen opvallend weinig zeldzame soorten hogere planten. Dit geldt niet alleen voor de gestoorde bosecosystemen, maar ook voor de meeste ongestoorde typen. Dit gebrek aan floristische bijzonderheden houdt verband met het gegeven dat broekbossen, hoe karakteristiek en waardevol ook als vegetatiekundige eenheid, nauwelijks eigen plantesoorten bevat. Voor de beekdalelzenbroeken is dit eigenlijk alleen de Elzenzegge (*Carex elongata*); landelijk gezien een vrij zeldzame soort. Een andere zeldzame zeggesoort van de elzenbroekbossen is de Paardehaarzegge (*Carex appropin-*

quata). Deze soort is landelijk gezien veel zeldzamer dan de Elzenzegge, maar is niet specifieke voor bos. Soorten van natte ruigten, zoals Moerasspiraea (*Filipendula ulmaria*) en Kale jonker (*Cirsium palustre*) nemen in de ondergroei van met name de beekdal-elzenbroekbossen een belangrijke plaats in. Deze algemene soorten geven de ondergroei van de beekdalbroekbossen, vooral daar waar voldoende licht tot de bosbodem kan doordringen, een bontgekleurde, bloemrijke aanblik. Ook zijn zij van groot belang voor de insektenwereld.
Vanwege de extreme armoede aan soorten is het Moeraszegge-Elzenbos floristisch het minst interessant. Ook het Hennegras-Elzenbos (rompgemeenschap) en het Brandnetel-Elzenbos (derivaatgemeenschap) zijn floristisch arm; deze beide bosecosystemen vormen overgangsstadia naar andere bostypen, vooral van het Eikenverbond en Elzen-Vogelkersverbond. Er kunnen dan ook al enkele wat minder algemene soorten voorkomen die op deze ontwikkeling vooruitlopen, zoals Dubbelloof (*Blechnum spicant*) en Wijfjesvaren (*Athyrium filix-femina*).
Van alle beekdalbroekbossen is het Veldkers-Elzenbos in floristisch opzicht het meest interessant. Hier vinden we plantesoorten die landelijk gezien minder algemeen tot zeldzaam zijn; het betreft vooral soorten die ook voorkomen in bossen op vochtige, minerale bodems. Voorbeelden zijn Muskuskruid (*Adoxa moschatellina*), Slanke sleutelbloem (*Primula elatior*) en Kruipend zenegroen (*Ajuga reptans*). Sommige van deze soorten, zoals Verspreid- en Paarbladig goudveil (*Chrysosplenium alternifolium* en *C. oppositifolium*) zijn kwelindicatoren; ze zijn ook binnen het Veldkers-Elzenbos vrij zeldzaam. Bosanemoon (*Anemone nemorosa*) en de Dotterbloem (*Caltha palustris*) daarentegen komen algemeen voor, en groeien vaak met grote aantallen. Vooral dankzij deze twee soorten heeft het Veldkers-Elzenbos, in tegenstelling tot alle andere broekbostypen, een fraai voorjaarsaspect.

Mossen en Korstmossen

De specifieke betekenis van broekbossen in beekdalen voor korstmossen (*Lichenes*) en blad- en levermossen (resp. *Musci* en *Hepaticae*) is niet groot. Ook in dit opzicht is het Veldkers-Elzenbos binnen de beekdalelzenbroeken het meest interessant. Een fraaie en opvallende soort als Gerimpeld sterremos (*Plagiomnium undulatum*) komt in andere broekbostypen niet voor. Beekdikkopmos (*Brachythecium rivulare*), een soort die in de literatuur voor dit bostype wordt vermeld, werd door ons nauwelijks gevonden. Sensationeel was de vondst van Wolmos (*Trichocolea tomentella*) in een bronbos bij Tegelen. Helaas is deze voor bronmilieus karakteristieke soort kort daarop verdwenen, waarmee het aantal recente groeiplaatsen in Nederland is gereduceerd tot twee (Siebel, mond. med.).

Ook wat betreft de epifytische mossen en korstmossen zijn de beekdalelzenbossen in het algemeen betrekkelijk soortenarm. De stambasis van Zwarte els is vaak rijkelijk begroeid met Gewoon sterremos (*Mnium hornum*). Hogerop raken de stammen van de Zwarte els, maar ook van de Grauwe wilg (*Salix cinerea*), echter pas bij zeer hoge ouderdom be-

groeid. Er vestigen zich dan o.a. vertegenwoordigers van de geslachten Kroesmos (*Ulota* spec.), Haarmuts (*Orthotrichum* spec.) en Baardmos (*Usnea* spec.). In de Rode lijst van mossen en korstmossen worden veel van dergelijke schorsbewoners vermeld als bedreigde soorten (Siebel et al. 1992). Een voorbeeld van een oud, epifytenrijk elzenbroekbos is het Agelerbroek (Zielman et al. 1993).

Paddestoelen

Uiteraard leveren behalve genoemde planten en vogels ook andere organismen een bijdrage aan de natuurwaarde van broekbossen. Van die overige organismen spelen paddestoelen (*Fungi*) in broekbossen een gewoonlijk onopvallende, maar niet onbelangrijke rol. De natte en vooral zuurstofarme omstandigheden die in de meeste broekbossen heersen, vormen blijkbaar geen ernstige belemmeringen voor een aantal soorten, want in de herfst komen soms spectaculaire aantallen vruchtlichamen tot ontwikkeling. In de Standaardlijst van Nederlandse Macrofungi (Arnolds 1984) is een aanzienlijk aantal soorten opgenomen die in broekbossen kunnen worden aangetroffen. Een deel daarvan komt zelfs buiten het broekbos nauwelijks voor. Als meest karakteristieke soort voor broekbossen kan de Elzenweerschijnzwam (*Inonotus radiatus*) worden genoemd. Deze houtzwam is een algemene parasiet op stammen van Zwarte els, maar komt ook op berkestammen voor. Ander loofhout wordt hoogst zelden aangetast (Jahn 1979).

Over paddestoelen met een voorkeur voor bossen waarin Zwarte els domineert zijn vrij veel gegevens beschikbaar. Een onderscheid tussen elzenbossen in beekdalen en laagveen-elzenbroek wordt echter zelden gemaakt, zodat over verschillen in mycoflora tussen beide bostypen weinig bekend is. Grauwinkel (1987) en Winterhoff (1993) onderzochen de mycoflora van verschillende broekbossen (o.a. *Carici elongatae-Alnetum* en broekbos met berken) in Duitsland. Een indruk van de rijkdom aan paddestoelen van een *Carici elongatae-Alnetum* bij Zwolle levert Bremer (1992). De mycoflora van proefvlakken in 3 bostypen bestond in totaal uit 110 soorten. Ongeveer de helft van de 52 soorten, die over een periode van acht jaar in het elzenbroek werden aangetroffen, bleek beperkt te zijn tot dit bostype. De overige soorten kwamen ook in minstens één van de andere onderzochte bostypen (*Alno-Padion* en *Fago-Quercetum*) voor.

Tientallen soorten blijken dus wat voorkomen betreft karakteristiek te zijn voor elzenbroekbossen; zij staan in de Standaardlijst vermeld met een combinatie van 'habitat code' *Alnion glutinosae* en 'organisme code' *Els*. Opvallend is dat van die soorten meer dan tweederde tot de (zeer) zeldzame soorten wordt gerekend, hetgeen volgens Arnolds (1989) het gevolg is van ontwateren van veen en van bossen op veen. Ten gevolge van de vermindering van het (elzen)broekbosoppervlak zijn mycorrhizavormende soorten als Kleine elzegordijnzwam (*Cortinarius bibulus*) en Elzeboleet (*Gyrodon lividus*) sterk in aantal achteruitgegaan. Ook de voor broekbossen karakteristieke houtbewoners als de Violette satijn-

zwam (*Entoloma euchroum*) en een Bundelzwam (*Pholiota conissans*) ondergingen dit lot.
Van de mycorrhizasoorten zijn slechts Donkere elzenaucoria (*Naucoria scolecina*) en Rossige elzenaucoria (*N. alnetorum*) algemeen. Weeda et al. (1985) en de Standaardlijst noemen de Bleke elzenaucoria (*Naucoria escharoides*) als algemene elzenbegeleider. Deze *Naucoria* komt echter ook in andere habitats voor. Klein, maar eveneens algemene paddestoelen van het elzenbos zijn de bekerzwammetjes *Pezizella alniella*, *Rutstroemia conformata*, *Ciboria alni* en *C. amentacea*. Het overgrote deel van de rest van de *Macrofungi* is weliswaar karakteristiek voor elzenbroek, maar is zeldzaam tot zeer zeldzaam. Evenals in het berkenbroek komt in het elzenbroek een scala aan zeldzame gordijnzwammen voor: o.a. *Cortinarius alnetorum*, *C. alneus*, Geelvlokkige gordijnzwam (*C. helvelloides*), *C. scandens* en *C. lilacinopusillus*. De laatstgenoemde soort is vermoedelijk algemener dan wordt aangenomen, maar wordt vaak verward met een ander klein, paars gekleurd elzenbegeleidend gordijnzwammetje: *C. bibulus* (mondelinge mededeling Vellinga). Drie soorten Melkzwam (*Lactarius* spec.) zijn karakteristiek voor elzen; hiervan worden er 2, te weten de Lila melkzwam (*Lactarius lilacinus*) en de Rossige elzemelkzwam (*L. omphaliformis)*, in de Nederlandse en de Duitse 'Rode lijst van paddestoelen' (Arnolds 1989; Winterhoff in Blab et al. 1984) als bedreigd beschouwd. Een derde soort, de Groenige elzemelkzwam (*Lactarius obscuratus*), is onder elzen niet zeldzaam. Niet echt specifiek voor het *Alnion*, maar wel bij voorkeur op elzen groeiend is de Elzebundelzwam (*Pholiota alnicola*).
Een apart geval is het Mijtertje (*Mitrula paludosa*). Dit ascomyceetje heeft een zeer karakteristieke standplaats. Het voorkomen is beperkt tot bron- en kwelgebieden. Vruchtlichamen verschijnen in het voorjaar op rottende bladeren en takjes in stromend, zuur water of tussen Veenmossen. Het Mijtertje is niet specifiek voor broekbossen, maar wordt bijvoorbeeld wel in het Beekdal-Veldkers-Elzenbos aangetroffen. In Nederland is het Mijtertje zeldzaam. In de rode lijst van Nederlandse Macrofungi rekent Arnolds het Mijtertje tot de ernstig bedreigde soorten (Arnolds 1989). De locus classicus voor Nederland ligt in Limburg langs de Rode Beek bij het station van Vlodrop. Het aldaar gelegen 'Berkenbos met Veenmos' is bovendien bijzonder rijk aan andere paddestoelen (Vellinga & Nauta 1992). Waarschijnlijk is het geen toeval dat een kwelsoort als het Mijtertje ook vermeld wordt van de bovenloop van een andere 'rode beek' in Limburg. Rode beek is een toponiem van kwelmilieus. Ook in Duitsland is het Mijtertje zeldzaam en wordt in zijn voortbestaan bedreigd (Winterhoff 1984). Jaarlijks treedt de soort massaal op in het Belgische Walenbos (Hermy 1989). Door dwarsdammetjes te plaatsen in ontwateringssloten hopen de beheerders verdroging van de aanwezige broekbostypen (mesotroof en oligotroof *Carici elongatae-Alnetum*) te voorkomen. Het bladstrooisel in het bijna stagnerende, zeer zure kwelwater vormt een ideale voedingsbodem voor Mijtertjes.
Schimmels met een schadelijke uitwerking op hun gastheer komen bij de Zwarte els niet veel voor. Schütz en Van Tol (1982) noemen Honingzwam (*Armillaria mellea*) en Wortelzwam (*Heterobasidium annosum*) als ziekteverwekkers. Enkele *Taphrina*-soorten veroorzaken misvormingen.

Onder invloed van *Taphrina alni* groeit het schutblad in de elzeproppen bandvormig uit tot de zogenaamde 'elzevlaggen'. *Taphrina sadebecki* veroorzaakt kleine heldergele vlekken op de onderkant van de bladeren en gezwellen, door *T. tosquinetii* ontstaan gekreukelde bladeren. De verwelkingsziekte Loodglans is een gevolg van infectie met een basidiomyceet: de Paarse korstzwam (*Chondrostereum purpureum*).

10.4 Beheer en ontwikkeling

10.4.1 Bosbeheer

Al vanaf de tweede helft van de middeleeuwen werden beekbegeleidende elzenbroekbossen geëxploiteerd in de vorm van hakhoutcultures. In vergelijking met de broekbossen in de laagveengebieden waren deze beekdalbossen veel produktiever. Doorgaans varieerde de kapcyclus hier van 4 tot 15 jaar. De omlooptijd werd bepaald door het gebruiksdoel van het elzehout, de groeisnelheid en de toegankelijkheid van het terrein. De omlopen mochten echter niet te lang worden, omdat de kans bestond dat daardoor het uitstoelingsvermogen van de elzen afnam (Buis 1985). Omlopen van 4-5 jaar leverden kleinhout en beentjeshout (aanmaakhout), omlopen van 5-7 jaar bonestaken en omlopen van 10-11 jaar schansenbossen (brandhout voor bakkers en fabrieken). Soms kwamen omlopen van 12-15 jaar voor. Van het hieruit afkomstige zware hout werd houtskool gemaakt dat in ijzergieterijen werd gebruikt. Naast de bovengenoemde gebruiksvormen werd elzehout van verschillende afmetingen gebruikt als brandhout en als boerengeriefhout.
Vooral in de natste gedeelten van de elzenbroekbossen, die slechts in zeer koude winters (over het ijs) toegankelijk waren, was de omlooptijd zeer variabel (De Molenaar & Schimmel 1984). Om de toegankelijkheid en de ontwatering te verbeteren werden in deze terreinen plaatselijk rabatten aangelegd.
Het hakhoutbeheer in de beekbegeleidende elzenbroekbossen verminderde geleidelijk vanaf ca. 1950. Veel elzenbroekbossen zijn pas rond 1900 ontstaan door spontane opslag op verlaten natte hooilanden. Ze zijn dus veelal maar enkele decennia als hakhout in gebruik geweest.

Tegenwoordig wordt nog slechts een klein gedeelte van het beekbegeleidende elzenbroekbos regelmatig afgezet. Het merendeel van de elzenbroekbossen in de beekdalen is nu doorgeschoten hakhout. In het Achterhoekse dorp Vragender is een bedrijf gevestigd dat nog elzehout afneemt. Jaarlijks wordt er hier ongeveer 4000 m^3 elzehout verwerkt voor het vervaardigen van bezemruggen. Het hout wordt op stam gekocht en de elzen worden na de bladval afgezet. Dit laatste om schade aan de stronken te beperken. Het gaat om elzen met een diameter op borsthoogte (dbh) van 7 tot 12 cm en een hoogte van 10-12 m. Als omloop wordt momenteel meestal ca. 20 jaar aangehouden. De omloop is ongeveer een derde langer dan veertig jaar geleden. Dit is het gevolg van de afgenomen groeisnelheid van de elzen door verdroging. Door de langere omloop en de afgenomen oppervlakte is er steeds minder geschikt elzehakhout ter beschikking. Bovendien is, vooral op landgoederen, veel elzenbos na kap doorgeplant met populier, waardoor de produktie van het elzehout terugloopt. Voorbeelden hiervan zijn te vinden in de landgoederen Twickel, Singraven en Hackfort. Veel elzehout wordt thans uit Duitsland betrokken (Wolf 1992a).
Het huidige beheer van de broekbosrestanten is vooral gericht op instandhouding. Essentieel hierbij is een voldoende hoog grondwaterpeil en een goede waterkwaliteit. Door het plaatsen van stuwen en afdam-

men van afwateringssloten wordt in een aantal gebieden getracht meer water vast te houden. Het verhogen van de waterstand levert nogal eens protest op bij boeren die grond bezitten in de directe omgeving (Beheersplan Agelerbroek 1989).

10.4.2 Natuurontwikkeling in beekdalbroekbossen

Vanuit het oogpunt van natuurontwikkeling en kans op herstel kunnen de groeiplaatsen binnen de beekdalen in drie groepen worden verdeeld:
- niet of nauwelijks veranderde groeiplaatsen,
- recent verdroogde groeiplaatsen,
- geïsoleerde groeiplaatsen.

Voor de eerste groep van groeiplaatsen geldt dat onder gelijkblijvende hydrologische omstandigheden de groeiplaats in stand blijft. Het betreft groeiplaatsen I, IV, V, en vroeger ook de natte beekdalen met zure kwel. Deze groeiplaatsen komen globaal gesproken overeen met de indeling van beken in bovenloop (althans bronnen, groeiplaats I), middenloop (groeiplaats IV) en benedenloop (groeiplaats V). Het eindstadium van de vegetatieontwikkeling is ook op de lange termijn een elzenbroekbos. Drie PNV's karakteriseren de drie verschillende groeiplaatstypen: het Veldkers-Elzenbos, het Zwarte bes-Elzenbos en het Elzenzegge-Elzenbos. Voor de verdroogde beekdalgroeiplaatsen geldt dat de PNV niet meer tot de broekbossen behoort. Er ontstaat een bostype uit het *Quercion*. Dit is het geval voor groeiplaats II en III. Op de geïsoleerde beekdalgroeiplaats (V) geldt het Veenmos-Berkenbos als PNV.

Bossen op niet tot weinig gestoorde groeiplaatsen.

Het bronnetjesbos (bosecosysteem I.1), het meest waardevolle bostype in de beekdalen, is sterk afhankelijk van lithoclien water (kwelwater). Het betreft een milieutype dat vrij zeldzaam is en bedreigd wordt door allerlei vormen van ontwatering. Het voorkomen van het bronnetjesbos beperkt zich tot zeer lokale situaties. Doordat dit milieutype hydrologisch gezien zeer kwetsbaar is, is deze groeiplaats in de loop van de tijd alleen maar zeldzamer geworden. Het externe beheer op groeiplaats I is dan ook van groot belang, vooral wat betreft het controleren en het in stand houden van de bestaande waterhuishouding, zowel in kwantitatieve als in kwalitatieve zin. Binnen deze groeiplaats kan door een kapbeheer het Moeraszegge-Elzenbos worden bevorderd ten koste van het Veldkers-Elzenbos, waardoor de ruimtelijke variatie vergroot wordt. Toch dient een kapbeheer met terughoudendheid te worden toegepast, want de te verwachten Moeraszeggevegetatie is voor deze groeiplaats minder specifiek. Moeraszegge komt gewoonlijk al veel voor binnen een broekboscomplex op deze groeiplaats en een ondergroei waarin Moeraszegge domineert is bovendien minder soortenrijk.
Zowel ten aanzien van inwendig als uitwendig beheer verdient in het algemeen op groeiplaats I het toestaan van een ongestoorde ontwikkeling de voorkeur. Het regionale waterbeheer is van wezenlijke invloed,

maar speelt zich af op een niveau boven de beheerseenheid. Beter controleerbaar is de lokale waterhuishouding. Het instellen van bufferzones, waarin niet gemest en ontwaterd wordt, rondom dergelijke groeiplaatsen kan de aantasting van zowel de kwaliteit als de kwantiteit van het kwelwater in belangrijke mate voorkomen. Voor het in stand houden van kwelwater-afhankelijke broekbossen in een agrarisch beheerd landschap wordt wel uitgegaan van bufferzones van ca. 350 m (Kuntze & Eggelsmann 1981; Eggelsmann 1982). Overigens kunnen bufferstroken van een tiental meters breed al een aanzienlijke reductie van bepaalde bemestingsinvloeden bewerkstelligen. Het aanplanten van bosvegetaties bewees zich hierbij als het meest effectieve buffer. Higler en Van Slogteren (1993) melden een vermindering van meer dan 50%. De wijze van buffering is echter sterk afhankelijk van de lokale terreingesteldheid.

Op groeiplaats V heeft kwel eveneens een belangrijke invloed, maar hier speelt tevens de overstroming met beekwater een rol. Lichte eutrofiëring, die soms gepaard gaat met zeer lichte verdroging, geeft aanleiding tot de verdwijning van het Elzenzegge-Elzenbos (de PNV). Het Zwarte bes-Elzenbos, waarin de humusprofielen sterker gemineraliseerd zijn, komt er voor in de plaats. Kleinschalige kap leidt tot structuurvariatie. Extra plantesoorten zijn hiermee nauwelijks te verwachten, maar wel wordt indirect de diversiteit van de fauna bevorderd. Voor broedvogels in broekbossen werd dit aangetoond door Kalkhoven en Opdam (1984). In grotere broekboscomplexen, van minimaal enkele hectares, is een kleinschalige kapcyclus van 15 tot 20 jaar bevorderlijk voor de verhoging van de natuurwaarde, waarbij de meest centrale, natte gedeelten worden uitgesloten, zodat hier oud bos kan ontstaan. Een alternatief voor kap is het herstel van het meanderend karakter van de beek. Dit kan leiden tot ondergraving van bomen, waardoor op natuurlijke wijze in de gewenste dynamiek van een broekboscomplex wordt voorzien.
Ook voor groeiplaats V geldt dat het uitwendig beheer grote zorg verdient. De sterke achteruitgang van deze groeiplaats, als gevolg van beekkanalisaties (waardoor overstromingen veel minder optreden), gepaard met grondwaterstandsverlaging en verminderde kwelinvloed, hebben ertoe geleid dat goed ontwikkeld Elzenzegge-Elzenbos zeldzaam geworden is. De vermindering van de kwelinvloed kan mede veroorzaakt zijn door drinkwaterwinning en drainagewerken in en om het beekdal. Het instellen van bufferzones waar niet ontwaterd en niet bemest wordt, gekoppeld aan een meer regionaal kwaliteitsbeheer van het beekwater is ook hier een voorwaarde voor duurzame instandhouding van soortenrijk elzenbroekbos (Elzenzegge-Elzenbos en Zwarte bes-Elzenbos). Als de groeiplaats wel voldoende nat is, maar wordt overstroomd met sterk geëutrofieerd beekwater, treedt verruiging op. Ook kappen kan tijdelijk een extra verruigende werking hebben. Riet, Pitrus, Hennegras of Grote brandnetel zijn namelijk in staat om na kap sterk in bedekking toe te nemen. Een kapbeheer wordt in geëutrofieerde situaties dan ook afgeraden. Regeneratie onder verbeterde hydrologische omstandigheden is mogelijk, maar verloopt moeizaam, omdat ruigtkruiden zich nog lang zullen handhaven.

De bij lichte verdroging optredende ondergroei met Zwarte bes is, althans binnen deze groeiplaats, weer om te vormen naar de meer karakteristieke ondergroei van het Elzenzegge-Elzenbos, door vergroting van de kwelinvloed.

In de benedenlopen van de beekdalen (groeiplaats IV) ligt bij het voeren van een goed uitwendig beheer het accent op het oppervlaktewater, zowel in kwalitatieve als in kwantitatieve zin. Een voldoende hoog waterpeil gedurende het overgrote deel van het jaar is een voorwaarde voor het in stand houden van deze natste groeiplaats binnen het beekdallandschap. Het voor benedenlopen karakteristieke bostype is het Zwarte bes-Elzenbos. Hoewel de groeiplaats relatief eutroof is, waardoor licht geëutrofieerd water geen bedreiging vormt, leidt overstroming met zeer eutroof water tot ongewenste dominantie van Grote brandnetel. Verbetering van de waterkwaliteit, bij continuering van de natte omstandigheden, leidt op den duur vanzelf weer tot een soortenrijkere ondergroei. In het gunstigste geval komt die overeen met die van de PNV op deze groeiplaats: het Zwarte bes-Elzenbos.
In het algemeen hebben de elzenbroekbossen in de benedenlopen van de beekdalen een vrij gevarieerde vegetatiestructuur. Het periodiek kappen van de boomlaag leidt tot een toename van de oppervlakte moerasruigte en wilgenstruweel. Die begroeiingstypen kunnen faunistisch interessant zijn, maar aan de vegetatiekundige variatie is door kap weinig toe te voegen. Kappen dient men ook hier te beperken tot (de randen van) grote broekboscomplexen die homogeen van structuur zijn. In kleine boscomplexen wordt meestal in de variatie voorzien doordat de afgeleide vegetatietypen aan de bosranden voorkomen.

Bossen op recent verdroogde groeiplaatsen

Voor het beheer is het van wezenlijk belang zich te realiseren dat op de twee verdroogde beekdalgroeiplaatsen die hieronder behandeld worden (groeiplaats II en III) het potentiële bostype GEEN elzenbroekbos is, maar een bostype waarin de Zwarte els hetzij met andere boomsoorten is gemengd dan wel helemaal door andere soorten is verdrongen. Meestal (groeiplaats II) leidt de ontwikkeling hier tot bossen van het Elzen-Vogelkersverbond, waarin vooral Zomereik en Gewone es een rol spelen. Onder natuurlijke omstandigheden worden broekbossen door de bossen van dit verbond begrensd op de overgang naar drogere milieus. Verdroging betekent dus een afname van diversiteit.
De gevolgen van verdroging worden pas geleidelijk in de vegetatie zichtbaar. Aanvankelijk is de Zwarte els in de boomlaag nog de aspectbepalende soort en heeft ook de ondergroei nog een duidelijk broekboskarakter. De vegetatie is in deze gevallen ten dele een afspiegeling van een historische situatie. Dit misleidend effect wordt nog versterkt doordat een typische broekbossoort als de Elzenzegge de neiging heeft om bij verdroging tijdelijk in bedekking toe te nemen. Als indicator voor een goed broekbosmilieu is deze soort, wanneer het voorkomen los wordt gezien van begeleidende plantesoorten, dus niet geschikt. Hetzelfde geldt eigenlijk voor de Zwarte els. Zolang kwelwater nog voor de elze-

wortels bereikbaar blijft zal de els zich in de boomlaag weten te handhaven. Verjonging van deze soort treedt onder verdroogde omstandigheden echter niet meer op en het bos ontwikkelt zich richting *Alno-Padion*. Een actief intern beheer kan het omvormingsproces niet stoppen. Sterker nog, hiermee zal juist het omgekeerde bereikt worden: een versnelling van de omvorming. Onder relatief eutrofe omstandigheden op dikke veenprofielen en op beekkleien leidt verdroging tot dominantie van Grote brandnetel (bosecosysteem II.2). De nutriëntenvoorraad zal bij verzuring minder snel zijn uitgeput, zodat eutrafente soorten zich langer kunnen handhaven resp. vestigen. Bij het Framboos-Elzenbos is deze voorraad eerder uitgeput, waardoor hier vooral soorten van het voedselarmere Verbond van Zomer- en Wintereik (*Quercion*) op de voorgrond treden. Uitgesproken *Quercion*-bossen ontstaan na sterke verdroging van broekbosgroeiplaatsen met voedselarme kwel (groeiplaats III). Het kappen van de boomlaag leidt ook hier tot een versneld verdwijnen van de broekbosvegetatie.

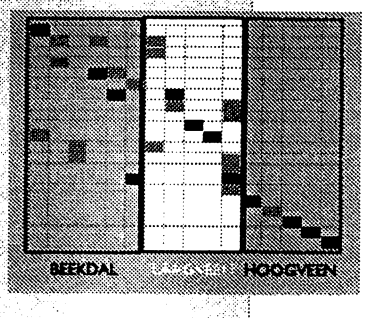
Door vernatting kan in principe een verdroogd beekdal (groeiplaats II) weer geschikt gemaakt worden voor het natuurlijke, karakteristieke elzenbroekbos (groeiplaats V). De waterkwaliteit is daarbij van groot belang. Bij toevoer van regenachtig (atmoclien) water zal de ontwikkeling niet naar een elzenbroek maar naar een Zompzegge-Berkenbroek (bosecosysteem VI.15) verlopen. Op den duur kan successie zelfs in de richting gaan van een hoogveen. Dit doet zich voor wanneer de waterstand kunstmatig hoog wordt gehouden, bijvoorbeeld door de wateraf-voer te blokkeren. Voor een herstel naar groeiplaats V is aanvoer nodig van lithoclien water. Dit lithoclien water kan van elders worden aangevoerd uit een weinig geëutrofieerde beek, bij voorkeur in combinatie met het herstel van de oorspronkelijke kwelstromen. De vegetatie kan zich dan herstellen naar het Zwarte bes-Elzenbos en eventueel naar het Elzenzegge-Elzenbos. Herstel is kansrijker naarmate het verdrogingsstadium van kortere duur is geweest. Wanneer vernat wordt met behulp van sterk geëutrofieerd beekwater zal verruiging optreden. Herstel van groeiplaats II tot groeiplaats V is het meest kansrijk wanneer wordt uitgegaan van het Framboos-Elzenbos (bosecosysteem II.4). Dit bostype kan door vergroting van de kwelinvloed, bijvoorbeeld al te bereiken door drainagesloten aan de flanken te dempen, binnen enkele tientallen jaren weer leiden tot het ontstaan van het Elzenzegge-Elzenbos.
Het Brandnetel-Elzenbos (bosecosysteem II.2) is behalve sterker verdroogd ook vaak geëutrofieerd. Herstel van de oorspronkelijke situatie duurt hier veel langer. Na langdurige verdroging kan het broekveen zelfs geheel verdwenen zijn. Dit maakt een terugkeer naar het Elzenbroekbos niet onmogelijk. Ook hier geldt echter de voorwaarde van de juiste waterkwaliteit. Wel zal zich in dat geval overwegend de relatief rijke broekbosvariant ontwikkelen met Zwarte bes (bosecosysteem V.5) waarin o.a. Gele lis, Echte valeriaan, Dotterbloem en Moerasspirea een belangrijke rol spelen in de kruidlaag. Geleidelijk zal opnieuw veen gevormd worden.

De groeiplaats van de natte beekdalen met voedselarme kwel komt voornamelijk voor in het Leudal. Als PNV wordt hier het in ons land niet meer voorkomende Gladde zegge-Elzenbos verwacht. Een dergelijk bostype zal waarschijnlijk moeilijk opnieuw vanuit groeiplaats III ontwikkeld kunnen worden. Het herstel van de kwaliteit van het door kwel gevoede beekwater is problematisch. Vroeger werd de beek gevoed vanuit oligotrofe dekzandgebieden en hoogveencomplexen. Thans is het grootste deel van het achterland in cultuur. In het Leudal is bovendien veel bioindustrie, waardoor het beekwater sterk verontreinigd is. Mocht het milieu hersteld kunnen worden, dan is nog de vraag of kenmerkende soorten, waaronder de zeldzame Gladde zegge (*Carex laevigata*), deze groeiplaats op eigen kracht weten te bereiken. Een zinvolle maatregel voor groeiplaats III is het instellen van een bufferzone, waardoor de lokale kwel minder eutroof wordt. Verbetering van de kwaliteit van het beekwater (dat nu te veel fosfaat bevat) geeft langs de beek de mogelijkheid voor de ontwikkeling van het Zompzegge-Elzenbos (bosecosysteem VI.2) met wellicht plaatselijk fragmenten van het uitgestorven Gladde zegge-Elzenbos. In de eerste plaats denken we dan aan Koningsvaren (*Osmunda regalis*). Aan een nieuwe, spontane vestiging van de Gladde zegge moet ernstig worden getwijfeld, omdat deze te zeldzaam is.

Bossen op geïsoleerde groeiplaatsen

Het Zompzegge-Berkenbos (bosecosysteem VI.15) ontstaat door isolatie. Afhankelijk van de terreinsituatie kan de ontwikkeling verschillende kanten op. Wanneer het terrein voldoende groot is, kan op natuurlijke wijze hoogveen ontstaan. Ook kan door het opheffen van de hydrologische isolatie een ontwikkeling in gang gezet worden die terugvoert tot een Zompzegge-Elzenbos (bosecosysteem VI.6) of zelfs naar het Elzenzegge-Elzenbos (bosecosysteem V.7). In relatief grote boscomplexen heeft, ook uit het oogpunt van continuïteit, een ontwikkeling naar hoogveen de voorkeur. Het hoogveen is binnen de beekdalen een bijzonder ecosysteem. Op plaatsen waar het gaat om kleine stukjes bos is omvorming naar hoogveen weinig kansrijk. Een minimumoppervlak van 1 hectare is noodzakelijk. Afhankelijk van de plaatselijke variatie in het voorkomende broekbos en de hydrologische mogelijkheden kiest men hier voor het behoud van het Zompzegge-Berkenbos door verdere verdroging te voorkomen, of voor het herstel van kwelrijke systemen met het Elzenzegge-Elzenbos.

11 BROEKBOSSEN VAN DE LAAGVENEN



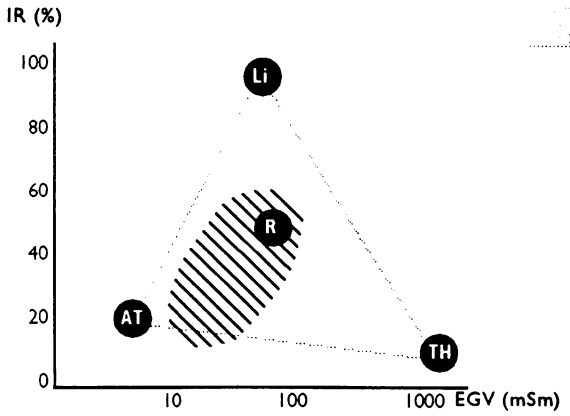
GEOMORFOLOGIE Laaggelegen mariene of fluviatiele vlakten

SYSTEEMKARAKTER Groot, open

VOEDINGSWATER Rivierwater, kwelwater en regenwater (mengwater)

BOSGEMEENSCHAP Elzenbroekbos (Alnion) en Berkenbroekbos (Betulion)

Karakteristieke associatie **Moerasvaren-Elzenbroek (Thelypterido-Alnetum)**



GROEIPLAATS	VII Verdroogde laagvenen	VIII Kraggen in ondiepe veenplassen en petgaten	IX Brakke kraggeranden en oevervenen	X Niet brakke kraggeranden en oevervenen	XI Kraggen in diepe veenplassen
EGV (mSm)	>30	20-60	35-60	10-50	10-50
IR (%)	25-40	45-60	25-40	25-35	10-45
pH-water	4.0-6.0	5.0-6.5	6.0-6.5	4.0-5.5	3.5-6.5
Ca^{2+}	>20	20-60	30-70	10-20	<50
CL^{-}	>100	50-80	>85	30-85	30-100
GLG (cm-mv)	20-60	2-15	2-10	5-20	2-25
Veendikte (CM)	>120	60-110	>120	60-110	>120
pH-KCL (0-5cm)	2.5-5.0	3.5-5.5	4.0-5.5	3.0-4.0	2.0-4.0
C/N (0-5cm)	9-18	11-17	10-17	16-19	15-30

VEGETATIE							KENMERKENDE SOORTEN IN DE
ELZEN-BROEK-bos	1 Bitter-veldzuring-Elzenbos						
	2 Brandnetel-Elzenbos	VII 2					Trosvlier, Grote brandnetel, Vogelmuur
	3 Braam-Elzenbos	VII 3					Gewone braam (dominant), Veldzuring,
	4 [illegible]						
	5 [illegible]						
	6 [illegible]						
	7 Elzenzegge-Elzenbos		VIII 7				Gelderse roos, Vogelkers, Elzenzegge, Ijle zegge, Stijve zegge, Kruipende boterbloem
	8 Moerasvaren-elzenbos		VIII 8			XI 8	(Geen hoge bedekking van Veenmos of
	9 Veenmos-Elzenbos					XI 9	Haakveenmos, Gewimperd veenmos,
	10 Oeverzegge-Elzenbos			IX 10			Oeverzegge (dominant), Beek-pluisdraadmos,
	11 Moeraszegge-Elzenbos				X 11		Moeraszegge (dominant)
	12 Hennegras-Elzenbos	VII 12					Hennegras (h.b.), Wide lijsterbes, Grant laddermos
BERKEN-BROEK-bos	13 Veenmos-Berkenbos					XI 13	Gewimperd veenmos (hoge bedekking)
	14 Appelbes-Berkenbos					XI 14	Zwarte appelbes, Moerasbuidelmos, Maanmos,
	15 Zompzegge-Berkenbos					XI 15	Zompzegge en (lage presentie van Alnion-soorten)
	16 Braam-Berkenbos					XI 16	Gewone braam, soorten van voedselarme bossen
	17 Gagel-Berkenbos						
	18 Blijvertjes-Berkenbos						
	19 Dophei-Berkenbos						
	20 Wollegras-Berkenbos						
	21 Stroiphei-Berkenbos						

Figuur 11.1. Overzicht en determinatieschema van de bosecosystemen van het laagveen.

De in het laagveen voorkomende broekbosecosystemen zijn aangegeven in de matrix die gevormd wordt door de laagveengroeiplaatsen en de in het laagveen voorkomende vegetatietypen. De bosecosystemen die overeenkomen met de potentieel-natuurlijke vegetatie (PNV) op de desbetreffende groeiplaats zijn in zwart aangegeven. Om bij determinatie op het juiste bosecosysteem uit te kunnen komen zijn enerzijds per groeiplaats karakteristieke eigenschappen aangegeven, anderzijds bij de vegetatietypen kenmerkende plantesoorten opgesomd. Om te kunnen bepalen tot welk vegetatietype een laagveenbroekbos behoort, dienen de kenmerkende plantesoorten van rechts naar links te worden bekeken. Het kader waarin de plantesoorten staan geeft aan voor welke groep van vegetatietypen of voor welk specifiek vegetatietype de plantesoorten kenmerkend zijn.

ONDERGROEI

Wilgeroosje, Brede stekelvaren	Gewone vlier Hondsdraf Gestreepte witbol	Grauwe wilg, Bitterzoet, Gele lis, Hennegras, Grote wederik, Moeraswalstro, Grote kattestaart, Wolfspoot, Melkeppe, Kale jonker, Pitrus, Watermunt, Blauw glidkruid, Hoge cyperzegge, Holpijp, Kamvaren, Gewoon puntmos
Wijfjesvaren, Framboos, Oeverzegge) Moerasbuidelmos Amerikaanse vogelkers,	Moerasvaren, Riet, Pluimzegge, Moeraswederik, Oeverzegge	
Gerimpeld boogsterrenmos (Quercion) met lage bedekking		Pijpestrootje, Slank veenmos, Gewoon peermos, Gewoon veenmos, Veenknopjesmos, Gewoon haarmos

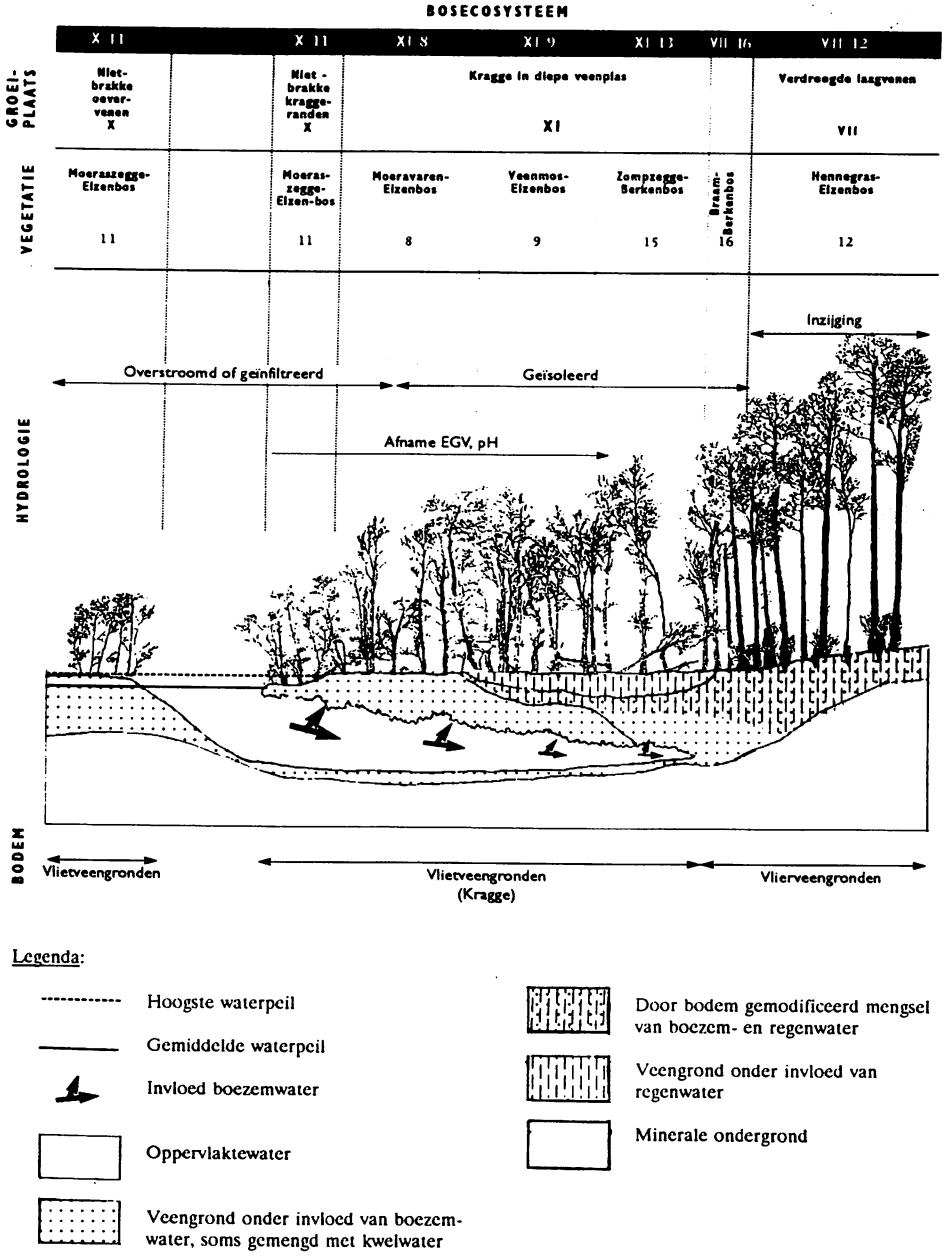
(h.b.)= hoge bedekking

11.1 Inleiding

Kort overzicht

In figuur 11.1 wordt een overzicht gegeven van de broekbosecosystemen van de laagvenen. Binnen de laagvenen kunnen ecologisch gezien zeer verschillende situaties worden onderscheiden: (1) kraggen, (2) kraggeranden en oevervenen en (3) verdroogde laagvenen. In abiotisch opzicht vormen de laagvenen van de drie onderscheiden landschappen waarin broekbossen kunnen worden aangetroffen, de meest heterogene groep. Niet-verstoorde of door brak water gevoede laagveen-groeiplaatsen zijn wat betreft abiotische kenmerken, zoals kalkgehalte, EGV, ionenratio en pH, veelal intermediair tussen de beekdal- (hoofdstuk 10) en de hoogveengroeiplaatsen (hoofdstuk 12). Uniek voor de laagvenen is de omstandigheid dat plaatselijk sprake is van brakwaterinvloed.
Binnen de laagvenen zijn vijf groeiplaatsen onderscheiden. De volgorde waarin de groeiplaatsen hier worden behandeld, komt in grote lijnen overeen met de gradiënt van voedselrijk naar voedselarm.
Verdeeld over vijf groeiplaatsen komen twaalf vegetatietypen voor. De meest karakteristieke associatie is het Moerasvaren-Elzenbroek of 'kragge-elzenbroek' (*Thelypterido-Alnetum*), een tot het laagveen beperkte open bosgemeenschap op jonge kraggen (zie ook hoofdstuk 6). Van de verschillende onderscheiden storingsgemeenschappen is het Appelbes-Berkenbos (*Dg. Aronia x prunifolia [Betulion]*) de meest opvallende. Eenmaal gevestigd kan de Appelbes, ook wel 'broek-pest' genoemd, zich door vegetatieve vermeerdering sterk uitbreiden, waarbij als gevolg van de vorming van een slecht verterende strooisellaag het abiotisch milieu drastisch wordt veranderd.
De ecosysteemontwikkeling wordt op de laagveengroeiplaatsen voornamelijk bepaald door de mate van hydrologische isolatie t.o.v. de omgeving. Bij de kraggen in diepe plassen (groeiplaats XI) treedt uiteindelijk een nagenoeg algehele isolatie op ten opzichte van het oppervlaktewater en kwelwater; de potentieel-natuurlijke vegetatie behoort hier tot het Zompzegge-Berkenbroek (*Carici curtae-Betuletum pubescentis*; zie hoofdstuk 6). Deze associatie is specifiek voor het ombrotrafente 'laagveen-berkenbroek'. Floristisch vertoont deze associatie veel overeenkomst met het 'normale' berkenbroek van ven- en hoogveenranden: het Dophei-Berkenbroek (*Erico-Betuletum pubescentis*).
Kraggen in ondiepe plassen (groeiplaats VIII) raken zelden geheel geïsoleerd van hun omgeving. Na het vastgroeien van de kragge aan de plasbodem ontstaat, vooral waar sprake is van een zekere kwelinvloed, een ecosysteem dat veel overeenkomst vertoont met de broekbossen in de natte beekdalen (groeiplaats V) in het pleistocene deel van Nederland. De potentieel-natuurlijke vegetatie is in beide gevallen het Elzenzegge-Elzenbos, de typische subassosiatie van het *Carici elongatae-Alnetum*.
Op kraggeranden en oevervenen (groeiplaats IX en X) treedt nauwelijks isolatie op; verdere ecosysteemontwikkeling is hier alleen mogelijk door laterale groei van de kragge. Op de verdroogde laagvenen (groeiplaats VII) is eveneens sprake van een toenemende isolatie t.o.v. oppervlakte- en kwelwater; van een echt broekmilieu is hier echter geen sprake meer.

Afhankelijk van de mate van eutrofiëring (zowel intern als extern!) ontwikkelt zich hier mettertijd een bostype dat behoort tot het Verbond van Zomer- en Wintereik (*Quercion*), dan wel het Elzen-Vogelkersverbond (*Alno-Padion*; fig. 11.12). Overigens is deze ontwikkeling veelal omkeerbaar; meer dan bij de overige hoofdsystemen het geval is, kan in de verdroogde laagvenen door vernatting een snelle regeneratie van het broekmilieu gerealiseerd worden.



Figuur 11.2. Schematische doorsnede van een laagveen.

In figuur 11.2 worden de ligging, hydrologie en bodem van verschillende broekbosecosystemen weergegeven in een schematische doorsnede van een laagveensysteem. Figuur 11.3 geeft een overzicht van de waterkwaliteit in de broekbosecosystemen van de vijf onderscheiden laagveengroeiplaatsen. In figuur 11.4 worden per bosecosysteem de meest aangetroffen humusvormen aangegeven. Figuur 11.5 geeft een overzicht van de C/N- en C/P-verhoudingen van de bosecosystemen op de laagveengroeiplaatsen.

Hydrologie

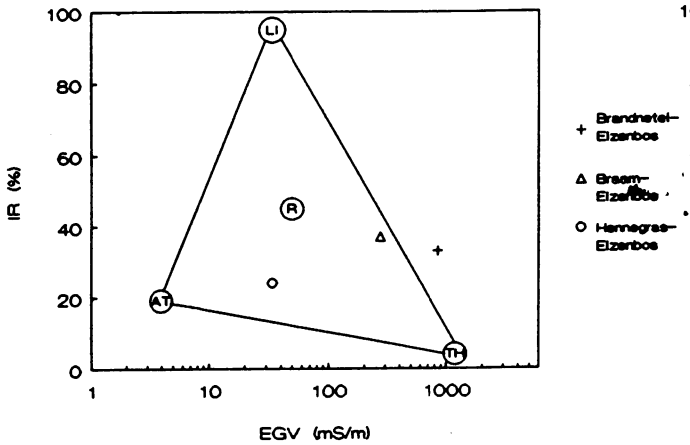
Het laagveensysteem is hydrologisch gezien een vrij open systeem waarbij aan- en afvoer van oppervlaktewater, en plaatselijk ook van kwelwater, plaatsvindt. Lokaal kunnen echter van het oppervlakte- en kwelwater geïsoleerde plekken ontstaan, waar regenwater de kwaliteit van het bodemwater bepaalt. Door het open karakter en het grote hydrologische achterland van het systeem zijn de (grond)waterstandsschommelingen gering. Deze geringe, grotendeels door de mens beheerste waterpeilfluctuaties worden door de jonge, drijvende kraggen in de petgaten en veenplassen verder gedempt doordat deze met de waterstandsschommelingen meebewegen. In de enigszins ontwaterde vastgegroeide kraggen en de verdroogde venen zijn de grondwaterstandsfluctuaties groter.
Inundatie speelt slechts een belangrijke rol op plaatsen waar het veen zich gevormd heeft door ophoging van de plas- of petgatbodem (hier oevervenen genoemd) en aan de rand van kraggen.
De waterkwaliteit kan in de laagvenen sterk variëren (fig. 11.3). In de veenplassen of petgaten wordt meestal een Rijnwater-kwaliteit aangetroffen, hier aangeduid als boezemwater. Dat wil zeggen: neutraal tot zwak zuur water met een hoog elektrisch geleidingsvermogen (EGV), een matig hoge ionenratio (IR) en een vrij hoog chloridegehalte. De matig hoge IR is een resultaat van lithotrofe kwel enerzijds (hoge IR) en invloed van brakke kwel anderzijds (hoog chloridegehalte --> IR daalt). Plaatselijk kan in kraggen een meer atmotrofe waterkwaliteit voorkomen (zuurder, lager EGV en lagere IR). Deze verandering in bodemwaterkwaliteit treedt op bij het (vooral lateraal) groeien van de kraggen. De kern van de kragge in relatief diepe plassen kan daarbij geïsoleerd raken van het oppervlaktewater. Daardoor kunnen door regenwater 'gedomineerde' kernen ontstaan. Ook bij verdroging van laagveen treedt verzuring op; dit is dan een gevolg van toename van het inzijgingskarakter en modificatie van het grondwater door veen(mos).

Bodem en humusvormen

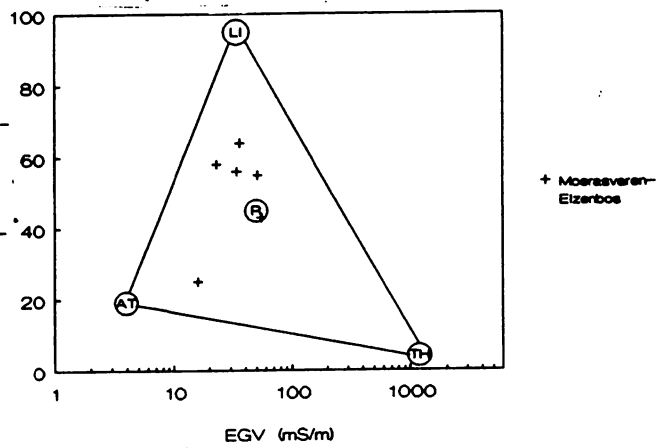
De nutriëntenhuishouding wordt in het laagveen voornamelijk bepaald door de voedselrijkdom van het water en in mindere mate door de bodem. Vooral in jonge kraggen en op regelmatig geïnundeerde kraggeranden en oevervenen vormt het oppervlaktewater en de onderwaterbodem de belangrijkste N- en P-bron. Naarmate de isolatie van kraggen voortschrijdt, wordt de nutriëntenbalans meer bepaald door de veen-

bodem, de neerslag en de vegetatie. Onder invloed van het regenwater en de daarmee samenhangende veenmosontwikkeling daalt de pH. De zo ontstane sterk zure omstandigheden beperken mogelijk de N- en P-opname door de vegetatie (Jeffrey 1987; Verhoeven 1985).
In verdroogde situaties wordt de nutriëntenhuishouding bepaald door de mate van veraarding van de bovengrond. Tijdens de veraarding vindt mineralisatie van de organische stof plaats, waarbij vooral aanzienlijke hoeveelheden stikstof vrijkomen (interne eutrofiëring). De hoeveelheid beschikbare nutriënten hangt af van de veensoort. De mineralisatie is in veenmosveen aanzienlijk minder dan in zeggeveen of rietveen (STIBOKA). In natte situaties speelt de veensoort overigens nauwelijks een rol. De pH in veraarde gronden is in het algemeen vrij laag.

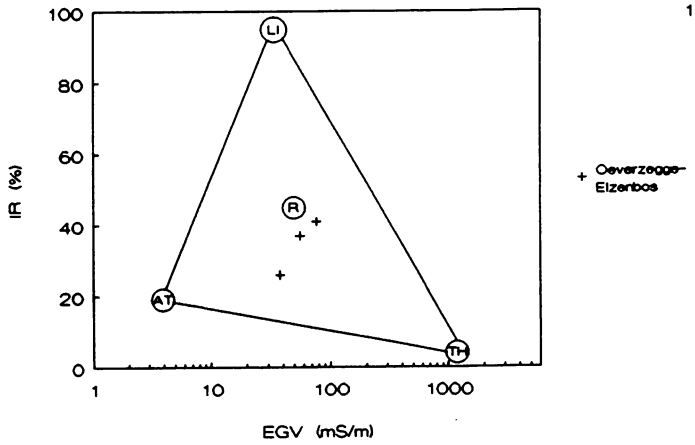
a. Groeiplaats VII, verdroogde laagvenen



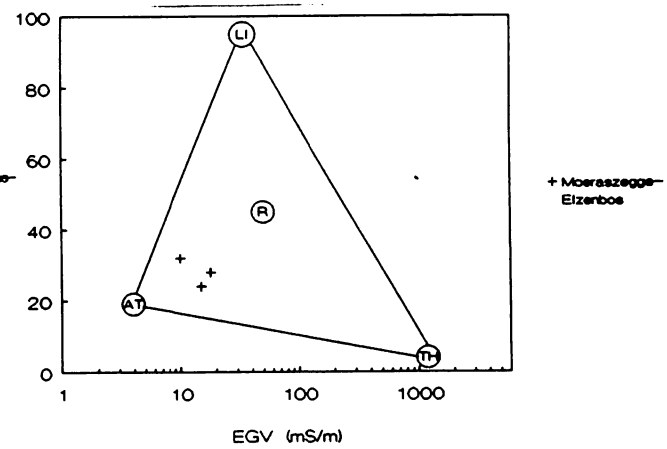
b. Groeiplaats VIII, kraggen in ondiepe veenplassen



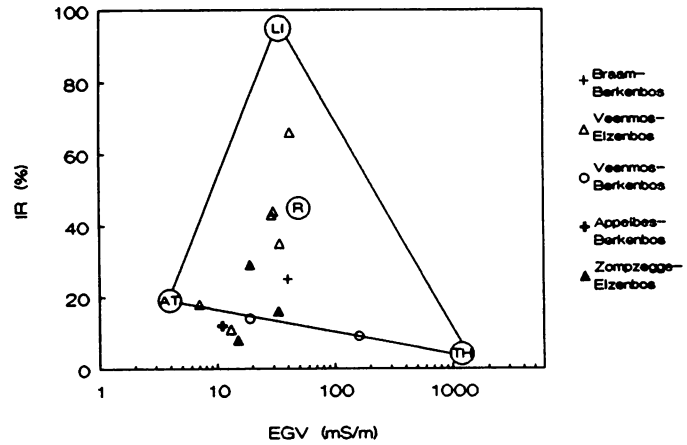
c. Groeiplaats IX, brakke kraggeranden en oevervenen



d. Groeiplaats X, niet brakke kraggeranden en oevervenen

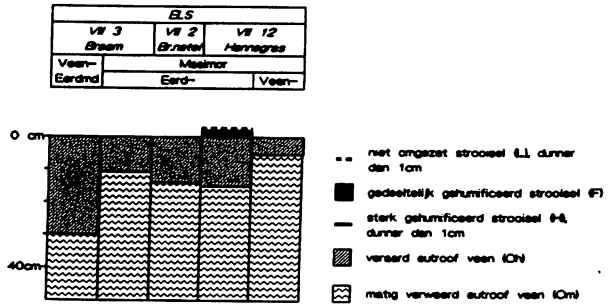


e. Groeiplaats XI, kraggen in diepe veenplassen

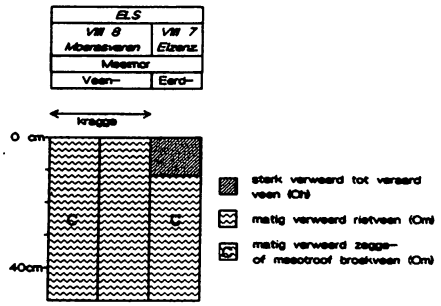


Figuur 11.3. Waterkwaliteit van de bosecosystemen op de laagveengroeiplaatsen.

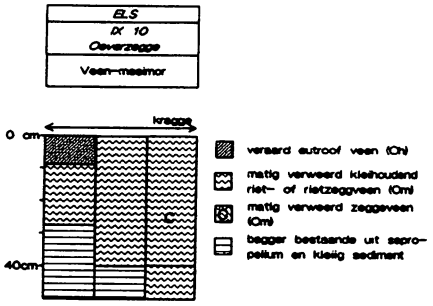
a. Groeiplaats VII, verdroogde laagvenen



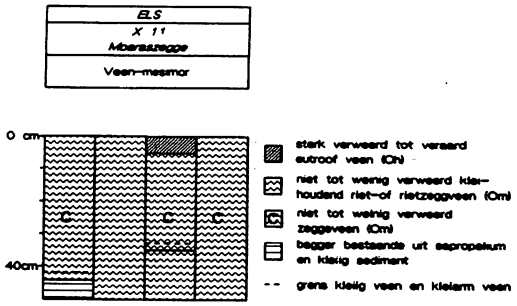
b. Groeiplaats VIII, kraggen in ondiepe veenplassen



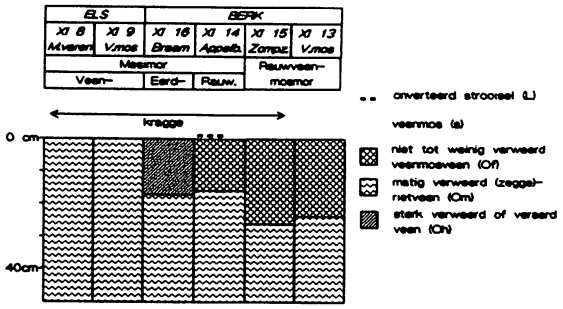
c. Groeiplaats IX, brakke kraggeranden en oevervenen



d. Groeiplaats X, niet brakke kraggeranden en oevervenen



e. Groeiplaats XI, kraggen in diepe veenplassen



Figuur 11.4. Meest aangetroffen humusvormen van de bosecosystemen op de laagveengroeiplaatsen.

In tabel 11.1 worden de in de laagveenbossen aangetroffen humusvormen beschreven. De meeste humusvormen in de niet-geïsoleerde bosecosystemen van de laagvenen behoren tot de *Mors* in eutroof veen (*Mesimors*). Op geïsoleerde plaatsen zijn in veel gevallen *Mors* ontstaan in enkele decimeters dik veenmosveen. De humusprofielen van de kraggen en de relatief arme verdroogde laagvenen zijn wat rijker aan organische stof (meer dan 90%) dan de sterk eutrofe, verdroogde laagvenen en de oevervenen.

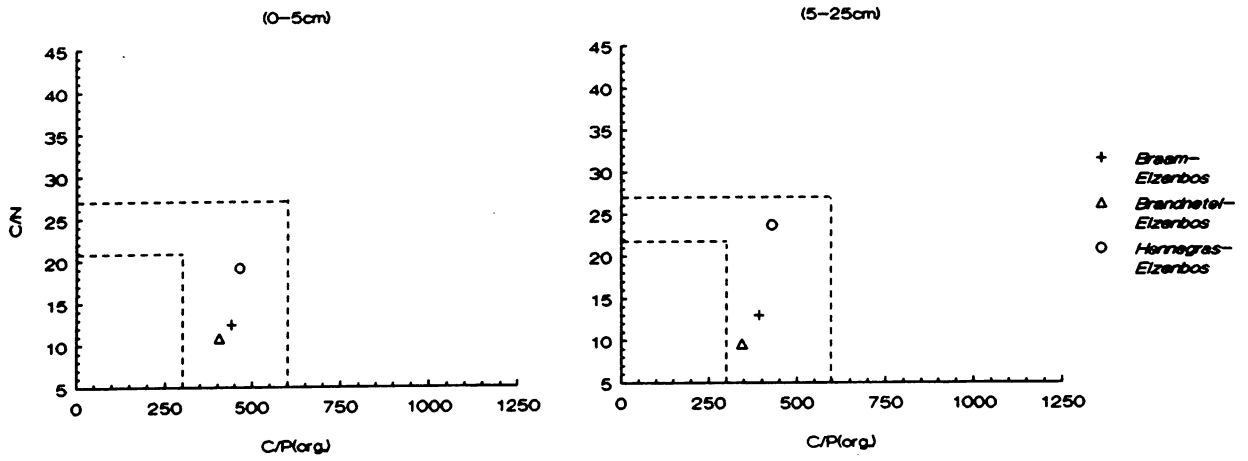
Tabel 11.1. Humusvormen van de laagveenbroekbossen

boseco-systeem	omschrijving karakteristieke humusvormen (zie schema)	belangrijkste humusvormen (taxonomisch)
VII-2	Moders in eutroof veen	Veen-eerdmoder
VII-3	Licht veraarde Mors en Moders in eutroof veen	Eerd-mesimor
VII-12	Licht veraarde Mors in eutroof veen (+L)	Eerd-mesimors, Veen-mesimor
VIII-7	Licht veraarde Mors in eutroof veen	Veen-mesimor (Eerd-mesimor)
VIII-8	Mors in eutroof veen	Veen-mesimor
IX-10	Mors in eutroof veen	Veen-mesimor
X-11	Mors in eutroof veen	Veen-mesimor
XI-8	Mors in eutroof veen	Veen-mesimor
XI-9	Mors in eutroof veen +S	Veen-mesimor
XI-13	Mors in veenmosveen +S	Rauw-mesimor, Rauw-veenmosmor
XI-14	Mors in veenmosveen +S, +L	Rauw-mesimor, Rauw-veenmosmor
XI-15	Mors in veenmosveen +S	Rauw-veenmosmor
XI-16	Mors in eutroof veen +S, +L	Veenmesimor, Eerdmesimor

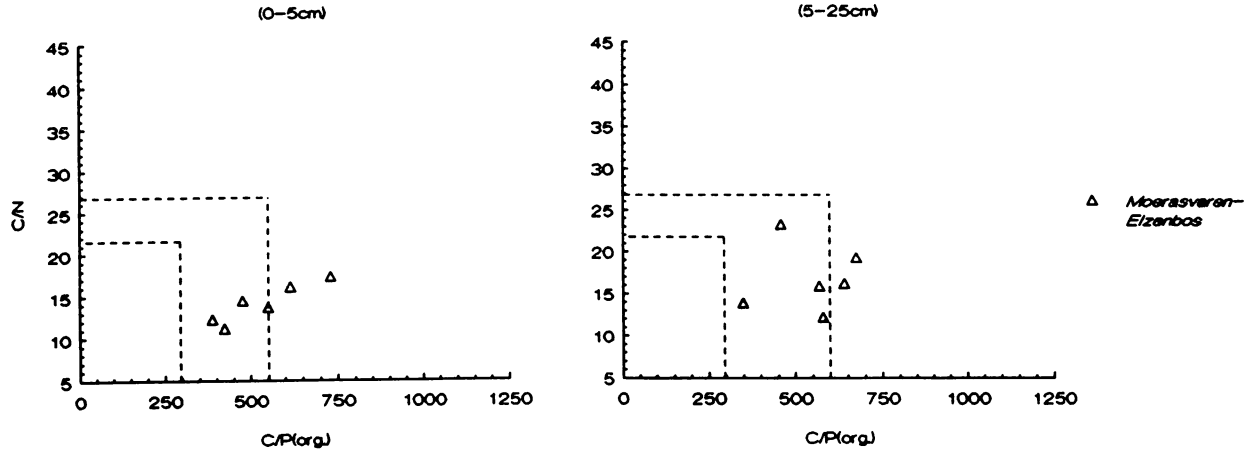
Legenda:
+L aanzienlijke bedekking door L- of F-strooisellaag;
+S aanzienlijke bedekking door levend veenmos;
( ) geringe bedekking.

Bosgeschiedenis

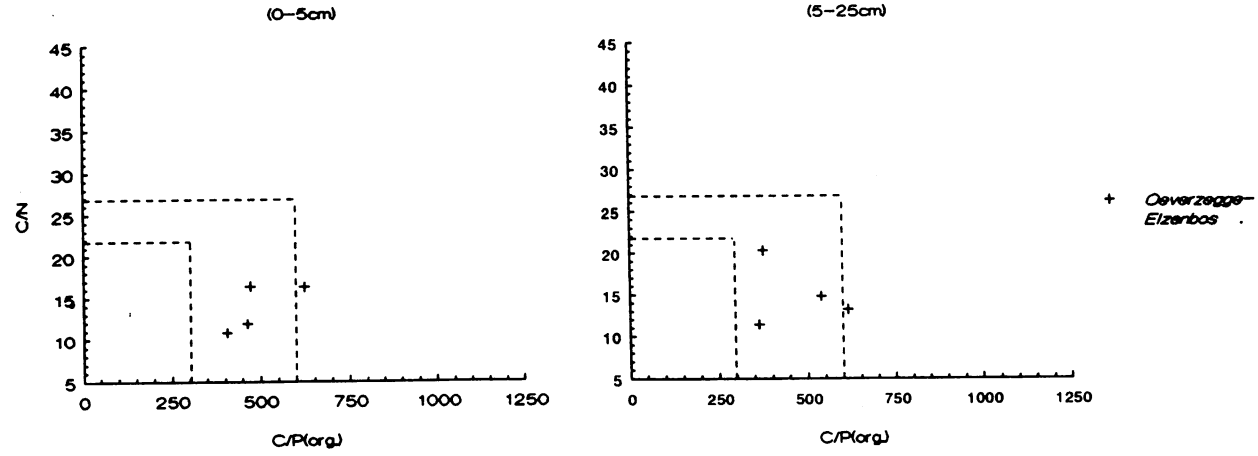
De meeste broekbossen in het laagveengebied werden in het verleden niet of nauwelijks actief beheerd. De oorzaak hiervan is dat de oogst van het elze- en berkehout uit deze bossen niet erg interessant was. De aanwas van de meeste laagveenmoerasbossen is namelijk gering (zie 8.3) en de kwaliteit van het hout is dermate slecht dat het alleen als brandhout gebruikt kan worden. Bovendien zijn de broekbossen van het laagveen als gevolg van de hoge waterstanden vaak slecht toegankelijk.
Op kleine schaal werd wel elzehout gekapt, dat tot in het begin van deze eeuw onder andere gebruikt werd als brandhout voor bakkersovens. Vooral in het oostelijk Vechtplassengebied werd hiertoe een hakhoutcultuur ingesteld met zeer korte omlopen van soms maar 2-3 jaar. In crisisjaren, vooral tijdens en vlak na de Tweede Wereldoorlog, werd in de laagveenbroekbossen relatief veel hout gekapt. De in het verleden afgezette bosgedeelten zijn vooral te vinden aan de randen van de laagveengebieden: de best bereikbare terreingedeelten. Een relatief groot aandeel voormalig elzehakhout is te vinden in de laagveenbossen van de Oude Venen, de Lindevallei (oostelijk deel), Ankeveen, Kortenhoef en het zuidoostelijke deel van het Naardermeer. Het grootste deel van het laagveenbroekbos is echter ontstaan na de Tweede Wereldoorlog en heeft geen hakhoutverleden.



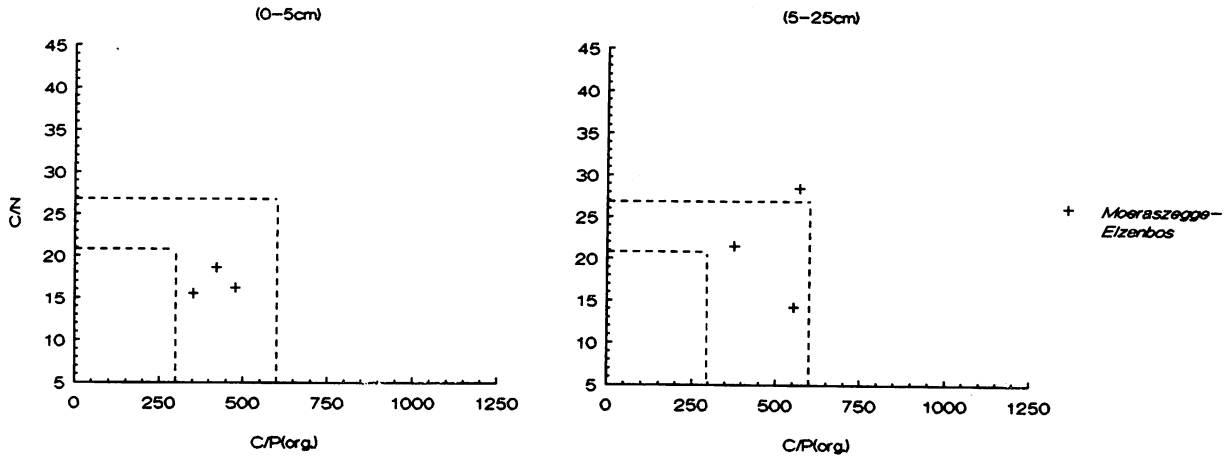
a. Groeiplaats VII, verdroogde laagvenen



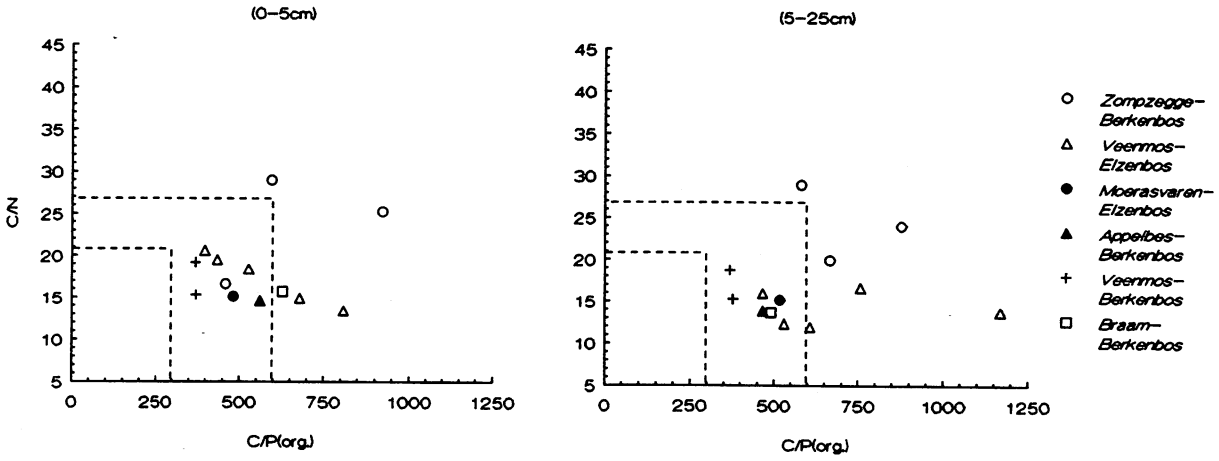
b. Groeiplaats VIII, kraggen in ondiepe veenplassen



c. Groeiplaats IX, brakke kraggeranden



d. Groeiplaats X, niet brakke kragge- en oevervenen randen en oevervenen



e. Groeiplaats XI, kraggen in diepe veenplassen

Figuur 11.5. C/N- en C/P-verhoudingen van de bosecosystemen op de laagveen-groeiplaatsen (0-5 cm diepte links; 5-25 cm diepte rechts). De met een onderbroken lijn aangegeven kaders geven een indicatie van de biologische activiteit in de bovengrond: de binnenste zone komt overeen met hoge, de middelste met matige en de buitenste met lage of vrijwel geen biologische activiteit.

11.2 Groeiplaatsen en bosecosystemen

11.2.1 Elzenbroekbossen op verdroogde laagvenen (groeiplaats VII)

Belangrijkste onderscheidende groeiplaatsfactoren:
relatief diepe gemiddelde laagste grondwaterstand; afwisseling inzijging en waterverzadiging; grondwaterkwaliteit bepaald door infiltrerend, soms door kwel beïnvloed oppervlaktewater en inzijgend regenwater; dunne of matig dikke veraarde bovengrond.

Bosecosystemen:
VII.2 Laagveen-Brandnetel-Elzenbos (vegetatie: Dg. Urtica dioica [Alnion], binnen de laagvenen uitsluitend op deze groeiplaats);
VII.3 Laagveen-Braam-Elzenbos (vegetatie: Rg. Rubus fruticosus [Alnion], uitsluitend op deze groeiplaats);
VII.12 Laagveen-Hennegras-Elzenbos (vegetatie: Rg. Calamagrostis canescens [Alnion], binnen de laagvenen uitsluitend op deze groeiplaats).

Hennegras-Elzenbos op verdroogd laagveen in het Naardermeer (N.H.); de opvallendste mossoort is Gewoon haarmos; ook zijn veel zaailingen van Lijsterbes en Sporkehout aanwezig.

Ligging en hydrologie

Verdroogde laagvenen bestaan veelal uit vastgegroeide kraggen of verdroogde randen van laagveenplassen, gelegen op de overgang naar agrarische gronden en in 'overhoekjes' in veenweidegebieden. Zij staan hooguit enkele maanden per jaar onder water. De gemiddelde laagste waterstand (GLG) ligt voor de meeste locaties tussen 25 en 40 cm beneden maaiveld. De groeiplaats is daarmee te typeren als matig tot licht verdroogd.
De verdroogde laagvenen onderscheiden zich van de kraggeachtige laagveengroeiplaatsen (groeiplaats VIII en XI) door relatief grote grondwaterfluctuaties (verschil tussen GLG en GHG 20-30 cm). Het verschil met groeiplaats IX en X ligt in de relatief korte inundatieduur. Soms is er helemaal geen sprake van inundatie. Door de relatief aërobe omstandigheden heeft er in de verdroogde laagvenen veraarding plaatsgevonden in de bovenste 10-20 cm van het veenprofiel, waardoor stikstof in verhoogde mate beschikbaar is. De grondwaterkwaliteit (fig. 11.3a) is afhankelijk van de isolatie ten opzichte van het oppervlaktewater en de mate van eutrofiëring van dat water. Deze varieert van matig rijk (EGV 30-60 mS/m; pH 4-5) tot rijk en licht brak (EGV >150 mS/m; pH 5,5-6,0).
Er worden binnen de verdroogde laagvenen drie bosecosystemen onderscheiden. Het Hennegras-elzenbos (bosecosysteem VII.12) bestaat uit vastgegroeide en matig verdroogde, voormalige kraggen. Het EGV is hier minder dan 60 mS/m en de pH van het water is in het algemeen lager dan 5,0. Ook het chloride-, kalk- en sulfaatgehalte is aanzienlijk lager dan bij de eutrafente ecosystemen van deze groeiplaats. In het Braam-Elzenbos (bosecosysteem VII.3) is het grondwater sterker geëutrofieerd en plaatselijk zelfs licht brak; het EGV varieert van 60 tot 300 mS/m. In het Brandnetel-Elzenbos (bosecosysteem VII.2) is het water nog sterker geëutrofieerd en plaatselijk sterk beïnvloed door brakke kwel. Het EGV van dit meest eutrafente, verdroogde laagveentype kan tot meer dan 850 mS/m oplopen; het chloridegehalte kan stijgen tot boven de 1700 mg/l. De beide eutrafente bosecosystemen (VII.2 en VII.3) hebben een pH-water van meer dan 5,0.

Bodem en humusvormen

De bodems van de verdroogde laagvenen kenmerken zich door de aanwezigheid van een veraarde bovengrond van 5 tot 30 cm dikte (vlierveen- en madeveengronden). De ondergrond bestaat in veel gevallen uit eutroof rietzeggeveen of broekveen met een percentage organische stof van 60-85%. De pH-KCl in de bovengrond ligt in de eutrafente bostypen (het Braam- en Brandnetel-Elzenbos) veelal boven 5,0. In de bovengrond is hier veraarding opgetreden. Waar de veraarde laag een geringe dikte heeft, zijn *Mor*-humusvormen onderscheiden (*Eerd-mesimor;* fig. 11.4a). Bij een dikkere veraarde bovengrond zijn de humusvormen tot de *Moders* gerekend (*Veen-eerdmoder*). In de verdroogde voormalige kraggen in het Hennegras-Elzenbos (bosecosysteem VII.12) hebben zich *Mor*-humusvormen met een dunne tot zeer dunne *Moder*-achtige bovengron-

den ontwikkeld (resp. *Eerd-mesimors* en *Veen-mesimors*). Deze humusprofielen van voormalige kraggen zijn aanmerkelijk zuurder (pH-KCl < 3,5) dan die van de eutrafente verdroogde laagvenen. Het verschil is terug te voeren op de minder sterke invloed van eutroof oppervlaktewater en de grotere invloed van inzijgend regenwater. Op de bovengrond is plaatselijk een dunne strooisellaag ontwikkeld.

Nutriëntenhuishouding

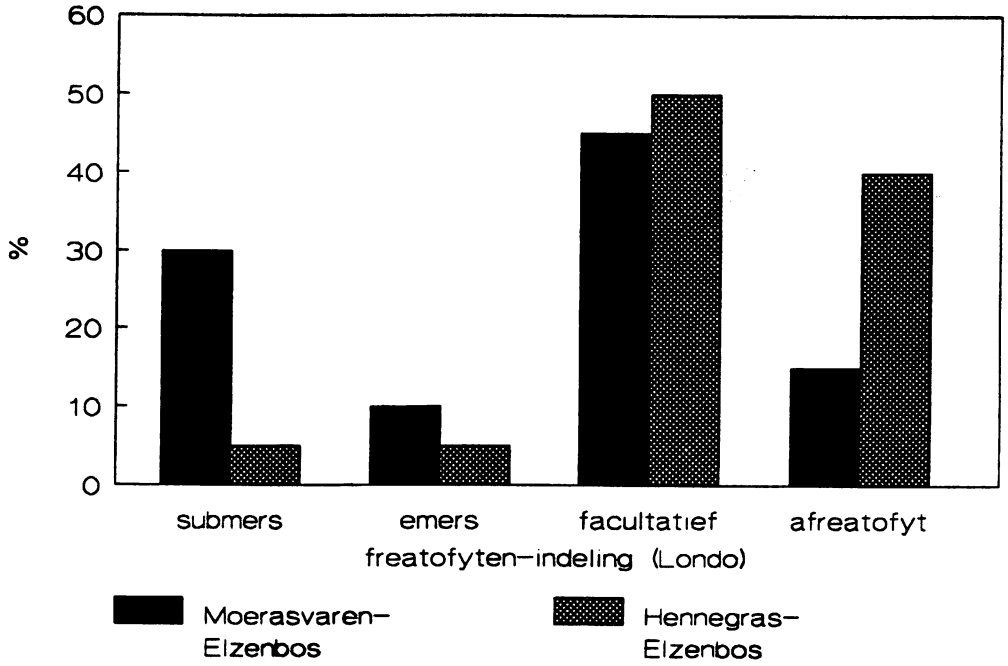
De nutriëntenhuishouding wordt niet alleen bepaald door de kwaliteit van het aangevoerde oppervlaktewater, maar ook door de aard van het moedermateriaal (meestal eutroof veen) en de daarin opgetreden veraarding (interne eutrofiëring). In de eutrafente bostypen (bosecosysteem VII.2 en VII.3) overheerst de nutriëntenaanvoer van buitenaf, via het oppervlaktewater. De C/N- en C/P-verhoudingen zijn hier laag (resp. < 12 en < 500) hetgeen duidt op een hoge beschikbaarheid van N en P (fig. 11.5a). Het matig zure karakter van de bodem bevordert daarbij de opname van deze nutriënten. In het Hennegras-Elzenbos (bosecosysteem VII.12) overheerst de sterke verwering, de veraarding van de bovengrond en de invloed van inzijgend regenwater. Deze zuurdere voormalige kraggen hebben een iets hogere C/N-verhouding.

Samenvatting van de groeiplaatsfactoren van de verdroogde laagvenen (groeiplaats VII)

- *Natte tot vochtige groeiplaats (Gt I,II) met een GLG van > 30 cm; inundatie gedurende minder dan 4 maanden per jaar;*
- *waterkwaliteit 'boezemwaterachtig', soms licht brak water; EGV 30 tot 850 mS/m;*
  IR 25 tot 40%; pH 4,0 tot 6,0; Ca-gehalte meer dan 20 mg/l; Cl-gehalte meer dan 100 mg/l;
- *veenbodem met veraarde of sterk verweerde bovengrond bestaande uit zeggeveen met een hoog percentage bagger;*
- *bodemtypen (volgens STIBOKA): Vc, aVc (vlierveengronden, madeveengronden), soms hVc, Vo (koop- en vlietveengronden)*
- *humusvormen:*
  bosecosysteem VII.2, dikke baggerachtige veenprofielen met een matig dikke, matig zure en sterk veraarde bovengrond met relatief laag organische-stofgehalte en lage C/N-verhouding (Veen-eerdmoder).
  bosecosysteem VII.3, dikke Mor-profielen met een matig dikke veraarde bovengrond en een matig zuur karakter (Eerd-mesimor);
  bosecosysteem VII.12, dikke Mor-profielen in eutroof veen met dunne tot zeer dunne zure, veraarde bovengrond (Eerdmesimor, Veen-mesimor) met plaatselijk een L- en een F-laag.

Bosecosystemen en hun ontwikkeling

De bossen van de verdroogde laagvenen zijn meestal jong. Soms worden echter ook relatief oude bossen aangetroffen. Een deel van deze bossen is ontstaan in veenwinningen. De meer eutrofe typen hebben zich ontwikkeld op onvergraven, gedraineerde veenontginningen. Het betreft overwegend slecht groeiend elzenbos met S-waarden van 12-16m.
Het meest arme en zure bosecosysteem is het Elzenbroekbos met Hennegras (*Calamagrostis canescens*; bosecosysteem VII.12). Dit bostype ontwikkelt zich op licht verdroogde, matig eutrofe plekken, die enigszins van het oppervlaktewater geïsoleerd zijn en waar de bovengrond onder invloed van het veraardingsproces en periodieke inzijging van regenwater is verzuurd. Dat het hier een overgang betreft naar een terrestrisch ecosysteem blijkt op de meeste locaties uit de aanwezigheid van een dunne ectorganische strooisellaag met een zeer dunne, matig arme fermentatielaag.



Figuur 11.6. Freatofytenspectra van het Moerasvaren-Elzenbos (niet-verdroogd milieu) en het Hennegras-Elzenbos (verdroogd milieu) in het laagveenlandschap. De categorieën 'plaatselijk freatofyt' en 'facultatief freatofyt' (beide niet-obligaat) zijn in deze figuur samengenomen (indeling naar Londo 1988).

De verdroging van het milieu komt duidelijk tot uitdrukking in de plantengroei. Figuur 11.6 geeft voor zowel het in verdroogde laagvenen voorkomende Hennegras-Elzenbos, als voor het in niet-verdroogde laagvenen voorkomende Moerasvaren-Elzenbos de afhankelijkheid van de plantesoorten van grond- en oppervlaktewater weer in een frequentieverdeling. Uit de figuur blijkt dat er bij ontwikkeling van een Hennegras-Elzenbos, d.w.z. bij verdroging van het van nature zeer natte laagveenmilieu, grote verschuivingen in de soortensamenstelling optreden. Soorten van milieus waar het water tenminste een deel van het jaar aan of boven maaiveld staat (submerse freatofyten) en soorten van meestal vochtige bodem (emerse freatofyten) gaan erg achteruit; de niet van het grondwater afhankelijke afreatofyten nemen sterk toe. Voorbeelden zijn Moerasvaren en Melkeppe (submers), Grote kattestaart en Moerasspiraea (emers), en Brede stekelvaren en Gewone braam (afreatofyt).

Onder rijkere omstandigheden, bijvoorbeeld onder invloed van geëutrofieerd en soms zeer licht brak grondwater, al dan niet in combinatie met een sterkere verdroging, ontwikkelt zich het Braam-Elzenbos (bosecosysteem VII.3). Door de rijkere uitgangspositie is in dit bosecosysteem de veraarding verder gevorderd (15-20 cm) en de verzuring geringer dan bij het Hennegras-Elzenbroek. De humusprofielen in het Braam-Elzenbos zijn verder gehumificeerd (*Moder*-vorming). Ook hier gaan soms de ecosysteemveranderingen onder invloed van daling van de grondwaterstand gepaard met verzuring en de ontwikkeling van een ectorganisch humusprofiel (L- en Fa-horizonten). Dit treedt hier echter minder frequent op dan onder het Hennegras-Elzenbos.
Onder zeer voedselrijke omstandigheden ontstaat in het verdroogde laagveen een bostype waarin de Grote brandnetel dominant is. Dit Brandnetel-Elzenbos (bosecosysteem VII.2) komt voor op plaatsen waar sterk geëutrofieerd, soms brak water nog periodiek van invloed is. Het zeer rijke grondwater kenmerkt zich door een zeer hoog EGV en een hoog calcium- en chloridegehalte. In de bovengrond is de C/N-verhouding zeer laag (rond de 10). Onder relatief droge omstandigheden ontwikkelt zich een *Moder*-humusprofiel in een dik organisch substraat.
De ontwikkeling bij verdere verdroging van zowel het Hennegras-Elzenbos als het Braam-Elzenbos verloopt in de richting van een bosgemeenschap behorend tot het *Quercion* (fig. 11.12). Deze tendens is ook waarneembaar op enigszins verdroogde, geïsoleerde kraggen (groeiplaats XI). Het meer eutrofe verdrogingstype (Brandnetel-Elzenbos) zal zich uiteindelijk ontwikkelen in de richting van het *Alno-Padion*.

11.2.2 Elzenbroekbossen op kraggen in ondiepe veenplassen en petgaten (groeiplaats VIII)

Belangrijkste onderscheidende groeiplaatsfactoren:
geringe grondwaterstandfluctuaties; vrijwel constante waterverzadiging;
grondwaterkwaliteit bepaald door infiltrerend, door lithotrofe kwel beïnvloed oppervlaktewater; geringe invloed van inzijgend regenwater; beperkte dikte van de kragge; vrij ondiepe zandige ondergrond.

Bosecosystemen:
VIII.7 Kwellaagveen-Elzenzegge-Elzenbos (vegetatie: Carici elongatae-Alnetum subass. typicum, binnen de laagvenen uitsluitend op deze groeiplaats);
VIII.8 Kwellaagveen-Moerasvaren-Elzenbos (vegetatie: Thelypterido-Alnetum subass. typicum).

Hydrologie en ligging

Deze door kwel beïnvloede laagveenkraggen liggen aan de randen van de grote laagveen-afgravingen, op de overgang naar de pleistocene zandgronden. Oorspronkelijk was deze groeiplaats in grote delen van de Weerribben, de Lindevallei, de Wieden en het plassengebied aan de voet van de Utrechtse Heuvelrug aanwezig. De kwelinvloed is in veel van deze gebieden echter weggevallen of sterk afgenomen (Lindevallei, Weerribben).
De kraggen in de ondiepe veenplassen en petgaten worden zolang zij nog drijven en niet vastgegroeid zijn aan de ondergrond, gekenmerkt door geringe grondwaterfluctuaties en een vrijwel constante waterverzadiging. Het grondwater zakt niet dieper weg dan 10 tot 20 cm onder het maaiveld en de inundatie blijft beperkt tot de randen. De waterkwaliteit wordt of werd beïnvloed door lithotrofe kwel. Het calciumgehalte ligt tussen 20 en 60 mg/l, de EGV tussen de 20 en 60 mS/m en de ionenratio tussen 45 en 60% (fig. 11.3b). Calciumgehalte, EGV en ionenratio zijn hoger dan in kraggen in dieper water (groeiplaats XI). De mate van beïnvloeding door lithotrofe kwel kan lokaal sterk verschillen (kwelvensters). Kwelindicerende plantesoorten kunnen door naijlingseffecten of door aanvoer van calcium, dat met het boezemwater tijdens droge perioden wordt ingelaten, een te optimistisch beeld geven van het voorkomen van kwel (Van Wirdum 1990).

Bodem en humusvormen

De bodem op deze groeiplaats bestaat uit vlietveengronden. Plaatselijk komen in licht verdroogde, vastgroeiende kraggen vlierveengronden voor. De minerale (zand)ondergrond bevindt zich meestal op een diepte van 60-120 cm, een belangrijk verschil tussen deze groeiplaats en de jonge kraggen in diepe plassen (groeiplaats XI). De potentiële dikte van

de drijvende veenmat in de ondiepe plassen is hierdoor beperkt. Na verloop van tijd zal de kragge vastgroeien en verdrogen. Hierdoor zal er in de ondiepe veenplassen en petgaten nooit sprake kunnen zijn van een sterke hydrologische isolatie, zoals dat wel het geval is in relatief dikke kraggen binnen groeiplaats XI. Ook de aanwezige lithotrofe kwel bemoeilijkt het ontstaan van een oligotrofe groeiplaats.
De humusvorming blijft, door de vrijwel constante waterverzadiging (anaërobe omstandigheden), beperkt tot *Mor*achtige humus in eutroof veen (*Veen-mesimor*; fig. 11.4b) met hooguit plaatselijk een zeer dunne gehumificeerde bovengrond (*Eerd-mesimor*).

Nutriëntenhuishouding

De kraggen in ondiepe veenplassen en petgaten vormen een door calciumionen gebufferd ecosysteem. De pH-KCl van de bovengrond is nooit lager dan 3,5; in sterk gebufferde situaties is deze 4,0 tot 5,5. De mineralisatie van organische stof verloopt langzaam, getuige de C/N- en C/P-verhoudingen (fig. 11.5b). De opname van N en P wordt echter niet beperkt door een extreem lage pH, zoals dat bij de geïsoleerde kraggen op groeiplaats XI het geval is. In de oudere, bijna vastgegroeide kraggen is onder invloed van lichte oxydatie en verwering van de bovengrond de N-beschikbaarheid groter dan in de jongere kraggen.

Samenvatting van de groeiplaatsfactoren van de kraggen in ondiepe veenplassen en petgaten (groeiplaats VIII)

- *kragge met vrijwel constante waterverzadiging (Gt I met een GLG van minder dan 15 cm); inundatie beperkt tot de kraggeranden door het drijvend karakter;*
- *boezemachtig water beïnvloed door lithotroof kwelwater, met EGV 20 tot 60 mS/m, IR 45 tot 60%, pHw 5,0 tot 6,5, Ca-gehalte 20 tot 60 mg/l en Cl-gehalte 50 tot 80 mg/l;*
- *kraggen zonder of met slechts een dunne verweerde bovengrond;*
- *minerale ondergrond (zand) meestal minder dan 1,1 meter diep;*
- *bodem: Vo (vlietveengronden);*
- *humusvormen:*
  bosecosysteem VIII.7: vrijwel onverweerde tot licht veraarde, organische-stofrijke (>70%) Mors in mesotroof veen (Eerd-mesimor, soms Veen-mesimor);
  bosecosysteem VIII-8: Weinig verweerde humusvormen met een organische-stof-gehalte van 60 tot 70% (Veen-mesimor).

Bosecosystemen en hun ontwikkeling

Alle onderzochte broekbossen op kraggen in ondiepe plassen met kweli invloed (groeiplaats VIII) zijn na 1920 ontstaan. Voor zover bekend is nergens sprake van een voormalig landbouwkundig gebruik als riet- of

grasland. Het betreft slecht groeiend elzenbos met S-waarden van 10-14 m.
In de meeste gevallen ontwikkelt zich op de kraggen in ondiepe plassen en petgaten het Moerasvaren-Elzenbos (bosecosysteem VIII.8). De beperkte verticale groeimogelijkheden van de kragge bewerkstelligen het relatief snel vastgroeien van de kragge aan de minerale ondergrond, waardoor verdrogingsprocessen in een vroeg stadium van de groeiplaatsontwikkeling kunnen optreden. Dit betekent dat de bosecosystemen van deze groeiplaats zich nooit zullen ontwikkelen naar een begroeiing waarin veenmos en berk domineren. In tegenstelling tot groeiplaats XI ontwikkelt zich in de ondiepe veenplassen ook vrijwel nooit de veenmosrijke subassociatie van het Moerasvaren-Elzenbroek (vegetatietype 9, Veenmos-Elzenbos).
Het Elzenzegge-Elzenbos (bosecosysteem VIII.7) wordt gekenmerkt door plantengroei die we voornamelijk kennen van de natte beekdalen (vgl. bosecosysteem V.7, hoofdstuk 10).
De verschillen tussen de twee op groeiplaats VIII aangetroffen bosecosystemen (VIII.7 en VIII.8) komen nauwelijks tot uiting in de abiotische gegevens. Er is een gering verschil in organische-stofgehalte in de kraggen: dit is in het Elzenzegge-Elzenbos iets lager dan in het Moerasvaren-Elzenbos. Bij het Elzenzegge-Elzenbos betreft het vastgegroeide kraggen met relatief sterke verticale waterbewegingen (afwisseling langdurige inundatie en vrij korte meer aërobe perioden); er is echter geen sprake van een substantiële verdroging.
Bij verdroging en daarmee samenhangende mineralisatie van het relatief dunne veenpakket zal de broekbosvegetatie zich via een van de verdroogde laagveentypen (groeiplaats VII) in de richting van een bosgemeenschap van het *Quercion* ontwikkelen.

11.2.3 Elzenbroekbos op brakke kraggeranden en oevervenen (groeiplaats IX)

Belangrijkste onderscheidende groeiplaatsfactoren:
aan wind en waterbeweging bloot staande en regelmatig overstroomde kraggeranden en oevervenen; vrijwel constante waterverzadiging;
grondwaterkwaliteit beïnvloed door licht brak oppervlaktewater.

Bosecosysteem:
IX.10 Laagveen-Oeverzegge-Elzenbos (vegetatie: Thelypterido-Alnetum variant met dominantie van Carex riparia, uitsluitend op deze groeiplaats)

Ligging en hydrologie

Deze groeiplaats bestaat uit regelmatig overstroomde brakke kraggeranden en (minder vaak aangetroffen) oevervenen, die grenzen aan grotere wateroppervlakten en zodoende vrij veel invloed van golfslag ondervinden.
In oevervenen zijn de grondwaterpeilschommelingen groter dan in kraggen. De inundatieduur is meestal meer dan 6 maanden per jaar. Ook randen van kraggen worden langdurig overstoomd, en worden tot deze groeiplaats gerekend (fig. 11.2). De groeiplaats wordt sterk beïnvloed door oppervlaktewater dat meestal licht brak is ten gevolge van brakke kwel. De waterkwaliteit wordt gekenmerkt door een pH van meer dan 6, een EGV van meestal boven de 35 mS/m en een ionenratio boven de 25%. Het chloridegehalte is meer dan 85 mg/l (fig. 11.3c). Duidelijke voorbeelden van deze groeiplaats liggen in het oostelijke gedeelte van het Friese merengebied (o.a. Princenhof).

Bodem en humusvormen

Deze groeiplaats bestaat in de meeste gevallen uit kraggeranden. De kraggeranden van deze groeiplaats verschillen wat bodem betreft weinig van de jonge kraggen van groeiplaats VIII en XI. De hier aangetroffen humusvormen (*Veen-mesimors*; fig. 11.4c) zijn rijker aan organische stof dan die van de oevervenen binnen deze groeiplaats.
De bodems van de oevervenen zijn meestal opgebouwd uit zeggevenen met een hoog percentage aan (grotendeels organische) bagger. Buiten de lange inundatieperiode kan er in het humusprofiel door tijdelijke doorluchting enige oxydatie en verwering van het eutrofe veen optreden. Dit leidt soms tot de vorming van *Mor*-profielen met een licht veraarde bovengrond (*Veen-mesimor*). Door de overwegend waterverzadigde situatie zal er echter geen verregaande mineralisatie van de organische stof optreden.

Nutriëntenhuishouding

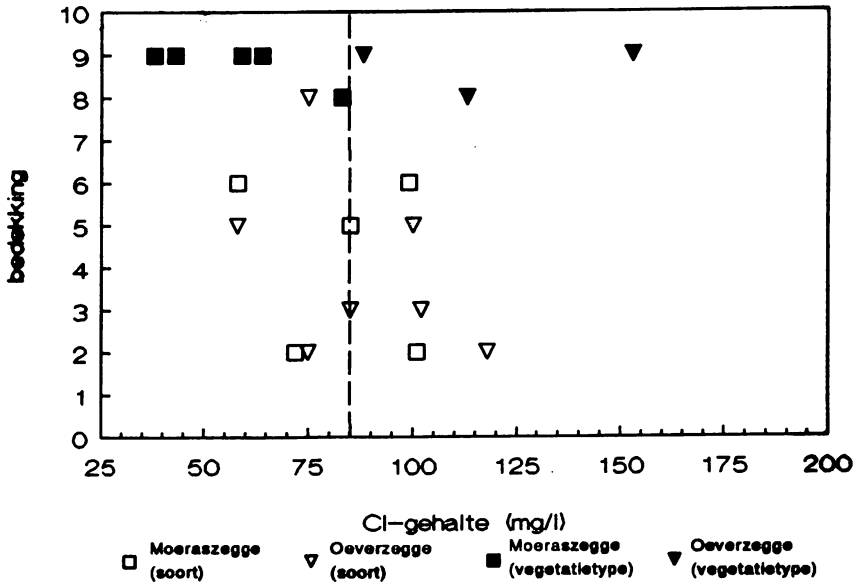
De C/N- en C/P-verhouding verschillen hier weinig of niet van de waarden voor groeiplaats VIII. Zij liggen respectievelijk tussen 10 en 17 en de 300 en 600 (fig. 11.5c). De nutriëntenhuishouding wordt voor een groot deel bepaald door aanvoer via het oppervlaktewater. Deze aanvoer kan plaatsvinden door sedimentatie van eutrofe bagger of door in het water opgeloste voedingsstoffen. Vooral de P-voorziening lijkt via de toevoer van het oppervlaktewater te verlopen (relatief hoog gehalte aan anorganische P in de bodem). Oxydatie en verwering in de bovengrond van de oevervenen zullen weinig bijdragen aan het totale nutriëntenaanbod.

Samenvatting van de groeiplaatsfactoren van de licht brakke kraggeranden en oevervenen (groeiplaats IX)

- *Natte, lang geïnundeerde groeiplaats (Gt I met een GLG van ondieper dan 10 cm; (laterale) inundatie gedurende meer dan 10 maanden);*
- *licht brak water; EGV 35 tot 60 mS/m, IR 25 tot 40%, pH 6,0 tot 6,5, Ca-gehalte 30 tot 70 mg/l), Cl-gehalte 85 tot 200 mg/l;*
- *kraggen of 'vaste bodems' bestaande uit (riet)zeggeveen met een zeker percentage organische bagger;*
- *bodems: Vo in eutroof veen (vlietveengronden);*
- *humusvormen: matig zure organische-stofrijke mor-profielen met zeer dunne veraarde bovengrond (Veen-mesimor) met een pH-KCl van 4,0 tot 5,5.*

Bosecosystemen en hun ontwikkeling

De bossen op de licht brakke kraggeranden en oevervenen zijn vrijwel allen ontstaan door spontane elzenopslag. De groei is slecht (S-waarden 10-12m). Het blijkt dat in de overstromingsmilieus van het laagveen (groeiplaats IX en X) het chloridegehalte, en in minder mate het EGV, differentiërend zijn voor de vegetatieontwikkeling (fig. 11.7). In oevervenen of kraggeranden met een chloridegehalte van meer dan 85-100 mg/l (het chloridegehalte ligt voor de natte laagveenmilieus normaal onder de 85 mg/l) en een EGV van 35-40 mS/m blijkt de Moeraszegge (*Carex acutiformis*) vrijwel te ontbreken en kan de Oeverzegge (*Carex riparia*) plaatselijk tot dominantie komen. Indien er geen laterale groei van de kragge optreedt, stagneert de vegetatieontwikkeling op de kraggeranden en is het Oeverzegge-Elzenbos hier een subclimax. Alleen bij verdere ontwikkeling van de groeiplaats (kraggeranden) kan deze door isolatie ten opzichte van het oppervlaktewater zuurder en kalkarmer worden, waardoor uiteindelijk het Oeverzegge-Elzenbos kan overgaan in een van de verzuurde bosecosysteemtypen van de kraggen in diepe veenplassen (groeiplaats XI). Overigens kan de Oeverzegge zich als soort nog lang handhaven, ook onder verzurende omstandigheden.



Figuur 11.7. Het voorkomen van Moeraszegge en Oeverzegge op grond van het chloride-gehalte van het grondwater.

Bij verdroging kan het bosecosysteem langzamerhand overgaan in het Braam-Elzenbos (bosecosysteem VII.3; fig. 11.12).

Dominantietypen met Grote Zeggen

Grote zeggesoorten komen binnen de broekbossen in het algemeen tot dominantie op de meest dynamische plekken. Oeverzegge (Carex riparia) en Moeraszegge (Carex acutiformis) kunnen beide in het laagveenelzenbroek tot dominantie komen. De Oeverzegge is evenwel gebonden aan (voormalige) randen van kraggen die aan wind en stroming blootstaan, en waar bovendien het chloridegehalte relatief hoog is (meer dan 85 mg/l). Zij komt daar vaak samen voor met Moerasvaren (Thelypteris palustris). De Moeraszegge, die ook binnen de beekbegeleidende broekbossen tot dominantie kan komen, komt binnen de laagveengebieden voor op oevervenen en, in mindere mate, op relatief dynamische kraggeranden die niet door licht brak oppervlaktewater of kwelwater beïnvloed worden. Het chloridegehalte speelt dus een bepalende rol bij de vraag welke van deze twee grote zeggesoorten tot dominantie komt (zie ook Westhoff et al. 1971). Daarnaast spelen ook fluctuaties van het grondwaterpeil een rol. De oeverzegge komt vooral voor langs kraggeranden, waar nooit oppervlakkige uitdroging optreedt; het hele substraat is constant waterverzadigd. De Oeverzegge verdraagt geen lichte periodieke uitdroging, maar wel golfslag en (over)stroming. In oevervenen die gedurende vrijwel het hele jaar onder water staan, kan de Oeverzegge in geval van een relatief hoog chloride-gehalte van het water (> 85 mg/l) ook optreden.

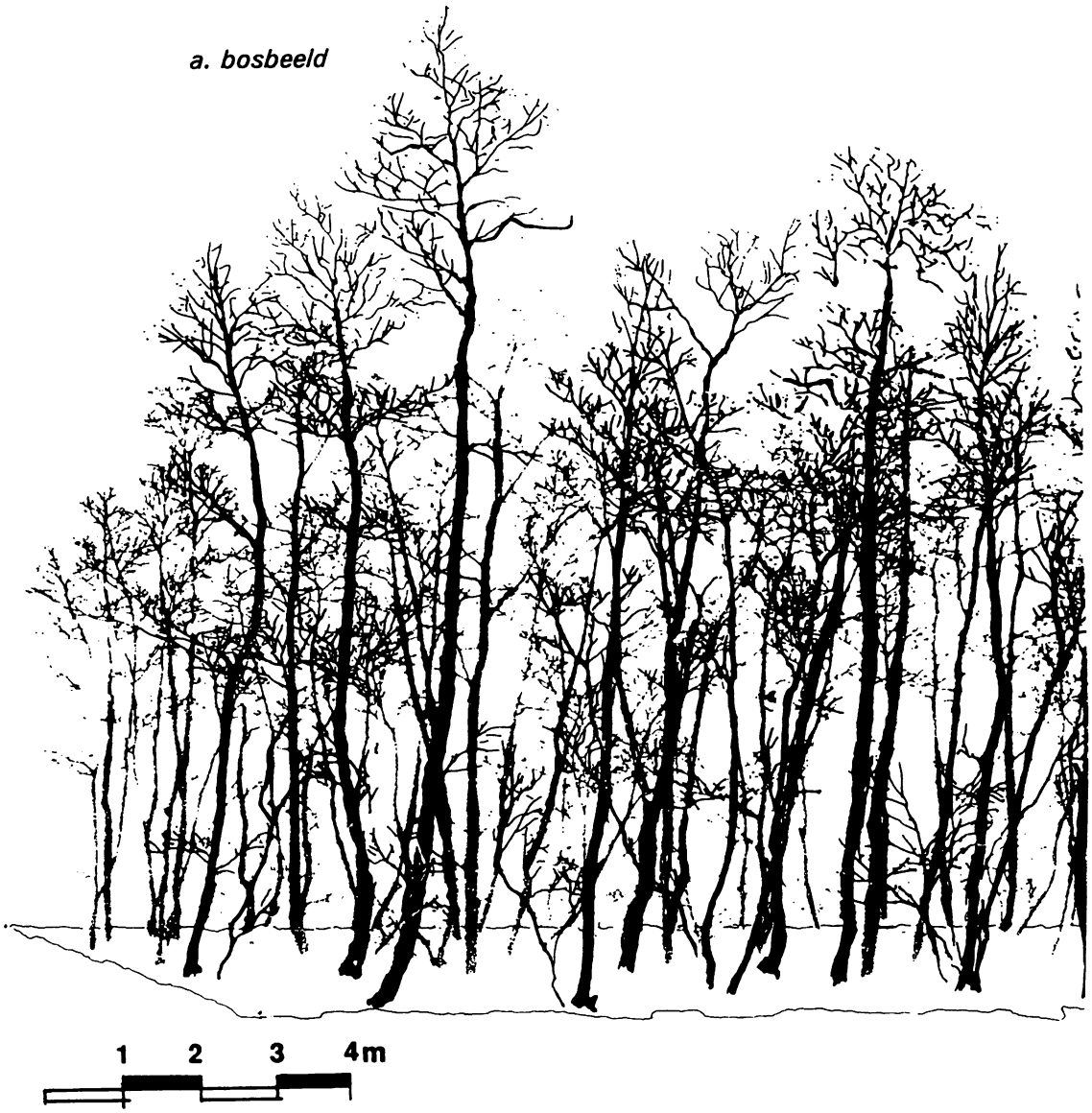
De Moeraszegge is, hoewel zij eveneens onder zeer natte omstandigheden is aan te treffen, meer verdrogingstolerant. Dit verklaart waarom het Moeraszegge-Elzenbos ook buiten het laagveengebied (in beekdalen in al dan niet verdroogde bronbossen) kan voorkomen, en dat de soort nog vaak naijlt in de verdroogde Elzenbroekbossen behorende tot het Hennegras-, of Braam-Elzenbos.

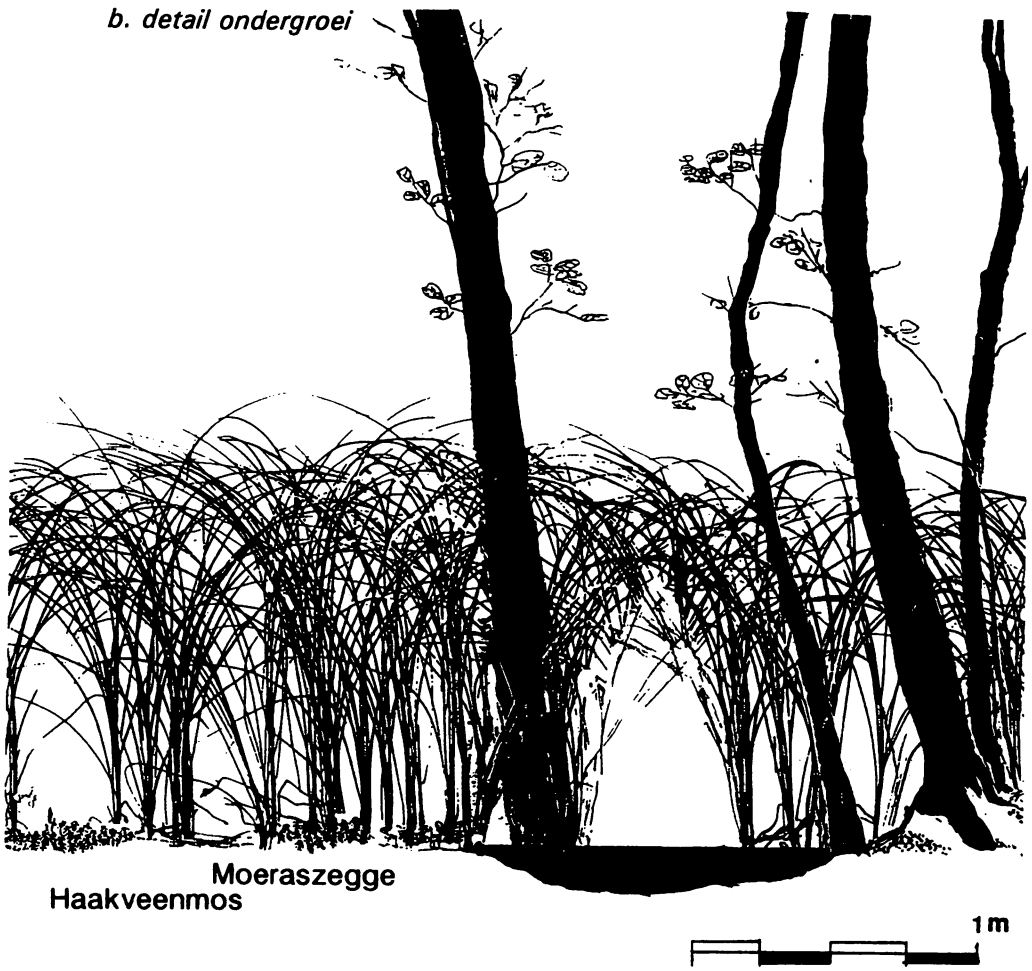
11.2.4 Elzenbroekbos op niet-brakke oevervenen en kraggeranden (groeiplaats X)

Belangrijkste onderscheidende groeiplaatsfactoren:
aan wind en waterbeweging bloot staande en regelmatig overstroomde kraggeranden en oevervenen; vrijwel constante waterverzadiging;
grondwaterkwaliteit beïnvloed door kalkarm oppervlaktewater met een laag chloridegehalte; minerale ondergrond meestal ondieper dan 110 cm.

Bosecosysteem:
X.11 Laagveen-Moeraszegge-Elzenbos (vegetatie: Rg. Carex acutiformis [Alnion], binnen de laagvenen uitsluitend op deze groeiplaats).

a. bosbeeld





Figuur 11.8. Moeraszegge-Elzenbos op een kraggerand in de Loosdrechtse plassen (Ut.); in dit doorgaans niet meer dan 10 m hoge bos wordt de ondergroei gedomineerd door een dichte mat van Moeraszegge; het Oeverzegge-Elzenbos vertoont een soortgelijke aanblik.

Ligging en hydrologie

Deze groeiplaats verschilt wat ligging en dynamiek betreft niet veel van groeiplaats IX, de waterkwaliteit verschilt echter duidelijk. Het chloridegehalte, de pH, het EGV en het kalkgehalte van het door het oppervlaktewater beïnvloede bodemwater zijn bij deze groeiplaats lager dan bij groeiplaats IX. Het chloridegehalte is minder dan 85 mg/l, de pH varieert van 4-5,5. Het EGV en het kalkgehalte zijn resp. 10-50 mS/m en meestal onder 20 mg/l. Al deze waarden zijn voor laagvenen vrij laag, hetgeen erop duidt dat het oppervlaktewater dat deze groeiplaats overspoelt, weinig is vervuild en niet beïnvloed wordt door sterk lithotroof of brak kwelwater (fig. 11.3d).

Bodem en humusvormen

De bodems (vlietveengronden) van de oevervenen zijn meestal opgebouwd uit zeggeveen met een hoog percentage aan (grotendeels organische) bagger. In de oevervenen komt wat dieper in het profiel (meestal binnen 110 cm) kleiig veen voor. Door de lange inundatieduur vindt in het humusprofiel in het algemeen weinig omzetting van organische stof plaats. Dit leidt tot het ontstaan van *Veen-Mesimors* (fig. 11.4d). Plaatselijk kan, bij langere duur van de aërobe periode, de bovengrond echter licht veraarden, waarbij de humusvorm zich ontwikkelt in de richting van een *Eerd-mesimor*. De zuurgraad van de humusvormen is op deze groeiplaats door het wat minder kalkrijke water wat lager dan op groeiplaats IX.

Nutriëntenhuishouding

Ook op deze groeiplaats wordt de nutriëntenhuishouding vooral bepaald door de kwaliteit van het oppervlaktewater dat de groeiplaats inundeert. Het geringere kalkgehalte van het oppervlaktewater in vergelijking tot groeiplaats IX is er waarschijnlijk de oorzaak van dat de C/N-verhouding in de bovengrond in het algemeen wat hoger ligt (en daarmee de N-voorziening wat lager is; fig. 11.5). In de P-voorziening lijkt weinig verschil te bestaan tussen beide groeiplaatsen.

Samenvatting van de groeiplaatsfactoren van de licht brakke kraggeranden en oevervenen (groeiplaats X)

- *Natte, langdurig groeiplaats (Gt I met een GLG van ondieper dan 20 cm; inundatie gedurende meer dan 7 maanden);*
- *waterkwaliteit: EGV 10 tot 50 mS/m, IR 25 tot 35% en een pH van 4,0 tot 5,5;*
  Ca-gehalte 10 tot 20 mg/l; Cl-gehalte 30 tot 85 mg/l;
- *kraggen of 'vaste bodems' bestaande uit zeggeveen met een hoog percentage (organische) bagger, zonder of met een slechts een dunne verweerde bovengrond;*
- *bodems: Vo in eutroof veen (vlietveengronden);*
- *humusvormen: weinig verweerde humusprofielen met soms een dunne licht veraarde bovengrond (Mesimors) met een pH-KCl variërend van 3,0-4,0.*

Bosecosystemen en hun ontwikkeling

De bossen op niet-brakke kraggeranden en oevervenen zijn, evenals die van groeiplaats IX, vrijwel alle na 1920 ontstaan door spontane opslag. Slechts in een enkel geval is in het verleden sprake geweest van hakhoutbeheer. Ook voormalig agrarisch grondgebruik, als riet- of grasland, heeft nauwelijks plaatsgevonden. De groei is slecht (S-waarden 12-16 m), doch iets minder slecht dan op groeiplaats IX.

Moeraszegge-Elzenbos op een oeverveen bij Loosdrecht; oevervenen zijn niet-drijvende venen die gekenmerkt worden door een hoge overstromingsdynamiek.

Daar waar (onbeschutte) kraggeranden en oevervenen gevoed worden door matig rijk water met een voor laagvenen 'normaal' chloridegehalte (minder dan 100 mg/l) komt het Moeraszegge-Elzenbos voor (bosecosysteem X.11; fig. 11.7 en fig. 11.8). De Moeraszegge toont zich onder deze omstandigheden een krachtige concurrent van de Oeverzegge. Ook hier geldt dat door isolatie van de kraggerand een ontwikkeling naar een meer atmotrafente kraggevegetatie kan plaatsvinden. De Moeraszegge heeft echter een voorkeur voor oevervenen met een beperkte veendikte (minder dan 80 cm). Plaatselijk is de veendikte door bij verdroging optredende oxydatie- en veraardingsprocessen afgenomen, waarbij de resulterende daling van het maaiveld weer tot vernatting heeft geleid. Deze maaivelddaling is te zien aan boven het maaiveld uitstekende elzewortels. Het veraardingsproces heeft dan verzuring van de bodem veroorzaakt. Dit resulteert in een laagveenmilieu dat enigszins lijkt op de regelmatig onder water staande, relatief minerale kwelrijke beekdalen (groeiplaats I), waarin de Moeraszegge ook regelmatig voorkomt. Bij sterke verdroging zal een ontwikkeling naar het Braam-Elzenbos (bosecosysteem VII.3) optreden (fig. 11.12).

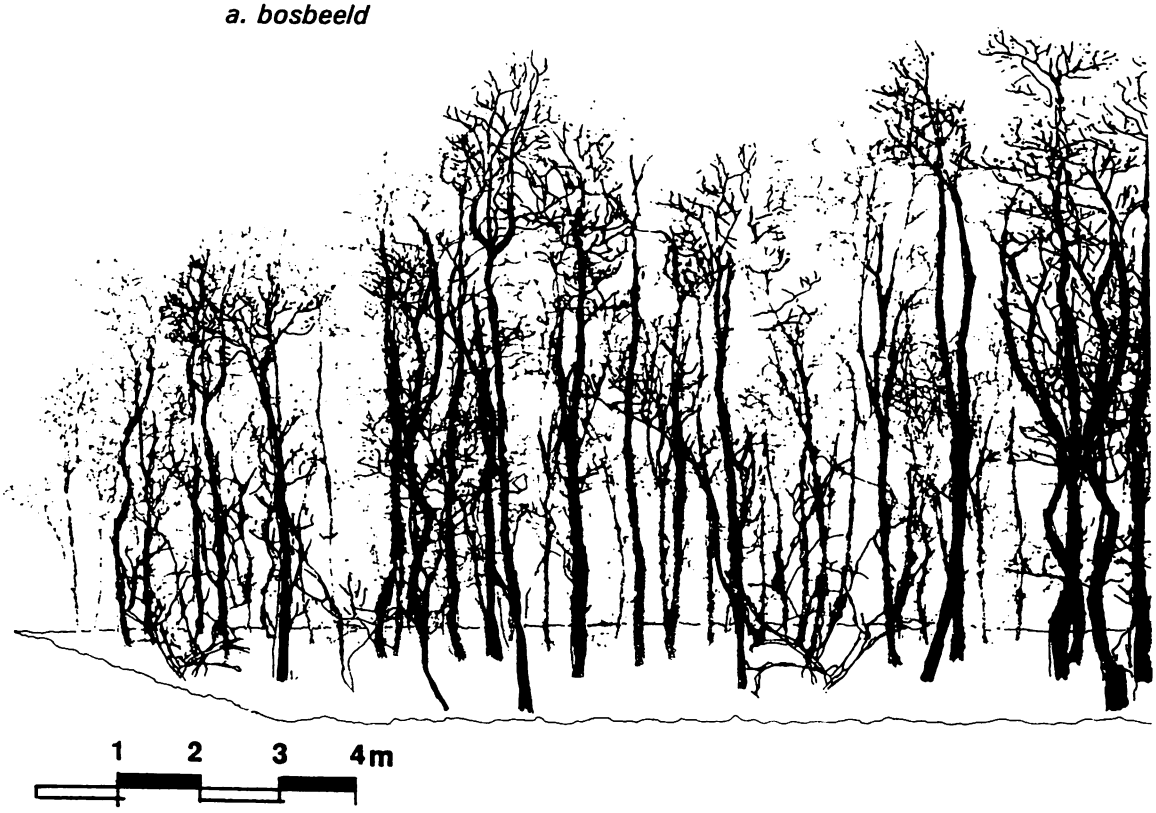
Soortenrijk Moerasvaren-Elzenbos op een jonge kragge in de Loosdrechtse plassen; dit bostype kan zich zowel in diepe als ondiepe veenplassen ontwikkelen; op deze slappe, ondiepe bodems zijn de bomen gevoelig voor windworp.

11.2.5 Elzen- en berkenbroekbossen op kraggen in diepe veenplassen (groeiplaats XI)

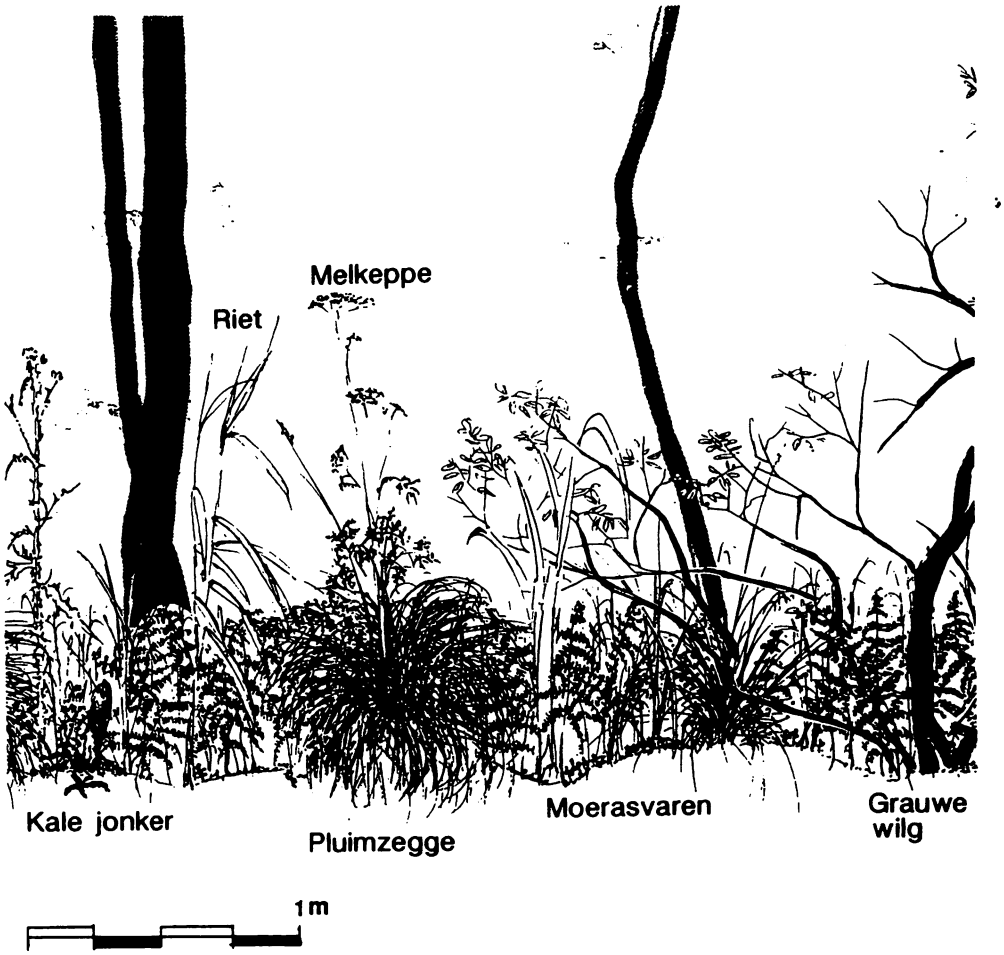
Belangrijkste onderscheidende groeiplaatsfactoren:
geringe grondwaterstandfluctuaties; vrijwel constante waterverzadiging;
grondwaterkwaliteit bepaald door oppervlaktewater met naar mate de isolatie toeneemt een groter wordende invloed van inzijgend regenwater; minerale ondergrond niet binnen 120 cm.

Bosecosystemen:
XI.8 Laagveen-Moerasvaren-Elzenbos (vegetatie: Thelypterido-Alnetum typicum).
XI.9 Laagveen-Veenmos-Elzenbos (vegetatie: Thelypterido-Alnetum sphagnetosum, uitsluitend voorkomend op deze groeiplaats);
XI.13 Laagveen-Veenmos-Berkenbos (vegetatie: Carici curtae-Betuletum pubescentis sphagnetosum, binnen de laagvenen alleen op deze groeiplaats);
XI.14 Laagveen-Appelbes-Berkenbos (vegetatie: Dg. Aronia x prunifolia [Betulion], alleen voorkomend op deze groeiplaats);
XI.15 Laagveen-Zompzegge-Berkenbos (vegetatie: Carici curtae-Betuletum pubescentis typicum, binnen de laagvenen alleen voorkomend op deze groeiplaats);
XI.16 Laagveen-Braam-Berkenbos (vegetatie: Rg. Rubus fruticosus-Sorbus aucuparia [Betulion], alleen voorkomend op deze groeiplaats).

a. bosbeeld



b. detail ondergroei



Figuur 11.9. Moerasvaren-Elzenbos langs open water in het Naardermeer (N.H.); ten gevolge van toenemende isolatie gaat dit bostype op verder van open water verwijderde plekken via het Veenmos-Elzenbos over in het Zompzegge-Berkenbos.

Ligging en hydrologie

De groeiplaats is gebonden aan relatief diepe veenplassen (dieper dan 1,2 m) waar dikke, oude en van het oppervlaktewater geïsoleerde kraggen kunnen worden gevormd. Deze primaire groeiplaats bestaat dan ook uit een reeks van secundaire groeiplaatsen die in samenhang met de vegetatie en de mate van isolatie gevormd zijn. De meeste diepe veenplassen en petgaten vormen de kern van de grote laagveenafgravingen: de Weerribben, de Wieden, het Naardermeer, Botshol, Vinkeveense Plassen enz.
De fluctuaties van het waterpeil zijn in de drijvende jonge kraggen gering. Naarmate de kragge groeit en de isolatie toeneemt komt hierin ver-

andering. Grondwaterfluctuaties blijven in een oude kragge echter nog steeds beperkt tot maximaal 20 cm. Inundatie van kraggen vindt slechts lokaal plaats, en dan vooral aan de randen (zie groeiplaats IX en X). De invloed van lithotroof kwelwater is in diepe veenplassen gering. Het water in de jonge kraggen kenmerkt zich door een 'boezemachtige' kwaliteit (IR 30-50 %; EGV 30-50 mS/m; fig. 11.3e) met een matig hoog calciumgehalte (20-50 mg/l) en een chloridegehalte van 60-100 mg/l. Hogere chloridegehalten en EGV's, zoals in de Noordhollandse laagvenen bij Driehuizen, Ilperveld en Buitenliede, zijn meestal het gevolg van de aanwezigheid van brakke kwel of rest-saliniteit van de ondergrond. Het bodemwater is zwak zuur (pHwater 5 tot 6). Reeds bij geringe isolatie kan zich in de kragge een regenwaterlens vormen, waardoor het bodemwater van de kragge zuurder en armer wordt (dalend calciumgehalte). Jonge kraggen in relatief schoon brak oppervlaktewater kenmerken zich daarentegen door een hogere pH (> 6,5) een lagere ionenratio en een zeer hoge EGV-waarde (> 150 mS/m).
Bij voortgaande isolatie wordt de invloed van atmotroof water steeds sterker en ontstaan er nog armere en zuurdere secundaire groeiplaatsen. Hierbij kan de pH van het bodemwater tot minder dan 4, het EGV tot minder dan 15 mS/m en de IR tot minder 20% dalen. Overigens kunnen er aanzienlijke laterale seizoenfluctuaties plaatsvinden in de regenwaterlens. In de zomer kan het oppervlak van de regenwaterlens soms met de helft afnemen (Meuleman 1988).

Bodem en humusvormen

De kraggen bestaan voornamelijk uit vlietveengronden. Slechts zeer lokaal kunnen in oude kraggen matig ontwikkelde vlierveengronden voorkomen. De bodemkundige verschillen zijn echter groter dan met de bodemtypologie van De Bakker en Schelling (1966) is weer te geven. De jonge kraggen bestaan veelal uit matig zuur, onverweerd zegge- en rietzeggeveen (bosecosysteem XI.8 en XI.9), terwijl de geïsoleerde kraggen uit zure tot extreem zure venen bestaan met een gedeeltelijk licht verweerde bovengrond van veenmosveen (bosecosysteem XI.13 t/m XI.16). Deze veenmoslaag is bij de meest geïsoleerde kraggen in de meeste gevallen matig dik (> 20 cm). Bij de minder geïsoleerde kraggen is de veenmoslaag zeer dun (< 5 cm); overgangen tussen deze twee secundaire groeiplaatsen (veenmoslaag 5-20 cm) zijn weinig aangetroffen. Dit wijst erop dat de meest geïsoleerde, arme secundaire groeiplaatsen ontstaan zijn uit arme systemen zonder bos (veenmos-rietlanden).
Omzetting van organische stof in humus vindt hier nauwelijks plaats (*Mor*-profielen). In de jonge kraggen wordt dit veroorzaakt door de waterverzadigde (zuurstofarme) condities (vorming van *Mesimors*); in de oude kraggen door de lage zuurgraad in de bovengrond ten gevolge van het veenmosdek (*Veenmosmors* of *Rauw-mesimors*). Op de enigszins verdrogende geïsoleerde kraggen, onder meer op de overgang naar verdroogde laagveengronden, kan zich vooral onder Appelbes een zeer dunne strooisellaag van bladeren en takjes ontwikkelen (L, Fa). In iets verdroogde situaties, aan de randen van laagveencomplexen waar de

kragge min of meer vastgegroeid is, worden *Mors* in licht veraard eutroof veen gevormd (*Veen-mesimor* en *Eerdmesimor*) en kunnen wat dikkere strooisellagen aangetroffen worden (bosecosysteem XI.16).

Nutriëntenhuishouding

De stikstof- en fosforbeschikbaarheid in de jonge kraggen wordt voornamelijk bepaald door het oppervlaktewater. De onderwaterbodem fungeert hierbij als fosfaatreservoir. Dit geldt eveneens voor het aanwezige calcium. De C/N- en C/P-verhoudingen zijn betrekkelijk laag (resp. 12-17, 400-600; fig. 11.5e). Naarmate er isolatie van kraggen optreedt wordt de nutriëntenbalans meer bepaald door de veenbodem en de neerslag in samenhang met de vegetatie. Dit resulteert in hogere C/N- en C/P-verhoudingen (18-30, 600-1000). Opvallend is hierbij dat de beschikbaarheid van N en P (te meten aan Ntot, Ptot en Pw) in geïsoleerde kraggen niet laag lijkt. De opname van deze voedingsstoffen wordt waarschijnlijk sterk geremd door de extreem lage pH (pH-KCl < 2,5).
Een bijzonder geval betreft natte brakke laagveenlocaties. De hoge chloridegehalten (soms meer dan 200 mg/l) hebben hier geen direct effect op de nutriëntenhuishouding. Zij beïnvloeden de concurrentieverhoudingen tussen de verschillende planten echter wel. In zeer eutrofe situaties heeft het hoge chloridegehalte weinig effect op de vegetatie; in weinig of matig geëutrofieerde situaties daarentegen wordt de groei van veenmos relatief bevoordeeld en kan door uitwisseling van H^+-ionen tegen Na^+-ionen een sterke verzuring optreden, zelfs in niet geïsoleerde, jonge kraggen. Hierdoor wordt de opname van N en P verder bemoeilijkt.

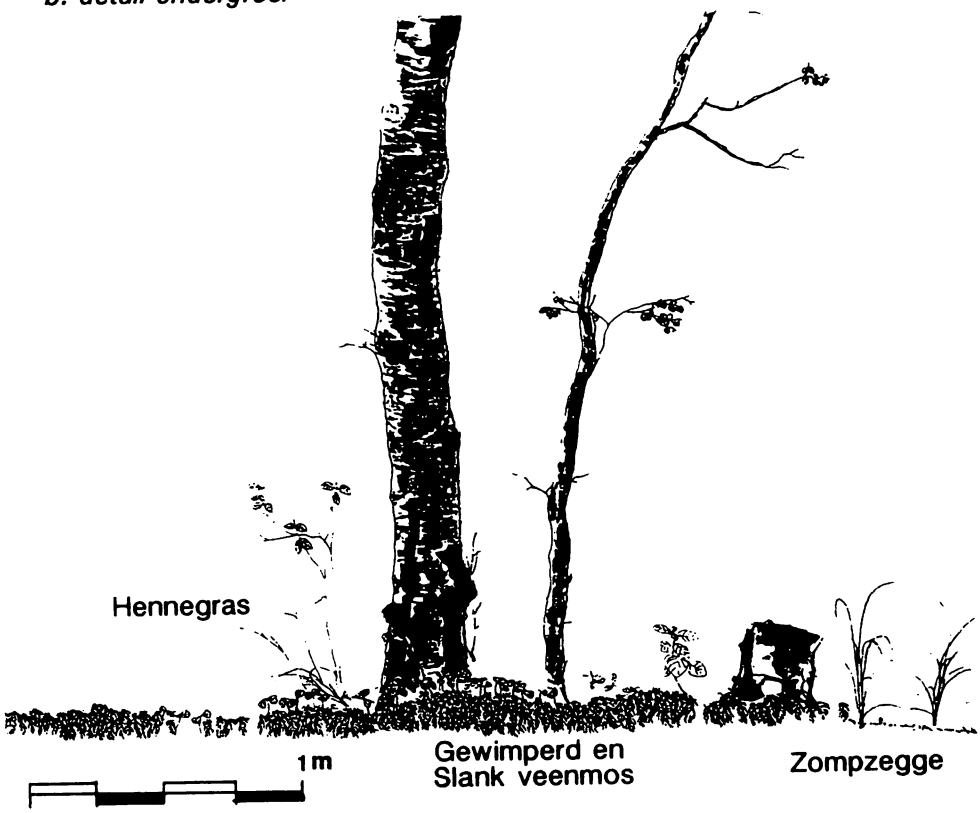
Samenvatting van de groeiplaatsfactoren van de kraggen in diepe veenplassen (groeiplaats XI)

- *vrijwel constant waterverzadigde groeiplaats met Gt I met een GLG van minder dan 25 cm; inundatie vrijwel afwezig door drijvend karakter; Bosecosysteem XI.16 is iets droger (vrijwel vastgegroeide kragge);*
- *Bosecosysteem XI.8 en XI.9: boezemachtig water met EGV 25-50 mS/m, IR 20-50 %, pH 4,5-6,5 en Ca-gehalte 20-50 mg/l;*
  Bosecosysteem XI.13 t/m XI.16: bodemwater met een meer regenwaterachtig karakter; EGV 10-20 mS/m, IR 10-25%, pH 3,5-5,0 en Ca-gehalte 5-10 mg/l;
  Het Cl-gehalte op deze groeiplaats schommelt (met uitzondering van de licht brakke locaties) van 30-100 mg/l;
- *Bodems: kraggen zonder of met dunne verweerde bovengrond; Vo (vlietveengronden), soms Vc (vlierveengronden); organische-stofgehalte hoger dan 70%; minerale ondergrond (meerbodem) dieper dan 120 cm;*
- *Humusprofielen:*
  Bosecosysteem XI.8 (Moerasvaren-Elzenbos): matig zure, weinig verweerde humusprofielen zonder levende veenmosbedekking (Veen-mesimor);

Bosecosysteem XI.9 (Veenmos-Elzenbos): zure tot matig zure, weinig verweerde profielen meestal met levende veenmosbedekking, maar zonder veenmosveenlaag (Veen-mesimor). De pH is op een diepte van 0-5 cm meestal lager dan op 5-25 cm diepte;
Bosecosysteem XI.13 (Veenmos-Berkenbos): zure humusprofielen, deels bestaande uit veenmosveen bedekt met een laag levend veenmos (Rauw-mesimor, Rauw-veenmosmor);
Bosecosysteem XI.14 (Appelbes-Berkenbos): zure humusprofielen met een veenmoslaag van sterk wisselende dikte (5-30 cm) en een levende veenmos-bedekking afgewisseld met een dunne ectorganisch strooiselaag (Rauw-mesimor, soms Rauw-veenmosmor);
Bosecosysteem XI.15 (Zompzegge-berkenbos): zure humusprofielen geheel bestaande uit veenmosveen bedekt met een laag levend veenmos (Rauw-veenmosmor);
Bosecosysteem XI.16 (Braam-Berkenbos): humusprofielen met enigszins veraarde bovenkant met een ectorganische L en F (Eerd-mesimor, soms Veen-mesimor).

a. bosbeeld

b. detail ondergroei



Figuur 11.10. Zompzegge-Berkenbos op een geïsoleerde kragge in het Naardermeer; de ondergroei wordt hier gedomineerd door veenmossen; hier en daar zijn echter ook nog soorten uit het elzenbroekbos te vinden.

Bosecosystemen en hun ontwikkeling

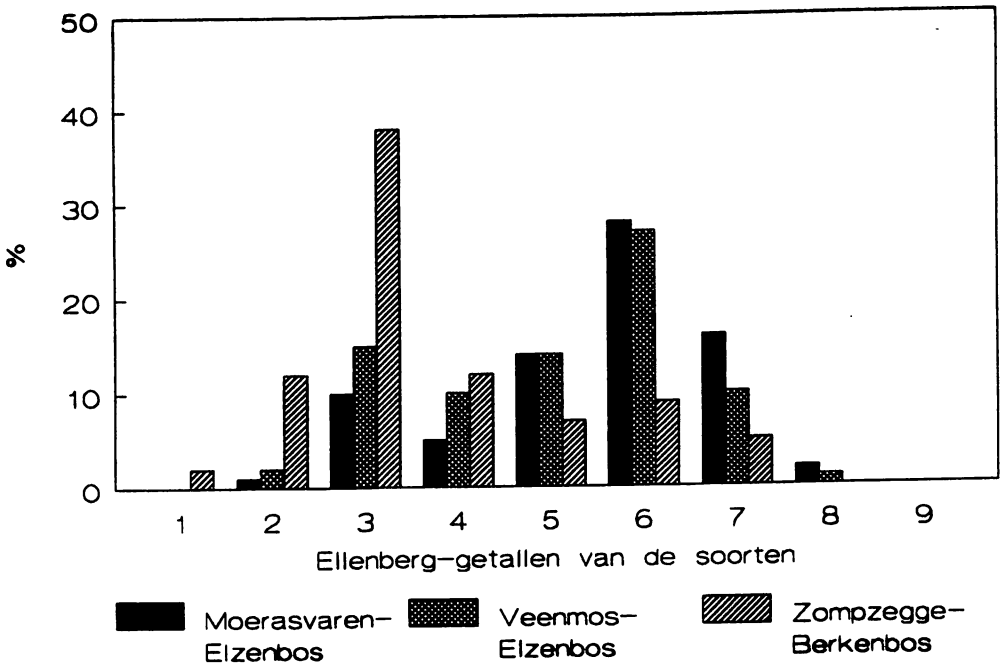
Vrijwel alle bossen op de kraggen in diepe veenplassen (groeiplaats XI) dateren van na 1920. Het betreft merendeels spontane opslag; aanplant van hakhout is van vrij weinig betekenis geweest. In geen der onderzochte bossen is tegenwoordig nog sprake van een actief hakhoutbeheer. De elzenbossen vertonen een slechte groei met S-waarden van 8-12 m. De groei van de berkenbroekbossen laat grote verschillen zien tussen de verschillende bosecosystemen. In bosecosyteem XI.13 en XI.16 varieert de S-waarde van 12 tot 20 m; in bosecosysteem XI.14 en XI.15 doorgaans van 8 tot 12 m.
De bosontwikkeling op de kraggen in relatief diep water verloopt in samenhang met een groeiplaatsontwikkeling van een voedselrijk, door oppervlaktewater gevoed milieu, naar een daarvan geïsoleerd, door regenwater gevoed en daardoor zuurder en voedselarmer milieu. De drijvende veenpakketten kunnen tot grote dikte uitgroeien voordat ze de minerale ondergrond bereiken. Door lateraal uitgroeien van de kragge, toenemen-

de isolatie en verdere accumulatie van afgestorven plantenmateriaal kan reeds in een vroeg stadium de regenwaterinvloed in de bovenste centimeters van de kragge toenemen. Hierbij ontstaat het Veenmos-Elzenbos (bosecosysteem XI.9) uit het Moerasvaren-Elzenbos (bosecosysteem XI.8; fig. 11.9). het Veenmos-Elzenbos is een bostype dat men tevergeefs zal zoeken op de door kwelwater beïnvloede kraggen (groeiplaats VIII). Het Moerasvaren- en Veenmos-Elzenbos kenmerken zich door geringe grondwaterfluctuaties (GLG minder dan 10 cm) en door zwak zuur tot neutraal bodemwater (4,5 tot 6,5) met een matig hoog kalkgehalte (10 tot 40 mg/l). De pH-KCl van de bovenste 5 cm van de kragge is in het Veenmos-Elzenbos onder invloed van het zich vestigende veenmos al vrij laag (3 tot 4,5).

Bij verdere isolatie ten opzichte van het oppervlaktewater groeit de regenwaterinvloed en treedt verdere verzuring op, in samenhang met de uitbreiding van het veenmos. Vooral de meer eutrafente veenmossoorten als *Sphagnum squarrosum* zijn in staat hun omgeving door uitwisseling van protonen te verzuren. Bij verhoogde depositie van stikstofverbindingen wordt dit effect door uitwisseling met ammonium nog versterkt (Kooijman 1993). De pH van het bodemwater daalt daarbij onder 4,5 (3 tot 4,5) en het kalkgehalte daalt tot onder de 10 mg/l. De pH-KCl van de bodem is in de oudere geïsoleerd kragge zeer laag (2 tot 3), het C/N-getal stijgt in veel gevallen tot boven de 20, en de C/P-verhouding is hoger dan 700. De gemiddeld laagste grondwaterstand (GLG) daalt iets ten opzichte van de jonge kraggen (van minder dan 10 cm naar 10 tot 20 cm), zonder dat er overigens sprake is van verdroging. Bij het vorderen van het isolatieproces zal de Els langzamerhand plaats maken voor de Berk en verschijnt in de ondergroei o.a. de Zompzegge (*Carex curta*). Zo ontstaat uiteindelijk het Zompzegge-Berkenbos (bosecosysteem XI.15; fig. 11.10). Zolang de kragge niet vastgroeit aan de minerale ondergrond, zal geen substantiële verdroging optreden en vormt het Zompzegge-Elzenbos het eindstadium van de vegetatieontwikkeling, waarbij het veenmosveen een dikte van enkele decimeter tot een meter kan bereiken (fig. 11.12).

Het Veenmos-Berkenbos (bosecosysteem XI.13) ontstaat, via een kortere weg, uit niet langer voor de rietwinning geëxploiteerde veenmosrietlanden.

De mate van isolatie kan ook aan de plantesoorten worden afgelezen. Figuur 11.11 geeft aan hoe de indicatiewaarde van de plantesoorten voor de zuurgraad van het milieu verandert bij een ontwikkeling van Moerasvaren-Elzenbos, via Veenmos-Elzenbos, naar Zompzegge-Berkenbos. Het verschil tussen de twee eerstgenoemde bostypen is subtiel. In beide bostypen komen vooral veel soorten van zwak zure tot zwak basische milieus voor (klasse 6, bijvoorbeeld Grote cyperzegge). Soorten van de wat zuurdere milieus (klasse 4 en lager) zijn echter duidelijk beter vertegenwoordigd in het Veenmos-Elzenbos dan in het Moerasvaren-Elzenbos. Het derde bostype, het Zompzegge-Berkenbroek, heeft duidelijk een sterk afwijkende soortensamenstelling. Hier vinden wij vooral soorten van zure milieus (klasse 3, bijvoorbeeld Snavelzegge).



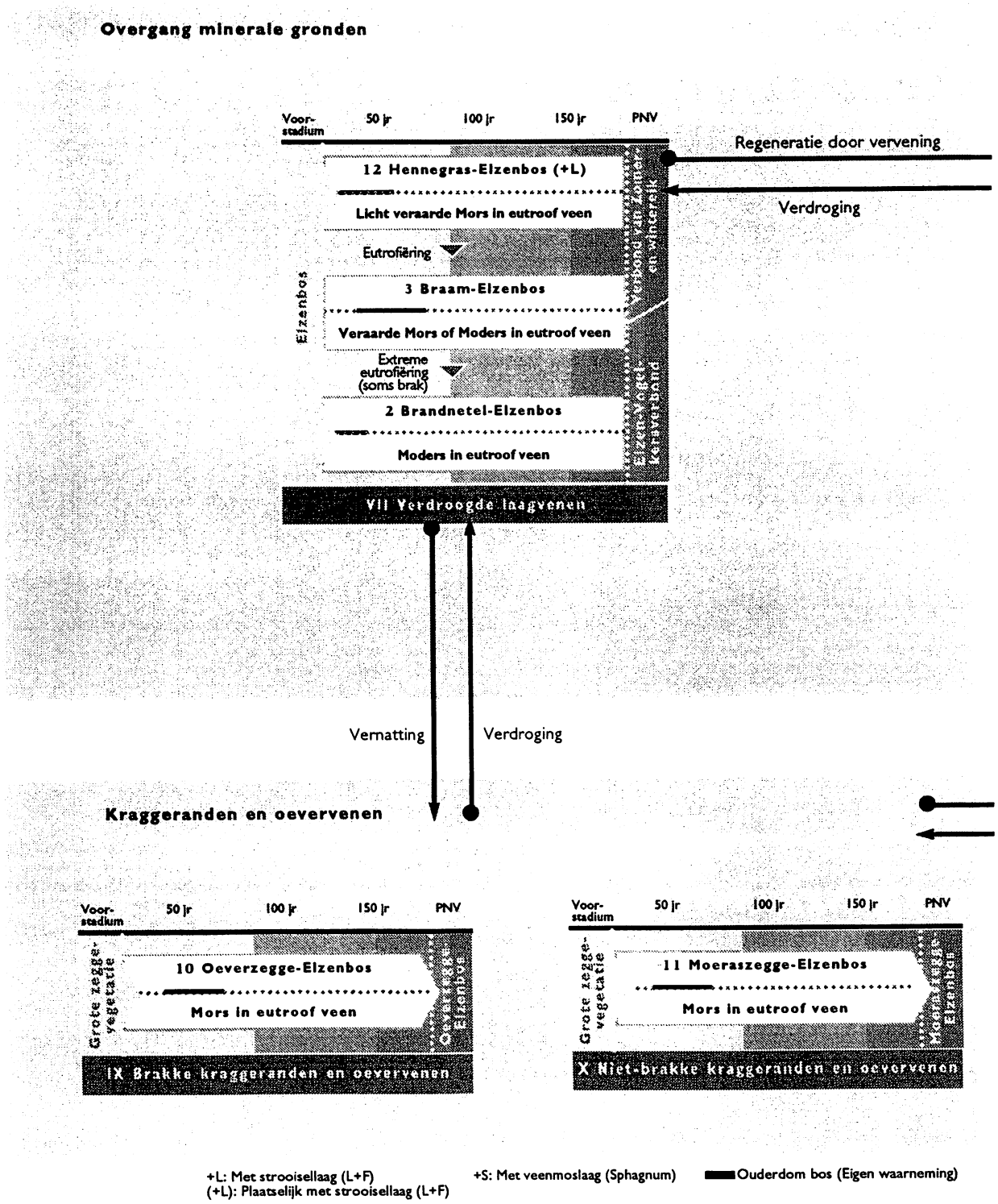
Figuur 11.11. Verandering van de indicatiewaarde van de plantesoorten voor de zuurgraad van het milieu, bij een ontwikkeling van Moerasvaren-Elzenbos naar Zompzegge-Berkenbos (aan de hand van de Ellenberg-getallen; naar Ellenberg et al. 1991).

Een bijzonder bosecosysteemtype op deze groeiplaats is het Appelbes-Berkenbos (bosecosysteem XI.14). Waarschijnlijk kan de Zwarte appelbes (*Aronia x prunifolia*) zich vestigen op door verdroging iets verrijkt kraggen, of zich lateraal vanuit iets rijkere overgangen van kraggerand naar geïsoleerde kraggen uitbreiden (vicinisme). Een bijzonder aspect van de kolonisatie door Zwarte appelbes is dat deze struik een slecht verterend strooisel produceert. Het strooisel bevat een hoog gehalte aan cyanide-achtige verbindingen (Hegnauer 1973). Door deze slechte vertering ontstaat op de geïsoleerde kragge een steeds dikkere strooisellaag. Uiteindelijk zal het veenmos, ondanks een zekere tolerantie voor strooiselvorming, verstikken (Kooijman 1993). Daarmee komt een eind aan de veenmosveenvorming. Het is opvallend dat in het Appelbes-Berkenbos de Zwarte els zich massaal kan verjongen; op termijn is hier dan ook een regressieve ontwikkeling te verwachten van berkenbroek naar elzenbroek.

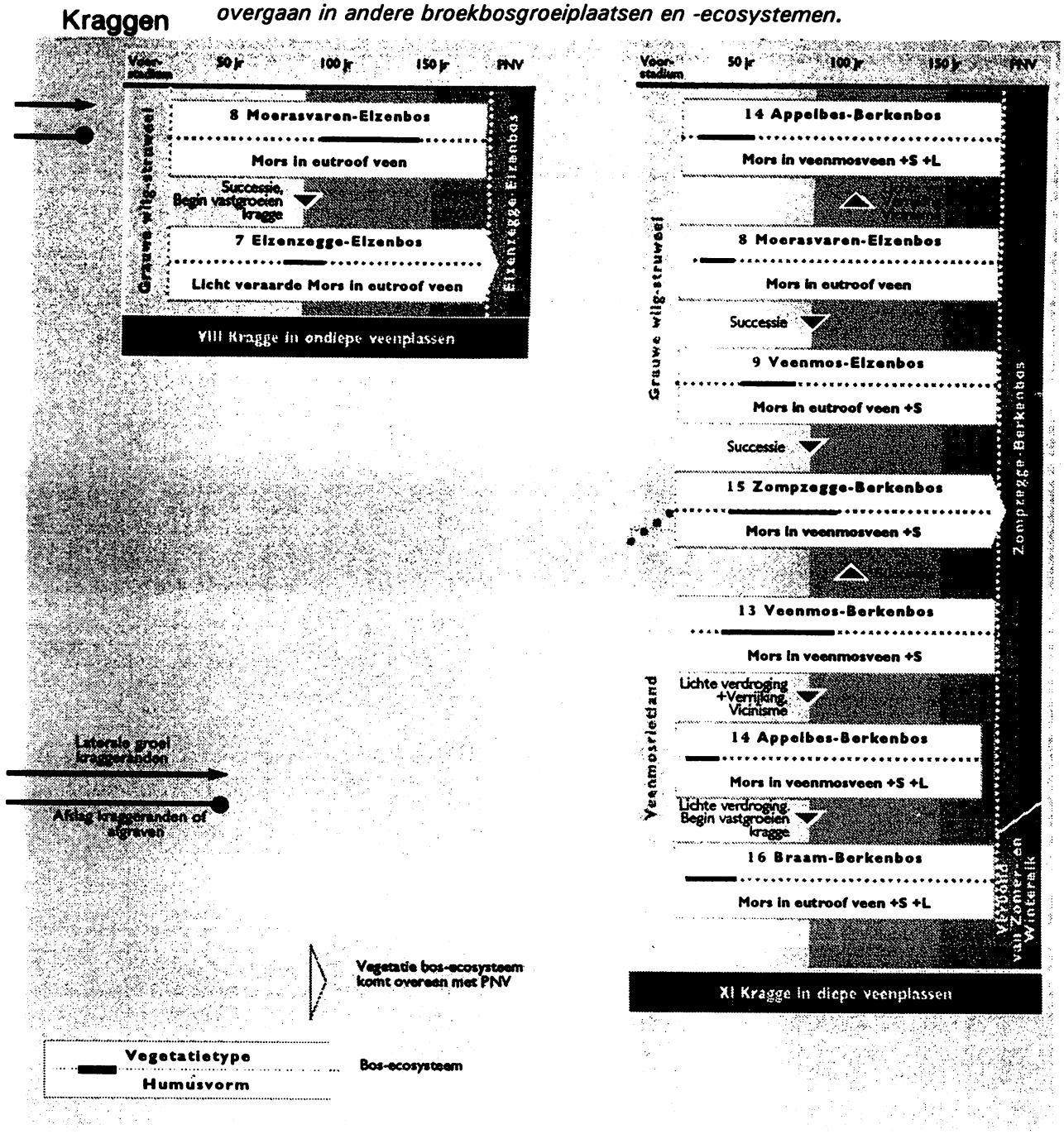
Bij het vastgroeien van de dikke kraggen treedt verdroging op, waarbij de GLG dieper dan 20 cm wordt. Dit gebeurt zowel in situaties waar zich geen dikke veenmosveenlaag heeft ontwikkeld en door inklinking en veraarding van de bovengrond rijker grondwater weer enige invloed kan krijgen op de bodemvorming, als in situaties waar het bodemwater vooral atmotroof van karakter blijft. In beide gevallen ontwikkelt de vegetatie

zich via het Braam-Berkenbos (bosecosysteem XI.16) in de richting van het *Quercion*.

Appelbes-Berkenbos op een kragge in een diepe veenplas; eenmaal gevestigd kan de Appelbes zich explosief uitbreiden door vegetatieve vermeerdering ('broekpest').


Overgang minerale gronden
Voor-stadium
50 jr
100 jr
150 jr
PNV
Regeneratie door vervening
Verdroging
12 Hennegras-Elzenbos (+L)
Licht veraarde Mors in eutroof veen
Eutrofiëring
3 Braam-Elzenbos
Veraarde Mors of Moders in eutroof veen
Extreme eutrofiëring (soms brak)
2 Brandnetel-Elzenbos
Moders in eutroof veen
Elzenbos
Verbond van Zomer- en winterrek
Elzen-Vogelkersverbond
VII Verdroogde laagvenen
Vernatting
Verdroging
Kraggeranden en oevervenen
Grote zegge-vegetatie
10 Oeverzegge-Elzenbos
Mors in eutroof veen
Oeverzegge-Elzenbos
IX Brakke kraggeranden en oevervenen
11 Moeraszegge-Elzenbos
Moeraszegge-Elzenbos
X Niet-brakke kraggeranden en oevervenen
+L: Met strooisellaag (L+F)
(+L): Plaatselijk met strooisellaag (L+F)
+S: Met veenmoslaag (Sphagnum)
Ouderdom bos (Eigen waarneming)

Figuur 11.12. Broekbosontwikkeling op laagvenen. Per laagveengroeiplaats is aangegeven uit welk voorstadium de aangetroffen bosecosystemen zijn ontstaan en wat de potentieel-natuurlijke vegetatie (PNV) is. Per bosecosysteem is een korte karakteristiek van de humusvormen gegeven; een zwarte balk duidt de ouderdom van het bos aan (alleen eigen waarnemingen); verder is vermeld of de huidige vegetatie overeenkomt met de PNV. Door middel van pijlen is aangegeven hoe de verschillende groeiplaatsen en bosecosystemen kunnen overgaan in andere broekbosgroeiplaatsen en -ecosystemen.



11.3 Natuurwaarde

11.3.1 Natuurwaarde van de bosecosystemen van laagvenen

De natuurlijkheid van de laagveenbroekbossen varieert sterk (tabel 11.2). Opvallend is dat alle bostypen hoog scoren op het criterium internationale zeldzaamheid, hetgeen voortvloeit uit het gegeven dat het laagveenmilieu buiten Nederland nauwelijks voorkomt. Nationaal ligt dit

Tabel 11.2. Natuurwaarde van de bosecosystemen in laagveengebieden.

Bosecosysteem	VII 12	VII 3	VII 2	VIII 7	VIII 8	IX 10	X 11	XI 8	XI 9	XI 13	XI 14	XI 15	XI 16
Natuurlijkheid (overeenkomst met PNV)	1	1	1	3	2	3	3	2	2	2	1	3	1
Onvervangbaarheid (ontwikkelingsduur)	1	1	1	2	1	1	1	1	2	2	2	3	2
Internationale zeldzaamheid	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3
Nationale zeldzaamheid	1	1	1	3	2	3	1	2	3	2	3	3	2
Aanwezigheid karakteristieke soorten	1	1	1	2	2	1	1	2	2	1	2	2	1
Afwezigheid storingssoorten	2	1	1	3	3	3	3	3	3	3	1	2	3
Kans op herstel van gestoorde groeiplaatsen	3	3	2	-	-	-	-	-	-	-	*	-	2

1 = gering; 2 = matig; 3 = groot; * = verandering in verband met hoge natuurwaarde ongewenst; - = niet van toepassing.

VII.12 Laagveen-Hennegras-Elzenbos;
VII.3 Laagveen-Braam-Elzenbos;
VII.2 Laagveen-Brandnetel-Elzenbos;
VIII.7 Kwellaagveen-Elzenzegge-Eb.;
VIII.8 Kwellaagveen-Moerasvaren-Eb.;
IX.10 Laagveen-Oeverzegge-Elzenbos;
X.11 Laagveen-Moeraszegge-Elzenbos;
XI.8 Laagveen-Moerasvaren-Elzenbos;
XI.9 Laagveen-Veenmos-Elzenbos;
XI.13 Laagveen-Veenmos-Berkenbos;
XI.14 Laagveen-Appelbes-Berkenbos;
XI.15 Laagveen-Zompzegge-Berkenbos;
XI.16 Laagveen-Braam-Berkenbos.

genuanceerder. In een geschikt milieu is het laten ontstaan van laagveenbossen op vrij korte termijn mogelijk. In het verleden gebeurde dit bijvoorbeeld op plaatsen waar het maaien van rietvelden werd gestaakt. Verder blijkt uit de tabel dat het aantal karakteristieke soorten in geen van de bosecosystemen echt hoog is. Bij de broekbossen op laagveen doet zich het verschijnsel voor dat de bossystemen wel zeldzaam zijn, maar de samenstellende broekbossoorten niet.
De meest waardevolle bostypen op laagveen zijn het Moerasvaren-Elzenbos (bosecosysteem VIII.8 en XI.8), het Elzenzegge-Elzenbos (bosecosysteem VIII.7) en de bossen in de successiereeks van het Zompzegge-Berkenbos op groeiplaats XI: vooral het Veenmos-Elzenbos (bosecosysteem XI.9), het Veenmos-Berkenbos (bosecosysteem XI.13) en de PNV zelf (bosecosysteem XI.15). Ook het weinig algemene Oeverzegge-Elzenbos (bosecosysteem IX.10) heeft een hoge natuurwaarde. Een matig hoge natuurwaarde wordt toegekend aan de Elzenbossen met Moeraszegge in de ondergroei (bosecosysteem X.11), aan het Appelbes-Berkenbos (bosecosysteem XI.14) en het Braam-Berkenbos (bosecosysteem XI.16). Het betreft in de beide laatste gevallen enigszins gestoorde bostypen. Minder waardevol zijn het Hennegras-Elzenbos (bosecosysteem VII.12), het Braam-Elzenbos (bosecosysteem VII.3) en het Brandnetel-Elzenbos (bosecosysteem VII.2).

De her en der optredende spontane ontwikkeling van het Appelbes-Berkenbos uit het Moerasvaren-Elzenbos leidt tot een verlaging van het aantal plantesoorten door de dominantie van de Zwarte appelbes. Bovendien leidt de komst van Zwarte appelbes een regressieve ontwikkeling in via het strooisel (humusvorm!) in de richting van een Elzenbroek. Momenteel kan het voorkomen van het Appelbes-Berkenbos nog gezien worden als een verrijking, door vergroting van de ruimtelijke variatie. Als in de toekomst de soort verder toeneemt, kan dit op den duur omslaan in een ontwikkeling die als nivellerend gekwalificeerd moet worden. De naam 'Broekpest' voor deze soort zou dan op zijn plaats zijn, en de ontwikkeling zou vergelijkbaar zijn met de uitbreiding van de Amerikaanse vogelkers ('Bospest') in bossen op de drogere gronden.

11.3.2 Betekenis van broekbossen in laagveengebieden voor de fauna

Vogels

De Nederlandse laagveenmoerasgebieden zijn internationaal van grote betekenis. Veel in Europa zeldzame moerasvogels vinden er een laatste wijkplaats. De afwisseling van open water, rietmoeras en broekbos scheppen een gunstige uitgangssituatie voor een gevarieerd vogelleven. Kwak et al. (1988) onderscheiden in Nederland op grond van de vogelbevolking een laagveenmoerasdistrict met maar liefst 42 positief preferente soorten. Als karakteristieke soorten gelden Aalscholver (*Phalacrocorax carbo*), Purperreiger (*Ardea purpurea*), Roerdomp (*Botarus stellaris*), Snor (*Locustella luscinioides*), Zwarte stern (*Chlidonias niger*), Sprinkhaanrietzanger (*Locustella naevia*), Baardmannetje (*Panurus biar-*

micus) en Karekieten (*Acrocephalus* spec.). Moerasbossen spelen geen belangrijke rol als foerageergebied voor moerasvogels, maar zijn voor met name Aalscholvers en reigerachtigen wel geschikt als broedplaats. Purperreigers vestigen hun broedkolonies bijvoorbeeld graag in appelbesstruweel of struweel van Grauwe wilg (Nieuwkoop). Het laagveenmoerasdistrict wordt niet alleen gekarakteriseerd door moerasvogels; door de aanwezigheid van broekbos ontstaan in het district ook geschikte biotopen voor bosvogels als: Bonte vliegenvanger (*Ficedula hypoleuca*), Staartmees (*Aegithalos caudatus*), Gekraagde roodstaart (*Phoenicurus phoenicurus*), Wielewaal (*Oriolus oriolus*), Tuinfluiter (*Sylvia borin*) en roofvogels. De laatste decennia gaan soorten als Purperreiger en Roerdomp in aantal sterk achteruit en neemt het aantal bosvogels toe (Kwak 1989). De aard van de vogelbevolking hangt namelijk samen met het successiestadium waarin een moeras verkeert. Naarmate de successie voortgaat, treedt een verschuiving op van moeras- naar bosvogels (o.a. Vlasblom & Dorsman 1986; Woets 1990). Zodra het moeras zich tot broekbos begint te ontwikkelen, verdwijnen de aan riet gebonden soorten. Van de zangvogels ruimen eerst Grote- en Kleine karekiet (resp. *Acrocephalus arundinaceus* en *A. scirpaceus*) het veld. De Snor volgt al snel. Rietzanger (*Acrocephalus schoenobaenus*) en Sprinkhaanrietzanger prefereren rietvelden met enige struikopslag, terwijl Rietgors (*Emberiza schoeniclus*) de voorkeur geeft aan struikgewas afgewisseld met enige rietvelden en ruigten. Voor reigerachtigen geldt hetzelfde, met dien verstande dat eerst van een tijdelijke toename van broedmogelijkheden sprake is. De Purperreiger profiteert in eerste instantie van struweel door er te nestelen, maar verdwijnt bij voortgaande successie naar gesloten moerasbos. Met het in sluiting raken van het moerasbos verdwijnen de laatste rietvelden en daarmee de moerasvogelsoorten. Er komen dan vrijwel uitsluitend nog bosvogels voor. Meestal betreft het alledaagse soorten, maar ook enkele zeldzame soorten kunnen we aantreffen. Zij bewonen vooral de oudere moerasbossen. Wielewaal, Havik (*Accipiter gentilis*) en uilen zijn hier voorbeelden van. Juist de laatste jaren krijgen veel moerasbossen, door het achterwege blijven van hakhoutbeheer, de kans zich te ontwikkelen. De hiermee gepaard gaande vestiging van roofvogels heeft op zich weer effect op de broedvogelsamenstelling van volwassen broekbos. Uit het Ankeveense moerasgebied zijn als gevolg van predatie door de Havik bijvoorbeeld Houtsnip (*Scolopax rusticola*) en Holenduif (*Columba oenas*) als broedvogel verdwenen (mondelinge mededeling I. Mes). Opvallend voor het laagveenmoerasdistrict is de hoge presentie van de IJsvogel (*Alcedo atthis*). Sinds het hakhoutbeheer is stopgezet kunnen de elzen zich tot forse exemplaren ontwikkelen. Hoge elzen zijn echter bijzonder vatbaar voor windworp. IJsvogels zien kans om hun holen in de wortelkluit van omgevallen elzen uit te graven. In de winter foerageren Sijs (*Carduelus spinus*), Putter (*C. carduelis*) en Barmsijs (*C. flammea*) graag in elzenbroekbossen. Goudvinken (*Pyrrhula pyrrhula*) vinden we vooral in de broekbossen op verdroogde groeiplaats. Ze foerageren op braamstruiken.

Zoogdieren

Wat de geschiktheid voor de zoogdieren betreft gelden hier grotendeels dezelfde criteria als bij de bossen in de beekdalen. Begaanbaarheid, structuur en grootte van het boscomplex en beschikbaarheid van voedsel spelen een overwegende rol. De begaanbaarheid van de laagveenbroekbossen is in het algemeen uitermate slecht, ook in vergelijking tot de andere broekbossen. Verdroogde situaties komen weinig voor en de natte, venige bodems zijn veelal zeer weinig draagkrachtig. Wat de grootte van de bosgebieden betreft onderscheiden de laagveengebieden zich daarentegen in positieve zin. Alleen hier kunnen in ons land broekbossen van enige oppervlakte worden aangetroffen, veelal in afwisseling met andere natuurlijke en half-natuurlijke ecosystemen. Naast de beperkte draagkracht is ook de slechts matige beschikbaarheid van voedselplanten in het natte en veelal vrij zure laagveenmilieu de oorzaak dat deze bossen minder aantrekkelijk zijn voor grote herbivoren dan de beekdalbossen. Toch worden de laagveenbroekbossen door de grotere zoogdieren ook niet strikt gemeden. Tijdens het veldwerk werden verschillende keren verdronken reeën (*Capreolus capreolus*) aangetroffen in sloten tussen twee broekbospercelen. Ook hazen (*Lepus europaeus*) werden regelmatig opgeschrikt; ze houden zich op in de ruige ondergroei van het laagveenelzenbroek.
Door ontwatering en andere oorzaken van verdroging in een broekbosmilieu neemt de geschiktheid voor grote zoogdieren toe. Vossen (*Vulpes vulpes*) en reeën komen veel voor langs de met bomen begroeide randen van open veengebieden (o.a. in het Naardermeergebied). Ze vinden hier vooral rust; voedsel zoeken ze in het drogere, omliggende gebied.

Reptielen en amfibieën

Bij zowel Ringslang (*Natrix natrix*) als Levendbarende hagedis (*Lacerta vivipara*) zijn natte, venige terreinen met veel variatie in trek. In het laagveenplassengebied in Midden-Nederland komen nog veel ringslangen voor, vooral op de overgang van zand- naar veengrond. Beide soorten reptielen zijn echter niet specifiek voor broekbossen op laagveen.

Evenals voor reptielen geldt voor amfibieën dat er geen strikt aan broekbos gebonden soorten bestaan. Kikkers (*Rana* spec.) worden echter veelvuldig in broekbossen aangetroffen. Voor de Heikikker (*Rana arvalis*) noemen Bergmans en Zuiderwijk (1989) veentjes en petgaten, maar ook broekbosjes als biotoop. Ondanks de Nederlandse naam zijn heikikkers dus geenszins beperkt tot heidevelden; het voorkomen lijkt gebonden aan plaatsen met veenvorming. In Nederland en de omringende landen is de Heikikker een bedreigde diersoort, o.a. door verdroging van het biotoop. De veel algemenere Bruine kikker (*Rana temporaria*) heeft een zeer brede ecologische amplitudo en komt in diverse broekbostypen op laagveen veelvuldig voor.

11.3.3 Betekenis van broekbossen in laagveengebieden voor de flora

Hogere planten

Evenals bij beekdalbroekbossen geldt ook voor de broekbossen op laagveen dat er weinig zeldzame hogere plantesoorten voorkomen.
Op de kraggen in ondiepe veenplassen met kwelinvloed (groeiplaats VIII) is de potentieel-natuurlijke vegetatie identiek aan het meest voorkomende natuurlijke bostype (tevens PNV) van de natte beekdalen: het Elzenzegge-Elzenbos. De Elzenzegge zelf is hier een van de zeer weinige niet algemene soorten. Eveneens betrekkelijk zeldzame soorten van de jongere kraggen zijn Moerasvaren (*Thelypteris palustris*) en Kamvaren (*Dryopteris cristata*). Voor de laatstgenoemde soort vermeldt de Atlas van de Nederlandse Flora een recente toename van het aantal vindplaatsen. Onduidelijk is of dit het gevolg is van meer inventarisatiegegevens in vergelijking met vroeger of dat sprake is van een reële toename, die verband houdt met de toename van het broekbosareaal in de Nederlandse laagveengebieden.

Op de kraggen in de diepere veenplassen neemt in de loop van de successie het aantal meer min of meer zeldzame soorten geleidelijk toe. Dit heeft vooral te maken met de groeiplaatsontwikkeling en niet, zoals in de bossen op de minerale gronden het geval is, met de traagheid waarmee veel (relatief zeldzame) bosplanten zich vestigen. Binnen de broekbossen zijn de soorten van de zure milieus minder algemeen dan de soorten van neutrale standplaatsen. In het eindstadium van de vegetatieontwikkeling kunnen in het Zompzegge-Berkenbroek zelfs zeldzaamheden als Eenarig wollegras (*Eriophorum vaginatum*) optreden.
Overeenkomstig met de beekdalbroekbossen zijn ook hier de bosecosystemen met een ondergroei die geheel door grote zeggesoorten wordt gedomineerd floristisch zeer arm. Verder geldt ook hier dat de bossen met een ondergroei die gerekend wordt tot de *Alnion*-rompgemeenschap met Hennegras (bosecosysteem VII.12), een veel voorkomend bostype binnen het laagveengebied, in het algemeen arm aan soorten zijn. Het betreft hier echter overgangsstadia naar een bostype dat kenmerkend is voor meer minerale bodems. De groeiplaatsontwikkeling maakt hier dan ook de vestiging mogelijk van echte bosplanten zoals Veelbloemige salomonszegel (*Polygonatum multiflorum*), soorten die in een broekbos normaal niet voorkomen. Verdere successie zal in de bossen meestal leiden tot een hogere floristische waarde.

Mossen en korstmossen

In sommige broekbostypen op laagveen spelen mossen en met name veenmossen een prominente rol. Het betreft echter doorgaans algemene soorten van min of meer zure milieus. Verzuring van het kraggemilieu is voor de mosflora minder gunstig dan voor vaatplanten het geval is. Bosontwikkeling op laagveen betekent bovendien altijd een verarming van de bryoflora. Bij successie van trilveen naar broekbos bijvoorbeeld verdwijnen de zeer waardevolle trilveengemeenschappen, met veel bij-

zondere soorten mossen en hogere planten (Van Wirdum 1990; Kooijman 1993). In de Westbroekse Zodde tracht men daarom middels opzetten van de waterstand en verwijdering van elzenopslag de ontwikkeling van trilveengemeenschappen richting elzenbroekbos tegen te gaan (Van den Broek & Beltman 1994). In jonge broekbosstadia kunnen kwetsbare soorten van laagveenmoeras of veenmosrietland, zoals Elzenmos (*Pallavicinia lyellii*), zich nog enige tijd handhaven. Op de lange duur zullen ze echter verdwijnen.
Tenslotte valt op dat het tot de laagvenen beperkte Oeverzegge-Elzenbos (bosecosysteem IX.10) bryologisch nog armer is dan het ook in de beekdalen voorkomende Moeraszegge-Elzenbos. Zelfs het Gewoon puntmos (*Calliergonella cuspidata*), een algemene soort in de beekdal-elzenbroekbossen, ontbreekt hier.

Paddestoelen

Er zijn weinig systematische studies verricht naar verschillen in mycoflora tussen de elzenbroekbostypen onderling. Voor een deel wijkt de in het vorige hoofdstuk beschreven mycoflora van broekbossen in beekdalen af van die der broekbossen op laagveen. De bodem, min of meer mineraal tegenover venig, en ook de bomen zelf, hoog opgaand tegenover struikvormig, zijn hiervan de oorzaak. De resultaten van een door Arnolds uitgevoerd onderzoek naar de mycoflora van verschillende broekbostypen zijn echter nog niet gepubliceerd.

11.4 Beheer en ontwikkeling

11.4.1 Bosbeheer

In de meeste broekbossen in het laagveengebied werd in het verleden niet of nauwelijks gekapt. De boomgroei is in de laagveenmoerasbossen slecht en het hout wordt uitsluitend als brandhout gebruikt. Bovendien zijn de broekbossen van het laagveen als gevolg van de hoge waterstanden vaak slecht toegankelijk. Plaatselijk werden tot in het begin van deze eeuw wel geringe hoeveelheden elzehout gekapt, onder andere voor het stoken van bakkersovens. Voornamelijk in het oostelijke Vechtplassengebied werd hiertoe een hakhoutcultuur ingesteld met zeer korte omlopen (soms slechts 2-3 jaar). In crisisjaren, en vooral tijdens en vlak na de Tweede Wereldoorlog, werd in de laagveenbroekbossen tijdelijk relatief veel hout gekapt. Afgezette bosgedeelten zijn, in verband met de bereikbaarheid, vooral te vinden aan de randen van de laagveengebieden. Omdat de meeste laagveenbroekbossen nog jong zijn (ontstaan na de Tweede Wereldoorlog) hebben vooral de oudere bossen een hakhoutverleden. Een relatief groot aandeel voormalig elzehakhout is te vinden in de bossen van de Oude Venen, de Lindevallei, Ankeveen, Kortenhoef en het Naardermeer.
Bij het huidige beheer van laagveenbossen wordt gestreefd naar een ruimtelijke afwisseling. De activiteiten beperken zich doorgaans tot het tegengaan van bosopslag. De relatief grote boscomplexen laat men hier

grotendeels doorgroeien, zodat zich oude bossen kunnen ontwikkelen, waarin zich karakteristieke bossoorten kunnen vestigen. Het bosbeheer is hier in feite synoniem geworden met het natuurbeheer.

11.4.2 Natuurontwikkeling in laagveenbroekbossen

Evenals in het verleden is er momenteel in de meeste laagveengebieden nauwelijks sprake van een actief bosbeheer. Bij het beheer van de laagvenen staat het ontwikkelen van natuurwaarden centraal. In de praktijk leidt dit in de meeste gevallen tot een beheer waarin wordt getracht om een zo groot mogelijke ruimtelijke afwisseling tussen rietlanden, moerasbossen, open water, graslanden en andere aanwezige landschapselementen in stand te houden of te doen ontstaan. Actief beheer van moerasgebieden beperkt zich doorgaans tot het tegengaan van bosopslag in rietlanden, hooilanden, trilvenen en andere waardevolle terreingedeelten waarin bosvorming ongewenst is. Het verwijderen van jong broekbos is vooral wenselijk als er zeldzame trilveenbegroeiingen verloren dreigen te gaan. Oude broekbossen worden soms kleinschalig afgezet. Deze beheersmaatregel is gunstig voor vlinders en libellen. Veel soorten komen vooral voor op de overgangen van broekbos naar graslanden, omdat daar ruigtesoorten als Harig wilgeroosje, Koninginnekruid en Kale jonker goed gedijen (Bink 1992). Ook in jonge laagveenbossen biedt kleinschalig ingrijpen perspectieven voor de ontwikkeling van natuurwaarden. Men bedenke hierbij dat het nu aanwezige broekbos in de meeste laagvenen voor een groot deel in dezelfde periode is opgeslagen, zodat er zich hier bij het uitblijven van een actief bosbeheer veel bosjes van ongeveer dezelfde leeftijd zullen ontwikkelen. Een dergelijke vorm van kleinschalig actief bosbeheer draagt dus bij tot een grotere soortenrijkdom en variatie.

Bossen op weinig tot niet verdroogde groeiplaatsen (groeiplaats IX t/m XI)

Bij het externe beheer van laagveengebieden neemt de regulatie van de waterhuishouding een centrale plaats in. Het richt zich op het handhaven van hoge waterstanden en een goede waterkwaliteit. Het probleem in laagveengebieden is het handhaven of verbeteren van de waterkwaliteit. In tegenstelling tot hetgeen bij broekbossen in beekdalen het geval is, speelt in laagveen waterstandsverlaging geen hoofdrol. Het waterhuishoudkundig isoleren van terreinen om zo de instroom van vervuild water uit de omgeving en de wegzijging van water uit het terrein tegen te gaan, kan bijvoorbeeld relatief simpel worden bereikt door het onderhoud van de sloten stop te zetten, zodat deze verlanden. Deze maatregel leidt echter al gauw tot ongewenste verzuring, omdat zich aan de oppervlakte geleidelijk een regenwaterlens vormt. In dit zure milieu treedt een sterke toename van veenmosgroei op (beginnende hoogveenvorming), waarbij typische soorten van het laagveenmoeras verdwijnen. Voorbeelden hiervan zijn te vinden in de Weerribben en in het Naardermeer. De verschillen met natte, vergraven hoogvenen die secundaire

veengroei vertonen, zijn uiteindelijk klein. Verzuring wordt in een aantal laagvenen versterkt door het verminderen van de kweldruk. Herstel van de kwel heeft vooral effect als zich nog geen gesloten veenmosdek heeft gevormd. In sommige terreinen worden loodrecht op de slootrichting buizen gelegd om het regenwater af te voeren en zo verzuring tegen te gaan.

Het voeren van een intern beheer in de nog jonge broekbossen van de ondiepe veenplassen en petgaten (bosecosysteem VIII.8) is weinig zinvol. Het typische en soortenrijke Moerasvaren-Elzenbos wordt door successie geleidelijk vervangen door Elzenzegge-Elzenbos (bosecosysteem VIII.7). Vooral wanneer het laatstgenoemde type over grote oppervlakten voorkomt, is het zinvol om door middel van een kapcyclus van 10 tot 20 jaar variatie aan te brengen. De bossen op kraggeranden en oevervenen (groeiplaats IX en X) zijn, als gevolg van dynamische omstandigheden, weliswaar soortenarm, maar komen toch min of meer overeen met de PNV. Het beheer kan in deze vrij open bossen weinig variatie toevoegen. Wel is handhaving van een hoog waterpeil ook hier een voorwaarde voor instandhouding. Door laterale aangroei van de kraggen ontstaan uit de kraggeranden vanzelf geïsoleerde situaties met andere bostypen, hetgeen de ruimtelijke variatie ten goede komt.
Op de dikke kraggen zijn vele successiestadia mogelijk. Het beheer richt zich in principe op het bevorderen van zoveel mogelijk verschillende stadia binnen één terrein. Als kraggeranden aan elkaar groeien en eenvormigheid dreigt, kunnen door het plaatselijk verwijderen van kraggen (bijvoorbeeld door er brede banen doorheen te graven) weer jongere successiestadia ontstaan. Enerzijds leidt een dergelijke ingreep tot een nieuwe verlandingsreeks, anderzijds komen voedselarme vegetatietypen onder invloed van meer eutroof water, waardoor het Zompzegge-Berkenbos weer ten dele 'ver-elst', en in de ondergroei plaatselijk grote zeggen gaan optreden. Ook na storm kunnen plaatselijk weer elzen opslaan in gaten die door het omwaaien van berken zijn ontstaan (zie ook Verhoeven 1992). Het is echter aan te raden om in grote boscomplexen successie toe te staan. Uit het Zompzegge-Berkenbos ontstaat dan mogelijk een echte hoogveenkoepel. In beginsel is hoogveen het eindstadium. Door de huidige mate van atmosferische depositie is het echter onzeker of een echt hoogveen nog daadwerkelijk kan ontstaan.

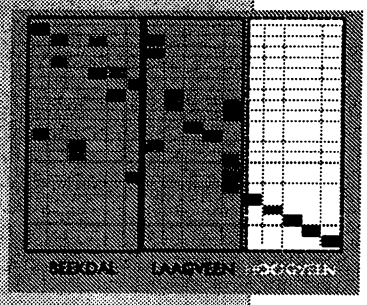
Bossen op verdroogd laagveen (groeiplaats VII)

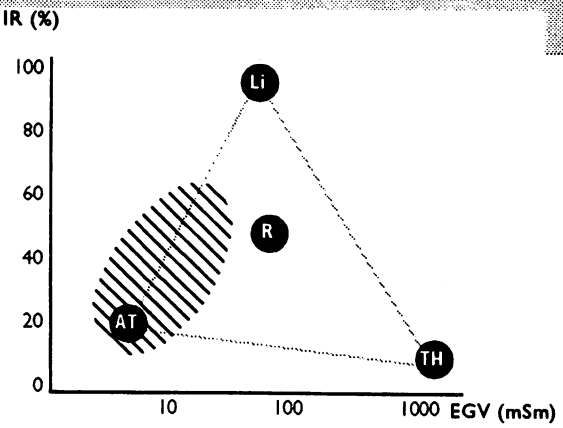
Op verdroogde laagvenen (groeiplaats VII) kan broekbos zich op den duur niet handhaven, hetgeen inhoudt dat de PNV geen broekbos meer is. De spontane vegetatieontwikkeling verloopt naar bostypen van het Essen-Vogelkersverbond of van het Verbond van Zomer- en Wintereik, afhankelijk van de voedselrijkdom van de bodem. Indien het proces van verdroging niet wordt teruggedraaid, zal nog wel langdurig een soortenarm broekbos, met een monotone ondergroei van Gewone braam, Grote brandnetel of Hennegras, blijven bestaan. Door regelmatig kleine gedeelten te kappen kan hiervan de ruimtelijke variatie worden vergroot. Deze extra variatie in de vegetatiestructuur is niet alleen bevorderlijk

voor vogelbevolking en insektenfauna, maar leidt ook tot een grotere soortsdiversiteit in de vegetatie zelf. Spontane vestiging en menging van andere boom- en struiksoorten zoals Zomereik, Gewone es, Gewone vogelkers, Wilde lijsterbes en Sporkehout, van kruiden als Moerasspirea, Gewone engelwortel, Koninginnekruid, en van lianen als Hop en Wilde kamperfoelie worden door kap bevorderd. Waar het externe beheer de mogelijkheid heeft de waterstand weer op te voeren kan, veel beter dan in de beekdalen en aan randen van hoogvenen, regeneratie van het broekbosmilieu snel gerealiseerd worden. Het opzetten van water in grote plassen is echter vaak moeilijk door te voeren. In dat geval is het effectiever om door veenwinning, d.w.z. door het weghalen van de bovenlaag, weer de uitgangssituatie voor een nieuwe verlandingsreeks te creëren. Zo is immers ook het grootste deel van de laagveenvegetatie ontstaan. Verder dient men zich te realiseren dat enige verdroging ook een natuurlijk verschijnsel is, doordat de vegetatie als het ware geleidelijk boven het grondwater uitgroeit.

12 BROEKBOSSEN VAN DE HOOGVENEN

GEOMORFOLOGIE	Relatief hooggelegen geïsoleerde laagten of plateau's
SYSTEEMKARAKTER	Klein, gesloten
VOEDINGSWATER	Regenwater
BOSGEMEENSCHAP	Berkenbroekbos (Betulion)
Karakteristieke associatie	Dophei-Berkenbroek (Erico-Betuletum)



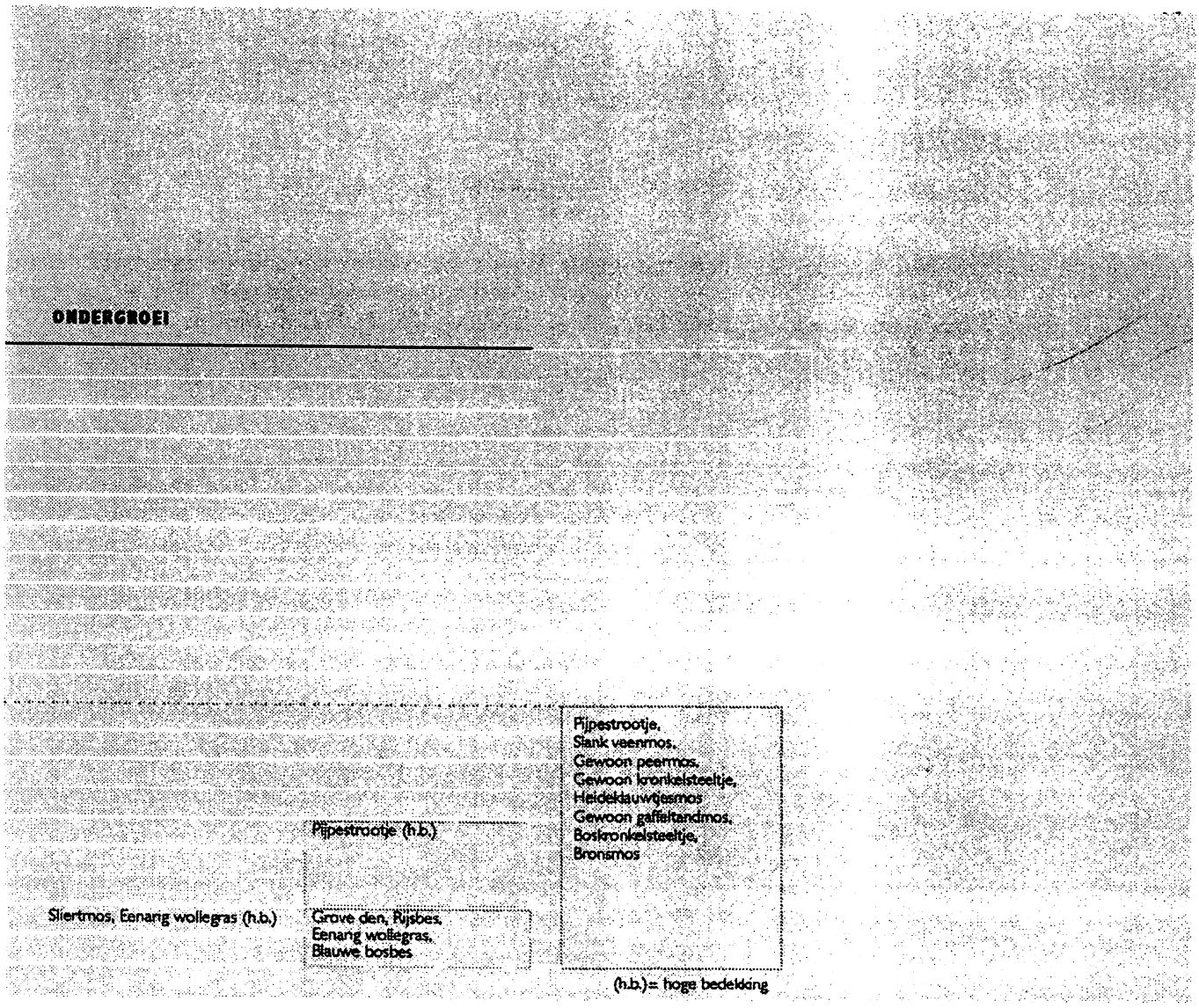


GROEIPLAATS	XII Randen van hoogveen en vennen	XIII Sterk verdroogde hoogvenen en vennen	XIV Matig verdroogde hoogvenen en vennen	XV Verlandende petgaten en arme vennen	XVI Sterk verdroogde veendijken en -ruggen
EGV (mSm)	6-20	20-40	5-40	10-20	2-15
IR (%)	30-40	-	<40	<40	20-40
pH-water	3.5-4.5	3.5-4.0	3.5-4.5	3.0-3.5	3.5-4.0
Ca^{2+}	10-15	-	<10	<10	<10
CL^-	25-35	-	15-30	20-40	15-30
GLG (cm-mv)	60-80	>60	30-60	5-20	>60
Veendikte (CM)	10-30	30-80	30-100	>100	>80
pH-KCL (0-5cm)	3.0-4.0	2.5-3.0	2.5-3.0	2.0-2.5	2.0-2.5
C/N (0-5cm)	12-20	16-20	17-25	20-30	20-30

VEGETATIE						KENMERKENDE SOORTEN IN DE
ELZEN-BROEK-bos						
BERKEN-BROEK-bos						
17 Gagel-Berkenbos	XII 17					Wilde gagel (h.b.)
18 Pijpestrootje-Berkenbos		XIII 18				Geen eigen soorten
19 Dophei-Berkenbos			XIV 19			Gewoon dophei, Veenpluis
20 Wollegras-Berkenbos				XV 20		Kleine veenbes, Lavendelhei, Waterveenmos,
21 Struikhei-Berkenbos					XVI 21	Struikhei, Blauwe- en Rode bosbes (h.b.)

Figuur 12.1. Overzicht en determinatieschema van de bosecosystemen van hoogvenen en vennen.

De in de hoogvenen en vennen voorkomende broekbosecosystemen zijn aangegeven in de matrix die gevormd wordt door de hoogveengroeiplaatsen en de in de hoogvenen en vennen voorkomende vegetatietypen. De bosecosystemen die overeenkomen met de potentieel-natuurlijke vegetatie (PNV) op de desbetreffende groeiplaats zijn in zwart aangegeven. Om bij determinatie op het juiste bosecosysteem uit te kunnen komen zijn enerzijds per groeiplaats karakteristieke eigenschappen aangegeven, anderzijds bij de vegetatietypen kenmerkende plantesoorten opgesomd. Om te kunnen bepalen welk vegetatietype in een hoogveenbroekbos aanwezig is, dienen de kenmerkende plantesoorten van rechts naar links te worden bekeken. Het kader waarin de plantesoorten staan geeft aan voor welke groep van vegetatietypen of voor welk specifiek vegetatietype de plantesoorten kenmerkend zijn.

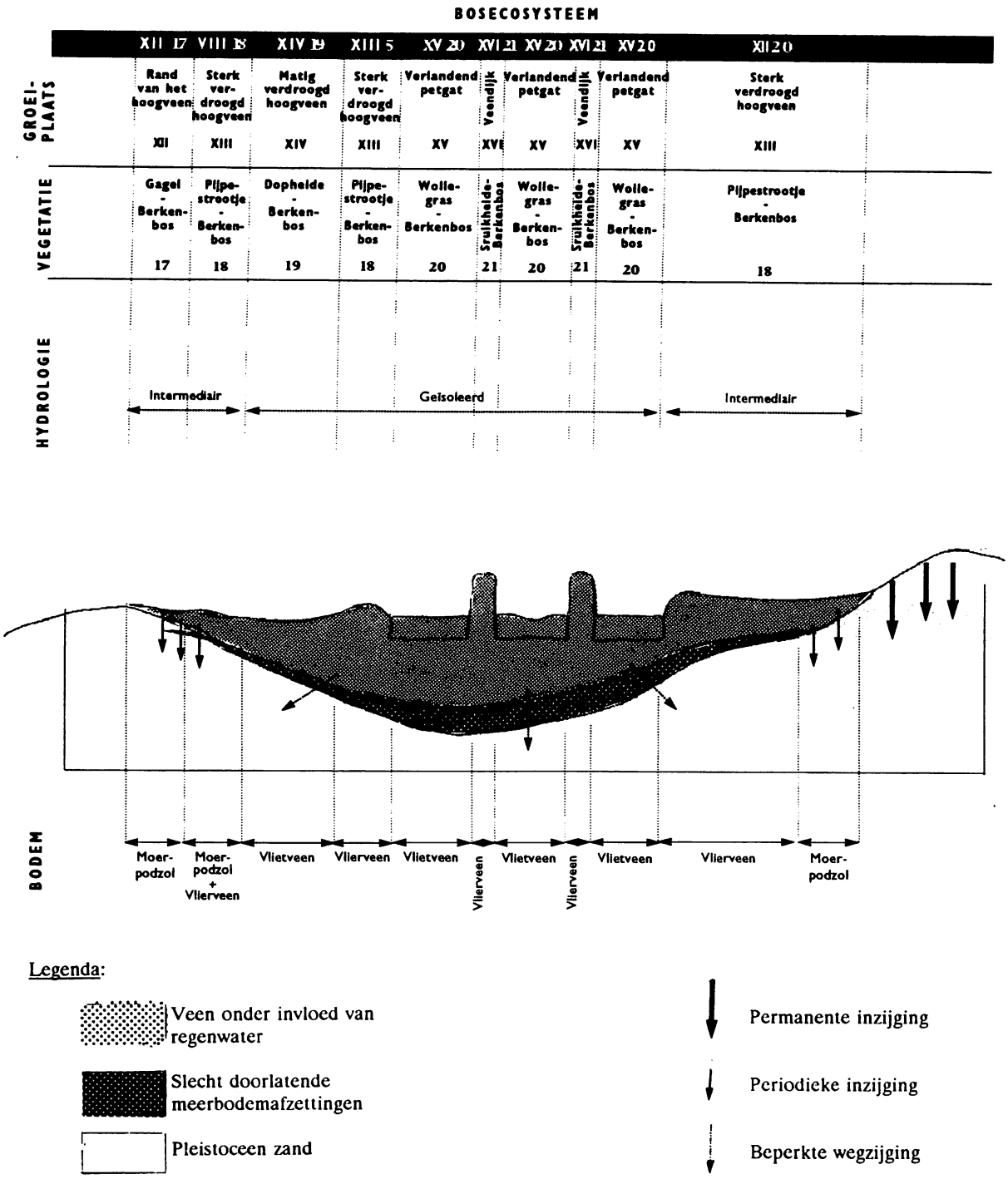


12.1 Inleiding

Kort overzicht

De natuurlijke vegetatie van een levend, ongestoord hoogveen is geen bos. De hieronder besproken bosgroeiplaatsen betreffen dan ook een aantal afgeleide situaties: hoogveenresten waar sprake is van een zekere mate van verstoring door verdroging, vergraving of eutrofiëring. Eutrofiëring kan zijn ontstaan door aanvoer van gebiedsvreemd water, of door atmosferische depositie.
In totaal worden er vijf broekbosgroeiplaatsen onderscheiden, die alle gekenmerkt worden door lage kalkgehalten, een lage zuurgraad en een gering aanbod van voedingsstoffen (fig. 12.1). Het betreft in alle gevallen systemen die vooral door regenwater worden gevoed. Het onderscheid tussen de verschillende groeiplaatsen berust vooral op verschillen in voedselrijkdom en verdroging. Zij zijn gerangschikt naar afnemende voedselrijkdom. Van de verschillende groeiplaatsen doen de verlandende veenputten (petgaten) en voedselarme vennen (groeiplaats XV) het meest aan een ongestoord hoogveen denken. De hydrologische situatie is echter afwijkend en atmosferische depositie van stikstof maakt dat ook hier bosontwikkeling mogelijk is.
Op elk der onderscheiden groeiplaatsen komt één, voor die groeiplaats uniek bosecosysteemtype voor. Het aantal bosecosystemen dat op hoogvenen en langs venranden kan voorkomen is vrij beperkt. In de meeste gevallen komt de vegetatie in het huidige bosecosysteem overeen met de potentieel-natuurlijke vegetatie (PNV) op de desbetreffende groeiplaats en is er in feite geen sprake van verdere successie of vervanging (fig. 12.10). Alleen de actuele begroeiing van groeiplaats XIII, de sterk verdroogde vennen en hoogvenen, wordt bepaald door naijling. Onder invloed van de verdroging, die gepaard gaat met afbraak van veen, zal de vegetatie zich hier uiteindelijk ontwikkelen in de richting van het Verbond van Zomer- en Wintereik (*Quercion*), kenmerkend voor de bossen van de drogere, arme zandgronden. Alle hier besproken bosgemeenschappen van het hoogveen en de verlandende voedselarme vennen behoren tot het Verbond van de Berkenbroekbossen (*Betulion*; zie ook hoofdstuk 6). Het betreft hier deels rompgemeenschappen, deels de associatie *Erico-Betuletum* waarbinnen een drietal subassociaties wordt onderscheiden.

In figuur 12.2 worden de ligging, hydrologie en bodem van verschillende broekbosecosystemen weergegeven in een schematische doorsnede van een hoogveensysteem. Figuur 12.3 geeft een overzicht van de waterkwaliteit in de broekbosecosystemen van de vijf onderscheiden hoogveengroeiplaatsen. In figuur 12.4 worden per bosecosysteem de meest aangetroffen humusvormen aangegeven. Figuur 12.5 geeft een overzicht van de C/N- en C/P-verhoudingen van de bosecosystemen op de laagveen-groeiplaatsen

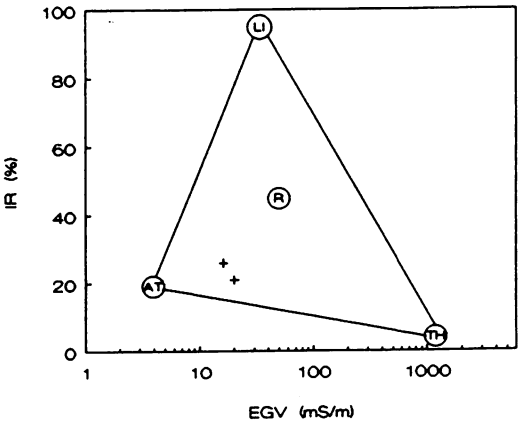


Legenda:

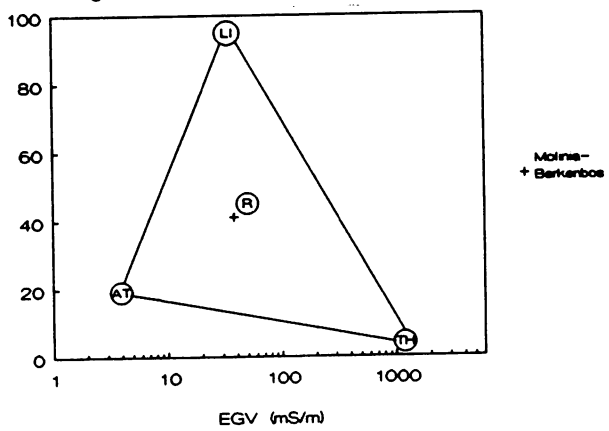
- Veen onder invloed van regenwater
- Slecht doorlatende meerbodemafzettingen
- Pleistoceen zand
- Permanente inzijging
- Periodieke inzijging
- Beperkte wegzijging

Figuur 12.2. Schematische doorsnede van een hoogveen.

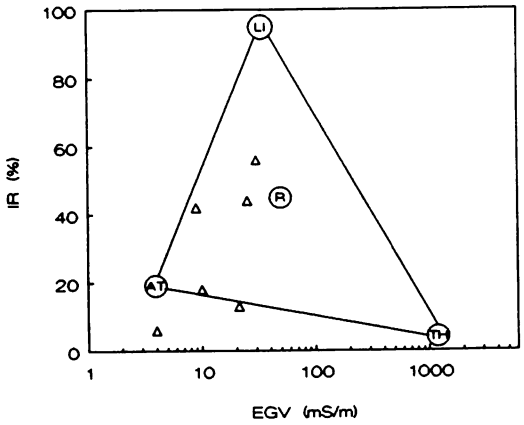
a. Groeiplaats XII, randen van hoogvenen en vennen



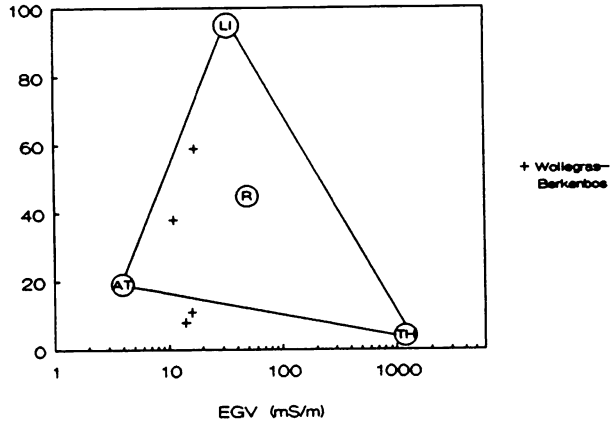
b. Groeiplaats XIII, sterk verdroogde hoogvenen en vennen



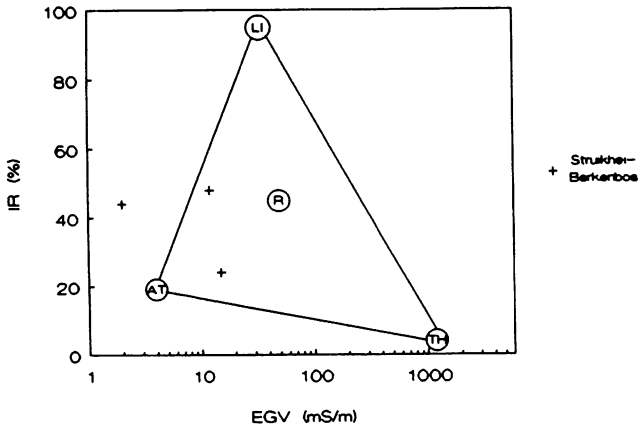
c. Groeiplaats XIV, matig verdroogde hoogvenen en vennen



d. Groeiplaats XV, verlandende petgaten en arme vennen



e. Groeiplaats XVI, sterk verdroogde veendijken en -ruggen



Figuur 12.3. Waterkwaliteit van de bosecosystemen op de hoogveengroeiplaatsen.

Hydrologie

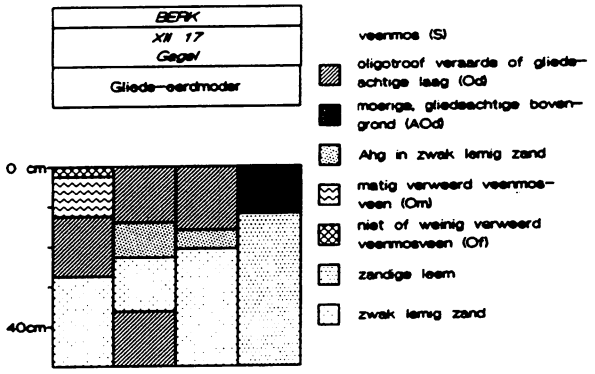
De hoogvenen kenmerken zich door een min of meer geïsoleerde waterhuishouding. Onder natuurlijke omstandigheden wordt het systeem gevoed door regenwater. De afvoer vindt bij natuurlijke hoogveen- en vensystemen hoofdzakelijk plaats door wegzijging naar de ondergrond (fig. 12.2). Door de aanwezigheid van een slecht doorlatende laag is deze wegzijging echter zeer beperkt van omvang. Er treedt dan ook periodiek laterale afvoer op, die gepaard gaat met een plaatselijke afkalving van hoogveenranden ('Moorausbruch', Göttlich 1980). Bij deze afkalvingen kan door de plaatselijke maaiveldaling en de daarbij behorende vernatting regeneratie van het hoogveen optreden.

Een ander belangrijk fenomeen bij ongestoorde hoogvenen is het vermogen van de hoogveenlens om zich aan te passen aan de hoeveelheid neerslag. In perioden met een groot neerslagoverschot zet de hoogveenkoepel als een spons uit, in droge perioden krimpt het hoogveen. Door dit mechanisme ('Mooratmung', Göttlich 1980) kan het vochtgehalte van het hoogveen min of meer constant gehouden worden.
Door de aantasting van de hoogveencomplexen in ons land treden fenomenen als 'Moorausbruch' en 'Mooratmung' niet of slechts in beperkte mate op. In sommige gevallen vindt in droge perioden zelfs toevoer van gebiedsvreemd water plaats.

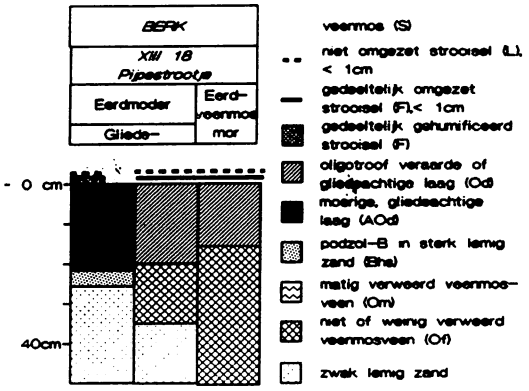
Bodem en humusvormen

De bodem van de hoogveengroeiplaatsen bestaat in alle gevallen uit oligotrofe veengronden of oligotrofe moerige gronden. De nutriëntenhuishouding van deze bodems is voor een groot deel afhankelijk van de atmosfeer en daarmee te karakteriseren als zeer voedselarm. Vooral in een ongestoord hoogveen wordt de nutriëntenhuishouding in eerste instantie bepaald door de dominante aanwezigheid van veenmossen. Deze zijn namelijk in staat waterstofionen uit te wisselen tegen andere kationen, met name Na^+, K^+, Ca^{2+}, Mg^{2+} en $NH4^+$. Door dit mechanisme verzuurt het veenmos zijn directe omgeving in hoge mate en beïnvloedt daarmee de nutriëntenhuishouding. Daarbij is het opvallend dat de beschikbaarheid van N en P in hoogvenen niet altijd kleiner is dan in laagvenen zonder veenmosontwikkeling (Koerselman & Verhoeven 1992). Blijkbaar bepalen andere factoren, zoals de pH en de vorming van organische verbindingen, die de microbiotische activiteit remmen, de feitelijke opname van deze nutriënten. De C/N-verhouding, een maat voor de netto mineralisatie van stikstof, is in ongestoord hoogveen in het algemeen relatief hoog (> 40). De door ons aangetroffen C/N-waarden zijn in veel gevallen lager, tussen 25 en 50. Dit houdt hoogst waarschijnlijk verband met het feit dat broekbosontwikkeling alleen mogelijk is op iets verrijkte hoogveengroeiplaatsen.
Baaijens (1982) heeft een mechanisme beschreven waarmee iets verrijkt water uit de contactzone met de minerale ondergrond via een warmtepompprincipe naar het oppervlak wordt aangevoerd. De bovengrond van natte veengronden kenmerkt zich door snelle, nachtelijke afkoeling. Dit

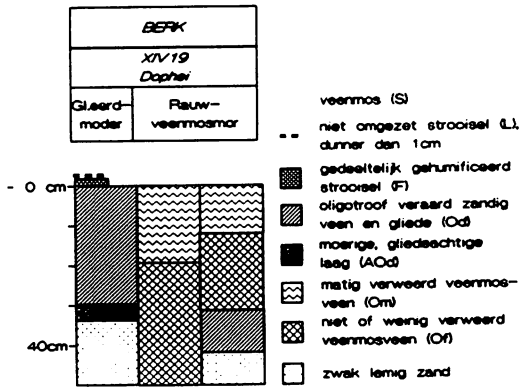
a. Groeiplaats XII, randen van hoogvenen en vennen



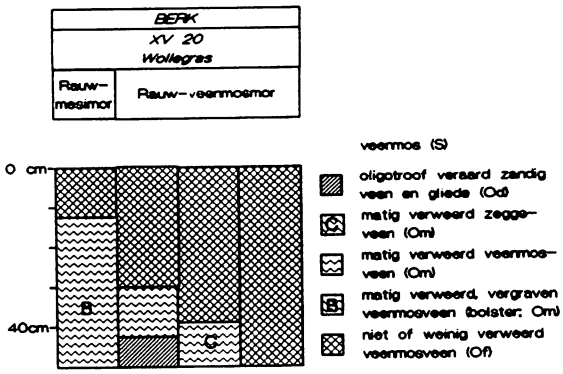
b. Groeiplaats XIII, sterk verdroogde hoogvenen en vennen



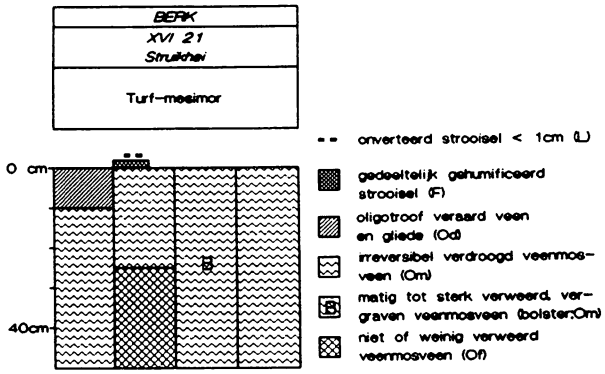
c. Groeiplaats XIV, matig verdroogde hoogvenen en vennen



d. Groeiplaats XV, verlandende petgaten en arme vennen



e. Groeiplaats XVI, sterk verdroogde veendijken en -ruggen



Figuur 12.4. Meest aangetroffen humusvormen van de bosecosystemen op de hoogveengroeiplaatsen.

heeft als gevolg dat zich relatief warm en dus lichter water uit de ondergrond naar het oppervlak verplaatst. Dit proces lijkt belangrijker wanneer in gestoorde hoogveensystemen contact kan optreden met de rijkere ondergrond of met rijker kwelwater.
De geïsoleerde vennen en gedegenereerde hoogvenen zijn doorgaans relatief kleine systemen die, mede door hun oligotrofe karakter, zeer kwetsbaar zijn voor invloeden van buitenaf. Zo kan de aanvoer van stuifmeel uit een beboste omgeving een belangrijke bron van fosfor zijn (Barkman 1992; Baaijens 1982). Ook door atmosferische depositie wordt het oligotrofe karakter sterk bedreigd (Vermeer & Joosten 1992). De atmosferische depositie van stikstof, soms meer dan 40 kg/ha/j, is van grote invloed op de nutriëntenhuishouding van dit oorspronkelijk zo extreem arme systeem.
De humusvormen variëren op deze oligotrofe groeiplaatsen van arme Moders in gliede-achtig materiaal (*Gliede-eerdmoders*) tot extreem arme Mors in irreversibel verdroogd veenmosveen (*Turf-mesimors*) en jong veenmosveen (*Veenmosmors*) met soms een veraarde bovenlaag (*Eerd-veenmosmors*). In tabel 12.1 is de verdeling van de humusvormen over de bosecosystemen aangegeven.

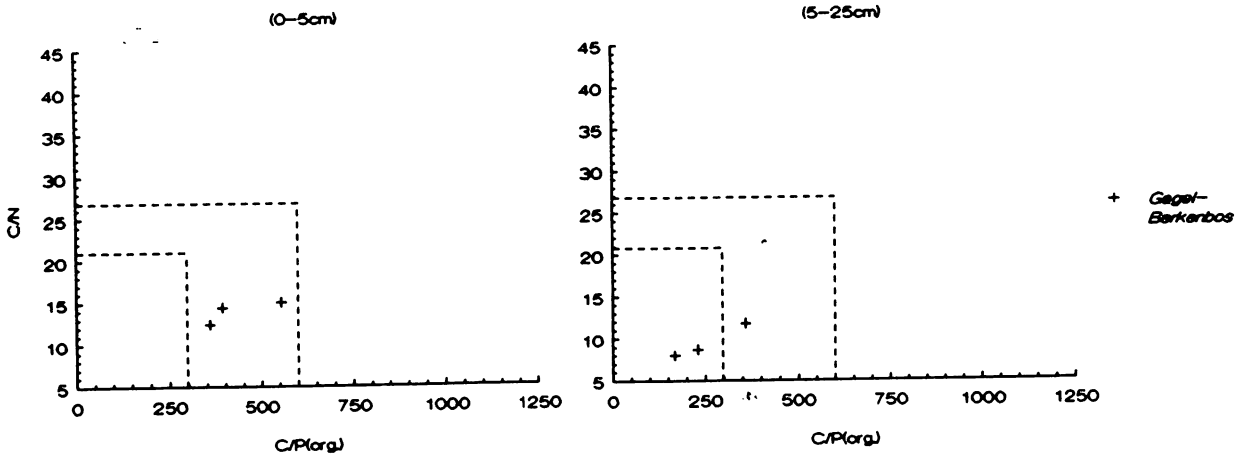
Tabel 12.1. Humusvormen van broekbossen op hoogveen en arme vennen.

boseco-systeem	omschrijving karakteristieke humusvormen (zie schema)	belangrijkste humusvormen (taxonomisch)
XII	Moders in dun gliede-veen +S (+L)	Gliede-eerdmoder
XIII	Mors in verdroogd veenmosveen en Moders in dun gliedeveen (+L)	Gliede-eerdmoder, Eerd-veenmosmor
XIV	Mors in (matig) verdroogd veenmosveen +S	Gliede-mesimor, Rauw-veenmosmor
XV	Mors in weinig verdroogd veenmosveen +S	Rauw-veenmosmor
XVI	Mors in sterk verdroogd veenmosveen	Turf-mesimor

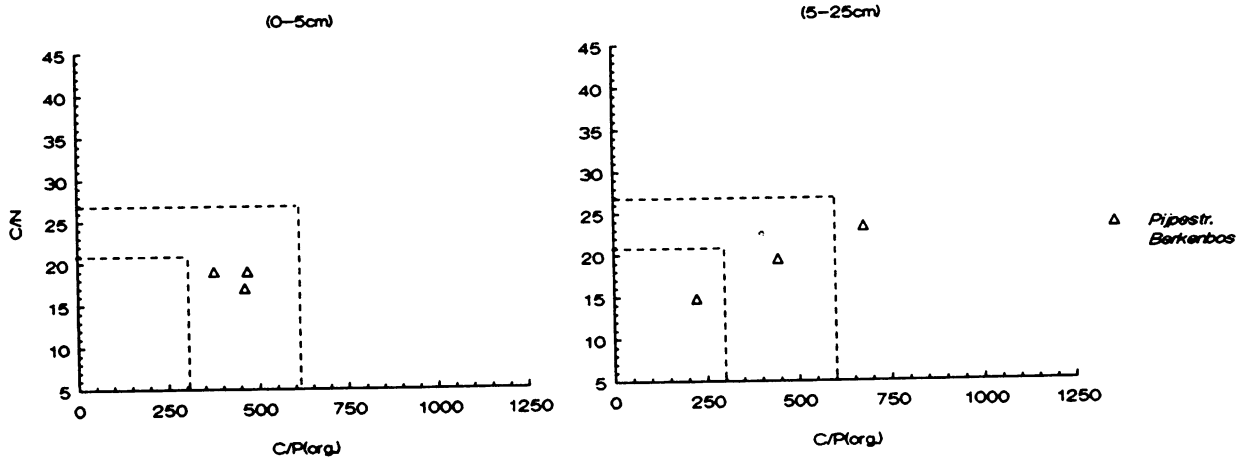
+L aanzienlijke bedekking door L- of F-strooisellaag;
+S aanzienlijke bedekking door levend Veenmos;
( ) geringe bedekking.

Bosgeschiedenis

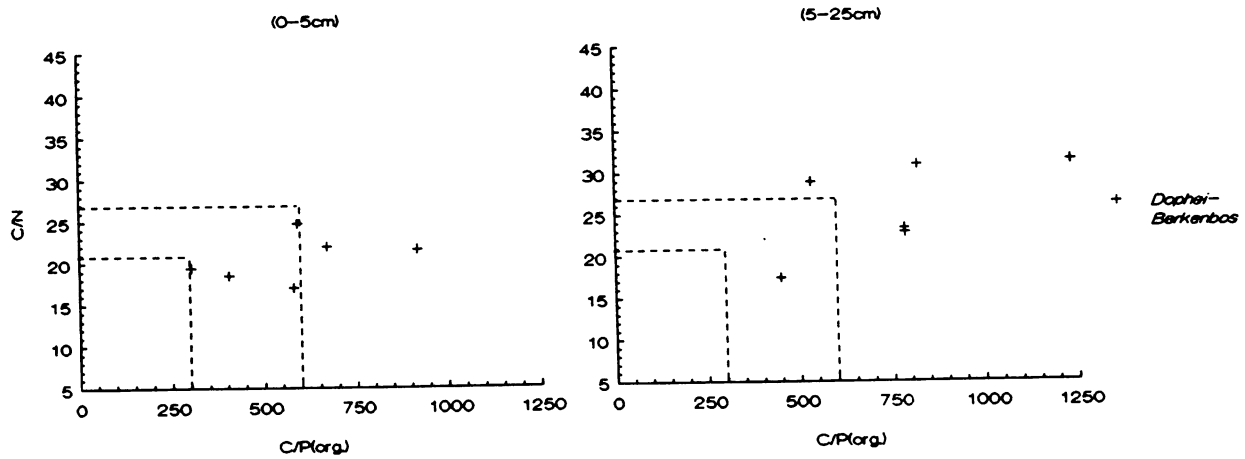
Op hoogvenen en langs venranden komen uitsluitend berkenbroekbossen voor. Al deze berkenbroekbossen zijn jong: geen der onderzochte bossen is ouder dan 1920; het merendeel dateert van na 1950. Deze bossen zijn ontstaan door spontane opslag, hetzij op 'woeste grond', hetzij op terreinen waar veenafgraving heeft plaatsgevonden. Nergens is sprake van een voormalig landbouwkundig gebruik. In geen van de onderzochte bossen werd in het verleden een hakhoutbeheer gevoerd. Ook tegenwoordig is er van hakhoutbeheer geen sprake.



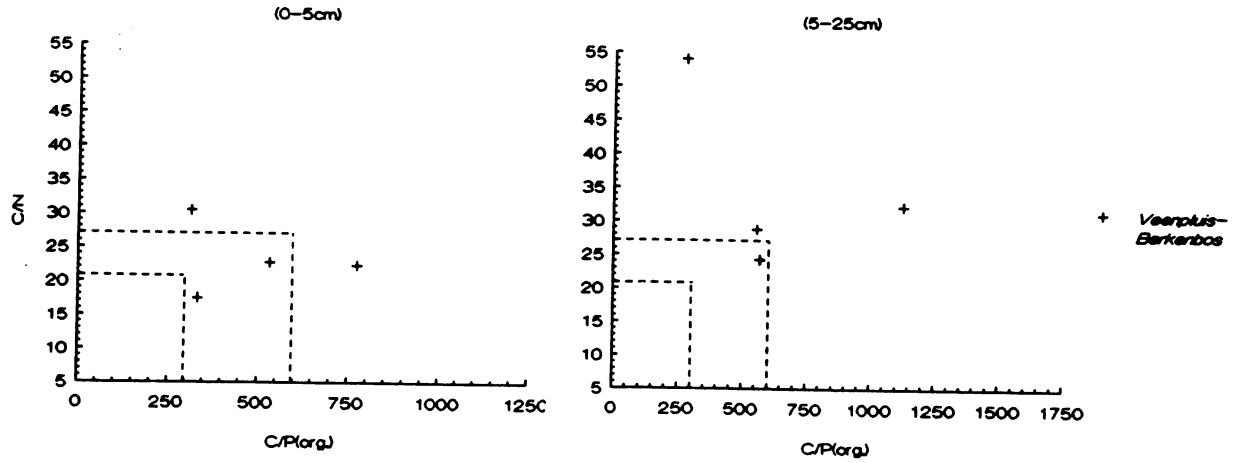
a. Groeiplaats XII, randen van hoogvenen en vennen



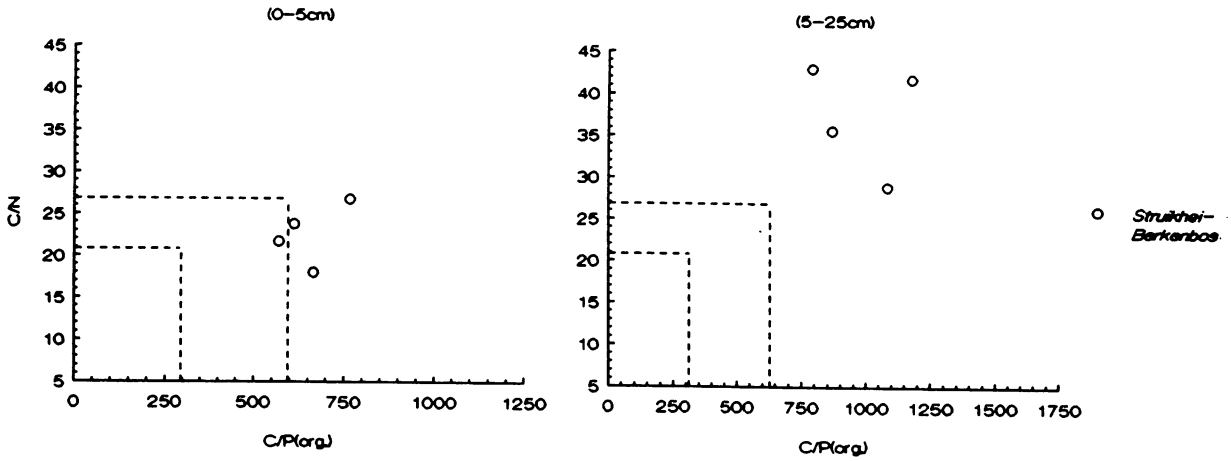
b. Groeiplaats XIII, sterk verdroogde hoogvenen en vennen



c. Groeiplaats XIV, matig verdroogd hoogvenen en vennen



d. Groeiplaats XV, verlandende petgaten en arme vennen



e. Groeiplaats XVI, sterk verdroogde veendijken en -ruggen

Figuur 12.5. C/N- en C/P-verhoudingen van de bosecosystemen op de hoogveen-groeiplaatsen (0-5 cm diepte links, 5-25 cm diepte links). De met een onderbroken lijn aangegeven kaders geven een indicatie van de biologische activiteit in de bovengrond: de binnenste zone komt overeen met hoge, de middelste met matige en de buitenste met lage of vrijwel geen biologische activiteit.

12.2 Groeiplaatsen en bosecosystemen

12.2.1 Berkenbroekbossen op randen van hoogvenen en vennen (groeiplaats XII)

Belangrijkste onderscheidende groeiplaatsfactoren:
GLG meer dan 60 cm; sterke afwisseling van inzijging en waterverzadiging;
grondwaterkwaliteit bepaald door arme lokale kwel of aanvoer van licht verrijkt zuur freatisch water; afwezigheid van beekwaterinvloed.

Bosecosysteem:
XII.17 Veenrand-Gagel-Berkenbos (vegetatie: Rg. Myrica gale [Betulion pubescentis], uitsluitend voorkomend op deze groeiplaats).

Ligging en hydrologie

Bij de overgangen van beekdalen naar meer geïsoleerde moerassystemen (vennen en hoogvenen) is er sprake van een reeks van groeiplaatsen. De aan de uiterste randen van hoogveen en arme vennen gelegen groeiplaatsen zijn de voedselarmste en zijn tot het hoogveensysteem gerekend. In veel gevallen is er sprake van oude kleinschalige veenontginningen. De overgangszones tussen het van nature dynamische, voedselrijke beeksysteem naar het naar stabiliteit neigende, oligotrofe hoogveensysteem worden gemarkeerd door groeiplaatsen met een zekere mate van afwisseling van inzijgingsomstandigheden en waterverzadiging. Het inzijgingskarakter overheerst bij deze groeiplaats, getuige de GLG van meer dan 60 cm. Inundatie blijft beperkt tot een paar maanden per jaar.
De groeiplaats wordt gevoed door zuur humusrijk water, dat enigszins verrijkt kan zijn door de invloed van lokale kwel of licht geëutrofieerd freatisch water (o.a. door vermesting). De zuurgraad van het aangetroffen grondwater varieert van 3,5 tot 4,5. Het EGV is meestal minder dan 20 mS/m en de ionenratio varieert van 30 tot 40% (fig. 12.3a). Het sulfaatgehalte van soms bijna 100 mg/l wijst op invloed van freatisch water afkomstig uit de naburige landbouwgebieden.

Bodem en humusvormen

Doordat er periodiek sprake is van inzijging is de aanvankelijk aanwezige oligotrofe veenlaag op deze groeiplaats geoxydeerd tot een dunne zure moderachtige organische laag (gliede). Hierbij heeft zich, door verplaatsing van disperse humus, op de overgang naar de minerale ondergrond in veel gevallen een humus-inspoelingshorizont (podzol-B) gevormd (fig. 12.4a). Op de gliedelaag kan zich een dunne veenlaag ontwikkeld hebben, bestaande uit zeggeveen of mesotroof broekveen (organische-stofgehalte 60 tot 90%). Maar meestal ontwikkelt zich al in een vroeg sta-

dium oligotroof veen. Vermoedelijk is een deel van deze venen efemeer. De totale dikte van de organische laag (gliede en veen) is nooit meer dan 35 cm. Het organische-stofgehalte van de gliedelaag varieert van 25 tot 70%.
Bovenstaande bodemvormingsprocessen hebben op veel plaatsen geresulteerd in een moerige podzolgrond in leemarm of lemig dekzand. De door veenwinning verstoorde bodems zijn geclassificeerd als moerige zandgronden. De gliedelaag is in deze moerige gronden meestal nog herkenbaar. De bovengrond van beide bodemtypen is zuur (pH-KCl van 3,0-4,0).
De humusvormen worden bepaald door fijne moderachtige humustypen (*Gliede-eerdmoder*), die ontstaan tijdens oligotrofe veraarding van het veen (Od) of tijdens de vorming van de moerige gliedelaag in de bovengrond (AOd). De venige of moerige bovengrond gaat in veel gevallen via een minerale Ah-horizont of een humusinspoelings-horizont (podzol-B) over in een minerale ondergrond.

Nutriëntenhuishouding

De groeiplaats kenmerkt zich door enige verrijking van N en P onder invloed van oxydatie van veen. De verhoogde N- en P-mineralisatie wordt gemarkeerd door een C/N-verhouding van 10 tot 15 en een C/P-verhouding van 100 tot 550. Ondanks de vrij zure en arme omstandigheden van de locaties met moerige podzolgronden, is de mineralisatiegraad van N en P tussen 5 en 25 cm diepte vrij hoog te noemen (lage C/N- en C/P-verhouding; fig. 12.5a). Het droge, minerale en zure karakter (pH-KCl < 3,8) leidt echter tot lagere ratio's dan in overeenstemming is met de trofiegraad (Kemmers 1990). De lage N-totaal cijfers wijzen op een geringe beschikbaarheid van stikstof.
De buffercapaciteit van deze groeiplaats is gering. Door de lage Ca-bezetting van het adsorbtiecomplex zal fosfaat slechts in geringe mate gebufferd kunnen worden (Kemmers 1968 en 1990). Dit effect zal nog sterker zijn bij verrijking van het grondwater met sulfaten.

Samenvatting van de groeiplaatsfactoren van de hoogveen- en venranden (groeiplaats XII)

- *Vochtige groeiplaats met relatief grote grondwaterstandsfluctuaties (Gt II,III;*
  GLG dieper dan 60 cm); inundatieduur minder dan 3 maanden per jaar;
- *licht verrijkt atmoclien water met EGV 6-20 mS/m, IR 30 tot 40%, pH 3,5 tot 4,5, kalkgehalte 10-15 mg/l en chloridegehalte 25-35 mg/l;*
- *dunne organische-stofrijke bovengrond, bestaande uit matig tot sterk verweerd mesotroof of oligotroof veen of uit gliede op een zandige ondergrond (moerpodzolen en broekeerdgronden; vWp,vWz);*
- *humusvormen: matig dik oligotroof verweerd veen, met op de overgang naar een zandige ondergrond een uit oligotroof veraard veen (moder) en disperse humus bestaande gliedelaag (Gliede-eerdmoder).*

Plaatselijk een levende veenmoslaag of een strooisellaag (dunne L en Faq). pH-KCl (0-25 cm) varieert van 3,0 tot 4,0.
Soms is de venige of moerige component van het humusprofiel gering.

Bosecosystemen en hun ontwikkeling

Langs randen van hoogvenen en vennen of op natte overgangen van beekdalen naar hogergelegen arme zandgronden kan zich een berkenbos ontwikkelen dat gekenmerkt wordt door dominantie van Wilde gagel (*Myrica gale*). Het bos is ontstaan door spontane opslag en wordt niet hoger dan ca. 10 m. Dit bostype is gebonden aan een licht verrijkt oligotroof milieu. De lichte verrijking kan samenhangen met:
- de onvolledige mineralisatie van organische stof bij verdroging van oligotrofe groeiplaatsen, resulterend in een dunne veraarde veenrest (hoogveenranden en verdroogde venranden);
- ruimtelijke overgangen van rijkere naar arme milieus (overgang beekdal naar hoger gelegen arme zandgronden);
- bemesting van arme vennen en hoogveenranden (langs randen van akkers of weilanden of bij aanwezigheid van meeuwenkolonies);
- toevoer van enigszins verrijkt grondwater of oppervlaktewater in oligotrofe systemen (met systeemvreemd water vernatte hoogveen-resten en vennen, inclusief voormalige viskwekerijen in Noord-Brabant).

Bij verdere verdroging zal het Gagel-Berkenbos via een tussenstadium van Pijpestrootje-Berkenbos (bosecosysteem XIII.18) overgaan in een Eiken-Berkenbos (fig. 12.10).

12.2.2 Berkenbroekbossen van sterk verdroogde hoogvenen en vennen (groeiplaats XIII)

Belangrijkste onderscheidende groeiplaatsfactoren:
GLG meer dan 60 cm; relatief grote grondwaterstandfluctuaties; niet of nauwelijks geïnundeerd; plaatselijk enige verrijking van het atmotrofe bodemwater.

Bosecosysteem:
XIII.18 Hoogveen-Pijpestrootje-Berkenbos (vegetatie: Rg. Molinia caerulea [Betulion pubescentis], uitsluitend voorkomend op deze groeiplaats).

Ligging en hydrologie

Deze verdroogde door regenwater gevoede groeiplaats is kenmerkend voor ontwaterde hoogvenen en vennen. In grotere hoogveensystemen vormen ze randzones, die een brede overgang vormen naar hoger gelegen droge gronden (fig. 12.2). Kenmerkend voor deze groeiplaats is het inzijgingskarakter van de bovengrond. De grondwaterkwaliteit is vooral bepaald door regenwater, maar kan iets verrijkt zijn door interne eutrofiëring, toevoer van licht eutroof water of contact met de rijkere minerale ondergrond (fig. 12.3b). De pH van het grondwater is laag (minder dan 4). De veendikte kan variëren van 35 tot 110 cm. Inundatie vindt niet of nauwelijks plaats (hooguit 2 maanden per jaar). De fluctuatie van de grondwaterstand is relatief groot (meer dan 60 cm verschil tussen GHG en GLG). De GLG ligt dieper dan 60 cm.
De verdroogde vennen en hoogvenen lijken wat IR, EGV en grondwaterfluctuaties betreft sterk op de hoogveen-, ven- en beekdalranden (groeiplaats XII). Het verschil tussen de twee groeiplaatsen is gelegen in de veendikte en de zuurgraad van het bodemwater. De veendikte is bij de sterk verdroogde hoogvenen groter en de pH van het bodemwater lager dan bij groeiplaats XII. De hoogveenranden (groeiplaats XII) vormen plaatselijk smalle zones tussen de verdroogde hoogvenen (groeiplaats XIII) en een beekdal.
Door verdroging is het zwel- en krimpvermogen ('Mooratmung') van het veenpakket sterk afgenomen (Streefkerk & Casparie 1987). Bij een vergevorderde verdroging kunnen de veranderingen in fysische eigenschappen van de veengrond onomkeerbaar worden.

Bodem en humusvormen

Evenals bij groeiplaats XII, komt op deze groeiplaats als gevolg van oligotrofe omzetting een moderachtige gliedelaag voor. Deze oligotroof veraarde laag is soms matig dik (10-20 cm) en vormt de bovengrond (*Eerd-veenmosmor*). Bij sterke verdroging kan een relatief dikke, gedeeltelijk uit disperse humus bestaande, oligotroof veraarde gliede-achtige laag ontstaan (*Gliede-eerdmoder*).

Het onderste gedeelte van het humusprofiel bestaat uit een moerige gliedelaag op zand (soms een podzol-B) of uit weinig verweerd veenmosveen. Het levende veenmosdek is niet aaneengesloten en ontbreekt soms vrijwel geheel. Daar waar een veenmosbed ontbreekt is een dunne, gedeeltelijk gehumificeerde strooisellaag aan te treffen (F).

Nutriëntenhuishouding

De bovengrond (0-25 cm) is, ondanks de aërobe bovenlaag, onder invloed van de zure omstandigheden slechts in beperkte mate gemineraliseerd (C/N 16 tot 25, C/P 250 tot 700; fig. 12.5b). Hoewel de mineralisatie gering is, is deze toch van groot belang binnen dit hoogveenmilieu, waarin bij ongestoorde omstandigheden de meeste nutriënten via de atmosfeer aangevoerd moeten worden. Bovendien is het hoogveen een systeem met een laag bufferend vermogen. Overigens wordt de aanvoer van vooral stikstof via de atmosfeer onder invloed van luchtvervuiling steeds groter (atmosferische depositie o.a. ten gevolge van ammoniakuitstoot). De bodem is zuur (pH-KCl 2,5 tot 3,0).
Het mechanisme van het rondpompen van in water opgeloste mineralen onder invloed van de dagelijkse temperatuurschommelingen (Baaijens & Grootjans 1983) zoals dat ongestoorde hoogvenen plaatsvindt, verliest bij verdroging zijn betekenis.

Samenvatting van de groeiplaatsfactoren van de sterk verdroogde hoogvenen en vennen (groeiplaats XIII)

- *Natte tot vochtige groeiplaats met GT II en III (GLG van 60 cm tot meer dan 100 cm en inundatie van 0 tot 2 maanden per jaar);*
- *onder normale omstandigheden atmoclien water met een lage EGV, IR en pH (zie groeiplaats XIV). Onder invloed van aanvoer van gebiedsvreemd water kunnen verhoogde EGV- en IR-waarden optreden (tot resp. 40 mS/m, 40%);*
- *veendikte sterk wisselend, maar meestal meer dan 30 cm. Het veen bestaat voornamelijk uit veenmosveen. In veel gevallen is er sprake van podzolvorming onder het veendek (vWp,Vp). Op het contact met de zandige ondergrond bevindt zich in veel gevallen een gliedelaag;*
- *humusprofielen: zure (pH-KCl 2,5-3,0) Mor-profielen met dunne oligotroof veraarde bovengrond (Eerd-veenmosmor) en gliede-achtige Moder-profielen met podzolverschijnselen (Gliede-eerdmoder). Er is meestal een dunne strooisellaag met een dunne Fa aanwezig. Slechts hier en daar is nog een restant van een levende veenmoslaag aan te treffen.*

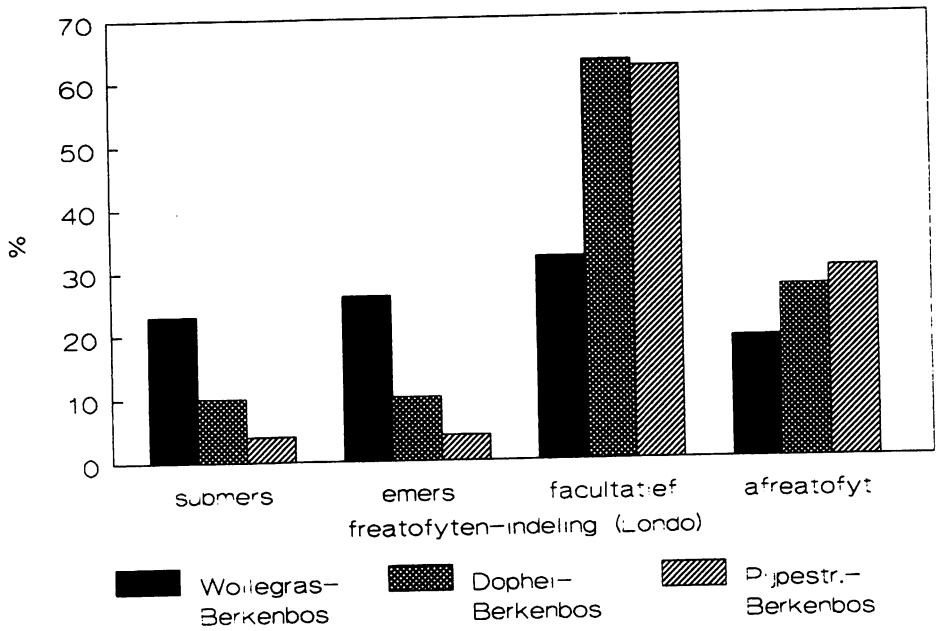
Bosecosystemen en hun ontwikkeling

Op de sterk verdroogde hoogvenen en vennen komt één bosecosysteem voor: het soortenarme Pijpestrootje-Berkenbos (XIII.18). Het betreft doorgaans maximaal 50 jaar oud bos, dat na vervening is opgeslagen en ca. 15m hoog kan worden. In de humusprofielen van het Pijpestrootje-Berkenbos wijst alles op een overgang van een semi-terrestrisch naar

tussen enerzijds het Wollegras-Berkenbos, met veel 'natte freatofyten' (submers, bijvoorbeeld Waterveenmos) en 'obligate freatofyten' (emers, bijvoorbeeld Eenarig wollegras en Kleine veenbes), en anderzijds de twee bostypen van verdroogde standplaatsen. Het verschil tussen deze laatste twee bostypen is subtiel. In beide typen komen vooral veel niet-obligate, facultatieve freatofyten voor (bijvoorbeeld Pijpestrootje). Soorten van nattere milieus zijn echter beter vertegenwoordigd in het Dophei-Berkenbos; soorten die onafhankelijk zijn van het grondwater, de 'afreatofyten' (bijvoorbeeld Zomereik en Grove den), komen meer voor in het Pijpestrootje-Berkenbos.

een terrestrisch milieu. Het voorkomen van een oligotroof veraarde bovengrond met een duidelijke gliedelaag, de afname van de veendikte en podzolverschijnselen op de overgang naar de minerale ondergrond wijzen op het ontstaan van een aërobe groeiplaats met een inzijgingskarakter. Een laag levend veenmos ontbreekt meestal. In alle gevallen is plaatselijk (vooral op pollen van Pijpestrootje) een dunne strooisellaag (L- en Faq-horizont) ontwikkeld.
In sommige gevallen lijken de abiotische kenmerken van dit bosecosysteemtype sterk op (een arme versie van) het Gagel-Berkenbos (bosecosysteem XII.17). Bij stagnatie van het verdrogingproces, gecombineerd met een lichte verrijking van de groeiplaats (bijvoorbeeld bij aanvoer van niet-atmotroof water) kan een ontwikkeling naar het Gagel-Berkenbos plaatsvinden. Verdere verdroging resulteert in een arm Eiken-Berkenbos (fig. 12.10). Verdroging van hoogveen is overigens een proces dat ook van nature aan de randen van hoogveencomplexen plaats kan vinden.

Figuur 12.6 geeft een beeld van de afhankelijkheid van de plantesoorten uit drie hoogveenbostypen van grond- en oppervlaktewater. Het betreft Pijpestrootje-Berkenbos (bosecosysteem XIII.18), en twee hierna te bespreken bostypen van hoogvenen en venranden: het Dophei-Berkenbos van matig verdroogde hoogvenen (bosecosysteem XIV.19) en het Wollegras-Berkenbos van zeer natte milieus (bosecosysteem XV.20). Samen vormen deze drie bostypen een voor het hoogveenlandschap karakteristieke verdrogingsreeks. Wij zien in deze figuur een zeer groot verschil



Figuur 12.6. Afhankelijkheid van grond- en oppervlaktewaterinvloed van de soorten van het Wollegras-Berkenbos, het Dophei-Berkenbos en het Pijpestrootje-Berkenbos. Indeling in freatofytenklassen naar Londo (1988). De klassen van niet-obligate freatofyten (plaatselijk en facultatief) zijn hier samengenomen.

12.2.3 Berkenbroekbossen van matig verdroogde hoogvenen en vennen (groeiplaats XIV)

Belangrijkste onderscheidende groeiplaatsfactoren:
GLG tussen de 30 en 60 cm; inundatieduur van 1 tot 5 maanden; plaatselijk enige verrijking van het atmotrofe bodemwater.

Bosecosysteem:
XIV.19 Hoogveen-Dophei-Berkenbos (vegetatie: Erico-Betuletum pubescentis subass. inops, uitsluitend voorkomend op deze groeiplaats).

Ligging en hydrologie

Deze matig verdroogde, door regenwater gevoede groeiplaats is kenmerkend voor licht ontwaterde hoogvenen en vennen. Evenals groeiplaats XIII kenmerkt deze groeiplaats zich door het inzijgingskarakter van de bovengrond. De grondwaterkwaliteit wordt ook hier vooral bepaald door regenwater. De waterkwaliteit vertoont een sterke overeenkomst met die van de sterk verdroogde hoogvenen (groeiplaats XIII; fig. 12.3c). De pH van het grondwater is laag (3,5 tot 4,5). De veendikte kan sterk variëren, maar is meestal meer dan 30 cm. De inundatie duurt duidelijk langer dan op groeiplaats XIII, terwijl de grondwaterfluctuaties veel minder zijn (GLG tussen 30 en 60 cm) dan in de sterk verdroogde hoogvenen. De matig verdroogde hoogvenen vormen zowel wat betreft groeiplaatseigenschappen als in ruimtelijke zin een overgang tussen de verlandende petgaten (groeiplaats XV) en de sterk verdroogde hoogvenen (groeiplaats XIII). Veel eigenschappen van het veen, zoals het zwel- en krimpvermogen en vochthoudendheid, zijn hier niet wezenlijk aangetast. Dit in tegenstelling tot groeiplaats XIII.

Bodem en humusvormen

De bodems op de matig verdroogde venen verschillen in wezen weinig van die van de sterk verdroogde hoogvenen. Ook hier zijn, als gevolg van oligotrofe omzetting, moderachtige gliedelagen ontstaan. Deze gliedelaag vormt hier echter meestal niet de bovengrond, maar is doorgaans bedekt met een matig tot nauwelijks verweerde laag veenmos.
De venige humusprofielen bestaan hier doorgaans uit een dunne, matig verweerde bovengrond van veenmosveen (*Rauw-veenmosmors*). Bij relatief sterke verdroging is soms een relatief dikke, gedeeltelijk uit disperse humus bestaande, oligotroof veraarde gliede-achtige Od of een moerige gliedelaag (AOd) gevormd (*Gliede-mesimor* en *Gliede-eerdmoder*). Het onderste gedeelte van het humusprofiel bestaat, evenals bij de vorige groeiplaats, uit een moerige gliedelaag op zand (soms een podzol-B) of uit weinig verweerd veenmosveen. Het levende veenmos vormt een grotendeels aaneengesloten dek. Slechts in uitzonderlijke gevallen is plaatselijk een ectorganische strooisellaag aan te treffen.

Nutriëntenhuishouding

De bovengrond (0-25 cm) is, ondanks de periodiek aërobe omstandigheden, onder invloed van de lage pH slechts in beperkte mate gemineraliseerd (C/N 17 tot 30, C/P 400 tot > 1000; fig. 12.5c). Deze mineralisatie is wat geringer dan bij de sterk verdroogde hoogvenen door de relatief korte duur van de aërobe omstandigheden in de bovengrond. De bodem is zuur (pH-KCl 2,5 tot 3,0).

Samenvatting van de groeiplaatsfactoren van de matig verdroogde hoogvenen en vennen (groeiplaats XIII)

- *Natte groeiplaats met GT I, II (GLG van 20 tot 60 cm); inundatie van 1 tot 5 maanden per jaar);*
- *onder normale omstandigheden atmoclien water met EGV < 20 mS/m, IR < 40% en pH 3,5 tot 4,5. Onder invloed van aanvoer van gebiedsvreemd water kunnen iets verhoogde EGV-, IR- en pH-waarden optreden;*
- *veendikte sterk wisselend, maar meestal meer dan 30 cm. Het veen bestaat voornamelijk uit veenmosveen. Op het contact met de zandige ondergrond bevindt zich in veel gevallen een gliedelaag;*
- *humusprofielen: zure (pH-KCl 2,5-3,0) mor-profielen met matig verweerde bovengrond (Rauw-veenmosmors) en soms met dunne resp. dikke vermoderde bovengrond of tussenlaag (Gliede-mesimor of Gliede-eerdmoder). Er is altijd een vrijwel ononderbroken levende veenmosbedekking aanwezig. Soms is er plaatselijk een dunne strooisellaag ontwikkeld met een dunne Faq-laag.*

Bosecosystemen en hun ontwikkeling

Het Dophei-Berkenbos (bosecosysteem XIV.19) is ontstaan door spontane berkenopslag na vervening. De huidige bosjes dateren van na 1950. Het bos kan tot ca. 15 m hoog worden. De verdroging en de omzetting van de bovengrond is hier minder ver gevorderd dan in het Pijpestrootje-Berkenbos (bosecosysteem XIII.18). Er komen dan ook nog vrij veel typische hoogveensoorten voor, waaronder Veenpluis (*Eriophorum latifolium*) en diverse veenmossoorten. Bij verdroging van het Dophei-Berkenbos verdwijnen de laatste typische hoogveensoorten en ontstaat het veel soortenarmere Pijpestrootje-Berkenbos. Verdere verdroging resulteert in een arm Eiken-Berkenbos. In dit stadium zal het veenpakket grotendeels verdwenen zijn en zal zich een mor-moderachtig ectorganisch humusprofiel ontwikkelen (fig. 12.10).

12.2.4 Berkenbroekbosssen van de verlandende petgaten en arme vennen (groeiplaats XV)

Belangrijkste onderscheidende groeiplaatsfactoren:
GLG < 20 cm; geringe grondwaterfluctuaties door min of meer 'drijvend' karakter; licht verrijkte atmocliene grondwaterkwaliteit.

Bosecosysteem:
XV.20 Hoogveen-Wollegras-Berkenbos (vegetatie: Erico-Betuletum pubescentis subass. eriophoretosum vaginati, uitsluitend voorkomend op deze groeiplaats).

Winterbeeld van het Wollegras-Berkenbos op een nat stuk vergraven hoogveen in het Vragenderveen (Gld.).

Ligging en hydrologie

Het voorkomen van deze groeiplaats is evenals de veendijken (groeiplaats XVI) nauw verbonden aan vervening van hoogveenlenzen. Het is de natste broekbosgroeiplaats binnen het hoogveen. Van nature kwamen natte locaties in hoogvenen voor in de vorm van 'meerstallen'. In de petgaten zijn drijvende vegetatiematten (kraggen) ontstaan, gevoed door regenwater en zijdelings toestromend zuur en arm percolatiewater

van de hoger gelegen veenresten. Enige verrijking van het water in de petgaten kan plaatsvinden doordat ten gevolge van de veenwinning de wat rijkere minerale ondergrond in contact komt met het bodemwater (Westhoff et al. 1976). Ook toevoer van rijker water in tijden van droogte beïnvloedt de waterkwaliteit. Het relatief diepe bodemwater van de veendijken (groeiplaats XVI) geeft dan ook een beter beeld van de oorspronkelijke waterkwaliteit in hoogvenen dan het bodemwater in de petgaten (fig. 12.3).
Een zelfde groeiplaats wordt gevormd door verlandende oligotrofe vennen. Het gaat hierbij om vennen die geen deel uit maken van een beeksysteem, maar gevormd zijn in relatief hooggelegen, geïsoleerde uitblazingsbekkens en doodijsgaten (pingo's). Zijn de petgaten verbonden aan regeneratie van hoogveen in een gestoord hoogveensysteem, de verlandende oligotrofe vennen markeren het beginstadium van de vorming van een komhoogveen.
Het EGV en, in mindere mate, de ionenratio van het grondwater zijn op deze groeiplaats laag (resp. minder dan 20 en minder dan 40%; fig. 12.3d). De pH van het grondwater is lager dan 3,5.

Bodem en humusvormen

Het organisch materiaal (veenmos) vormt in de verlandende petgaten en veenputten een drijvend veenpakket. Het kragge-achtige karakter van de petgaten zorgt voor constante verzadiging van het grootste gedeelte van de bovengrond door een geringe (relatieve) fluctuatie van het bodemwater. Bij het vastgroeien van een dikke kragge ontstaat een situatie die vergelijkbaar is met die van ongestoord hoogveen, waarbij neerslagtekorten gecompenseerd worden door inkrimpen van de veenmassa ('Mooratmung'). Er kunnen gliedelagen voorkomen op de overgang naar de minerale ondergrond. De bovenste centimeters van de bodem zijn in het algemeen iets verdroogd en daardoor meer aëroob. Het totale veenpakket is door veenafgraving veelal dunner dan bij de verdroogde veendijken. De dikte van het veenpakket in de vennen is van nature gering.
Humusvorming vindt hier niet of nauwelijks plaats (*Rauw-veenmosmors*). De humusprofielen bestaan voor een groot gedeelte uit weinig verweerd veenmosveen, soms met een dunne laag matig verweerd veenmosveen. De pH-KCl (0-25 cm diepte) ligt meestal tussen 2,0 en 2,5, maar kan soms dalen tot onder 2,0.

Nutriëntenhuishouding

De nutriëntenhuishouding wordt sterk bepaald door de eigenschappen van het levende veenmospakket. Sphagnum heeft het vermogen om ionen als Ca^{2+},K^{+}, Na^{+}, NH^{4+} uit het atmocliene water uit te wisselen tegen H+-ionen. De aanvoer van deze kationen kan versterkt worden door het 'thermische pomp'-effect, waarbij door de dagelijkse temperatuurgang temperatuurverschillen ontstaan tussen het water aan het oppervlak en het diepere, iets rijkere hoogveenwater (Baaijens 1982).
N- en P-mineralisatie vindt in deze veengronden nauwelijks plaats, getuige de hoge C/N- en C/P-getallen (resp. 17 tot > 70; 300 tot >

1000; fig. 12.5d). De nutriëntenhuishouding kan op deze extreem arme groeiplaats hoogst waarschijnlijk sterk beïnvloed worden door atmosferische vervuiling (verrijking). De N-totaal-gehalten op deze groeiplaats zijn vrij hoog. De extreme zuurgraad beperkt waarschijnlijk in hoge mate de opname door de vegetatie. Bij extreem lage pH vermindert het uitwisselingsvermogen van veenmossen en kunnen de H^+-ionen toxisch gaan werken (Streefkerk & Casparie 1987).

Samenvatting van de groeiplaatsfactoren van de verlandende petgaten en arme vennen (groeiplaats XV)

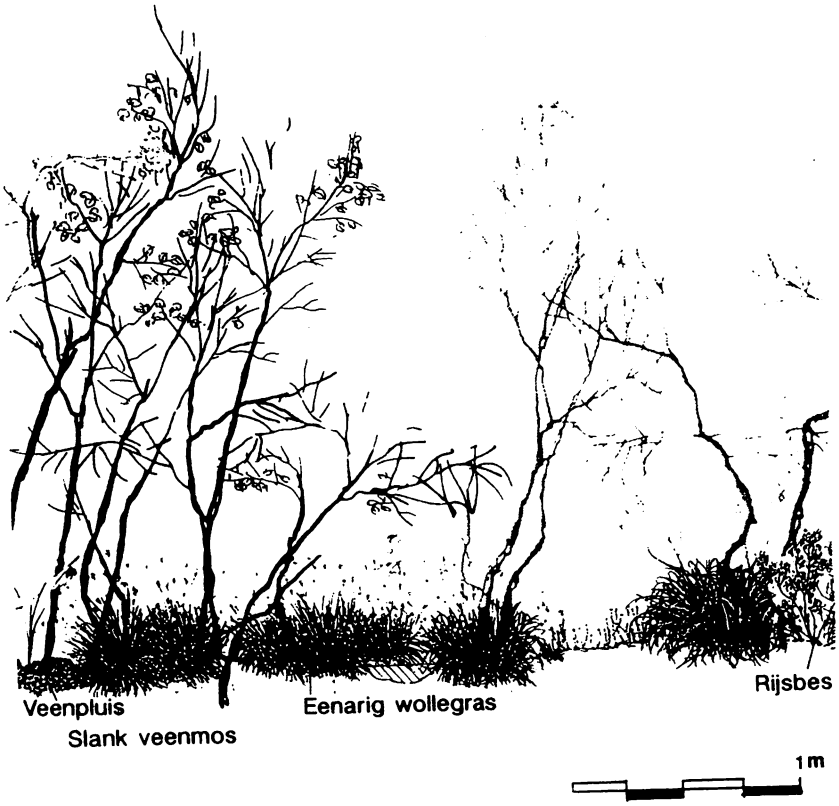
- *Vrijwel constant verzadigde kragge met Gtl en een GLG minder dan 20 cm en plaatselijk inundatie;*
- *atmoclien water met een EGV onder 20 mS/m, een IR kleiner dan 40% en een pH van 3,0 tot 3,5 en een kalkgehalte minder dan 10 mg/l (soms wat rijker water door contact met de minerale ondergrond of door periodieke inlaat van rijker water);*
- *matig dik waterverzadigd veenmosveenpakket (vlietveengronden; Vo) met plaatselijk een gliedelaag of minerale afzettingen in de ondergrond (binnen 120 cm).*
  Soms komt er zeggeveen in de ondergrond voor;
- *humusprofielen: weinig tot niet verweerde zure mors bestaande uit veenmosveen (Rauw-veenmosmors).*

Bosecosystemen en hun ontwikkeling

Verlandende petgaten in hoogveengebieden en oligotrofe vennen zijn permanent natte, met oligotroof en zeer zuur water verzadigde venen. Oorspronkelijk vond op deze groeiplaats nooit opslag van berken plaats. Waarschijnlijk is het Wollegras-Berkenbos ontstaan toen berkeboompjes zich door een lichte verdroging van de bovengrond en door rechtstreekse opname (via de bladeren) van ammoniak uit de atmosfeer konden vestigen en handhaven in dit oorspronkelijk boomloze milieu. Het huidige Wollegras-berkenbos (bosecosysteem XV.20; fig. 12.7) dateert van na 1950. Het wordt meestal niet hoger dan ca. 5 m. Plaatselijk is het oorspronkelijk atmotrofe bodemwater door vergraving in contact gekomen met de minerale ondergrond. Dit heeft een zeer geringe verrijking tot gevolg die de vestiging van de berk bevoordeelt.
Bij verdroging ontstaat het Dophei-Berkenbos (bosecosysteem XIV.19). Bij sterke eutrofiëring verschijnen soorten van voedselrijke moerassen (*Phragmitetea*) en verandert de vegetatie geleidelijk in een eutrafent Elzenbroekbos. Bij geringe eutrofiëring zal eerst ontwikkeling plaatsvinden naar een natte variant van het Gagel-berkenbos (bosecosysteem XII.17; fig. 12.10).

a. bosbeeld

b. detail ondergroei

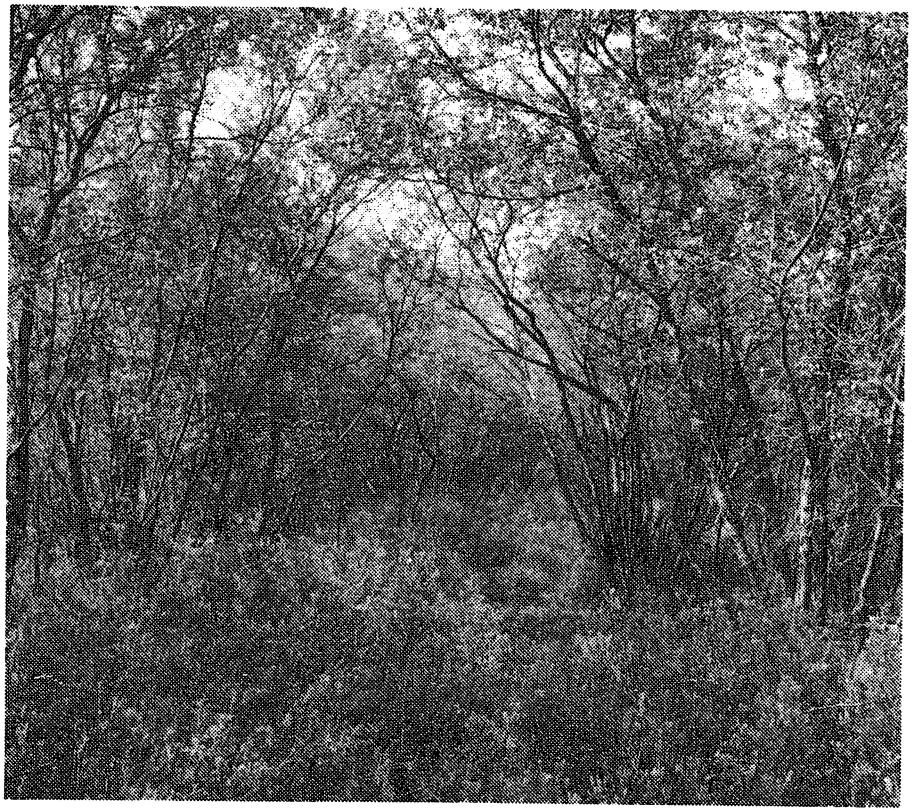


Figuur 12.7. Wollegras-Berkenbos (Vragenderveen) bestaande uit een ijl 'bos' van slechts enkele meters hoge berken; in de ondergroei overheersen veenmossen en Eenarig wollegras.

12.2.5 Berkenbroekbos van sterk verdroogde veendijken en -ruggen (groeiplaats XVI)

Belangrijkste onderscheidende groeiplaatsfactoren:
GLG > 60 cm; extreem zuur atmoclien grondwater; irreversibel verdroogd.

Bosecosysteem:
XVI.21 Hoogveen-Struikhei-Berkenbos (Erico-Betuletum pubescentis subass. callunetosum, uitsluitend voorkomend op deze groeiplaats).



Grillige lage berken met een ondergroei van Rijsbes, Blauwe en Rode bosbes en Struikhei kenmerken het Struikhei-Berkenbos op verdroogde veendijken.

Ligging en hydrologie

Bij vervening van hoogvenen zijn stroken van het oorspronkelijke veenpakket gespaard gebleven (fig. 12.2). Zij zijn ten gevolge van de maaiveldverlaging van de directe omgeving abrupt verdroogd. Door deze abrupte verdroging en de oligotrofe omstandigheden is de organische stof niet of nauwelijks in humus omgezet (geen veraarde bovengrond). Che-

mische en biologische omzetting heeft op deze groeiplaats nauwelijks plaatsgevonden (Jongerius & Pons 1962). Het veenprofiel is in de meeste gevallen irreversibel verdroogd. Het extreem zure, voedselarme grondwater (fig. 12.3) bereikt zelden de bovengrond. De GLG is meestal meer dan 60 cm beneden maaiveld. De veendikte is meer dan 80 cm. Deze groeiplaats is nauwelijks aan veranderingen onderhevig.

Bodem en humusvormen

De bovengrond bestaat veelal uit mor-achtige humusvormen in matig verweerd veenmosveen. Soms is een dunne oligotroof veraarde bovengrond aan te treffen. Deze meestal irreversibel verdroogde gronden hebben een gering vochthoudend vermogen en zijn zeer zuur (STIBOKA). De pH-KCl zakt soms onder de 2. Soms bestaat het veen uit vergraven en weer teruggestort veenmosveen (bolster). Dieper in het dikke veenpakket is een laag veenpluisveen ('lok') aan te treffen, met daaronder weer sterk verweerd, zeer slecht doorlatend zwart oud veenmosveen. De humusvorm die hier aangetroffen wordt is de *Turf-mesimor*, bestaande uit een irreversibel vergedroogd, nauwelijks veranderd mor-achtig veenprofiel.

Nutriëntenhuishouding

Chemische omzettingen vinden op deze verdroogde groeiplaats nauwelijks plaats. In de bovengrond vindt wel enige mineralisatie van stikstof plaats (C/N in de bovenste 5 cm 20-30; C/N op 5-25 cm diepte meer dan 30). De mineralisatie van organische fosforverbindingen staat op een zeer laag peil. P/C-cijfers van meer dan 1000 zijn hier geen uitzondering (fig. 12.5e). De pH-KCl-waarden liggen onder 3,0 en kunnen in extreme situaties tot onder 2,0 dalen.

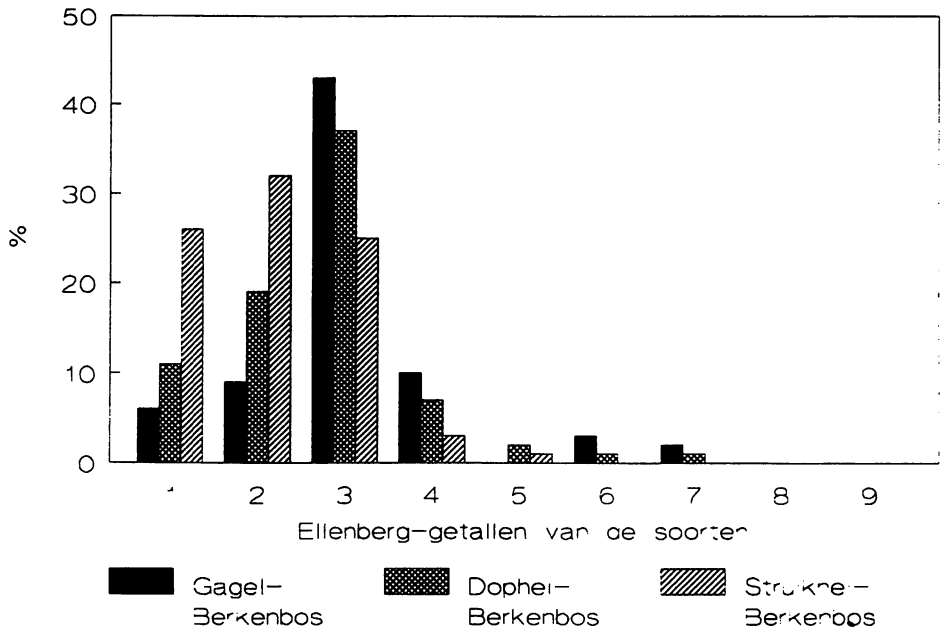
Samenvatting van de groeiplaatsfactoren van de verdroogde veendijken en ruggen (groeiplaats XVI)

- *Sterk verdroogde groeiplaats met Gt III, III* en IV (GLG meestal lager dan 60 cm, geen inundatie);*
- *extreem zuur atmoclien water met EGV < 15, IR < 40 en pH < 4,0;*
- *dikke veenmosveenlaag op oud sterk verweerd veenmosveen of zeggeveen met*
  tussenlagen van veenpluisveen ('lok'; Vs, Vlierveengronden);
- *humusvormen: Extreem zure mors in matig verweerd, irreversibel verdroogd veenmosveen (Turfmesimors), met bovenin bij uitzondering een dunne oligotroof veraarde laag. Een levende veenmoslaag ontbreekt. Soms is een zeer dunne strooisellaag aan te treffen.*

Bosecosystemen en hun ontwikkeling

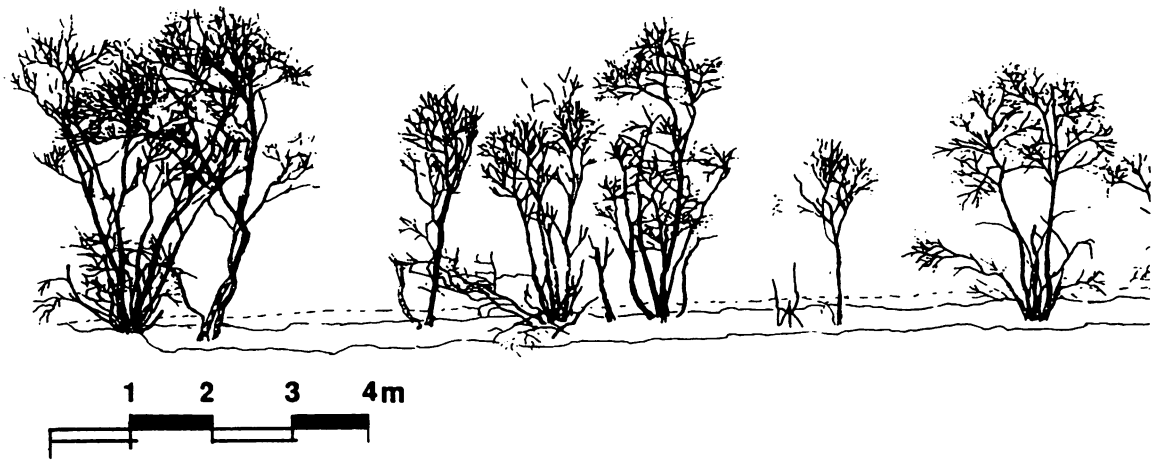
Bij afgraving ontstond door uitdroging langs de randen van de jonge legakkers een geschikt milieu voor de Zachte berk, terwijl op de veendijken zelf, waar ook de bolster werd gedeponeerd, de Veenmossen verdroogden en dwergstruiken tot dominantie kwamen (o.a. alle drie in ons land voorkomende *Vaccinium*-soorten). Vanaf 1950 is op de veendijkjes door spontane opslag het maximaal 7 m hoge Struikhei-Berkenbos ontstaan (bosecosysteem XVI.21; fig. 12.9); voor hogere bomen is dit milieu te extreem. Er vinden verder geen veranderingen plaats, noch in de groeiplaats, noch in de vegetatie. Ook de aanrijking door atmosferische depositie lijkt geen invloed te hebben. Dit bostype is dus in feite een pionierclimax (zie ook fig. 12.10).

Zoals blijkt uit figuur 12.8 komen in het Struikhei-Berkenbos (bosecosysteem XVI.21) vrijwel uitsluitend plantesoorten van zure tot zeer zure milieus voor (met Ellenberg-getallen 3, 2 of 1). Voorbeelden zijn respectievelijk Zachte berk, Vossebes en Rijsbes. In hydrologisch opzicht minder geïsoleerde bosecosystemen, zoals het Dophei-Berkenbos (bosecosysteem XIV.19) en vooral het Gagel-Berkenbos (bosecosysteem XII.17), dat zich bevindt op de overgang naar andere landschapstypen, hebben een soortensamenstelling die duidt op een minder extreem milieu. Ook deze bostypen bevatten echter vooral soorten van zure milieus (Ellenberg-getal 3).

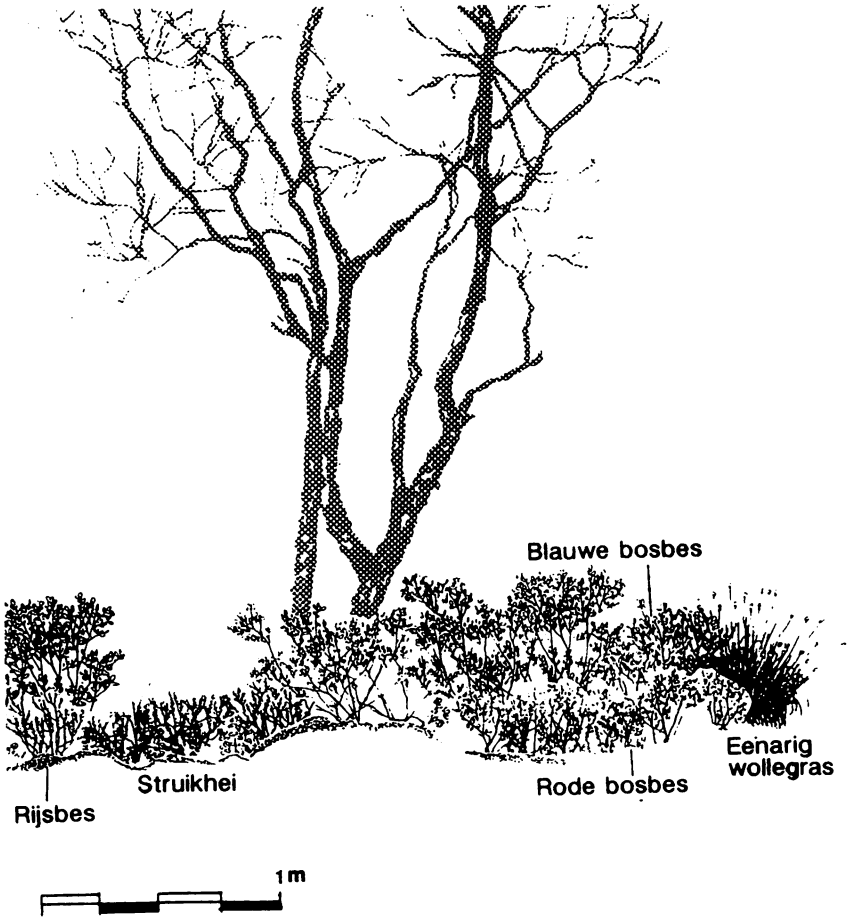


Figuur 12.8. Indicatiewaarde van de soortensamenstelling van drie bosecosystemen in het hoogveenlandschap voor de zuurgraad van het milieu (op basis van Ellenberg-getallen; naar Ellenberg et al. 1991).

a. bosbeeld



b. detail ondergroei



Figuur 12.9. Struikhei-Berkenbos op een dijkje in het Vragenderveen; de ondergroei wordt gedomineerd door dwergstruiken.

12.3 Natuurwaarde

12.3.1 Natuurwaarde van de bosecosystemen

De natuurwaarden van de hoogveenbossen kan men, afhankelijk van positie van het bos ten opzichte van het meest centrale, oligotrofe en natte deel van het veen, verschillend beoordelen. Bij Nederlands hoogveen in optima forma komt berkenbroek van nature uitsluitend aan de randen voor. Het voorkomen van bos op de hoogveenrestanten in ons land wijst vooral op gestoorde situaties, met uitzondering van de begroeiing op groeiplaats XII (hoogveenranden met Berk en Gagel). Bij de inschatting van de natuurwaarden op basis van de criteria in tabel 12.2 is steeds uitgegaan van hoogveenrandbossen. Wanneer dezelfde berkenbroekbossen ook in de hoogveenkern voorkomen moet het hoogveen als geheel veel minder hoog worden aangeslagen. Bosgroei in hoogveen wijst op verdroging en is dus een slecht teken. Het beheer dient erop gericht te zijn de nog resterende levende hoogveenkernen in Nederland, en nabije omgeving, van de algehele ondergang te redden (Joosten 1992; De Bruyn 1993).

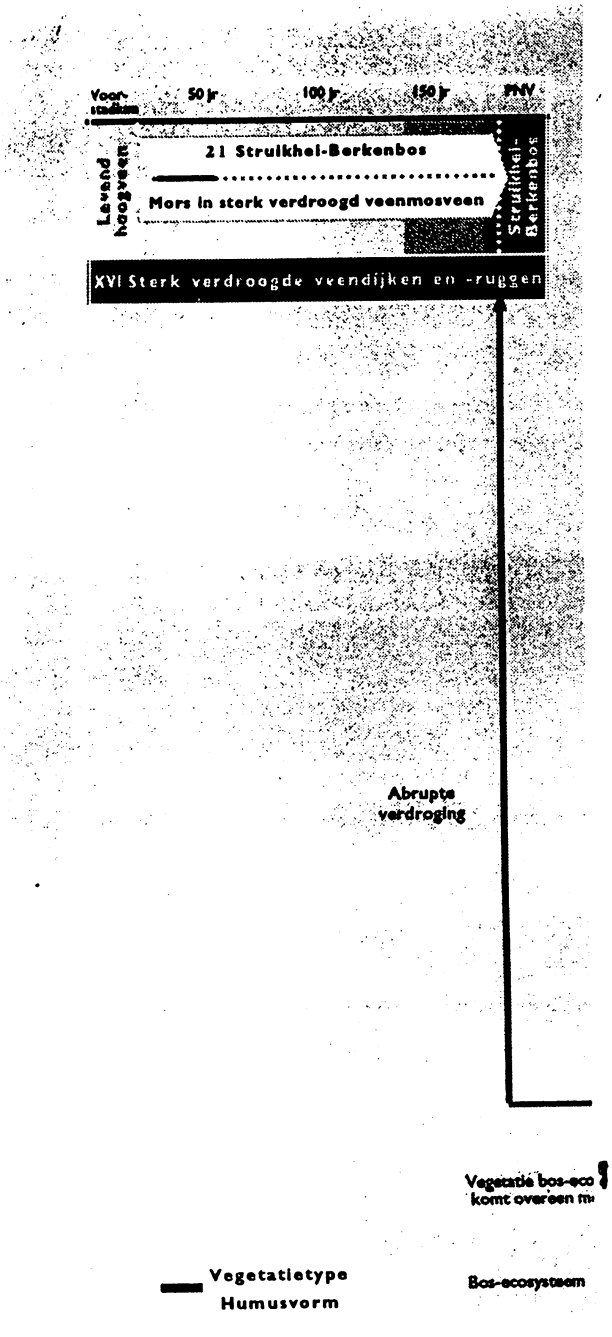
Tabel 12.2 Natuurwaarde van de bosecosystemen op hoogvenen en langs vennen.

Bosecosysteem	XII 17	XIII 18	XIV 19	XV 20	XVI 21
Natuurlijkheid (overeenkomst met PNV)	3	1	2	3	3
Onvervangbaarheid (ontwikkelingsduur)	2	1	3	3	3
Internationale zeldzaamheid	2	1	2	3	3
Nationale zeldzaamheid	2	1	2	3	3
Aanwezigheid karakteristieke soorten	2	1	2	3	3
Afwezigheid storingssoorten	3	1	2	2	3
Kans op herstel naar hoogveen	*	2	3	3	*

1 = gering; 2 = matig; 3 = groot;
* = verandering in verband met hoge natuurwaarde ongewenst.

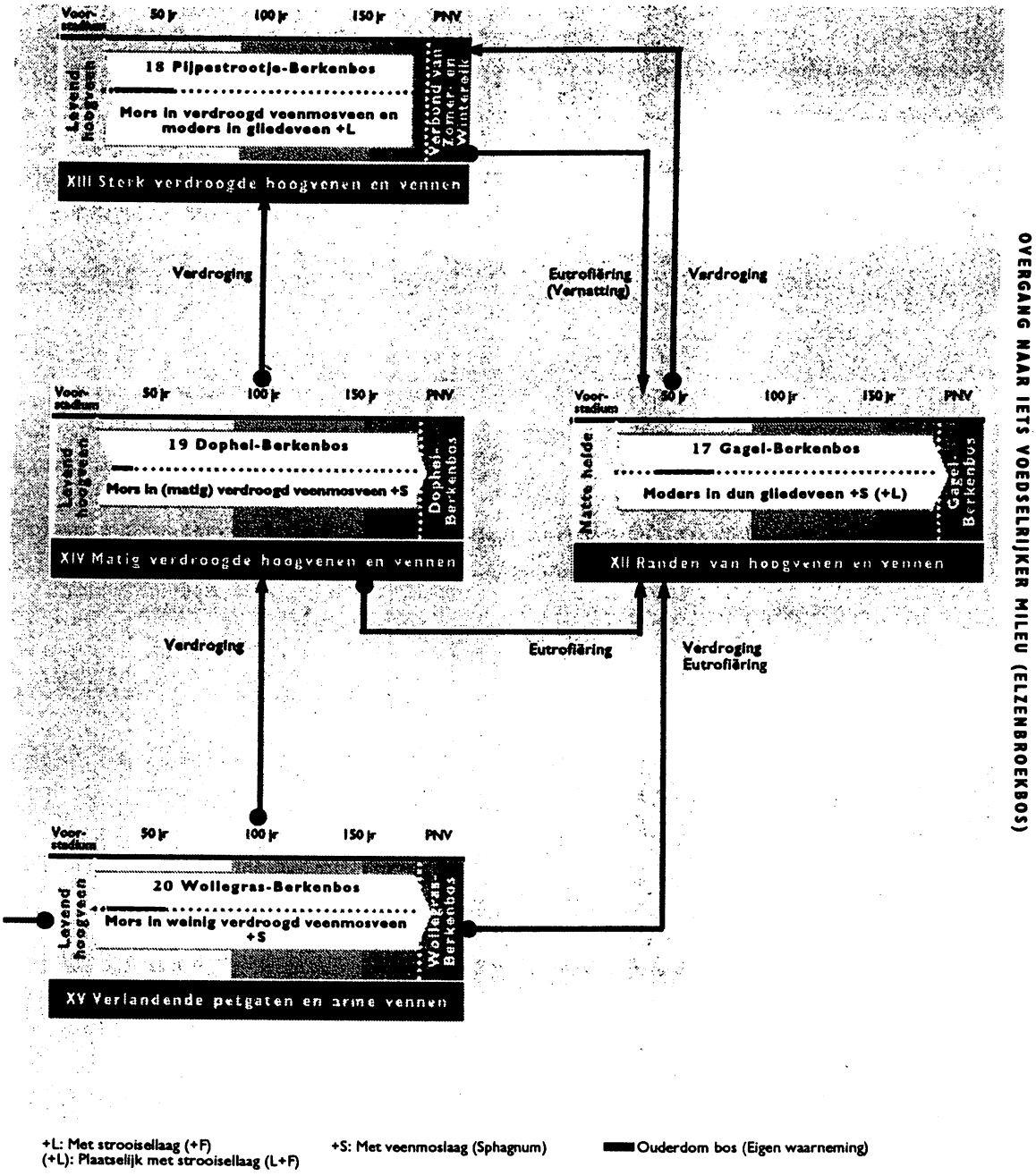
XII.17 Veenrand-Gagel-Berkenbos;
XIII.18 Hoogveen-Pijpestrootje-Bb;
XIV.19 Hoogveen-Dophei-Berkenbos;
XV.20 Hoogveen-Wollegras-Berkenbos;
XVI.21 Hoogveen-Struikhei-Berkenbos.

OVERGANG NAAR
ARME ZANDGRONDEN



OVERGANG NAAR
BOOMLOOS HOOGVEEN

Figuur 12.10. Broekbosontwikkeling op hoogveen en in voedselarme vennen. Per hoogveengroeiplaats is aangegeven uit welk voorstadium de aangetroffen bosecosystemen zijn ontstaan en wat de potentieel-natuurlijke vegetatie (PNV) is. Per bosecosysteem is een korte karakteristiek van de humusvormen gegeven; een zwarte balk duidt de ouderdom van het bos aan (alleen eigen waarnemingen); verder is vermeld of de huidige vegetatie overeenkomt met de PNV. Door middel van pijlen is aangegeven hoe de verschillende groeiplaatsen en bosecosystemen kunnen overgaan in andere broekbosgroeiplaatsen en -ecosystemen.



De belangrijkste bosecosystemen komen voor op de minst verdroogde groeiplaatsen (XIV en XV) en op de veendijken (groeiplaats XVI). Struikhei-Berkenbos scoort het hoogst. Ook de andere berkenbroekbostypen zijn waardevol (Meeuwissen 1993), met uitzondering van het Pijpestrootje-Berkenbos (groeiplaats XIII) dat systematisch laag scoort. Wel is hier de kans op herstel naar een meer waardevol bostype of zelfs naar een echt hoogveen in principe nog aanwezig. Dit maakt dat ook de natuurwaarde van dit bosecosysteem, in vergelijking met bos op niet-venige bodems, nog redelijk groot is.

12.3.2 Betekenis van broekbossen op hoogveen voor de fauna

Naarmate natuurlijke biotopen in het cultuurlandschap meer onder druk komen te staan, of zelfs helemaal verdwijnen, neemt de betekenis van beschermde gebieden als laatste wijkplaats toe. Hoogvenen en berkenbossen langs de randen van deze intensief gebruikte agrarische gebieden vormen, vanwege hun uitgestrektheid en rust, een laatste bolwerk in Nederland (en West-Europa) voor bedreigde diersoorten.

Vogels

De nog resterende hoogveengebieden zijn van essentieel belang voor enkele schaarse vogelsoorten. Het Bargerveen herbergt bijvoorbeeld een van de grootste Westeuropesche populaties van de alom bedreigde Grauwe klauwier (*Lanius collurio*). Behalve het Bargerveen zijn ook Groote Peel, Deurnse Peel, Engbertsdijksvenen en Fochteloërveen van grote ornithologische betekenis. Het gaat in hoogveengebieden niet alleen om bescherming van de laatste populaties van bedreigde soorten, maar ook om de functie van deze terreinen in de ecologische infrastructuur. Nieuwe gebieden kunnen, zodra er weer geschikte biotopen voorhanden zijn, vanuit dergelijke refugia worden geherkoloniseerd.

In levend hoogveen kunnen weinig organismen permanent leven. Vooral voedselschaarste als gevolg van de extreme zuurgraad levert onoverkomelijke problemen op (Succow & Jeschke 1986). Om te broeden zijn de open hoogveengebieden ook niet echt geschikt. Weliswaar was levend hoogveen vroeger een geliefd broedbiotoop voor de Kraanvogel (*Grus grus*), maar met het slinken van de oppervlakte levend hoogveen door afgraven is deze soort als broedvogel uit ons land verdwenen. Op de trek komen Kraanvogels nog wel regelmatig voor. Ze zoeken dan bij voorkeur de rust en ruimte van grote open veenrestanten in het zuiden en oosten van ons land (Osieck 1986). Andere soorten met een uitgesproken voorkeur voor open landschappen, zoals Goudplevier (*Pluvialis apricaria*), Wulp (*Numenius arquata*), Korhoen (*Tetrao tetrix*), Blauwe en Grauwe kiekendief (*Circus cyaneus* en *C. pygargus*) en Velduil (*Asio flammeus*), staan eveneens op het punt als broedvogel te verdwijnen. Met uitzondering van de Wulp worden al deze soorten op de Nederlandse (en ook Duitse) lijst van sterk bedreigde broedvogelsoorten vermeld (Osieck 1986). Het dichtgroeien van hoogveen met broekbos moet in dit

licht bezien als negatief worden geclassificeerd. Ook in Belgische hoogvenen zijn deze soorten, als gevolg van ontwatering en beplanting met naaldhout van het veen, hard achteruitgegaan (Devillers et al. 1988). Daar tegenover staat echter een uitbreiding van soorten die profiteren van het met verdroging gepaard gaande verhoogde voedselaanbod. Tegelijkertijd neemt het aantal droge plekken om te broeden toe. Een aantal soorten reageert tevens positief op de aanwezigheid van een lage boom- en struiklaag. De boompjes doen dienst als zangpost en uitkijkpunt voor zichtjagers. Bovendien ontstaat er tussen de houtige gewassen meer dekking en nestgelegenheid. Grauwe klauwier, Klapekster (*Lanius excubitor*), Paapje (*Saxicola rubetra*), Roodborsttapuit (*S. torquata*), Blauwborst (*Luscinia svecica*), Sprinkhaan- en Bosrietzanger (*Locustella naevia* en *Acrocephalus palustris*), Grasmus (*Sylvia communis*), Boompieper (*Anthus trivialis*), Rietgors (*Emberiza schoeniclus*) en in mindere mate Geelgors (*E. citrinella*) en Kneu (*Carduelis cannabina*) vinden in deze fase van ontwikkeling naar berkenbroek optimale leefomstandigheden. Van de genoemde vogels hoort het merendeel tot de in ons land (en de rest van West-Europa) schaarse of bedreigde soorten. Opvallend is de aan het verschijnen van jonge berkenopslag gebonden massale vestiging van Fitis (*Phylloscopus trochilus*). De dichtheden kunnen zo hoog oplopen dat er smalend wordt gesproken van 'fitislegbatterijen' (mondelinge mededeling R. Kwak).
Zonder ingrijpen (plaatselijk kappen) door het beheer raakt verdrogend veen als gevolg van successie steeds verder met berkenbroek begroeid. De hierboven genoemde vogelsoorten, die water en open tot half-open ruimten prefereren, ruimen daarbij geleidelijk het veld ten gunste van triviale bossoorten als Roodborst (*Erythacus rubecula*) en Winterkoning (*Troglodytes troglodytes*). De aanwezigheid van volgroeide bomen stelt op de lange termijn roofvogels als Buizerd (*Buteo buteo*), Havik (*Accipiter gentilis*) en ten slotte ook Sperwer (*A. nisus*) in staat zich te vestigen.
Door afgraving van veen ontstaan veenputten die een geschikt broedbiotoop vormen voor watervogels. Dodaars (*Thachybaptus ruficollis*), Geoorde fuut (*Podiceps nigricollis*), Kuifeend (*Aythya fuligula*) en Wintertaling (*Anas crecca*) brengen er regelmatig hun jongen groot. In het Struikhei-Berkenbos op de omringende veendijkjes, en andere berkenbroektypen met schaarse ondergroei voelt de Houtsnip (*Scolopax rusticola*) zich thuis.

Zoogdieren

Voor grote zoogdieren zijn de broekbossen van het hoogveenlandschap weinig geschikt. De bossen zijn veelal te klein, en de beschikbaarheid en de kwaliteit van voedsel zijn in dit extreme milieu gering.
De niet-verdroogde broekbosgroeiplaatsen zijn in dit landschap het minst toegankelijk; de venige bodems zijn te nat en te slap voor betreding. Door de op zichzelf genomen ongewenste verdroging, bijvoorbeeld ten gevolge van ontwatering in de naburige landbouwgebieden, neemt de geschiktheid voor grote zoogdieren toe. Zowel vossen (*Vulpes vulpes*) als reeën (*Capreolus capreolus*) komen dan ook veelvuldig voor langs de

met bomen begroeide randen van hoogveenrestanten. Evenals in de laagveengebieden het geval is komen de dieren hier voornamelijk om te rusten.

Reptielen en amfibieën

Van bijzonder belang is de reptielenfauna van het hoogveenlandschap. De Levendbarende hagedis (*Lacerta vivipara*) komt overwegend voor op de pleistocene zandgronden, maar is daar geenszins toe beperkt (Rijksinstituut voor Natuurbeheer 1983; Bergmans & Zuiderwijk 1986). De soort verdraagt veel vochtigheid en kan als een van de weinige soorten zelfs in levend hoogveen voorkomen. Een geringe mate van kolonisatie door Zachte berk is echter gunstig voor de Levendbarende hagedis. In principe komt in alle onderscheiden typen berkenbroek op hoogveen de Levendbarende hagedis voor. Zodra de opstand echter in sluiting raakt, en dus weinig direct zonlicht op de bodem kan doordringen, verdwijnt de soort. De meeste exemplaren werden in het ijle berkenbos op de veendijkjes aangetroffen (Vragenderveen). Een tweede belangrijke reptielsoort van dit landschap is de adder (*Vipera berus*). Als gevolg van een afname van het geschikte biotoop is deze soort landelijk zeldzaam geworden. Adders komen, behalve op zandgronden, voornamelijk voor op vochtige heidevelden. Ze kunnen zich bovendien in alle typen berkenbossen op hoogveen ophouden, vooral op de overgangen van dichte naar open vegetatie.
Voor amfibieën is het hoogveenlandschap minder geschikt; vooral in het zure water is het voedselaanbod te laag.

Insekten

Ondanks de extreme omstandigheden kunnen insekten met een groot aantal soorten en in vrij grote aantallen per soort tot ontwikkeling komen. Voor deze kleinere diersoorten geldt voedselgebrek veel minder als beperkende factor.
Van de dagvlinders komt het Spiegeldikkopje (*Heteropterus morpheus*) lokaal voor op overgangen van hoogveen en vochtige heide naar broekbos. Pijpestrootje (*Molinia caerulea*) en Hennegras (*Calamagrostis canescens*) vormen voor deze vlinders de belangrijkste voedselbron. De bosranden van het Laagveen-Hennegras-Elzenbos en het Hoogveen-Pijpestrootje-Berkenbos zijn dus van belang voor deze bedreigde soort (Bink 1992; Rijksinstituut voor Natuurbeheer 1983).
Ook onder Mieren (*Formica* spec.) en Libellen (*Odonata*) bevinden zich enkele soorten die zich aan het extreme hoogveenmilieu hebben weten aan te passen. Het soortenaantal van deze groepen neemt toe naarmate het milieu minder zuur wordt. De internationale betekenis van natte heide en hoogveen voor kleinere dieren wordt overigens in vergelijking tot andere biotooptypen niet zeer hoog aangeslagen (Siepel et al. 1993).

12.3.3 Betekenis van broekbossen op hoogveen voor de flora

Hogere planten

De broekbossen van het hoogveenlandschap zijn geen elzen- maar berkenbossen. In ongestoorde toestand zijn deze, in tegenstelling tot de meeste elzenbroekbossen, rijk aan zeldzame plantesoorten. Tussen de afgeleide typen berkenbroek onderling bestaan evenwel grote verschillen in floristische waarde.
Bossen van sterk verdroogde groeiplaatsen, met hun door Pijpestrootje (*Molinia caerulea*) gedomineerde ondergroei (bosecosysteem XIII.18), zijn floristisch nauwelijks interessant. In bossen van matig verdroogde standplaatsen (bosecosysteem XIV.19) komen nog een aantal interessante relicten voor, zoals Gewone dophei (*Erica tetralix*), Veenpluis (*Eriophorum angustifolium*) en plaatselijk zelfs Eenarig wollegras (*Eriophorum vaginatum*). De gagelbossen (bosecosysteem XII.17), die kenmerkend zijn voor de wat rijkere gronden op de overgang van het hoogveenlandschap naar beekdalen, zijn daarentegen vrij soortenarm. De enige minder algemene soort van dit milieu is, naast de Wilde gagel (*Myrica gale*) zelf, de Koningsvaren (*Osmunda regalis*).

Verreweg de grootste floristische waarde hebben bostypen van dijkjes en petgaten in min of meer intacte hoogveengebieden, zoals het Vragenderveen en het Haaksbergerveen (bosecosysteem XVI.21). Een van de belangrijkste soorten is hier de Rijsbes (*Vaccinium uliginosum*), die buiten het waddengebied in Nederland alleen voorkomt in de berkenbroekbossen langs de laatste hoogveenkernen. De soort komt vrijwel even vaak voor in de verlande petgaten, als op de veendijkjes. Op de dijkjes bereikt zij evenwel veel hogere bedekkingen; in de petgaten (groeiplaats XV) is de Rijsbes niet zelden beperkt tot de iets drogere plekjes rondom oude stobben.
Beide andere in het hoogveenlandschap voorkomende *Vaccinium*-soorten, de Rode en de Blauwe bosbes (*Vaccinium vitis-idaea* en *V. myrtillus*), hebben een vergelijkbare standplaatsvoorkeur. Verder is vooral de combinatie van een aantal mos- en korstmossoorten kenmerkend voor het Struikhei-Berkenbos van de dijkjes. Voorbeelden zijn respectievelijk Heide-klauwtjesmos (*Hypnum jutlandicum*), Gerimpeld gaffeltandmos (*Dicranum polysetum*) en de korstmossen *Cladonia floerkeana* en *C. coccifera*.
Binnen de berkenbroekbossen van de petgaten komen naast Eenarig wollegras nog een aantal interessante soorten voor die in alle andere broekbostypen ontbreken. Het betreft hier grotendeels zeldzame hoogveensoorten, zoals Lavendelhei (*Andromeda polifolia*) en Kleine veenbes (*Oxycoccus palustris*).

Mossen en korstmossen

Voor de bryoflora van de broekbossen in het hoogveenlandschap geldt, evenals voor bossen op laagveen, dat bij successie van veen naar bos de soortenrijkdom afneemt. Hierbij worden zeldzame hoogveensoorten

vervangen door triviale soorten van vochtige bodems. In de niet-verdroogde hoogveenbroekbostypen kunnen wel karakteristieke soorten van hoogveen voorkomen, o.a. Gewoon spinragmos (*Kurzia pauciflora*) en het kwetsbare Moerasgaffeltandmos (*Dicranum bonjeanii*). Op de allernatste plekken groeit Waterveenmos (*Sphagnum cuspidatum*) en Sliertmos (*Calliergon stramineum*). Al deze soorten hebben hun optimum buiten het bosmilieu (Touw & Rubers 1989), maar kunnen af en toe ook in het Wollegras-Berkenbos opduiken.

Paddestoelen

Gegevens over paddestoelen in berkenbroekbossen zijn schaars. De Standaardlijst maakt bij de door Macrofungi bewoonde organismen geen onderscheid tussen Ruwe en Zachte berk. Wel worden onder de noemer 'habitat' de berkenbossen op natte tot vochtige bodems (*Betulion pubescentis*) genoemd. In Weeda et al. (1985) is eveneens sprake van een groot aantal specifieke berkbegeleiders zonder dat hun voorkomen op een van beide inheemse berkesoorten is betrokken. Misschien zijn er weinig soortspecifieke mycorrhizavormers onder de paddestoelen van berkenbossen. Jalink en Nauta (1984) constateerden in Drenthe echter wel verschillen tussen de mycofloras van droge en natte berkenbossen.
De meest in het oog springende soort in berkenbroek is wel de Berkezwam (*Piptoporus betulinus*). Deze aan berken gebonden zwakteparasiet is een algemene verschijning op dode stammen (Jahn 1979; Weeda et al. 1985). Van de mycorrhizavormers in berkenbroek zijn enkele *Russula*-soorten algemeen: vooral een variëteit van de Braakrussula (*Russula emetica* var. *betularum* = *R. betularum*); in mindere mate Gele berkerussula (*R. flava* = *R. claroflava*) en de Kleine berkerussula (*R. nitida*). De Witte berkeboleet (*Leccinum holopus*) is kenmerkend voor de natte berkenbroektypen. Ze groeit tussen veenmossen, maar staat te boek als zeldzaam (Arnolds 1984; Phillips 1981). Hetzelfde kan worden gezegd van *Russula sphagnophila* ssp. *romagnesi* en een aantal *Cortinarius*-soorten, zoals de Bruinschubbige gordijnzwam (*Cortinarius pholideus*). De fraaie Armbandgordijnzwam (*C. armillatus*) en *C. betuletorum* prefereren een drogere standplaats. De Armbandgordijnzwam is een sterk achteruitgaande soort. Net als *C. pholideus* hoort ze tot de ernstig bedreigde paddestoelen (Arnolds 1989). Van het geslacht *Tricholoma* vormt de Berkeridderzwam (*Tricholoma fulvum* = *T. flavobrunneum*) ectomycorrhiza met berken. Deze ridderzwam komt dus regelmatig voor in berkenbossen, maar wordt ook veel gemeld uit elzenbroek. Jalink en Nauta (1984) deden onderzoek aan permanente proefvlakken in het Drents district en vergeleken o.a. de mycoflora van berkenbossen op hoogveen met die op zandige bodems. Ze rekenen de vochtige berkenbossen tot het *Betuletum pubescentis*. Aan de hand van de proefvlakbeschrijvingen blijkt het te gaan om bossen die vergelijkbaar zijn met, of identiek aan, de door ons onderscheiden typen Pijpestrootje-Berkenbos, Dophei-Berkenbos en Wollegras-Berkenbos. Als differentiërend voor het berkenbroek, ten opzichte van de droge berkenbossen (o.a. *Querco-Betuletum*), komen de volgende soorten naar voren: Veenmycena (*Mycena megaspora*), Vlokkig veenmosklokje (*Galerina paludosa*), Bleke moeraszwavel-

kop (*Hypholoma elongatipes*), Bruine moeraszwavelkop (*H. udum*), Veenmosgrauwkop (*Tephrocybe palustris*), *Dermocybe sphagneti*, Gele berkerussula en een variëteit van de Braakrussula (*R. emetica* var. *longipes*). Het betreft algemene soorten, met uitzondering van de bedreigde gordijnzwamachtige *Dermocybe sphagneti*.
De opvallendste aantasting van berken komt op rekening van *Taphrina betulina*. Nadat sporen van deze ascomyceet jonge berketakken zijn binnengedrongen, lopen de slapende knoppen uit waardoor de bekende 'heksenbezems' ontstaan. Berken kunnen ook worden verzwakt door een infectie met de basidiomyceet Berkeroest (*Melampsoridium betulinum*). De ascomyceet *Ciboria betulae* parasiteert op berkekatjes.

12.4 Beheer en ontwikkeling

12.4.1 Bosbeheer

In geen enkel berkenbos op hoogveen wordt een actief bosbeheer gevoerd. Het beheer van hoogvenen is gericht op het weer op gang brengen van veenmosgroei, waarbij tevens getracht wordt het open karakter van het hoogveenlandschap te herstellen of te handhaven. Dit heeft ertoe geleid dat de omstreeks 1950 ingezette toename van het Nederlandse berkenbroekbosareaal inmiddels is veranderd in afname. Meestal wordt berkenbos uitsluitend aan de randen van het hoogveen getolereerd ter wille van de differentiatie binnen het terrein. In het algemeen betekent het opruimen van berkenopslag en berkenbos in de centrale gedeelten van het veen dat ook een positieve bijdrage wordt geleverd aan de voor hoogveengroei noodzakelijke hoge grondwaterstand. Het waterverlies via de verdamping door de vegetatie (evapotranspiratie) wordt immers verkleind. Gebieden waar men het bestaande berkenbos ook centraal in het veen toelaat, zijn het Haaksbergerveen, Vragenderveen, Wooldse Veen, Meddose Veen, de Mariapeel en de Deurnse Peel. Het Grootvenbos (Deurnse Peel) en enkele delen van de Mariapeel zijn aangewezen als bosreservaat.

12.4.2 Natuurontwikkeling in hoogveenbossen

Het voorkomen van alle bossen op hoogveen, die niet aan de randen zijn gelegen (groeiplaats XII), is het gevolg van verstoring van het hoogveenmilieu. In de meeste hoogveengebieden wordt gestreefd naar herstel van het karakteristieke hoogveenmilieu. Het gaat om het opnieuw creëren van een nat veengebied met een eigen, door regenwater bepaalde, waterhuishouding waarin weer veenmosgroei kan plaatsvinden en waar door de extreme omstandigheden geen bosgroei mogelijk is. Diverse maatregelen worden genomen om dit te bereiken. Vaak is het afdammen van ontwateringsgeulen langs en door het hoogveengebied niet afdoende; meestal worden de hoogveenrestanten begrensd door ontwaterde landbouwgronden, waardoor wegzijging van het hoogveenwater zo groot is dat uitdroging optreedt. De aanwezigheid van een bufferzone

is dan ook een essentiële voorwaarde voor de ontwikkeling en instandhouding van levend hoogveen. De gewenste breedte van zo'n bufferzone is afhankelijk van de terreingrootte en de lokale hydrologische situatie, maar bedraagt minimaal enkele honderden meters. O.a. in de Groote Peel is inmiddels al een bufferzone ingesteld (Joosten 1992). Elders zijn plannen in die richting gemaakt. Goede bufferzones zijn, althans in Nederland, nog in onvoldoende mate aanwezig om de toekomst van het hoogveen veilig te stellen. Er worden wel veel maatregelen getroffen om genoeg water te kunnen vasthouden. Het plaatselijk ingraven van plastic folie wordt veel toepgepast. Ook worden langs hoogveenrestanten grondwallen aangelegd. Een succesvolle manier van hoogveenregeneratie is het afdammen van veenrestanten met behulp van slecht doorlatend zwartveen. Hierdoor is in het Bargerveen in korte tijd de hoogveenontwikkeling weer in gang gezet op gedegenereerd veen (groeiplaats XIII en XIV). Al na enkele jaren besloegen veenmostapijten weer het grootste deel van het reservaat. De uit zwartveen opgebouwde dammen kunnen dan beschouwd worden als een nieuw voorbeeld van groeiplaats XVI, waarop zich in de toekomst wellicht weer een begroeiing met Rijsbes ontwikkelt.

Groeiplaats XII, waar Wilde gagel samen met de Zachte berk een vegetatie vormt die het midden houdt tussen bos en struweel, kan verdroogd zijn door vermindering van de kwel. Beide soorten houden het echter nog lang uit, maar een sterke toename van Pijpestrootje is hier indicatief voor waterstandsverlaging. In dat geval kan ook hier door afgraving de kwel weer worden opgezocht, waardoor de gagelvegetatie opbloeit. Wel dient een dergelijke ingreep kleinschalig te worden uitgeprobeerd.
Door het opnieuw graven van petgaten (van enkele vierkante meters tot enkele hectaren) wordt de successie opnieuw ingezet en kan de veenmosgroei weer op gang gebracht worden (groeiplaats XIV en XV).
Wanneer het veen irreversibel verdroogd is (groeiplaats XIII) kan, mits de veendikte nog voldoende is, vernatting worden bevorderd door de bovenlaag er als het ware af te schillen. Wel dient de beheerder zich te realiseren dat de kans op succes van deze maatregelen in het midden veel groter is dan aan de randen, waar groeiplaats XIV van nature voorkomt en als zodanig bijdraagt aan de natuurlijke variatie.
Het kappen van berken in het Struikhei-Berkenbos op groeiplaats XVI wordt afgeraden. Karakteristiek voor dit bostype, dat o.a. nog in geringe hoeveelheden in het Haaksbergerveen en het Vragenderveen voorkomt, is de zeldzame Rijsbes. Deze soort reageert echter negatief op een verhoogde lichttoetreding en gaat dus na kap van de beschermende boomlaag achteruit. De bestrijding van berkenopslag op de overige vier groeiplaatsen (XII, XIII, XIV, XV) geschiedt door middel van begrazing met schapen, geiten en/of runderen of door het afzagen, uittrekken of uitgraven van berkeboompjes. Vooral in de meest droge, gedegradeerde hoogveengebieden (groeiplaats XIII) moet een voortdurende strijd geleverd worden tegen de natuurlijke ontwikkeling naar berkenbos. Een verhoging van de waterstand tot aan het maaiveld kan tot gevolg hebben dat het berkenbroekbos afsterft. Nieuw bos kan zich bij dergelijke hoge waterstanden slechts moeizaam of zelfs in het geheel niet vestigen.

LITERATUUR

Arnolds, E. 1984. Standaardlijst van Nederlandse Macrofungi. Coolia deel 26, supplement. Nederlandse Mycologische Vereniging.

Arnolds, E. 1989. A preliminary red data list of the macrofungi in The Netherlands. Persoonia 14 (1): 17-125. Rijksherbarium, Leiden.

Baaijens, G.J. 1982. Water en levensgemeenschappen. Symposium verslag "Water in Drenthe". Provincie Drenthe, Assen.

Baaijens, G.J. & A.P. Grootjans 1983. De invloed van grondwaterstandsdaling op enkele heidevennen rond Sellingen. Rapport 1722. Wetenschapswinkel Biologie, Groningen. 23p.

Bakker, P.A. 1976. De betekenis van de Vechtstreek. In: P.A. Bakker, C.A.J. van der Hoeven-Loos, L.R. Mur & A. Stork; De Noordelijke Vechtplassen. Stichting Commissie voor de Vecht en het oostelijk en westelijk Plassengebied, Vlaardingen. 393p.

Bakker, H. de & J. Schelling 1966. Systeem van bodemclassificatie voor Nederland. De hogere niveaus. Stichting voor Bodemkartering / Pudoc, Wageningen. 217p.

Barendregt, A., M.J. Wassen & A. van Leerdam 1990. Nivellering van de verlanding, een gevolg van veranderingen in hydrologie en beheer. Landschap 7, 1: 17-32.

Barkman, J.J. 1992. Plant communities and synecology of bogs and heath pools in the Netherlands. In: J.T.A. Verhoeven (ed.); Fens and bogs in the Netherlands: vegetation, history, nutrient dynamics and conservation: 173-235. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.

Barkman, J.J., H. Doing & S. Segal 1964. Kritische Bemerkungen und Vorschläge zur quantitativen Vegetationsanalyse. Acta Bot. Neerl. 13: 394-419.

Becking, J. H. 1972. Enige gegevens en kanttekeningen over de betekenis van de Zwarte els voor de houtteelt in Nederland. Nederlands Bosbouwtijdschrift 44, 5: 128-131.

Beek, J. & F.A.M. de Haan 1974. Phosphate removal by soil in relation to waste disposal. Proc. Int. Conf. Land Use Waste Manag., Ottawa, Oct. 1973: 77-87.

Beheersplan Agelerbroek 1989. Staatsbosbeheer, Utrecht.

Beltman, B., H. Duel, M. van der Bie, E. Otten & G. Rouwenhorst 1988. Ecohydrologie in polders: het Noorderpark. Landschap 5: 152-169.

Bemmelen, C. E. van & M. E. van Boetselaer 1988. Onderzoek naar de relatie tussen diktegroei van berken en de vochtsituatie in de Zeepeduinen op Schouwen. Utrecht. 58p.

Berg, W.T. van den & J.T. de Smidt 1985. De vegetatie van het Oostelijke Vechtplassengebied; 1935-1980. Stichting Commissie voor de Vecht en het oostelijk en westelijk plassengebied. Vlaardingen.

Bergmans, W. & A. Zuiderwijk 1986. Atlas van de Nederlandse amfibieën en reptielen en hun bedreiging. Vijfde herpetogeografisch verslag. Koninklijke Nederlandse Natuurhistorische Vereniging 39, Utrecht. 177p.

Bink, F.A. 1992. Ecologische Atlas van de Dagvlinders van Noordwest-Europa. Schuyt & Co, Haarlem. 512p.

Blab, J., E. Nowak, W. Trautmann & H. Sukopp. 1984. Rote Liste der gefährdeten Tiere und Pflanzen in der Bundesrepublik Deutschland. Kilda. 270p.

Bloemendaal, F.H.J.L. & J.G.M. Roelofs (red.) 1988. Waterplanten en waterkwaliteit. Stichting Uitgeverij Koninklijke Nederlandse Natuurhistorische Vereniging, Utrecht. 189p.

Bodeux, A. 1955. Alnetum glutinosae. Mitteilungen der Floristisch-soziologischen Arbeitsgemeinschaft. Neue Fassung Heft 5: 114-137.

Bolt, C.H. & M.G.M. Bruggenwert 1978. Soil chemistry A: Basic Elements. Elsevier, Amsterdam. 281p.

Botanisch Basisregister 1993. Centraal Bureau voor de Statistiek, afdeling natuurlijk milieu. Voorburg, Heerlen. 82p.

Braak, C.J.F. ter 1987. CANOCO. A FORTRAN program for canonical community ordination by detrended canonical correspondence analysis, principal components analysis and redundancy analysis (version 2.1). TNO Institute of Applied Computer Science, Wageningen. 95p.

Bremer, P. 1992. De paddestoelenflora van enkele proefvlakken bij Zwolle. Coolia 35, 4: 124-137.

Broek, T. van den & B. Beltman 1994. Herstelgerichte maatregelen in een verzuurd trilveen in de Westbroekse Zodden. De Levende Natuur 95, 1: 17-23.

Brouwer, W. 1978. De bosjes in het dal van de Kleine Dommel bij Heeze. Verslag Natuurbeheer 434. Landbouwhogeschool, Wageningen. 39p.

Bruijn, O. de. 1992. De ondergang van het Wietmarscher Moor. De Levende Natuur 93, 2: 48-55.

Buis, J. 1985. Historia Forestis: Nederlandse bosgeschiedenis, deel 2. Hes, Utrecht.

Buishand, T.A., & C.A. Velds 1980. Neerslag en verdamping. Klimaat van Nederland; no. 1. KNMI, De Bilt. 206p.

Buitenhuis, A., S.J. Kluiving, G.W. de Lange, R.W. de Waal & H.P. Wolfert 1991. Geomorfologische gesteldheid van Midden en Oost Noord-Brabant. Rapport 121. Staring Centrum, Wageningen. 64p.

Burg, J. van den 1978. De groei van Zwarte els (Alnus glutinosa (L.) Gaertn.) in Nederland en de bodemvruchtbaarheid. Rapport 143. De Dorschkamp, Wageningen. 90p.

Burg, J. van den 1986. Groei en groeiplaatseisen van de Zwarte els (Alnus glutinosa) en de Witte els (Alnus incana) in Nederland. Rapport 432. De Dorschkamp, Wageningen. 61p.

Casparie, W.A. 1984. Water en veen; waterbalans sleutel tot behoud. Natuur en Techniek 52, 2: 102-121.

Casparie, W.A. & J.G. Streefkerk 1992. In: J.T.A. Verhoeven (ed.); Fens and bogs in the Netherlands: vegetation, history, nutrient dynamics and conservation: 173-235. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.

Cate, J.A.M. ten & G.C. Maarleveld 1977. Geomorfologische kaart van Nederland schaal 1:50.000. Toelichting op de legenda. Stichting voor Bodemkartering, Wageningen / Rijks Geologische Dienst, Haarlem. 91p.

Coulson, J.C. & Butterfield 1978. An Investigation of the biotic factors determining the rates of plant decomposition in blanket bog. Journal of Ecology 66: 631-655.

Daams, J. 1976. Het veenbedrijf in het Vechtplassengebied. In: P.A. Bakker, C.A.J. van der Hoeven-Loos, L.R. Mur & A. Stork, De Noordelijke Vechtplassen: 31-63. Stichting Commissie voor de Vecht en het oostelijk en westelijk Plassengebied, Vlaardingen. 393p.

De bodem van Nederland 1965. Toelichting bij de bodemkaart van Nederland, schaal 1:200.000. Stichting voor Bodemkartering, Wageningen. 292p.

Devillers, P., W. Roggeman, J. Tricot, P. del Marmol, C. Kerwijn, J.P. Jacob & A. Anselin 1988. Atlas van de Belgische broedvogels. Koninklijk Belgisch Instituut voor Natuurwetenschappen, Brussel. 395p.

Dik, E.J. 1984. De schatting van het houtvolume van staande bomen van een aantal in de bosbouw gebruikte soorten. Uitvoerig verslag, band 19, nr. 1. De Dorschkamp, Wageningen.

Dirkse, G.M. 1993. Bostypen in Nederland. Wetenschappelijke mededeling 208 Koninklijke Nederlandse Natuurhistorische Vereniging, Utrecht. 166 pp.

Doing, H. 1962. Systematische Ordnung und floristische Zusammensetzung niederländischer Wald- und Gebüschgesellschaften. Diss. Wageningen (Wentia VIII: 1-85; Belmontia II (8), 1962).

Doing, H. 1963. Over de oecologie der inheemse berken en de systematische indeling der berkenbossen. In: 22e jaarboek (1959, 1960 en 1961) van de Nederlandse Dendrologische Vereniging: 97-125. (Belmontia II (9), 1964).

Döring-Mederake, U. 1991. Feuchtwälder im nordwestdeutschen Tiefland; Gliederung - Ökologie - Schutz. Scripta geobotanica; vol 19. Goltze, Göttingen. 122p.

Eggelsmann, R. 1982. Anmerkungen zur Berechnungsmethode der Breite hydrologischer Schutzzonen (van der Molen. Telma 11, 1981). Telma 12: 183-187.

Ellenberg, H. 1963. Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer Sicht. Ulmer, Stuttgart. 943p.

Ellenberg, E., H.E. Weber, R. Duell, V. Wirth, W. Werner & D. Paulissen 1991. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa.

Everts, F.H. & N.P.J. de Vries 1991. De vegetatieontwikkeling van beekdalsystemen. Een landschapsecologische studie van enkele Drentse beekdalen. Historische Uitgeverij, Groningen. 223p.

Fanta, J. 1982. Natuurlijke verjonging van het bos op droge zandgronden. Rapport 301. Rijksinstituut voor onderzoek in de bos- en landschapsbouw "De Dorschkamp", Wageningen.

Firet, J.F., J.M. Paasman & M.A. Firet 1986. Groeiplaatstypologie voor de bosbouw, een landschapsecologisch systeem voor het bepalen van de groeiplaatspotenties voor bosdoeltypen ten behoeve van regionale bosplannen in het kader van het operationeel maken van het Meerjarenplan Bosbouw 1986, uitgewerkt voor het deelplangebied zuidoost van het regionale Bosplan Veluwe voor de kaartschaal 1:25.000. Staatsbosbeheer, Utrecht.

Funk, D.T. 1965. Silvics of European alder. Central States Forestry Exp. St., Columbus. 20p.

Glavac, V. 1972. Über Höhenwuchsleistung und Wachstumsoptimum der Schwarzerle auf vergleichbaren Standorten in Nord-, Mittel- und Südeuropa. Göttingen. 61p.

Gore, A.J.P. (ed.) 1983. Mires - Swamp, Bog, Fen and Moor. General studies. Ecosystems of the world 4A. Elsevier, Amsterdam.

Gorter, H.P. 1966. Het Agelerbroek, een merkwaardige episode uit de natuurbescherming. Amoeba 42, 3: 1-27.

Göttlich, K. 1980. Moor- und Torfkunde (1-7). Schweizerbart, Stuttgart. 338p.

Grauwinkel, B. 1987. Beitrag zur Pilzflora des Erlenbruchwaldes. NSG Sodenmatt bei Bremen. Veröffentlichungen aus dem Übersee-Museum; Reihe A, Band 8, Bremen. 165p.

Green, R.N., R.L. Trowbridge & K. Klinka 1993. Towards a Taxonomic Classification of Humus Forms. Forest Science Monograph 29. Society of American Foresters, Bethesda. 49pp.

Haenes, D.L. 1984. Determination of total organic C in soils by an improved chromic acid digestion and spectrophotometric procedure. Comm. in Soil Sci. Plant Anal. 15, 10: 1191-1213.

Ham, R.W.J.M. van der 1980. Nederland. In: J. Mennema, A.J. Quené-Boterenbrood & C.L. Plate (red.). Atlas van de Nederlandse Flora. Deel I. Uitgestorven en zeer zeldzame planten. p 11-17. Kosmos, Amsterdam.

Hegnauer, R. 1973. Chemotaxonomie der Pflanzen. Band 6. Birkhäuser, Basel, Stuttgart.

Hennekens, S.M. In prep. TURBO(VEG), softwarepakket voor verwerking, analyse en presentatie van vegetatiekundige gegevens.

Hermy, M. (red.) 1989. Natuurbeheer. Stichting Leefmilieu, Natuurreservaten en Instituut voor Natuurbehoud. Marc van de Wiele, Brugge. 224p.

Hermy, M. 1993. Boekbespreking. De Levende Natuur 94, 6: 221.

Heuveln, B. van 1962. Organic B in high moor peat and high moor reclamation soils. Boor en Spade 12: 169-177.

Hill, M.O. 1979. TWINSPAN. A FORTRAN program for arranging multivariate data in an ordered twoway table by classification of the individuals and attributes. Cornell University, Ithaca, New York.

Houtzagers, G. 1954. Houtteelt der gematigde luchtstreken, deel 1: de houtsoorten. Tjeenk Willink, Zwolle.

Iven, W. & T. van Gerwen 1974. Linde is de sgonste plats. Natuur en landschap van Leende, een Oost-Brabants dorp. 183p.

Jahn, H. 1979. Pilze die an Holz wachsen. Bussesche Verlagshandlung, Herford. 268p.

Jalink, L.M. & M.M. Nauta 1984. Mycosociologie van berkenbossen in Drenthe. Een vergelijkende studie van de mycoflora, vegetatie en bodem van berkenbossen op hoogveen, vergraven veen en zand in het Drents district. Doctoraalverslag, Leiden. 185p.

Jansen, J.M.L. 1975. Het Fochteloërveen, een onderzoek naar de mogelijkheden tot herstel en behoud van de veengroei in het hoogveenreservaat. Landbouwhogeschool, Wageningen.

Jansen, S.R.J. & A.H.F. Stortelder. 1984. Landschapsbeschrijving van een aantal veenweidegebieden. Rapport 360. Rijksinstituut voor onderzoek in de bos- en landschapsbouw "De Dorschkamp", Wageningen. 163p.

Jansen, P.C., R.H. Kemmers & P. Mekkink. 1994. Ecohydrologische systeembeschrijving van het Landgoed "Wildenborch". Staring Centrum, Wageningen. 125p.

Janssen, B.H., P. van der Sluijs & H.R. Ukkerman 1985. Organische stof. In: W.P. Locher & H. de Bakker (red.), Bodemnatuurkunde. Leer- en handboek op hoger-onderwijsniveau. Voorpublikatie uit: Bodemkunde van Nederland. Deel 1, Algemene bodemkunde: 41-59. Stiboka / Ministerie van Landbouw en Visserij. Malmberg, Den Bosch. 186p.

Jeffrey, D.W. 1987. Soil-plant relationships, an ecological approach. Croom Helm, London. 295p.

Jelgersma, S. 1966. Sealevel changes during the last 10 000 years. In Sawyer (ed.), World Climate from 8000 to 0 B.C. Proc. Int. symposium, London.

Jenny, H. 1961. Derivation of state factor equations of soils and ecosystems. Proc. Soil Sci. Soc. Am. 25, 5: 385-388.

Jongerius, A. & L.J. Pons 1962. Soil genesis in organic soils. Boor en Spade XII: 156-177.

Jongman, R.H.G., C.J.F. ter Braak & O.F.R. van Tongeren (eds.) 1987. Data analysis in community and landscape ecology. Pudoc, Wageningen. 299p.

Joosten, H. 1992. Water en natuurwaarden in de Groote Peel. Natura 89, 2: 33-37.

Joosten, J.H.J. & T.W.M. Bakker 1987. De Groote Peel in verleden, heden en toekomst. Rapport 88-4. Staatsbosbeheer, Utrecht. 291p.

Kalkhoven, J.T.R. & P.F.M. Opdam 1984. Vogelgemeenschappen en vegetatie in essenhakhout. De Levende Natuur 85, 1: 3-9.

Kazda, M., G. Verbücheln, M. Luwe & S. Brans. 1992. Auswirking von Grundwasserabsenkungen auf Erlenbruchwälder am Niederrhein. Natur und Landschaft 67, 6: 283-287.

Kemmers, R.H. 1986. Perspectives in modelling of processes in the root zone of spontaneous vegetation at wet and damp sites in relation to regional water management. Technical bulletin 52. ICW, Wageningen.

Kemmers, R.H. 1990. De stikstof- en fosforhuishouding van mesotrofe standplaatsen in relatie tot mogelijkheden van aanvoer van gebiedsvreemd water. Utrecht plant ecology news report 10: 7-22.

Kleijberg, R.J.M. 1988. Ecohydrologie en beïnvloedingsgebieden van een aantal Drentse beekdalen. Provincie Drenthe, Dienst Ruimte en Groen, Afdeling Natuur, landschap en recreatie, Assen. Langbroek b.v, Leeuwarden.

Kleuver, J. 1982. De plantengroei van de Weerribben. Stichting Vrienden van de Weerribben, Steenwijk. 120p.

Klijn, F. 1989. Grondwaterrelaties. Toelichting bij het databestand "Grondwaterrelaties" van het LKN-project. CML-mededelingen 51. Stiboka-rapport 2107. Wageningen. Herdrukt in 1992.

Klinka, K., R.N. Green, R.L. Trowbridge & L.E. Lowe 1981. Taxonomic Classification of Humus Forms in Ecosystems of British Columbia, a first approximation. Vancouver Forest Region Management Report 8. Vancouver. 54p.

Koerselman, W. 1989. Hydrology and nutrient budgets of fens in an agricultural landscape. Proefschrift, Utrecht. 164p.

Koerselman, W. & J.T.A. Verhoeven 1992. Nutrient dynamics in mires of various trophic status: nutrient inputs and outputs and the internal nutrient cycle. In: J.T.A. Verhoeven (ed.); Fens and bogs in the Netherlands: vegetation, history, nutrient dynamics and conservation. Kluwer, Dordrecht; 397-432.

Kooijman, A. 1993. Changes in the bryophyte layer of rich fens as controlled by acidification and eutrophication. Proefschrift Utrecht. 159p.

Köstler, J. N., E. Brueckner & H. Bibelriether 1968. Die Würzeln der Waldbäume, Untersuchungen zur Morphologie der Waldbäume in Mitteleuropa. Parey, Hamburg. 284p.

Kuntze, H. & R. Eggelsmann 1981. Zur Schutzfähigkeit nordwestdeutscher Moore. Telma 11: 197-212.

Kwak, R.G.M. 1989. Kwalitatieve beschrijving van de ontwikkeling van de broedvogelstand van moerasvogels in de periode 1978-1988. Rapport 89/01. Sovon, Beek/Ubbergen. 52p.

Kwak, R.G.M, L.A.F. Reyrink, P.F.M. Opdam & W. Vos 1988. Broedvogeldistricten van Nederland: een ruimtelijke visie op de Nederlandse avifauna. Reeks Landschapsstudies 10. Pudoc, Wageningen. 143p.

Lammerts van Bueren, E. M. 1967. Tussen berkenafschuw en berkenmanie, inheemse berken, ecologie en aanplantmogelijkheden. Wageningen. 55p.

Lenders, R., E. Schellekens, R. Schröder, A. Stortelder & J. Stronks 1991. Stand van de Boomkikker in de Achterhoek. Natuur en Landschap in Achterhoek en Liemers 5, 3/4: 92-96.

Londo, G. 1988. Nederlandse freatofyten. Pudoc, Wageningen. 108p.

MacVean, D. N. 1955. Ecology of *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. II. Seed distribution and germination. Journal of Ecology 43: 61-71.

MacVean, D. N. 1956. Ecology of *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. III. Seedling establishment. Journal of Ecology 44: 195-218.

MacVean, D. N. 1958. Ecology of *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. IV. Journal of Ecology 46.

Masselink, A.K. 1975. Systematiek van de in Drente voorkomende Gagelstruwelen. Doctoraalverslag. Biologisch station Wijster.

Mayer, H. 1984. Waldbau auf soziologisch-ökologischer Grundlage. Fischer, Stuttgart. 514p.

Meeuwissen, T. W. M. 1993. Ecosysteemvisie Bos: het bestaande bos. Welke natuur willen we waar en hoeveel? Nederlands Bosbouwtijdschrift 65, 5: 237-247.

Meeuwissen, T. W. M. & H. Rottier 1984. Geschiedenis, biomassa en struktuur van enige elzenbossen, wilgen-, gagel- en kruipwilgenstruwelen in Drenthe. Wageningen. 106p.

Meiden, H. A. van der 1961. De els in populierenbeplantingen. Nederlands Bosbouwtijdschrift 33, 6: 168 - 171.

Meijden, R. van der 1990. Heukels' Flora van Nederland. 21e druk. Wolters-Noordhoff, Groningen. 662p.

Merck. 1983. Schnelltest Handbuch. Darmstadt.

Meuleman, A.F.M. 1989. Ecohydrologisch onderzoek Noorderpark. Effectvoorspellingen van wijzigingen in de hydrologische situatie op de

vegetatie van moerasgebieden. Utrecht plant ecology news report 9. 121pp.
Miles, J. 1981. The effect of birch on moorlands. Institute of Terrestrial Ecology, Banchory.
Molenaar, J.G. de & H.J.W Schimmel. 1984. Hakhout en natuurbehoud. Nederlands Bosbouwtijdschrift 56, 2/3: 35-54.
Moore, P.D. & D.J. Bellamy 1974. Peatlands. Elek Science, Londen. 221p.
Müller, T. & S. Görs 1958. Zur Kenntnis einiger Auenwaldgesellschaften im Württembergischem Oberland. Beiträge zur naturkundlichen Forschung in Südwestdeutschland. Band XVII, Heft 2: 88-165.
Münch, E. 1936. Das Erlensterben. Forstwiss. Zentralbl. 58. Berlin. 173p.
Natuurbeschermingsraad 1989. Beekbegeleidende broekbossen, Betekenis, bedreiging en mogelijkheden voor herstel en ontwikkeling van elzenbroekbossen op de zandgronden. Utrecht.
Osieck, E.R. 1986. Bedreigde en karakteristieke vogels in Nederland. Nederlandse Vereniging tot Bescherming van Vogels, Zeist. 132p.
Page, A.L. (ed.). 1989. Methods of soil analysis. Part 2: Chemical and microbiological properties. Agronomy 9, 2. Madison (USA).
Passchier, H. 1941. Plantengemeenschappen van de Jansberg III: het bronnetjesbos. Kruipnieuws 4, 1: 2-14. Herdrukt in J.C. Smittenberg (red.) 1973: Plantengroei in enkele Nederlandse landschappen, 58-62. Bondsuitgeverij van de Jeugdbonden voor Natuurstudie in samenwerking met de Vereniging tot behoud van Natuurmonumenten in Nederland, Amsterdam.
Phillips, R. 1981. Paddestoelen en schimmels van West-Europa. Nederlandse bewerking: J. Daams, A.E. Jansen, M. Noordeloos & A. Vrins. Spectrum, Utrecht/ Antwerpen. 288p.
Pons, L.J. 1992. Holocene peat formation in the lower parts of the Netherlands. In: J.T.A. Verhoeven (ed.), Fens and bogs in the Netherlands: vegetation, history, nutrient dynamics and conservation. Kluwer, Dordrecht. 7-79.
Raam, J.C. van (red.) 1979. Tussen Gooi en Vecht, Milieukundig onderzoek van de Vechtstreek. Instituut voor Systematische Plantkunde Rijksuniversiteit Utrecht. 320 p.
Rackham, O. 1980. Ancient woodland. Its history, vegetation and uses in England. Arnold, London. 402p.
Rehfüss, K.E. 1990. Waldböden; Entwicklung, Eigenschaften und Nutzung. Parey, Hamburg. 294p.
Rijksinstituut voor Natuurbeheer 1983. Natuurbeheer in Nederland; Dieren. Pudoc, Wageningen. 423p.
Rinsum-Bolt, H. van 1975. Correlaties tussen groei en bloei bij berk. Landbouwuniversiteit, Wageningen.
Ruijter, H. de 1976. Een onderzoek naar het verband tussen groei en stamvorm van de Zwarte els (Alnus glutinosa (L.) Gaertn.) en de bodemgesteldheid. Rapport 96. De Dorschkamp, Wageningen. 67p.
Scheffer, F. & P. Schachtschabel 1973. Lehrbuch der Bodenkunde. Enke, Stuttgart. 448p.
Scheffer, F., P. Schachtschabel, H.P. Blume, K.H. Hartge & U. Schwertmann 1982. Lehrbuch der Bodenkunde, 11e druk. Enke, Stuttgart.

Schmidt, P. 1989. Nederlandse Boomsoorten II, syllabus behorende bij het caput selectum Bosteelt. Landbouwuniversiteit, Wageningen.

Schütz, P.R. & G. van Tol (red.) 1982. Aanleg en beheer van bos en beplantingen. Pudoc, Wageningen. 504p.

Schwedt, G. & F.M. Schnepel 1981. Analytisch-chemisches Umweltpraktikum. Anleitung zur Untersuchung von Luft, Wasser und Boden. Thieme, Stuttgart.

Sevink, J. & I.M. Emmer 1994. Soil research in Dutch forest reserves: the implications of spatial and temporal soil variability. In: M.E.A. Broekmeyer, W. Vos & H. Koop (eds.), European Forest Reserves; proceedings European Forest Reserves Workshop, 6-8 May 1992, Wageningen. Pudoc, Wageningen: 109-119.

Siebel, H.N., A. Aptroot, G.M. Dirkse, H.F. van Dobben, H.M.H. van Melick en A. Touw 1992. Rode lijst van in Nederland verdwenen en bedreigde mossen en korstmossen. Overdruk van Gorteria 18 (1). Rijksherbarium/Hortus botanicus, Leiden.

Siepel, H., F.A. Bink, S. Broekhuizen, A.H.P. Stumpel & W.K.R.E. van Wingerden 1993. De internationale betekenis van Nederland voor de fauna, deel 1: de terrestrische fauna. IBN-rapport 012. Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek, Wageningen. 234p.

Smilauer, P. 1992. Canodraw. Microcomputer Power. Ithaca, New York.

Smittenberg, J.H. & G.T. Roos 1972. Moerasbossen in de Lindevallei: een historisch vegetatiekundig onderzoek. Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Leersum.

Stevenson, F.J. 1982. Humus chemistry (genesis, composition, reaction). Wiley, New York. 443p.

STIBOKA. Diverse jaren. Toelichtingen bij de Bodemkaart Nederland 1:50.000. Stichting voor Bodemkartering, Staring Centrum, Wageningen.

Stortelder, A.H.F. & P.W.F.M. Hommel 1990. De bossen van de Utrechtse Heuvelrug; classificatie van bosecosystemen op basis van groeiplaats, boomsoort en ondergroei. Rapport 615. De Dorschkamp. Wageningen. 144 p.

Straaten, J. van der & P.C. von Meijenfeldt 1977. Beken in Brabant, hoe houden wij dit bezit? Brabantse Milieufederatie, Tilburg. 164p.

Streefkerk, J.G. & W.A. Casparie 1987. De hydrologie van hoogveensystemen, uitgangspunten voor het beheer. Staatsbosbeheer, Utrecht. 119p.

Stumpel, H.P. & U. Tester (eds.) 1993. Ecology and Conservation of the European Tree Frog. Proceedings of the 1st International Workshop on *Hyla arborea*, 13-14 February 1992, Potsdam, Germany. Institute for Forestry and Nature Research, Wageningen; Schweizerischer Bund für Naturschutz, Basel. 105p.

Succow, M. & L. Jeschke 1986. Moore in der Landschaft. Entstehung, Haushalt, Lebewelt, Verbreitung, Nutzung und Erhaltung der Moore. Urania-Verlag, Leipzig, Jena, Berlin. 268p.

Touw, A. & W.V. Rubers 1989. De Nederlandse Bladmossen: flora en verspreidingsatlas van de Nederlandse Musci (Sphagnum uitgezonderd). Stichting Uitgeverij Koninklijke Nederlandse Natuurhistorische Vereniging, Utrecht. 532p.

Tüxen, R. 1956. Die heutige potentielle natürliche Vegetation als Gegenstand der Vegetationskartierung. Angew. Planzensoz. 13: 1-42.

Vellinga, E.C. & M.M. Nauta 1992. Hertezwammen en droge kwel. Coolia 35, 4: 112-118.

Verhoeven, J.T.A. 1985. De nutriëntenhuishouding van zoetwatermoerassen, speciaal met betrekking tot verrijking. PAO-cursus " Moerassen voor de zuivering van afval water". RU Utrecht.

Verhoeven, J.T.A. (ed.) 1992. Fens and bogs in the Netherlands: vegetation, history, nutrient dynamics and conservation. Geobotany 18. Kluwer, Dordrecht. 490pp.

Verhoeven, J.T.A., W. Koerselman & B. Beltman 1988. The vegetation of fens in relation to their hydrology and nutrient dynamics; a case study. In: J.J. Symoens (ed.), Vegetation of Inland Waters. Handbook of Vegetation Science, 15: 249-282. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.

Verhoeven, J.T.A., A.M. Kooijman & G. van Wirdum 1988. Mineralization of N and P along a trophic gradient in a freshwater mire. Biogeochemistry 6, 1: 31-43.

Vermeer, J.G. & J.H.J. Joosten 1992. Conservation and management of bog and fen reserves in the Netherlands. In J.T.A. Verhoeven (ed.), Fens and bogs in the Netherlands. Kluwer, Dordrecht. 433-478.

Verweij, J.A. 1978. Resultaten van toetsproeven met berk. Rapport 172. De Dorschkamp, Wageningen. 72p.

Verweij, J.A. 1983. Een vergelijkend onderzoek naar de kieming en vestiging van twee oecotypen van Zwarte els (Alnus glutinosa (L.) Gaertn.). Rapport 354. De Dorschkamp, Wageningen. 76p.

Verweij, J.A. & J.C. Roskam 1984. Een onderzoek naar de soortszuiverheid van de Ruwe en Zachte berk (Betula pendula Roth. en B. pubescens Ehrt.). Rapport 385. De Dorschkamp, Wageningen. 46p.

Vlasblom, J.L. & A.L. Dorsman 1986. Rietvogels in de Weerribben. Studentenverslag RIN, Leersum. 137p.

Vos, W. & A.H.F. Stortelder 1992. Vanishing Tuscan Landscapes. Landscape ecology of a submediterranean-montane area (Solano Basis, Tuscany, Italy). Pudoc, Wageningen. 404p.

Vuure, T. van 1973. Moerasbossen in laagveengebieden. Rapport Landbouwhogeschool, Wageningen. 45p.

Waal, R.W. de 1987. Simulatie van vochtleverantie in de natuurgebieden 'Tondensche Heide' en 'Veerstalblok'. Studiecommissie Waterbeheer, Natuur, Bos en Landschap. Utrecht. 66p.

Waal, R.W. de 1992. Landschapsecologische kartering van Nederland: Bodem en grondwatertrappen. Toelichting bij het databestand 'BODEMGT' van het LKN-project (fase III). LKN-rapport 2. SC-DLO rapport 132. DLO-Staring Centrum, Wageningen. 113p.

Wassen, M.J., A. Barendrecht, M.C. Bootsma & P.P. Schot 1989. Groundwater chemistry and vegetation of gradients from rich fen to poor fen in the Naardermeer (The Netherlands). Vegetatio 79: 117-132.

Weeda, E.J., R. Westra, C. Westra & T. Westra 1985.
Nederlandse oecologische Flora. Wilde planten en hun relaties 1. IVN in samenwerking met VARA en VEWIN, Amsterdam. 304p.

Werf, S. van der 1991. Natuurbeheer in Nederland deel 5, Bosgemeenschappen. Pudoc, Wageningen. 375p.

Wesemael, J.C. van 1955. De bepaling van het calciumcarbonaatgehalte van gronden. Chemisch Weekblad, 51: 35-36.

Westhoff, V. 1965. Beken en beekdalen. In: Twente-natuurhistorisch V; enige Twentse landschappen en hun flora. Wetenschappelijke mededeling 56: 2-14. Koninklijke Nederlandse Natuurhistorische Vereniging, Utrecht.

Westhoff, V. & A.J. den Held 1969. Plantengemeenschappen in Nederland. Thieme, Zutphen. 324p.

Westhoff, V., P.A. Bakker, C.G. van Leeuwen & E.E. van der Voo 1970. Wilde Planten, flora en vegetatie in onze natuurgebieden. Deel 1: algemene inleiding, duinen en zilte gronden. Vereniging tot Behoud van Natuurmonumenten. 's-Graveland. 320p.

Westhoff, V., P.A. Bakker, C.G. van Leeuwen & E.E. van der Voo 1971. Wilde Planten, flora en vegetatie in onze natuurgebieden. Deel 2: het lage land. Vereniging tot Behoud van Natuurmonumenten. 's-Graveland. 303p.

Westhoff, V. & E. van der Maarel 1973. The Braun Blanquet-approach. In: R.H. Whittaker, Ordination and classification of communities. Handbook of Vegetation Science 5. Junk, The Hague: 617-726.

Wheeler, B.D. 1984. British Fens: A review. In: P.D. Moore (ed.); European mires. Academic Press, London; 237-281.

Whittaker, R.H. 1973. Ordination and classification of communities. Handbook of Vegetation Science 5. Junk, The Hague. 737 p.

Wiegers, J. 1985. Succession in Fen Woodland Ecosystems in the Dutch haf District, with special reference to *Betula pubescens* Ehrh. Dissertationes botanicae 86. Cramer, Vaduz. 152p.

Wiegers, J. 1989. Forested wetlands in western Europe. In: A.E. Lugo, S. Brown & M. Brinson (eds.), Forested wetlands; Ecosystems of the world 15; Elsevier, Amsterdam; 407-436.

Wiersma, J.H. & J.J. Westra 1981. Bomen, hun bosbouwkundige eigenschappen en gebruik. Landbouwhogeschool, Wageningen. 231p.

Winterhoff, W. 1984. Vorläufige Rote Liste der Großpilze (Makromyceten). In: J. Blab, E. Nowak, W. Trautmann & H. Sukopp. Rote Liste der gefährdeten Tiere und Pflanzen in der Bundesrepublik Deutschland: 162-184. Kilda-Verlag. 270pp.

Winterhoff, W. 1993. Die Großpilzflora von Erlenbruchwäldern (und deren Kontaktgesellschaften in der nordbadischen Oberrheine). Beihefte zu den Veröffentlichungen für Naturschutz und Landschaftspflege in Baden-Württemberg. Karlsruhe. 100p.

Wirdum, G. van 1980. Eenvoudige beschrijving van de waterkwaliteitsveranderingen gedurende de hydrologische kringloop ten behoeve van de natuurbescherming. Comm. Hydr. Onderz, Den Haag.

Wirdum, G. van. 1990. Vegetation and hydrology of floating rich-fens. Academisch proefschrift. Universiteit van Amsterdam. Datawyse, Maastricht. 310p.

Wit, R. de 1947. Brongebieden bij de Lutte. Kruipnieuws 9 (3): 8-11. Herdrukt in J.C. Smittenberg (red.) 1973: Plantengroei in enkele Nederlandse landschappen, 150-155. Bondsuitgeverij van de

Jeugdbonden voor Natuurstudie in samenwerking met de Vereniging tot behoud van Natuurmonumenten in Nederland, Amsterdam.

Woets, D. 1990. Roofvogels en uilen als broedvogel in noordwest-Overijssel tussen 1950 en 1990. Het Vogeljaar 38.

Wolf, R.J.A.M. 1989. Natuurlijke bosverjonging in Twente. Doctoraalscriptie Landbouwuniversiteit Wageningen. Intern rapport 89/30. Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Leersum. 118p.

Wolf, R.J.A.M. 1992a. Ontstaansgeschiedenis en beheer van de Nederlandse elzen- en berkenbroekbossen. Dorschkamp-rapport 680. Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek, Wageningen. 52p.

Wolf, R.J.A.M. 1992b. De groei van Nederlandse elzen- en berkenbroekbossen. Dorschkamprapport 691. Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek, Wageningen. 41p.

Wösten, J.H.M., M.H. Bannink & J. Beuning 1987. Waterretentie en doorlatendheidskarakteristieken van boven- en ondergronden in Nederland: de Staringreeks. STIBOKA/ICW-rapport 1932, Wageningen.

Yon, D. & G. Tendron. 1981. Alluvial forests of Europe. European Committee for the conservation of nature and natural resources. Council of Europe, Strasbourg. 65p.

Zielman, R., E. Weeda & F. Bos 1993. De najaarsexcursie 1992 in Noordoost-Twente. Buxbaumiella 32: 41-56.

Zwart, H. 1944. De Twentse bronnetjesbossen en die van Mook. Kruipnieuws 6, 2: 21-22. Herdrukt in J.C. Smittenberg (red.) 1973: Plantengroei in enkele Nederlandse landschappen, 145-149. Bondsuitgeverij van de Jeugdbonden voor Natuurstudie in samenwerking met de Vereniging tot behoud van Natuurmonumenten in Nederland, Amsterdam.

BIJLAGE I. Lijst van gebruikte termen met toelichting

De hier gepresenteerde lijst van termen, alfabetisch geordend, bevat de voornaamste begrippen uit het hier gepresenteerde overzicht van broekbossen, voorzien van een beknopte toelichting. Sommige typisch ecologische termen worden uitvoerig behandeld in de theoretische en methodische hoofdstukken (hfst. 2 en 3). Van samengestelde termen is veelal alleen de kenmerkende component opgenomen; bodem-eutrofiëring bijvoorbeeld zoeke men op onder eutrofiëring. Taalkundig van elkaar afgeleide termen zijn meestal slechts eenmaal of samen onder één begrip opgenomen (b.v. *vochtleverantie* en *vochtleverend vermogen*). Cursiveringen in de tekst van een toelichting geven aan dat het desbetreffende begrip ook afzonderlijk in de lijst is opgenomen.

Aanwas (I) - Hoeveelheid hout die gedurende een bepaalde periode in een bos per hectare bijgroeit;
hier wordt onderscheid gemaakt in *lopende aanwas* (Ic) en *gemiddelde aanwas* (Im).

Abiotisch - Tot de niet-levende natuur behorend; abiotische kenmerken hebben onder andere betrekking op bodem, geomorfologie en klimaat (vgl. *biotisch*).

Absolute boniteit (Imax) - De grootte van de *gemiddelde aanwas* op het tijdstip waarop deze maximaal is (= tijdstip van *culminatie*).

Abundantie - Het aantal individuen van een soort op een bepaalde plaats; in combinatie met *bedekking* van soorten de basis voor de *schaal* van Braun-Blanquet; als bijvoeglijk naamwoord (abundant) uitsluitend in de betekenis van 'zeer veel'.

Aciditeit (syn. *zuurgraad*) - Mate waarin basen kunnen worden gebonden (vgl. *alkaliteit*).

Aëroob - Groeiend of voorkomend in de aanwezigheid van zuurstof. Een aëroob *milieu* staat in vrij contact met atmosferische zuurstof (vgl. *anaëroob*).

Afhankelijke (ecosysteem)factor - Component van het *ecosysteem* die in de tijd veranderlijk is en in zijn hoedanigheid mede bepaald wordt door het *successie*stadium (b.v. *vegetatie* en *humusvorm*).

Afreatofyt - Plant die in zijn voorkomen niet is gebonden aan de invloedssfeer van het *grondwater*.

A-horizont - Het minerale of moerige deel van het *bodemprofiel* waarin de organische stof geheel of gedeeltelijk is omgezet.

Alkaliteit - Mate waarin zuur kan worden gebonden (vgl. *aciditeit*).

Allochtoon - Van elders aangevoerd (vgl. *autochtoon*)

Amorfe humus - *Humustype* dat zich kenmerkt door het ontbreken van een eigen structuur; de structuur richt zich naar de vorm van het materiaal waarin het wordt afgezet.

Amplitudo - Grootte van de variatie in een bepaalde milieufactor waarbinnen een soort of gemeenschap gedijt.

Anaëroob - Groeiend of voorkomend zonder de aanwezigheid van zuurstof. Een *anaëroob milieu* staat niet in vrij contact met atmosferische zuurstof (vgl. *aëroob*).

Antropogeen - Veroorzaakt door of ontstaan onder invloed van de mens.

Aquatisch ecosysteem - Levensgemeenschap in relatie tot het (onder)water-*milieu* waarvan de gemeenschap afhankelijk is.

Areaal - De totale geografische verspreiding van een soort of gemeenschap.

Associatie - Fundamentele *vegetatie*-eenheid van de Frans-Zwitserse school die wordt gekenmerkt door een nauw omschreven floristische samenstelling, een specifieke *standplaats* en een uniforme *fysiognomie*; binnen een associatie worden eventueel verschillende *subassociaties* onderscheiden.

Atlantisch - Verspreid in gebieden die grenzen aan de Atlantische Oceaan; deze worden gekenmerkt door een *humide* klimaat met koele zomers en zachte winters.

Atmoclien - Waterkwaliteit die overeenkomt met die van regenwater.

Atmotroof - *Milieu* gevoed door water met de kwaliteit van regenwater.

Autecologie - Tak van wetenschap die zich richt op de bestudering van de relatie tussen individuele organismen of soorten en hun milieu.

Autochtoon - Ter plaatse ontstaan (vgl. *allochtoon*).

Azonaal - Betrekking hebbend op een verspreiding die niet wordt bepaald door het verloop van de klimaatgordels, maar door *edafische* of *antropogene* factoren (vgl. *zonaal*).

Bedekking (van een plantesoort) - Het percentage van het *proefvlak* dat bij horizontale projectie door de individuen van de soort wordt ingenomen.

Bedrijfsvorm (bosbedrijfsvorm) - *Beheersvorm*; wijze waarop het bos in horizontale en verticale richting is opgebouwd voorzover dit voortvloeit uit een bepaald beheer, zoals de wijze van velling en de wijze van *verjonging*; voorbeelden zijn: *hakhout*, opgaand bos, *middenbos*.

Benedenloop - Gedeelte van rivier of beek dat relatief dicht bij de monding is gelegen en waar de *sedimentatie* de *erosie* overtreft.

Biomassa - De totale massa die wordt gevormd door organismen van een gedefinieerd systeem, uitgedrukt in volume- of gewichtseenheden.

Biotisch - Tot de levende natuur behorend (vgl. *abiotisch*)

Bodemprofiel - Verticale doorsnede van de bodem waarin de opeenvolging van de *horizonten* waarneembaar is.

Bodemvocht - Water dat zich in de grond boven de grondwaterspiegel bevindt.

Bodemvorming - Verandering in het *moedermateriaal* onder invloed van uitwendige factoren, waarbij differentiatie in *horizonten* ontstaat.

Bodemwater - Het geheel van *bodemvocht* en *grondwater*.

Boezemwater - Geëutrofieerd oppervlaktewater.

B-horizont - Inspoelingshorizont; bodem*horizont* waarin accumulatie van klei, *humus* of *sesquioxyden* is opgetreden als gevolg van inspoeling vanuit hoger gelegen horizonten.

Bolgewas - Kruid dat overwintert in de vorm van een ondergronds orgaan bestaande uit verdikte stengel- en bladdelen.

Bolster - Drentse benaming voor jong *veenmosveen*.

Boniteit - Maat voor de groei van een *opstand*, gebaseerd op de *S-waarde* (zie ook *absolute boniteit*).

Boominhoudstabel - Kruistabel, geldig voor een bepaalde boomsoort onder bepaalde groeiomstandigheden, waaruit de boominhoud kan worden afgelezen bij gegeven lengte en diameter.

Boreaal - Verspreid in koele of koude gebieden op het noordelijk halfrond, waar het eindstadium van de vegetatieontwikkeling vooral uit naaldbossen bestaat.

Bos - *Vegetatiestructuur* waarin bomen aspectbepalend zijn en waar de boomlaag minimaal 50% bedekt; men spreekt slechts van bos indien de desbetreffende begroeiing breder is dan twee maal de breedte van de karakteristieke *mantel* (meer dan circa 10 m).

Bosbijprodukten - Alle produkten uit het bos waarvoor geen bomen geveld worden.

Bosbouw - Menselijke activiteit gericht op de ontwikkeling en de instandhouding van het bos, teneinde de gebruikswaarde hiervan te bevorderen.

Bosecosysteem - Karakteristiek complex van *abiotische* en *biotische* factoren in bos.

Bosgemeenschap - Concrete of abstracte eenheid, gedefinieerd op basis van het voorkomen van een bepaalde combinatie van plante- en/of diersoorten, en waar boomsoorten aspectbepalend zijn.

Bosplant - Plantesoort die in min of meer natuurlijke bossen zijn ecologisch *optimum* heeft.

Bosstructuur - Ruimtelijke opbouw van de bosvegetatie; onderscheiden worden de gelaagdheid van het bos (verticale structuur) en de ruimtelijke variatie binnen de lagen (horizontale structuur).

Bostype - Abstracte eenheid betrekking hebbend op een bepaalde groep bossen, ongeacht het indelingscriterium en ongeacht het classificatieniveau.

Bostypologie - Indeling van bossen op grond van één bepaald criterium of een combinatie van verschillende criteria.

Bosveen - *Eutroof* veen gekenmerkt door een amorfe grondmassa (met een relatief hoog lutumgehalte) waarin veel hout voorkomt (vnl. in *laagveen*gebieden in het westen van ons land).

Bovenloop - Gedeelte van rivier of beek dat relatief dicht bij de bron is gelegen en waar de *erosie* de *sedimentatie* overtreft.

Brakwaterveen - Veen dat ontstaan is onder invloed van brak *grondwater*.

Broekbos - *Ecosysteem* waarvoor geldt dat de *vegetatie* min of meer permanent onder invloed staat van het *grondwater* en waarin els of berk de boomlaag vormen.

Broekveen - *Mesotroof* veen, gekenmerkt door fijn-vezelige zeggeresten in een amorfe grondmassa waarin veel hout voorkomt (vnl. in de beekdalen).

Bronbos - *Bostype* dat karakteristiek is voor bronmilieu.

Bufferzone - Gebied rond een terrein teneinde dit te beschermen tegen invloeden van buitenaf.

Chamaefyt - *Levensvorm* van planten waarvoor geldt dat de overwinteringsknoppen zich maximaal 50 cm boven het *maaiveld* bevinden.

Chloridegehalte - Concentratie opgeloste chloride-ionen.

C-horizont - Een minerale of moerige *horizont* die weinig of niet is veranderd door *bodemvorming*.

Chorologie - Tak van wetenschap die zich richt op de bestudering van de ruimtelijke verspreiding van fenomenen (b.v. van plantesoorten).

Classificeren - Het onderscheiden van groepen (typen) binnen een verzameling objecten op basis van een of meer overeenkomstige kenmerken.

Climaxvegetatie - Eindstadium van de vegetatieontwikkeling op een bepaalde plaats onder min of meer stabiele externe omstandigheden.

C/N-coëfficiënt - Verhouding koolstof-stikstof (van de organische stof in de bodem).

Co-dominant - Het overheersen van een plantesoort in de *vegetatie* samen met een of twee andere soorten door het optreden met hoge *bedekkingen* (vgl. *dominant*).

Concurrentie - De gelijktijdige aanspraak van verschillende planten op een gegeven hoeveelheid licht, ruimte, water of voedsel, waarbij deze elkaar beperken in hun groei of in hun overlevingskansen.

Constante soort - Soort die geen duidelijke voorkeur heeft voor een bepaalde *plantengemeenschap*, maar daarin wel met een *presentie* van meer dan 50% voorkomt.

Contactgemeenschap - *Plantengemeenschap* die ruimtelijk grenst aan de plantengemeenschap in kwestie, in een ruimtelijke opeenvolging die min of meer karakteristiek is.

Continentaal - Tot het vasteland behorend; een continentaal klimaat is een klimaat zoals dat voorkomt in de centrale delen van een continent (landklimaat).

Controleprofiel ('control section') - Deel van het *humus-* of *bodemprofiel* dat in beschouwing genomen wordt bij de *classificatie* van de *humusvorm*.
C/P-coëfficiënt - Verhouding koolstof:fosfaat (van organische stof).
Culminatie (tijdstip van) - zie *absolute boniteit*.
Cultuurlijke vegetatie - Begroeiing waarvan zowel de soortensamenstelling als de *vegetatiestructuur* in hoge mate door de mens zijn bepaald, zoals produktiebossen en intensief beheerde graslanden (vgl. *half-natuurlijke* en *natuurlijke vegetatie*).
Dbh - Diameter van een boomstam op borsthoogte (1,3 m boven de stamvoet).
Derivaatgemeenschap - *Plantengemeenschap* die is opgebouwd uit *ken- en differentiërende* soorten van eenheden boven het niveau van de *associatie*, alsmede uit begeleidende soorten, waarbij de aanwezige *dominante* soorten klassevreemde soorten zijn (vgl. *rompgemeenschap*).
Diaspore - Datgene wat een plant voortbrengt om zich te *verspreiden*; diasporen worden verspreid door wind, water, dier of mens.
Differentiërende groeiplaatsfactor - *Abiotische* variabele die correleert met verschillen in de *vegetatie*.
Differentiërende soort - Soort die in een bepaalde *plantengemeenschap* meer voorkomt dan in daarmee vergeleken eenheden.
Disperse humus - *Humus* die in de bovengrond van arme gronden in colloïdale oplossing gaat en in de ondergrond weer wordt afgezet.
District (plantengeografisch) - Eenheid binnen de hiërarchische plantengeografische indeling; districten worden gekenmerkt door het voorkomen van eigen ondersoorten.
Dominantie (van plantesoort) - Plantesoort die in de *vegetatie* overheerst door het innemen van een hoge *bedekking*.
Doodijsgat - Depressie ontstaan bij het afsmelten van een rest landijs.
Doorstromingsveen - Veengebied dat onder invloed staat van horizontale grondwaterstroming en van incidentele overstromingen met beekwater.
Doppleriet - *Amorfe humus* in zure venen.
Drijftil - Drijvend eilandje van begroeide planteresten (vgl. *kragge*).
Dunnen - Ingreep in het bos waarbij door kap van een deel van de bomen de groeiruimte voor de overblijvende bomen wordt vergroot.
Dwergstruik - zie *Chamaefyt*.
Dynamisch milieu - *Milieu* dat voor één of meer factoren (in de tijd) sterk veranderlijk is.
Ecosysteem - Karakteristiek complex van *abiotische* en *biotische* factoren.
Ecosysteemfactor - Component van het *ecosysteem*.
Ecosysteemontwikkeling - Verandering van het *ecosysteem* in de tijd; wanneer sprake is van beperkte, reversibele veranderingen binnen één en hetzelfde type wordt gesproken van fluctuatie;
wanneer een ecosysteem in een ander overgaat, spreken we van *successie* (bij spontaan optredende veranderingen) of van vervanging (bij veranderingen t.g.v. menselijke beïnvloeding).
Ecotoop - Ruimtelijke eenheid die homogeen is wat betreft *vegetatiestructuur*, *successie*stadium, en de *abiotische* factoren die voor de plantengroei bepalend zijn.
Ectorganische horizont - *Uitwendige humushorizont*; niet-minerale humushorizont bovenop de minerale bodem, bestaande uit strooisel in een bepaald stadium van decompositie.
Ectotroof - Van buitenaf gevoed.
Edafisch - Betrekking hebbend op de bodem.
Eenhuizig - Vrouwelijke en mannelijke bloemen komen op dezelfde plant voor.
Eerdlaag - Een *Ah-* of *Ap-horizont* die over een dikte van ten minste 15 cm humusrijk is.

Eerste bosgeneratie - Eerste bos*opstand* op een *groeiplaats* waarop voordien geen bos groeide.
Efemeer - Van korte levensduur, bijvoorbeeld van plantesoorten of *plantengemeenschappen*.
EGV - Elektrisch geleidingsvermogen (ook: EC); maat voor de totale concentratie ionen in oplossing.
E-horizont - Minerale horizont die door vertikale uitspoeling van kleimineralen en/of *sesquioxyden* is verarmd; meestal heeft deze horizont een lager humusgehalte dan de bovenliggende horizonten en is daardoor lichter van kleur.
Emers - Boven het wateroppervlak uitstekend (vgl. *submers*).
Endorganische horizont - *Inwendige humushorizont*; minerale humushorizont bovenin de minerale bodem.
Endotroof - Van binnenuit gevoed.
Epifyt - Plant die groeit op de bovengrondse delen van andere levende planten zonder daaraan voedsel te onttrekken.
Erosie - Het losmaken en transporteren van bodemmateriaal door wind, water of ijswerking.
Eutrafent (van plantesoort) - Een voorkeur vertonend voor een voedselrijk *milieu*.
Eutrofiëring - Het voedselrijker worden.
Eutroof - Rijk aan voedingsstoffen.
Exoot - Soort die door de mens opzettelijk is ingevoerd in gebieden waar deze van nature niet voorkomt.
Externe eutrofiëring - Voedselrijk worden ten gevolge van de aanvoer van voedingsstoffen van elders.
Fanerofyt - Plant met overwinteringsknoppen hoger dan 50 cm boven de grond (zie *levensvorm*).
Fermentatie - Gisting; afbraak van organisch materiaal onder *anaërobe* omstandigheden, voornamelijk door schimmels.
F-horizont - *Terrestrische horizont* bestaande uit gedeeltelijk afgebroken organisch materiaal, waarin sterk verkleinde planteresten nog herkenbaar zijn; *fermentatie*laag.
Flora - Lijst van plantesoorten die in een bepaald gebied voorkomen.
Floradistrict - Een gebied met een kenmerkende *flora*; vroeger aangeduid als *plantengeografisch district*; in Nederland worden de volgende floradistricten onderscheiden: Zuidlimburgs district, Pleistocene districten (Subcentreuroop, Kempens, Vlaams, Gelders, en Drents district), Fluviatiel district, Hafdistricten (Estuarien-, Laagveen- en Noordelijk kleidistrict) en Duindistricten (Renodunaal en Waddendistrict).
Fluviatiel - Door toedoen van of in rivieren gevormd.
Forma (van plant) - *Taxon* onder het niveau van ondersoort.
Formatie - Vegetatie-eenheid die wordt gekenmerkt door een bepaalde *fysiognomie*; vaak overheersen een of meer groeivormen.
Freatisch vlak - Grondwaterspiegel.
Freatisch water - Water onder de grondwaterspiegel maar boven een eerste slecht of ondoorlatende laag.
Freatofyt - Plant die in zijn gehele of in een deel van zijn areaal uitsluitend voorkomt binnen de invloedssfeer van het grondwater.
Fysiognomie - Uiterlijke verschijningsvorm (b.v. van *vegetatie*).
Fytocoenon - *Plantengemeenschap* in abstracte zin, onafhankelijk van het *classificatie*niveau (vgl. *syntaxon*).
Fytocoenose - *Plantengemeenschap* in concrete zin: begroeiing.
Gebiedsvreemd water - Water dat van buiten het desbetreffende terrein afkomstig is.

Gebufferd milieu - Milieu waarin de zuurgraad bij beperkte toevoeging van zuren of basen nauwelijks wordt beïnvloed.

Gemiddelde aanwas (Im) - De verhouding houtvoorraad (in m^3) en de leeftijd van het bos; deze benadert de netto hoeveelheid (levend) hout die er gemiddeld per hectare en per jaar in het bos is bijgegroeid sinds het ontstaan van het desbetreffende bos.

Gemiddelde hoogste grondwaterstand (GHG) - Het gemiddelde van de drie hoogste grondwaterstanden over een periode van 5-8 jaar, waarin het grondwaterregime niet door ingrepen is gewijzigd.

Gemiddelde laagste grondwaterstand (GLG) - Het gemiddelde van de drie laagste grondwaterstanden over een periode van 5-8 jaar, waarin het grondwaterregime niet door ingrepen is gewijzigd.

Gemiddelde voorjaarsgrondwaterstand (GVG) - Het gemiddelde van de grondwaterstanden aan het begin van het groeiseizoen (1 april) over een periode van 5-8 jaar, waarin het grondwaterregime niet door ingrepen is gewijzigd.

Geofyt - Plant met overwinteringsknoppen onder de grond (zie *levensvorm*).

Geomorfologie - Leer van de vormen en het ontstaan van de vormen van het aardoppervlak.

Geriefhout - Hout voor particulier gebruik, bijvoorbeeld op de boerderij (boerengeriefhout).

Gley(verschijnselen) - Roest- en reductievlekken in de bodem die ontstaan in de zone die periodiek met water is verzadigd.

Gliede - *Amorfe humus*laag op de overgang van oligotroof *veen* naar de minerale ondergond.

Gradiënt - Geleidelijke ruimtelijke overgang.

Graminoïde - Grasachtig; behorend tot de familie van de grassen (Gramineae), zeggen (Cyperaceae) of russen (Juncaceae).

Groeiplaats - Ruimtelijke eenheid die homogeen is wat betreft de relevante *abiotische* factoren die voor de plantengroei van belang zijn (zie ook *primaire groeiplaats* en *secundaire groeiplaats*).

Grondvlak (G) - De som van de oppervlakten van de stamdoorsneden gemeten op borsthoogte (1,3 m) van alle bomen van een proefvlak, uitgedrukt in vierkante meters per hectare.

Grondwater - Water beneden de grondwaterspiegel.

Grondwatertrap (Gt) - Eenheid uit de zevendelige indeling van het grondwaterstandsverloop, berustend op de *gemiddeld hoogste grondwaterstand* (GHG) en de *gemiddeld laagste grondwaterstand* (GLG).

Gyttja - Meersediment bestaande uit zeer fijn organisch materiaal, dikwijls gemengd met klei en soms met kalk.

Hakhout - *Bosbeheersvorm* gekenmerkt door vlaktegewijze kap, waarbij de bomen nadat ze zijn afgezet weer nieuwe stammen vormen; de *omloop*tijd ligt meestal tussen 5 en 20 jaar.

Half-natuurlijke vegetatie - Begroeiing waarvoor geldt dat de structuur door de mens is bepaald, maar waar de soortensamenstelling spontaan is (b.v. heide, rietland, schraal grasland, griend, hakhoutbos).

Hartwortelstelsel - Wortelstructuur van een plant die wordt gekenmerkt door het bezit van zowel oppervlakkige als diepe wortels.

Heersende boom - Boom in het kronendak van een bos die ter plaatse de regulatieprocessen in het bosecosysteem in hoge mate bepaalt.

Helofyt - Plant met overwinteringsknoppen onder water, maar met de bovengrondse delen tijdens de bloei grotendeels boven water.

Hemicryptofyt - Plant met overwinteringsknoppen op of direct onder de grond (zie *levensvorm*).
Heterotone tabel - Plantensociologische tabel met voor een of meer opnameclusters (die de *plantengemeenschappen* representeren) relatief veel interne differentiatie.
H-horizont - *Terrestrische horizont* bestaande uit in hoge mate afgebroken organisch materiaal, en waarin vrijwel geen planteresten meer herkenbaar zijn.
Holoceen - Het huidige geologische tijdperk dat begonnen is na de laatste ijstijd, ongeveer 10.000 jaar geleden.
Homotone tabel - Plantensociologische tabel met weinig interne differentiatie binnen de clusters die de *plantengemeenschappen* representeren.
Hoofdboomsoort - Boomsoort in een bos met de grootste economische betekenis.
Hoogveen - *Veen* gevormd boven de grondwaterspiegel.
Hoogveenkoepel - Lensvormig *hoogveen*gebied.
Horizont - Laag in de bodem met kenmerken en eigenschappen die verschillen met die van de daarboven en/of daaronder liggende lagen.
Horst (hoogveen) - Relatief klein, hooggelegen gedeelte in een *hoogveen*.
Huidige bosgeneratie - De thans aanwezige bos*opstand* op een bepaalde *groeiplaats*.
Humeus - Gezegd van zand of klei met een matig-hoog *humus*gehalte.
Humificatie - Vorming van organische stoffen die ontstaan door omzetting van *necromassa* door micro-organismen; vorming van *humus*.
Humus - Het materiaal dat onder invloed van chemische en/of biologische processen uit plantaardige en dierlijke *necromassa* ontstaat.
Humusaccumulatie - Ophoping van *humus*, ontstaan doordat de humusvorming sneller gaat dan de afbraak ervan.
Humusprofiel - Zie *humusvorm*.
Humustype - Algemene term waarmee de aard en het uiterlijk van de *humus* wordt aangeduid; deze is al dan niet gemengd met minerale delen.
Humusvorm - De opeenvolging van *horizont*en, die voor een belangrijk deel bestaan uit *humus*.
Humuszuren - Organische zuren die vrijkomen bij het *humificatie*proces.
Hydrofyt - Waterplant met overwinteringsknoppen onder water; ook in het vegetatieseizoen bevinden de vegetatieve delen zich overwegend onder water en/of drijvend op het water (zie *levensvorm*).
Hydrogenetisch - Ontwikkeling verklarend vanuit de *hydrologie*.
Hydrologie - Studie van de *waterhuishouding*.
Hydromorfologie - De studie van de *waterhuishouding*, verklaard vanuit de *geomorfologische* gesteldheid.
IJzeroer - Opeenhoping van ijzerhydroxyden die ontstaat door aanrijking met ijzerhoudend *grondwater*.
Immers - Onder water.
Immobilisatie - Het vastleggen van anorganische verbindingen door micro-organismen (het tegenovergestelde van *mineralisatie*).
Indifferent (van plantesoort)- Zonder hogere *presentie*, *abundantie* of *vitaliteit* vertonend in een bepaalde *plantengemeenschap* dan in andere eenheden (vgl. *trouwgraad*).
Inheems (van soorten) - Voorkomen in Nederland is niet door de mens bepaald.
Inklinking - Proces waarbij een bodemlaag wordt samengedrukt en verdicht als gevolg van zijn eigen gewicht.
Inops - Deel van de naam van een *subassociatie* die zich niet onderscheidt door eigen *differentiërende soort*en en die tevens armer is aan soorten dan de overige subassociatie(s) (vgl. *typicum*).

Interne eutrofiëring - Voedselrijker worden door *mineralisatie*.
Interval-schaal - zie *schaal*.
Inundatie - Overstroming.
Inwendige humushorizont - *Endorganische horizont*.
Inzijging - Neerwaartse stroming van *grondwater* in de bodem.
Ionenratio (IR) - De verhouding tussen calciumionen ten opzichte van calcium- en chlorideionen samen.
Isolatie (hydrologisch) - Proces waarbij (grond)water wordt afgescheiden van de *waterhuishouding* van de omgeving.
Kampenlandschap - Kleinschalig gesloten agrarisch *landschap* gekenmerkt door het voorkomen van individuele bouwlanden (essen) omgeven door houtwallen, en door verspreide bebouwing.
Karakteristieke bedekking (van een plantesoort) - In synoptische vegetatietabel aangegeven waarde die het gemiddelde weergeeft van de bedekkingen van de betreffende plantesoort over de opnamen waarin deze is aangetroffen.
Keileem - Ongesorteerd grondmorene-materiaal dat na de ijsbedekking is achtergebleven.
Kensoort - Plantesoort die in een bepaalde *plantengemeenschap* een grotere *presentie* en/of hogere gemiddelde *abundantie* en/of grotere *vitaliteit* heeft dan in andere *plantengemeenschappen*.
Kiemplant - Jonge plant waarvan de kiembladen/het kiemblad nog aanwezig zijn/is.
Knolgewas - Kruid dat overwintert in de vorm van een ondergronds orgaan, bestaande uit verdikte worteldelen.
Komgebied - Laag gelegen terrein met afzettingen van zware klei.
Komhoogveen - *Hoogveen* dat zich heeft ontwikkeld in een komvormige laagte.
Kragge - In het water drijvende organische massa bestaande uit een vlechtwerk van wortels en *wortelstok*ken (vgl. *drijftil*).
Krimp - Een fysisch proces dat optreedt als gevolg van vochtonttrekking en waarbij de bovengrond geleidelijk in dikte afneemt.
Kwel - Het boven het gemiddeld freatisch vlak voorkomen van grondwater dat afkomstig is van buiten het beschouwde gebied; dit kan zich uiten in het uittreden van water direct aan het grondoppervlak of in sloten, danwel in een hogere capillaire opstijging.
Kwelindicator - Plantesoort die duidt op het voorkomen van *kwel*.
Kwelveen - *Veen* dat onder invloed van *kwel* is ontstaan en/of onder invloed van *kwel* staat.
Kwelvenster - Geïsoleerd *kwel*gebied.
Kwelzone - Gebied waarin *kwel* optreedt.
Laagveen - *Veen* gevormd onder de grondwaterspiegel.
Laggzone - Randstrook van een *ombrotroof veen*.
Landschap - De uiterlijke verschijningsvorm van een bepaald gebied; het landschap wordt gekenmerkt door een karakteristieke combinatie van *ecosystemen* en andere landschapselementen.
Leeftijd (T) - De gemiddelde leeftijd van de *huidige bosgeneratie*; in (voormalige) elzen*hakhout* de periode die is verstreken sinds het *hakhout* voor de laatste maal werd afgezet.
Leemgehalte (van de minerale delen) - De massa van de leemdeeltjes (deeltjes met korrelgrootte 0-50 micrometer) gedeeld door de massa van de minerale deeltjes zonder kalk met korrelgrootte 0-2000 micrometer.
Legakker - Strook grond waarop bij de vervening het uitgebaggerde *veen* werd gedroogd.
Lenshoogveen - *Hoogveen* dat wordt gekenmerkt door het voorkomen van een *regenwaterlens*.

Levensvorm - De wijze waarop een plantesoort aan het ongunstige jaargetijde is aangepast. Er bestaan verschillende indelingen van levensvormen, waarvan die van Raunkiaer en Iversen de meest bekende zijn. De indeling in levensvormen van Raunkiaer is gebaseerd op de hoogte van de overwinteringsknoppen ten opzichte van het *maaiveld*; de indeling van Iversen is gebaseerd op de aanpassing van de plant aan uitdroging.

L-horizont - *Terrestrische horizont* bestaande uit verse, gemakkelijk herkenbare planteresten.

Liaan - Plant die op andere planten steunt, maar in de bodem wortelt.

Lichthoutsoort - Een boomsoort die voor zijn ontwikkeling relatief veel licht nodig heeft; bij beschaduwing stagneert de groei en sterft de boom doorgaans vrij snel af.

Lithoclien (water) - *Grondwater*achtig; van toepassing op grond- en oppervlaktewater waarvan het gehalte aan opgeloste stoffen en de *zuurgraad* grote overeenkomst vertonen met die van gerijpt *grondwater*.

Lokale kwel - *Kwel*water dat afkomstig is uit de directe omgeving.

Lok - Drentse naam voor wollegrasveen.

Lopende aanwas (Ic) - De gemiddelde *aanwas* van een bos in m^3 gedurende de laatste vijf jaar; een maat voor de groeisnelheid van het bos.

Löss - Ongelaagde windafzetting van lichtgele kleur die voor 60-85% bestaat uit deeltjes met een afmeting tussen 2 en 50 micrometer.

Lutumgehalte - De verhouding van het aandeel van deeltjes met een korrelgrootte 0-2 micrometer, en het aandeel van deeltjes met een korrelgrootte 2-2000 micrometer.

Maaiveld - Bodemoppervlak; contactzone tussen bodem en de bovengrondse plantedelen.

Mantelgemeenschap - Begroeiing langs een bosrand bestaande uit lage bomen, struiken en hoog-opgaande kruiden; overgangszone tussen bos en *zoomgemeenschap*.

Marien - Onder invloed van de zee ontstaan; tot de zee behorend.

Master-horizont - Belangrijkste *horizont* bij het onderscheiden van bodem- of humuseenheden.

Meander - Min of meer spontaan gevormde kronkel in een rivier.

Meerstal - Op natuurlijke wijze ontstane hoogveenplas.

Mengwater - Water waarvan de chemische samenstelling een intermediaire positie inneemt tussen de drie hoofd-watertypen: *thalassoclien, atmoclien* en *lithoclien*; in ons land komt dit watertype tegenwoordig min of meer overeen met rivierwater.

Mesotroof - Matig rijk aan voedingsstoffen.

Microbiële competitie - *concurrentie* tussen micro-organismen.

Microgemeenschap - Kleinschalig complex van *abiotische* en *biotische* factoren binnen een *ecosysteem*.

Microklimaat - Lokale klimaatomstandigheden die het resultaat zijn van lokaal reliëf, *vegetatie*structuur en hydrologie.

Middenbos - *Bosbeheersvorm* gekenmerkt door een *hakhout*beheer onder een scherm van opgaande bomen.

Milieu - Geheel van *uitwendige factoren* dat relevant is voor de ontwikkeling en het functioneren van een organisme of levensgemeenschap.

Minerale fractie - Deel van het bodemmateriaal dat uit anorganisch materiaal bestaat.

Mineralisatie - Het overgaan van organische verbindingen in minerale (anorganische) verbindingen door microbiële activiteit.

Minerotroof - Voor de voedselvoorziening afhankelijk van *grondwater* (vgl. *ombrotroof*).

Minimumareaal - De kleinste oppervlakte van een plantengemeenschap die nog de karakteristieke floristische samenstelling van die gemeenschap vertegenwoordigt.

Moder - Humusmateriaal bestaande uit een mengsel van planteresten (waarin celstructuren nog min of meer duidelijk te herkennen zijn) en van uitwerpselen van kleine bodemdieren, zoals mijten, springstaarten, miljoenpoten, pissebedden en vliegelarven; moder neemt een tussenpositie in tussen *Mull* en *Mor*.

Moedermateriaal - Uitgangsmateriaal voor de bodemvorming; het moedermateriaal is het deel van het profiel, dat niet veranderd is door bodemvormende processen.

Moerasruigte - *Vegetatie* die wordt gevormd door hoog opschietende, overjarige kruidachtige planten met bebladerde stengels, en die groeit in een natte omgeving.

Moerig - Gezegd van zand en klei met een hoog gehalte aan *organische stof*.

Monofunctioneel bos - Bos waarin het accent ligt op slechts één maatschappelijke functie; b.v. natuur, recreatie of houtproduktie.

'Mooratmung' - Vermogen van een *hoogveen* om met een licht fluctuerend grondwateroppervlak mee te bewegen, zodat het grondwaterpeil continu aan het maaiveld staat.

'Moorausbruch' - Incidentele, natuurlijke afkalving van de rand van een met regenwater verzadigd *hoogveen*.

Mor - Ruwe humus; humusmateriaal bestaande uit nog goed herkenbare planteresten.

Mull - Humusmateriaal bestaande uit ellips- tot bolvormige uitwerpselen van regenwormen, waarbij de binding tussen de minerale delen en de fijn verdeelde *humus* zeer vast is.

Multifunctioneel bos - Bos dat meer maatschappelijke functies vervult; b.v. een combinatie van de natuurfunctie, de recreatiefunctie en de houtproduktiefunctie.

Mycorrhiza - Symbiose tussen schimmels en de wortels van een plant.

Natuurlijke vegetatie - *Vegetatie* waarin invloed van de mens verwaarloosbaar is; de *vegetatiestructuur* en de soortensamenstelling zijn spontaan.

Neofyt - Plantesoort die na het jaar 1500 is ingeburgerd.

Necromassa - Afgestorven organismen of delen hiervan.

Niche - De plaats en de rol die een soort in een levensgemeenschap inneemt.

Nitrofiel (plantesoort) - Stikstofminnend; met een voorkeur voor stikstofrijke *milieus*.

Nominale schaal - zie *schaal*.

OA-horizont - *Semi-terrestrische* overgangs*horizont* met een *organische-stofgehalte* van 15-30%.

Oeverveen - Regelmatig overstroomd *laagveen*, ontstaan door ophoping van organisch materiaal op meer- of plasbodem.

Oeverwal - Hoge rug langs een meanderende rivier.

O-horizont - *Semi-terrestrische horizont* (*veenhorizont*) in uiteenlopende stadia van decompositie (strooisellaag).

Oligotrafent (plantesoort) - Vooral voorkomend in een voedselarm *milieu*.

Oligotroof - Arm aan voedingsstoffen.

Ombotroof - Voor de voedselvoorziening uitsluitend afhankelijk van de neerslag.

Omloop - Leeftijd waarop een *opstand* wordt geveld; het aantal jaren tussen twee eindkappen (opgaand bos) of de twee opeenvolgende malen waarop *hakhout* wordt afgezet.

Onafhankelijke (ecosysteem)factor - Component van het *ecosysteem* die in de tijd onveranderlijk is en dus niet is gekoppeld aan het *successie*stadium (voorbeelden zijn: hellingshoek, textuur van het moedermateriaal).

Ondergroei - Niet tot de bovenste vegetatielaag behorend.

Ooibos - Rivierbegeleidend bos.

Opgaand bos - *Bosbeheersvorm* waarbij de eindkap van de bomen pas op ca. 30-jarige of hogere leeftijd plaatsvindt of waarbij in het geheel niet gekapt wordt.

Opperhoogte (Hdom) - De gemiddeld hoogste boom per are, berekend over een hectare.

Opstand - Een bosoppervlakte die wordt gekenmerkt door een gegeven *leeftijd*, boomsoort(en), *groeiplaats* en structuur en die als een eenheid wordt beheerd.

Optimum (ecologisch) - Dat deel van het traject van een bepaalde ecologische factor waarbinnen voor een soort de meest gunstige omstandigheden bereikt worden.

Opvolger-boomsoort - Boomsoort van latere *successie*stadia op een bepaalde *groeiplaats*.

Ordinale schaal - zie *schaal*.

Organisch profiel - Opeenvolging van organische *horizont*en in een *strooisellaag* of veenpakket.

Organische-stofgehalte - De verhouding tussen de massa van de organische stof en de massa van stofdroge grond.

Organogene afzetting - Afzetting ontstaan uit resten van planten en dieren die leefden op de plaats waar de afzetting gevormd werd (*autochtoon* materiaal).

Overblijvende plant - Plant die overwintert en die gewoonlijk meermalen in haar leven bloeit.

Overstaander - Boom behorend tot een vorige generatie die gespaard is bij de kap van de andere bomen van zijn generatie en waaronder of waartussen de bomen van de nieuwe generatie opgroeien.

Overstromingsveen - *Veen* dat regelmatig overstroomd wordt.

Oxydatie - Biochemisch proces dat o.a. in humeuze en venige gronden optreedt als gevolg van activiteiten van bodembacteriën bij een gunstige lucht- en vochthuishouding; hierbij wordt *organische stof* afgebroken, waardoor materiaal verdwijnt en het *maaiveld* daalt.

Permafrost - Situatie waarin de ondergrond continu bevroren is.

Petgat (syn. trekgat) - Plas ontstaan door het uitbaggeren van *veen*.

pH (H_2O) - De negatieve logaritme van de concentratie aan waterstofionen; deze wordt bepaald na extractie met water waarbij de verhouding tussen grond en water 1:5 is.

pH (KCl) - De negatieve logaritme van de concentratie aan waterstofionen; deze wordt bepaald na een extractie met 1,0 M KCl-oplossing bij een verhouding tussen grond en water van 1:5.

Pingo (pingoruïne) - Omwalde komvormige laagte die het restant is van een heuveltje, dat in het verleden ontstaan is door oppersing van grond ten gevolge van vorming van een ijslens in de bodem.

Pionier - Plantesoort die kenmerkend is voor de eerste *successie*stadia van de vegetatieontwikkeling op een bepaalde *groeiplaats*.

Pioniervegetatie - Begroeiing die kenmerkend is voor het beginstadium van de *successie*; *plantengemeenschap* die zich ontwikkelt op onbegroeid terrein of in open water.

Plantengemeenschap - Concrete begroeiing; ook in de abstracte betekenis van *syntaxon*.

Plantensociologie - Fytosociologie; deel van het vegetatieonderzoek dat zich richt op de bestudering van *plantengemeenschap*pen.

Pleistoceen - Geologisch tijdvak dat loopt van ca. 2 miljoen jaar geleden tot ca. 10.000 jaar geleden en dat wordt gekenmerkt door het optreden van verschillende ijstijden.

Podzol - Een bodemtype dat gekenmerkt wordt door een witgrijs of asgrijs gekleurde uitspoelings*horizont*, en een direct daaronder gelegen donkerbruine, met *sesquioxyden* en *organische stof* verrijkte inspoelings*horizont*.

Poikilotrofe zone - Een gebied met op korte afstand een grote afwisseling in de mate van kwelinvloed.

Porositeit - Mate van doorlatendheid.

Potentieel-natuurlijke vegetatie (PNV) - De *vegetatie* die op een bepaalde *groeiplaats* het eindstadium vormt van de natuurlijke ontwikkeling, uitgaande van min of meer stabiele externe omstandigheden.

Potklei - Zeer zware, door het smeltwater afgezette klei (Formatie van Peelo).

Preferent (van plantesoort) - Niet de *presentie*, maar de bedekking en/of *vitaliteit* van de soort is in een bepaalde *plantengemeenschap* groter dan in alle andere eenheden (zie ook *trouwgraad*).

Presentie (van plantesoort) - Percentage van de opnamen van een *plantengemeenschap* waarin een soort voorkomt.

Presentietabel - Tabel waarin per plantesoort de *presentie* per *syntaxon* wordt weergegeven.

Primaire groeiplaats - De karakteristieke combinatie van *abiotische* factoren die voor de plantengroei van belang is, maar die niet door de ontwikkeling van het *ecosysteem* wordt beïnvloed. (Als wordt gesproken over een bepaalde *bosgroeiplaats* wordt hiermee steeds de *primaire groeiplaats* bedoeld.)

Primaire groeiplaatsfactor - *Abiotische* factor die voor de plantengroei relevant is, maar die niet verandert tijdens de ontwikkeling van het *ecosysteem*.

P-totaal - Totale hoeveelheid fosfor in een bodem- of humusmonster (hier uitgedrukt in mg/100 g).

Pw, Pwater - Totale hoeveelheid in water oplosbare fosfor in een bodem- of humusmonster; een maat voor de hoeveelheid fosfor die direct voor de plant beschikbaar is.

Rabat - Smal stuk grond tussen greppels dat is opgehoogd met de bij het graven van de greppels vrijgekomen grond; rabatten zijn vaak aangelegd in gebieden met een hoge grondwaterstand.

Ratio - zie *schaal*.

Regenwaterlens - Laag *atmoclien* water die in de bodem boven een ander watertype gevormd is.

Regionale kwel - *Kwel*water uit de diepe ondergrond dat niet afkomstig is uit de directe omgeving maar uit de regio of zelfs ver daarbuiten.

Rietveen - *Veen* dat in hoofdzaak bestaat uit restanten van riet.

Rietzeggeveen - *Veen* dat in hoofdzaak bestaat uit restanten van riet en zeggesoorten.

Rode lijst - Overzicht van de in Nederland verdwenen en bedreigde plantesoorten, waarbij voor de tweede categorie onderscheid wordt gemaakt in: verdwenen, zeer sterk bedreigde, sterk bedreigde, bedreigde en potentieel-bedreigde soorten.

Rompgemeenschap - *Plantengemeenschap* die uitsluitend is opgebouwd uit *ken- en differentiërende soorten* van eenheden boven het niveau van *associatie* en uit begeleidende soorten, waarbij eventuele *dominante* soorten klasse-eigen soorten zijn (vgl. *derivaatgemeenschap*).

Ruderaal - Aanduiding voor een *milieu* dat sterk door de mens met voedingsstoffen is verrijkt.

Ruigtkruiden - Hoog opschietende, overjarige kruidachtige planten met bebladerde stengels.

Sapropelium - Rottingsslib.

Schaal (*nominaal*) - Kwalitatieve indeling in kenmerken zonder kwantitatieve rangorde daarbinnen (b.v. aanduiding van de voorkomende plantesoorten).

Schaal (*ordinaal*) - Onderscheiding van rangorde binnen een kenmerk zonder dat de onderscheiden klassen onderling kwantitatief vergelijkbaar zijn (b.v. geringe, matige of hoge mate van natuurlijkheid van een bos).

Schaal (*interval*) - Indeling van kwantificeerbare grootheid in onderling vergelijkbare eenheden maar zonder vast referentiepunt (ratio) of nulpunt (b.v. voor de dagtelling geldt dat de eenheden 24 uur uiteen liggen; maar 10 mei is niet tweemaal zo groot als 5 mei!).

Schaal (ratio) - Indeling van kwantificeerbare grootheid met ratio (b.v. grootte van een proefvlak).

Schaduwboomsoort - Boomsoort met lage lichtbehoefte en dus beschaduwing goed verdragend.

Sectiemeting - Bepaling van de diameters van boomstammen, per boomstam op verschillende hoogten, om het volume van de stam te kunnen berekenen; vervolgens wordt hiermee een functie opgesteld die de relatie weergeeft tussen de *dbh* en de lengte van de boom enerzijds en het volume anderzijds.

Secundaire groeiplaats - Karakteristiek complex van alle *abiotische* factoren die voor de vegetatie- en humusontwikkeling van belang zijn, inclusief de factoren die door de ontwikkeling van het *ecosysteem* worden beïnvloed.

Secundaire groeiplaatsfactor - Groeiplaatsfactor die door de ontwikkeling van het *ecosysteem* wordt beïnvloed.

Secundaire verlanding - *Verlanding* na vervening.

Sedimentatie - Het afzetten van bodemmateriaal.

Semi-terrestrisch ecosysteem - Karakteristiek complex van *abiotische* en *biotische* factoren op de overgang van aquatisch naar terrestrisch milieu.

Sesquioxyde - aluminium- en ijzeroxyde (resp. Al2O3 en Fe2O3)

Slagturven - Winnen van turf door natte vervening in stroken (slagen) van een *laagveen*gebied.

Slenk (in *hoogveen*) - Laaggelegen deel, samen met hoog gelegen delen in een *hoogveen* het natuurlijke reliëf vormend.

Slibgehalte - Het aandeel van minerale bodemdeeltjes die kleiner zijn dan 16μ.

Sluiergemeenschap - *Plantengemeenschap* die voor een belangrijk deel uit *lianen* bestaat en die zich als een sluier in of langs andere begroeiingen ontwikkelt.

Sociabiliteit - Wijze waarop individuen van een soort over de ruimte zijn verspreid; de volgende indeling wordt gebruikt: 1 = losse exemplaren; 2 = kleine pollen; 3 = grote pollen; 4 = plakkaten; 5 = het gehele vlak bedekkend.

Spaartelg - Opgaande boom die ontstaan is uit een uitloper van een stronk (stoof), die éénmaal of meer malen is gespaard bij het afzetten van *hakhout*.

Spalterveen - Sterk horizontaal gelaagd *veenmosveen*.

Spilhout - De hoeveelheid hout die zich in de stam bevindt (tot in de top); dus zonder de takken.

Stamtal (N) - Het aantal bomen per hectare. Bij (voormalig) *hakhout* wordt bij de bepaling van het stamtal elke op een stoof aanwezige levende stam als afzonderlijke stam meegeteld.

Stationair veen - *Veen* dat gedurende lange tijd in omvang gelijk blijft.

Stobbe - De dode delen van stam en wortelstelsel die in het bos achterblijven na het vellen van een boom.

Stoof (Stronk) - Boom nadat deze bij de grond is afgezet om weer uitlopers te vormen.

Storingsgemeenschap - *Plantengemeenschap* in *milieu*s die worden gekenmerkt door het optreden van onregelmatig optredende, grote veranderingen, b.v. als gevolg van: baggeren, brand, intensieve betreding/berijding.

Strooisellaag - Ophoping van voornamelijk uit takjes en bladeren bestaande planteresten op minerale ondergrond of op *veen*.

Stroomdalven - Niet-geïsoleerd ven dat deel uitmaakt van een beeksysteem.

Struweel - *Vegetatieformatie* waarin struiken aspectbepalend zijn.

Subassociatie - Vegetatie-eenheid, onder het niveau van dat van *associatie*.

Substraat - Het levende en niet-levende materiaal waarop een organisme of een levensgemeenschap groeit.

Successie - Ontwikkelingsreeks in de vegetatie op een bepaalde plaats, waarbij verschillende *plantengemeenschappen* elkaar in de tijd opvolgen; *primaire successie* heeft betrekking op de ontwikkelingsreeks van *pionier-* tot *climaxvegetatie* op oorspronkelijk onbegroeide bodem; de ontwikkelingsreeks waarbij uitgegaan wordt van bestaande *vegetatie*, en die wordt ingezet na beëindiging van het landgebruik of na brand, wordt aangeduid met *secundaire successie*.

S-waarde - (afgeleid van het Engelse 'site index') - De maximaal bereikbare waarde van de *opperhoogte* van een bos bij onbepaald hoge leeftijd. Deze maat wordt afgeleid van de *opperhoogte* en de *leeftijd* van het bos en gebruikt als maat voor de kwaliteit van de *groeiplaats* voor een bepaalde boomsoort.

Synecologie - Het onderzoek naar de wisselwerking tussen levensgemeenschappen en hun *milieu*.

Synoptisch - Een kort overzicht gevend.

Synoptische tabel - overzichtstabel van één of meer *plantengemeenschap*pen, waarin elke plantengemeenschap tot één kolom is samengevat en waarin de mate van voorkomen van de plantesoorten in het *presentie*cijfer tot uitdrukking komt.

Syntaxon - Abstracte *plantengemeenschap* in het systeem van de Frans-Zwitserse school, zoals klasse, orde, verbond, *associatie* en *subassociatie*.

Syntaxonomie - Wetenschap die zich richt op het classificeren van *vegetatie*.

Taxon - Abstracte eenheid in het *classificatie*systeem van organismen; voorbeelden van taxa zijn: familie, genus, soort, ondersoort en variëteit.

Tectonische breuk - Breuk die ontstaan is door bewegingen van de aardkorst.

Telmatofyt - Plant die is aangepast aan nat, zuurstofarm substraat (moeras); in de stengels en wortels zijn luchtkanalen aanwezig.

Terreinvorm - Vorm van het aardoppervlak (ook: aardvorm).

Terrestrisch ecosysteem - Karakteristiek complex van *abiotische* en *biotische* factoren, dat zich heeft ontwikkeld op niet met water verzadigd substraat.

Terugzetten - Verwijderen van uitlopers bij *hakhout*beheer.

Textuur (van *moedermateriaal*) - Korrelgroottesamenstelling.

Thalassoclien (water) - Zeewaterachtig: grond- en oppervlaktewater waarvan het gehalte aan opgeloste stoffen en de *zuurgraad* neigen naar die van zeewater.

Therofyt - Plant zonder overwinteringsknoppen; eenjarige plant die als zaad overwintert (zie *levensvorm*).

Trilveen - Slappe veenmassa met *vegetatie* waaronder zich een laag water bevindt.

Trofiegraad - Mate van voedselrijkdom; de voedselrijkdom neemt toe bij hogere trofiegraad.

Trouwgraad - Het verschijnsel dat sommige plantesoorten (*kensoorten*) in een bepaalde *plantengemeenschap* binnen een zeker gebied een grotere *presentie* en/of een hogere *abundantie* of een grotere *vitaliteit* vertonen dan in andere *plantengemeenschap*pen in datzelfde gebied.

Tweehuizig - Vrouwelijke en mannelijke bloemen komen voor op verschillende exemplaren van dezelfde plantesoort.

Tweejarig - Gezegd van een plant die na het eerste levensjaar als rozet (zelden alleen wortelknoppen) overwintert en bloeit in de zomer van het tweede levensjaar.

Typicum - Achtervoegsel bij een *subassociatie*naam; geeft aan dat een bepaalde *subassociatie* zich niet door eigen *differentiërende soort*en onderscheidt.

Typologie - Indeling in typen op grond van een of meer criteria.

Uitblazingsbekken - Door windwerking ontstane (uitgestoven) laagte.

Uitkapbos - *Bosbeheersvorm* gekenmerkt door boomgewijze kap, als gevolg waarvan bomen van verschillende afmetingen en leeftijden door elkaar voorkomen en na kap het bosmilieu min of meer gehandhaafd wordt.
Uitwendige humushorizont - *Ectorganische horizont*.
Uitwendige milieufactor - Factor die van buitenaf op een *ecosysteem* inwerkt.
Uurhok - Oppervlakte-eenheid van 5 x 5 km, binnen het grid (verschoven Amersfoortse grid) van de Topografische Kaart van Nederland.
Uurhokfrequentieklasse - De zeldzaamheid van de soort uitgedrukt in een geschatte zeldzaamheidsklasse, gebaseerd op het aantal *uurhokken* waarin de soort in een bepaald jaar (in deze publikatie anno 1940 of 1990) voorkwam.
Variant - *Syntaxon* onder de rang van *subassociatie*.
Vanggebied - Het gebied waaruit een beek of rivier zijn water betrekt.
Veen - Onder waterverzadigde, anaerobe omstandigheden opgehoopt plantaardig materiaal in verschillende stadia van omzetting.
Veenbagger - Met water verzadigd slap *veen*.
Veendijk - Een smalle strook niet vergraven *hoogveen*, omgeven door lager gelegen gedeelten die wel vergraven zijn.
Veendikte - Dikte van de *veen*laag.
Veenhorizont - *Veen*laag met kenmerken en eigenschappen die verschillen met die van de daarboven en/of daaronder liggende lagen.
Veenmoeras - Continu zeer nat terrein waarin veenvorming heeft plaatsgevonden en/of nog steeds plaatsvindt.
Veenmosrietland - Rietland waarin veenmosgroei optreedt.
Veenmosveen - *Veen* bestaande uit afgestorven veenmossen.
Veenprofiel - Verticale doorsnede van het *veen* die de opeenvolging van de *horizont*en weergeeft.
Veenput - Door kleinschalige vervening ontstaan gat in een veengebied.
Veenresidu - Restant van een oorspronkelijk veel dikkere veenlaag.
Veenrest (veraard) - Restant van een veenlaag na *veraarding* van het *veen* door ontwatering.
Veensoort - *Veen*type, gebaseerd op de aard van het plantaardig materiaal waaruit het veen is opgebouwd; b.v. *veenmosveen, zeggeveen, rietveen*.
Vegetatie - Ruimtelijke massa van plante-individuen, in samenhang met de plaats waar zij groeien, en in de rangschikking die zij uit zichzelf hebben aangenomen.
Vegetatieopname - Beschrijving van de structuur en de soortensamenstelling van de *vegetatie* in een daartoe geselecteerd proefvlak volgens een bepaalde methode.
Vegetatieperiode - Periode waarin het merendeel der plantesoorten fysiologisch actief is.
Vegetatiestructuur - Verdeling van groepen van planttypen van een begroeiing, meestal betrekking hebbend op de verdeling in de ruimte; architectuur van de begroeiing.
Vegetatietype - Abstracte eenheid, ongeacht het *classificatie*niveau, die gekenmerkt wordt door een 'eigen' soortensamenstelling en/of structuur.
Venig - Gezegd van klei of zand met een hoog *organische-stofgehalte*.
Veraarding - Een vorm van *humificatie* in veengronden, voornamelijk veroorzaakt door dierlijke activiteit.
Verlanding - Proces waarbij (ondiep) open water door *successie* geleidelijk in 'land' verandert.
Verjonging - Proces waardoor in bos op een bepaalde *groeiplaats* een nieuwe bosgeneratie ontstaat; met deze term wordt ook vaak het totaal van jonge bomen aangeduid.
Verplegende boomsoort - Boomsoort die een rol speelt bij het opgroeien van het bos, maar daarbij in dienst staat van de *hoofdboomsoort*.

Verruiging - Het in de kruidlaag optreden en tot overheersing komen van hoog opschietende, overjarige kruiden met bebladerde stengels (*ruigtkruiden*), meestal veroorzaakt door verstoring van het *milieu*.

Vervangingsgemeenschap - *Plantengemeenschap* die afhankelijk is van beheer door de mens en ter plaatse de natuurlijke plantengemeenschap 'vervangt'.

Verwering - Het omzetten of uiteenvallen van bestanddelen van de aardkorst als gevolg van fysische, chemische en biologische processen die er van buitenaf op inwerken.

Vitaliteit - Levensvatbaarheid; de mate waarin individuen ter plaatse hun volledige levenscyclus weten te volbrengen.

Vloedbos - Rivierbegeleidend bos dat jaarlijks langdurig overstroomd wordt.

Vochtleverantie - Vochtleverend vermogen; de hoeveelheid water die de grond kan leveren aan de vegetatie bij het optreden van een neerslagtekort.

Voorraad (V) - De hoeveelheid *spilhout* in m^3 die er per hectare in een bos aanwezig is.

Waterhardlaag - Slecht doorlatende laag in de bodem, ontstaan door inspoeling van *disperse humus*, vlak boven de gereduceerde zone.

Waterhuishouding - De wijze waarop en de hoeveelheden waarin water in een bepaald gebied wordt opgenomen, gebruikt, verbruikt, aangevoerd en afgevoerd.

Waterstagnatie - Het gedurende langere tijd blijven staan van water tot (bijna) aan het *maaiveld*, doordat het niet kan worden afgevoerd.

Wegzijging - Neerwaartse stroming van *grondwater*.

Wijstverschijnsel - Verschijnsel dat optreedt t.g.v. een breuk in de aardkorst; b.v. *waterstagnatie*.

Wortelstok - Horizontaal groeiende ondergrondse stengel.

Wortelzone - De bodemlaag waarin de levende wortels aanwezig zijn.

Zeggeveen - *Veen* dat in hoofdzaak bestaat uit restanten van zeggesoorten.

Zetwal - Strook onvergraven *laagveen* in een verveningsgebied waarop tijdens de verveningen uitgebaggerd *veen* te drogen werd gezet.

Zonaal - Parallel lopend aan de klimaatgordel (vgl. *azonaal*).

Zoomgemeenschap - Kruidachtige *vegetatie* voorkomend langs randen van graslanden, bossen, akkers, *struwelen*, hagen en houtwallen; overgangszone tussen korte vegetatie en *mantelgemeenschap*.

Zuiveren - Uitkappen van slecht gevormde en beschadigde bomen of van bomen die behoren tot een soort die in de desbetreffende *opstand* ongewenst is.

Zuurgraad - Algemene aanduiding voor de concentratie van waterstofionen; een hoge zuurgraad komt overeen met een lage pH (zuur milieu).

BIJLAGE II. TERMINOLOGIE HUMUSVORMEN

humusvorm - een opeenvolging van horizonten aan of nabij het oppervlak van een pedon, die bestaat uit organische residuen, zowel gescheiden van als gemengd met minerale bodemdeeltjes (Müller 1878);

controle profiel - dat deel van het humusprofiel dat in beschouwing genomen wordt bij de classificatie van de humusvorm. Voor de humusvormen in venig materiaal komt dit neer op een dieptevan 40cm, voor de humusvormen van de minerale bodems geldt een diepte van 25 cm onder het organische gedeelte van het profiel met een maximium van 65 cm;

humus - een complex van organische afbraakproducten van zowel plantaardige als dierlijke oorsprong;

humificatie - vorming van humus;

horizontcoderingen:

L - terrestrische horizont bestaande uit verse, makkelijk herkenbare planteresten;

F - terrestrische horizont bestaande uit gedeeltelijk afgebroken organisch materiaal, waarin sterk verkleinde planteresten nog herkenbaar zijn;

H - terrestrische horizont bestaande uit in hoge mate afgebroken organisch materiaal, waarin vrijwel geen plantaardige structuren zijn te herkennen;

O - semiterrestrische horizont (veenhorizont) in verschillende stadia van decompositie;

OA - semiterrestrische overgangshorizont met een organisch-stofgehalte van 15-30%. De minerale fractie bestaat meestal uit zand (OA niet door Green et al. onderscheiden);

Fm - F-horizont, rijk aan schimmels, met een sterk gelaagde structuur;

Fz - F-horizont, rijk aan bodemfauna, met losse structuur;

Fa - F-horizont met een matig ontwikkelde gelaagde structuur (intermediair tussen Fm en Fz);

Ah - minerale horizont (bovengrond) aangerijkt met organisch materiaal;

Hz - H-horizont, vrijwel alleen bestaande uit in (bodem-) dierlijke excrementen geagregeerd,fijn organisch materiaal;

Hh - H-horizont, vrijwel alleen bestaande uit fijn organisch materiaal;

Hr - H-horizont met enige nog herkenbare, relatief afbraakresistente planteresten zoals wortels, bast of hout;

Of - O-horizont bestaande uit nauwelijks aangetaste, duidelijk herkenbare planteresten (geassocieerd met oligo-

troof veen). Meer dan 40% van het organisch materiaal van de Of blijft na wrijven tussen duim en wijsvinger (circa tien maal) als vezels herkenbaar;

Oh (en OAh) - O-horizont, voornamelijk bestaande uit gehumificeerde, niet meer herkenbare planteresten (veraard veen). Minder dan 10 % van de organische stof blijft na wrijven als vezels herkenbaar;

Om (en OAm) - O-horizont bestaande uit gedeeltelijk afgebroken plantemateriaal (intermediair tussen (Of en Oh). Dit type horiozont heeft betrekking op, onder invloed van relatief eutroof water verweerde meso- en eutrofe veentypen. Tussen 10 en 40% van de organische stof blijft na wrijven herkenbaar als vezels;

Od - O-horizont bestaande uit arme, zure amorfe (disperse) humus geassocieerd met humusuitspoelingsverschijnselen (gliede-achtige materiaal) (niet onderscheiden door Green et al.). De disperse humushorizont is herkenbaar aan de "kazige" consistentie;

Og - O-horizont bestaande uit matig zuur, tamelijk rijk, onder invloed van kalkhoudend water staande fijn organisch materiaal met een substantiële bijmenging van lemig materiaal. Deze O-horizont wordt geassocieerd met onder sterke kwelinvloed staande, gedeeltelijk submerse humusvormen (Gyttja-achtige afzettingen)- niet onderscheiden door Green et al. De Gyttja-achtige afzettingen zijn herkenbaar aan de bagger-achtige consistentie;

S - levende (veenmos-)laag;

toevoegingen:

p - geploegd;

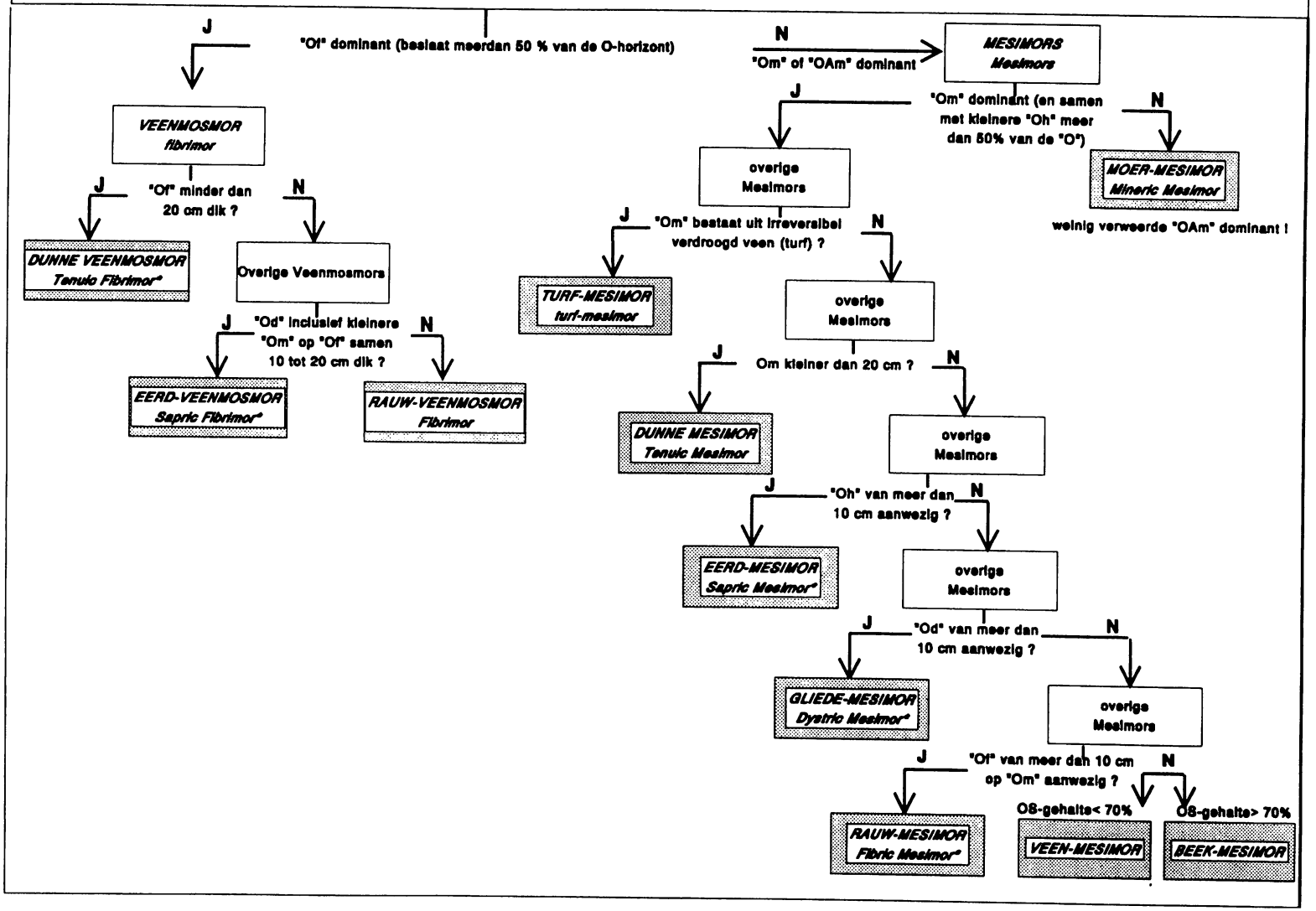
i - gemengd met minerale deeltjes (organisch stofgehalte tussen de 30 en 70%);

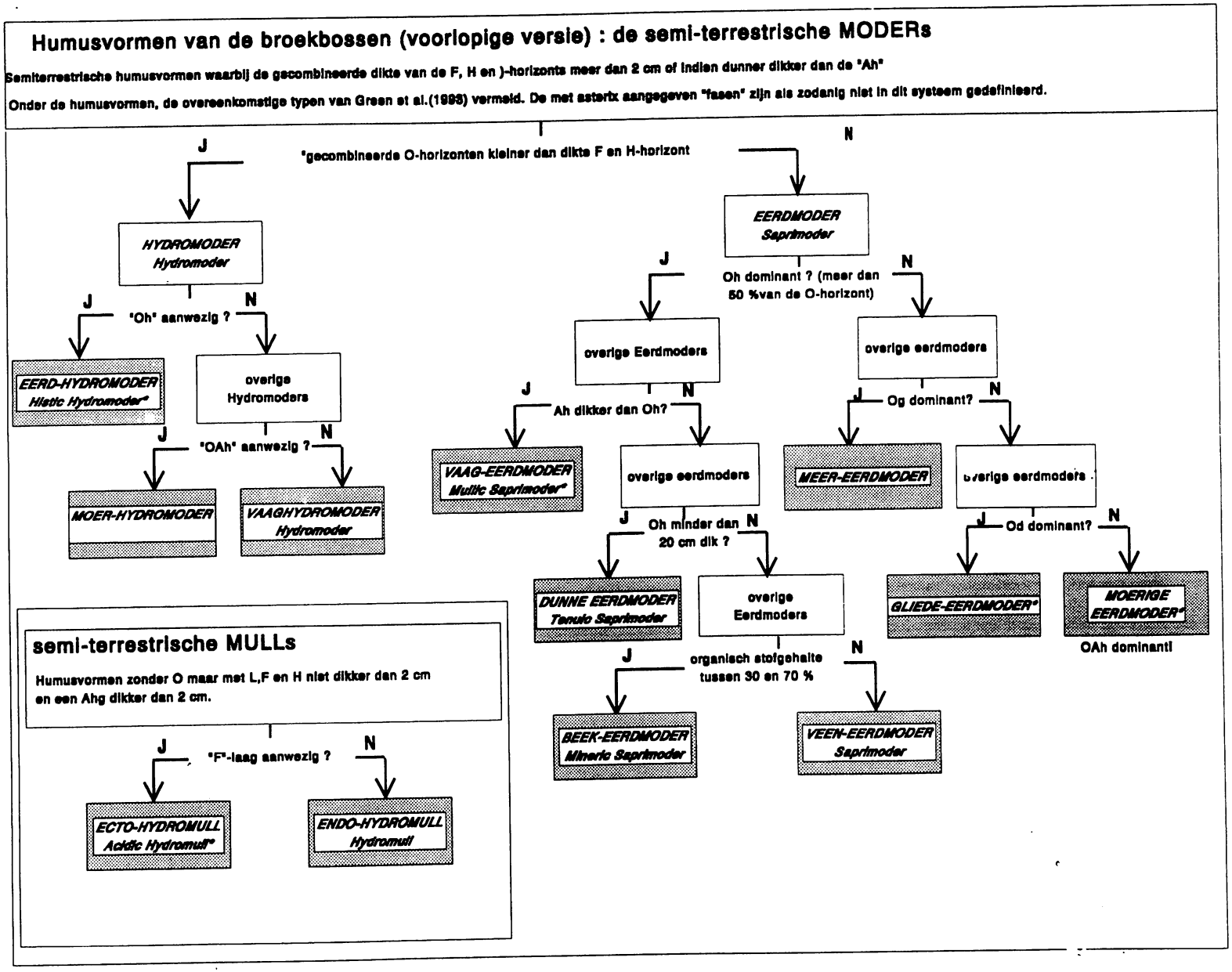
u - door natuurlijke "dynamiek" geroerd;

w - meer dan 35% bestaande uit hout, in diverse stadia van verrotting.

Humusvormen van de broekbossen (voorlopige versie) : de semi-terrestrische MORs

Humusprofielen grotendeels bestaande uit vrijwel onveranderde planterresten ("Of") of een mengsel van gehumificeerd organisch materiaal en verkleind, doch nog herkenbare planterresten ("Om"). Ook profielen met een o.s.-gehalte van 15-30% worden hiertoe gerekend. Onder het type is het overeenkomstige type van Green et al. (1993) vermeld. De met asterix aangegeven typen zijn als zodanig niet in dit systeem gedefinieerde fasen.




Humusvormen van de broekbossen (voorlopige versie) : de semi-terrestrische MODERs
Semiterrestrische humusvormen waarbij de gecombineerde dikte van de F, H en)-horizonts meer dan 2 cm of indien dunner dikker dan de "Ah"
Onder de humusvormen, de overeenkomstige typen van Green et al.(1993) vermeld. De met asterix aangegeven "fasen" zijn als zodanig niet in dit systeem gedefinieerd.
"gecombineerde O-horizonten kleiner dan dikte F en H-horizont
J
N
HYDROMODER
Hydromoder
"Oh" aanwezig ?
EERD-HYDROMODER
Histic Hydromoder*
overige Hydromoders
"OAh" aanwezig ?
MOER-HYDROMODER
VAAGHYDROMODER
Hydromoder
EERDMODER
Saprimoder
Oh dominant ? (meer dan 50 %van de O-horizont)
overige Eerdmoders
overige eerdmoders
Ah dikker dan Oh?
VAAG-EERDMODER
Mullic Saprimoder*
overige eerdmoders
Oh minder dan 20 cm dik ?
DUNNE EERDMODER
Tenuic Saprimoder
overige Eerdmoders
organisch stofgehalte tussen 30 en 70 %
BEEK-EERDMODER
Minerlo Saprimoder
VEEN-EERDMODER
Saprimoder
Og dominant?
MEER-EERDMODER
overige eerdmoders
Od dominant?
GLIEDE-EERDMODER*
MOERIGE EERDMODER*
OAh dominant!
semi-terrestrische MULLs
Humusvormen zonder O maar met L,F en H niet dikker dan 2 cm en een Ahg dikker dan 2 cm.
"F"-laag aanwezig ?
ECTO-HYDROMULL
Acidic Hydromull*
ENDO-HYDROMULL
Hydromull

BIJLAGE IV. Indeling en naamgeving van organische-stofklassen.

A. Zandgronden

organische stof (%)		samenvattende naam	
0-0.75	uiterst humusarm zand	humusarm	mineraal
0.75-1.5	zeer humusarm zand		
1.5-2.5	matig humusarm zand		
2.5-5	matig humeus zand	humeus	
5-8	zeer humeus zand		
8-15	humusrijk zand	humusrijk	
15-22.5	venig zand		moerig
22.5-35	zandig veen		
>35	veen		

B. Kleigronden

organische stof (%)		samenvattende naam	
0-2.5 à 5	humusarme klei	humusarm	mineraal
2.5 à 5-5 à 10	matig humeuze klei	humeus	
5 à 10-8 à 16	zeer humeuze klei		
8 à 16-15 à 30	humusrijke klei	humusrijk	
15 à 30 - 22.5 à 45	venige klei		moerig
22.5 à 45 - 35 à 70	kleiig veen		
35 à >70	veen		

Het bestellen van IBN-rapporten

IBN-rapporten kunnen besteld worden door overschrijving van het verschuldigde bedrag op gironummer 94 85 40 of banknummer 53.91.05.988 van het Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek (IBN-DLO) te Wageningen. Vermeld op de overschrijving het nummer van het gewenste IBN-rapport (en naam en afleveradres als die afwijken van de naam en adres op de overschrijving).

Gebruik geen verzamelgiro omdat het adres van de besteller niet op onze bijschrijving komt zodat het bestelde niet kan worden toegezonden.

001 M.S.S. Lavaleije & N. Dankers 1993. Voorstudie naar de effecten van de garnalenvisserij op de bodemfauna, met advies over te sluiten gebieden en uit te voeren onderzoek. 36 p. f 10,-

002 A.F.M. van Hees 1993. 'Tussen de Goren' bosreservaat Chaam; bossamenstelling en structuur in de steekproefcirkels. 93 p. f 25,-

003 G.J.D.M. Müskens & S. Broekhuizen 1993. Migratie bij Nederlandse dassen Meles meles (L., 1758). 33 p. f 10,-

004 P.F.M. Verdonschot, J.A. Schot & M.R. Scheffers 1993. Potentiële ecologische ontwikkelingen in het aquatisch deel van het Dinkelsysteem; onderdeel van het NBP-project Ecologisch onderzoek Dinkelsysteem. 128 p. f 35,-.

005 M.A. Elbers & P.E.T. Douben 1993. Effecten van stoffen op de Nederlandse natuur; een inventarisatie. 92 p. f 25,-

006 J.J.W.M. Brouns, C. van der Kraan, E. Schurink, K.W. Smilde & H.J.P.A. Verkaar 1993. Saneringstechnieken in het landelijke gebied. 76 p. f 20,-

007 W. Schuring, A. Boekestein, K. Hulsteijn & F. Thiel 1993. De verdamping van stadsbomen; huidmondjesfrequenties en -afmetingen van enige voor het stedelijk groen interessante boomsoorten. 39 p. f 10,-

008 A.L.J. Wijnhoven 1993. Biologisch-ecologische studie 'De Warande' Oosterhout; de effecten van de bouw van 14 grote woonhuizen op de actuele en potentiële natuurwaarden van het zuidelijk deel van het recreatieoord 'De Warande'. 23 p. f 10,-

009 P.J.W. Hinssen 1993. Planning, gebruik en beheer van de stedelijke groene ruimte; een verkenning van de ontwikkelingen in de openbare groene ruimte, kwalitatief en kwantitatief, en een aanzet tot een systematiek voor de planning en evaluatie. 65 p. f 20,-

010 C.D. Léon 1993. Kwaliteit van en herstelparameters voor chemisch belaste ecosystemen. 185 p. f 45,-

011 F.J.J. Niewold 1993. Raamplan voor behoud en herstel van de leefgebieden van korhoenders (Tetrao tetrix) in Midden-Brabant. 158 p. f 35,-

012 H. Siepel et al. 1993. De internationale betekenis van Nederland voor de fauna; 1. de terrestrische fauna. 234 p. f 60,-

013 H.C. Greven (red.) 1993. Bermbeheer Zuid-Holland; de ontwikkeling van een beslismodel voor ontwikkeling van natuurlijke vegetaties in wegbermen. 75 p. f 20,-

014 F.J.J. Niewold 1993. Effectiviteit bij de muskusrattenbestrijding; muskusrattenvangsten tijdens een onderzoek naar onbedoeld gevangen dieren. 46 p. f 15,-

015 H.N. Siebel 1993. Bosontwikkeling in de Lauwersmeer; de te verwachten gevolgen van de veranderingen in de waterhuishouding voor de bosontwikkeling in het Ballastplaatbos, het Diepsterbos en het Zomerhuisbos. 27 p. f 10,-

016 L.M.J. van den Bergh, A.L. Spaans & J.E. Winkelman 1993. De mogelijke hinder van een 25 MW windpark voor vogels op twee potentiële locaties in Noord-Groningen. 95 p. f 25,-

017 S.W.L. Stevens 1993. 'La carte s'il vous plaît?'; kaarten van de compartimenten van het Nationaal Bosbegrazingsonderzoek. 76 p. f 20,-

018 L. Jans 1993. Inventarisatie van de natuurlijke verjonging van de dominante boomsoorten in het bosgebied van het nationale park 'De Hoge Veluwe' 61 p. f 20,-

019 N.H. Edelenbosch & P.W. Goedhart 1993. Een methode voor het bepalen van het aanwezige volume per rondhoutsortiment in een partij hout die op stam verkocht wordt; een studie voor de grove den. 46 p. f 15,-

020 N.C.M. Maes 1993. Genetische kwaliteit inheemse bomen en struiken; deelproject: Randvoorwaarden en knelpunten bij behoud en toepassing van inheems genenmateriaal. 86 p. f 25,-

021 M.A.P. Horsthuis & J.H.J. Schaminée 1993. Verspreiding en ecologische spectra van 24 plantengemeenschappen in Nederland. 170 p. f 45,-

022 T.A. de Boer 1993. Het gebruik van binnen- en buitenstedelijk groen in Utrecht. 101 p. f 35,-

023 H. Siepel et al. 1993. De internationale betekenis van Nederland voor de fauna; 2. de aquatische fauna. 112 p. f 35,-

024 H.J. Hekhuis 1993. Het toezicht op de naleving van het natuur- en milieubeschermingsrecht in de knel? Knelpunten in een coördinatie van het toezicht op de Veluwe. 112 p. f 35,-

025 A. P. Oost & K.S. Dijkema 1993. Effecten van bodemdaling door gaswinning in de Waddenzee. 149 p. f 35,-

026 A.J. Beintema 1993. Broedprestaties van de zwarte stern in 1992; eerste resultaten van een onderzoek naar de factoren die het voorkomen van de zwarte stern in Nederland bepalen. 44 p. f 15,-

027 L.M.J. van den Bergh & A.L. Spaans 1993. De mogelijke hinder van een 10 MW windpark langs de Noordermeerdijk (NOP) voor vogels. 95 p. f 25,-

028 L.M.J. van den Bergh & A.L. Spaans 1993. De mogelijke hinder van een 8 MW windpark langs de Zuidermeerdijk (NOP) voor vogels. 82 p. f 25,-

029 J.L. Guldemond 1993. Adviesnota met aanvullende expertise inzake het integraal structuurplan buitenruimte Kralingse Bos in relatie tot de gewenste ruimtelijke uitbreiding van het C.H.I.O. 26 p. f 10,-

030 P.F.M. Verdonschot & B. van de Wetering 1993. Naar een ecologische indeling van sloten, weteringen en 'genormaliseerde' laaglandbeken in Gelderland. 119 p. f 35,-

031 A.L.J. Wijnhoven 1993. Biologisch-ecologische effectenstudie "Vrachelen" Oosterhout. 81 p. f 25,-

032 J.A. Schot & P.F.M. Verdonschot 1993. Steekmuggen (Culicidae) in de Engbertsdijksvenen 4; monitoring en signalering 1990-1992. 40 p. f 10,-

033 A.H.P. Stumpel & H. Siepel 1993. Naar meetnetten voor reptielen en amfibieën. 114 p. f 35,-

034 J.H. Spijker 1993. Evaluatie terreinbeheer Esso-Benelux. 35 p. f 10,-

035 G. van Wirdum 1993. Ecosysteemvisie Hoogvenen. 148 p. f 35,-

036 P.A.G. Schouwenberg 1993. Onderzoek naar de gevolgen van verplaatsing van het waterinlaatpunt voor de boezem van Noordwest-Overijssel naar het gemaal Stroink. 64 p. f 20,-

037 F.J.J. Niewold 1993. Inrichting en beheer van de Sallandse Heuvelrug en het Wierdense Veld ten behoeve van een duurzame korhoenpopulatie. 149 p. f 35,-

038 J.G. de Molenaar & D.A. Jonkers 1993. De invloed van stikstof in de ontlasting van honden op de vegetatie in voedselarme bos- en natuurterreinen. 30 p. f 10,-

039 J.B. den Ouden 1993. Het aangestroomde oppervlak van geïnundeerde ooibossen in diverse ontwikkelingsstadia; een bijdrage ter berekening van de stromingsweerstand van ooibossen. 72 p. f 12,50

040 A.P.P.M. Clerkx & A.F.M. van Hees 1993. Het vochtgehalte in de strooisellaag onder verschillende vegetaties in twee grove-dennenopstanden. 34 p. f 10,-

041 N.C.M. Maes 1993. Genetische kwaliteit inheemse bomen en struiken deelproject: Inventarisatie inheems genenmateriaal in Oost-Twente, Rivierengebied en Zuid-Limburg. 87 p. f 25,-

042 W.K.R.E. van Wingerden, A.H.P. Stumpel & J.W.G. van Osch 1993. Vegetatie en fauna van de Vallei van het Veen (Vlieland) voorafgaande aan begrazing. 82 p. f 25,-

043 M. Claringbould & S.P. Tjallingii 1993. Groene en blauwe structuren; een ecologische aanloop voor de 'Waalsprong'. 46 p. f 25,-

044 J.P. Peeters 1993. Beplantingsproef Broekpolder. 78 p. f 20,-

045 J. Kopinga & C. Das 1993. Onderzoek naar de oorzaken van de groeistagnatie van de essenbeplanting (Fraxinus excelsior) langs de 'Dorpenweg' (Lith-Ravenstein). 38 p. f 10,-

046 G.J. Maas, C.A. van den Berg & A. Oosterbaan 1993. Vervolgonderzoek naar oorzaken van de verminderde vitaliteit van zomereik in het duingebied van Nederland. 46 p. f 15,-

047 H.N. Siebel 1993. Indicatiegetallen van blad- en levermossen. 45 p. f 35,-

048 C.A. van den Berg & A. Oosterbaan 1993. Voorlopige resultaten van een onderzoek naar de invloed van insektenbestrijding en bemesting op de vitaliteit van verzwakte zomereiken. 37 p. f 10,-

049 J.H. Bossinade, J. van den Bergs & K.S. Dijkema 1993. De invloed van de wind op het jaargemiddelde hoogwater langs de Friese en Groninger waddenkust. 22 p. f 10,-

050 C.C. Vos 1993. Versnippering en landinrichting in Zeeuws-Vlaanderen. Deel 1. Boomkikkers. 80 p. f 25,-

051 B.A. Nolet 1993. Terugkeer van de bever: herintroductie van de bever in de Biesbos. 111 p. f 35,-

052 H. van Dam, A. Mertens & L.M. Janmaat 1993. De invloed van atmosferische depositie op diatomeeën en chemische samenstelling van het water in sprengen, beken en bronnen. 128 p. f 35,-

053 R.P.B. Foppen 1993. Versnippering en landinrichting in Zeeuws-Vlaanderen. Deel II. Moerasvogels. 65 p. f 20,-

054 R.H.M. Peltzer 1993. Het recreatief gebruik van het Stroomdallandschap Drentsche A. 157 p. f 35,-

055 S. Broekhuizen. G.J.D.M. Müskens & K. Sandifort 1994. Invloed van sterfte door verkeer op de voortplanting bij dassen. 39 p. f 15,-

056 H.J. Hekhuis & S.M.G. de Vries 1994. Duurzaam rijshout voor de kwelderwerken; onderzoek naar een goedkoper onderhoud van de rijshoutdammen in de Waddenzee. 49 p. f 15,-

057 H.J.J. Kroon 1994. Het recreatief gebruik van bossen en natuurgebieden in Brabant en Limburg; een regionale enquête in oostelijk Noord-Brabant en noordelijk Limburg. 56 p. f 15,-

058 J.J.L. Sluijsmans 1994. Planning, gebruik en beheer van de stedelijke groene ruimte; pilot-studie naar de kosten van de stedelijke groene ruimte. 41 p. f 15,-

059 L.G. Moraal 1994. Onderzoek naar de preventie van het wildafweermiddel Wöbra tegen de populiereglasvlinder, Paranthrene tabaniformis. 19 p. f 10,-

061 J.J.L. Sluijsmans, A. Koster, S.P. Tjallingii & W. Kerkhoven 1994. Eindevaluatie van het project De Grote Pimpernel. 35 p. f 10,-

062 M. Claringbould & J. van de Vlugt 1994. De kwaliteit van de ruimte in cijfers. Deel 2 Waardering van de kwaliteit van de openbare ruimte, met accent op de rol van het groen daarin, in negen Utrechtse wijken. 70 p. f 20,-

063 J.J.L. Sluijsmans 1994. Praktijkervaringen met het terugdringen van het gebruik van chemische middelen op verhardingen; een inventarisatie in zeven stadsdelen in de gemeente Amsterdam. 49 p. f 15,-

064 L.J. van Os 1994. Tussentijdse evaluatie van de opnamemethode van het SILVI-STAR monitoringsysteem. 13 p. f 10,-

065 M.E.A. Broekmeyer & G.J. Maas 1994. Vergrassing van opstanden van grove den op droge, arme zandgronden op de Veluwe; een studie naar de ontwikkeling van het humusprofiel. 61 p. f 20,-

066 T.A. de Boer 1994. Verkeerstellingen in 1988, 1989 en 1990/1991 in een aantal beheersgebieden van het Staatsbosbeheer. 125 p. f 35,-

067 G.J. Tol, P.H. Oldeman & A.J. Griffioen 1994. Toelichting bij de vegetatiekaart van 1992 van het Nationaal Park 'De Hoge Veluwe'. 42 p. f 20,-

068 P. Opdam (red.) 1994. Monitoring van biotische elementen na maatregelen in de landbouwenclave "De Driesprong", gemeente Ede. 38 p. f 10,-

069 M.J.G. Talsma & P.F.M. Verdonschot 1994. Steekmuggen (Culicidae) in de Engbertsdijksvenen 5. 73 p. f 20,-

070 P.F.M. Verdonschot, H.G. Mosterdijk, J.A. Schot & W. Cellarius 1994. Steekmuggen (Culicidae) in de Engbertsdijksvenen 6. 43 p. f 20,-

071 J.A. Schot & P.F.M. Verdonschot 1994. Steekmuggen (Culicidae) in de Engbertsdijksvenen 7; monitoring 1993. 36 p. f 10,-

072 W.F. van der Hoek & P.F.M. Verdonschot 1994. Functionele karakterisering van aquatische ecotooptypen. 136 p. f 35,-

073 H.M. Beije, P. Moen & A.L.J. Wijnhoven (red.) 1994. Een nieuwe kijk op hei; verslag van de heideworkshop gehouden op 25 mei 1993 te Wageningen. 64 p. f 20,-

074 A. Oosterbaan 1994. Wortelontwikkeling van plugplanten in vergelijking met traditioneel geteelde planten van grove den enkele jaren na de aanleg. 21 p. f 10,-

075 A.H. Prins, Th. van der Sluis, G. van Wirdum 1994. Mogelijkheden voor de brakwatervegetaties in Polder Westzaan. 96 p. f 25,-

076 N.C.M. Maes 1994. Genetische kwaliteit inheemse bomen en struiken; deelproject: Inheems genenmateriaal in de Achterhoek rond Winterswijk. 75 p. f 20,-

077 C.J. Smit 1994. Alternatieve voedselbronnen voor schelpdier-etende vogels in Nederlandse getijdewateren. 80 p. f 20,-

078 H.J. Hekhuis, J.G. de Molenaar & D.A. Jonkers 1994. Het sturen van natuurwaarden door bosbedrijven; een evaluatiemethode voor multifunctionele bossen. 146 p. f 35,-

079 J.L. Guldemond 1994. Is de iepeziekte in Nederland nog beheersbaar? 37 p. f 10,-

080 A.T. Kuiters, G.W.T.A. Groot Bruinderink & S.E. van Wieren 1994. Het Nationaal Park i.o. Zuid-Kennemerland: een ideaal biotoop voor het edelhert? 31p. f 10,-

081 J.J.L. Sluijsmans & J.H. Spijker 1994. Maatregelen om het gebruik van chemische middelen op verhardingen in de gemeente Utrecht uit te sluiten. 33 p. f 20,-

082 S. Roest (red.), B.C. van Dam, P.W. Evers, D.E.A. Florack & A.M.T. Snel 1994. Het inbrengen van genen coderend voor antibacteriële eiwitten bij wilg ter bescherming tegen de watermerkziekte. 60 p. f 50,-

083 E.P.A.G. Schouwenberg 1994. Basenverzadiging in trilvenen in De Weerribben. 48 p. f 20,-

084 E.P.A.G. Schouwenberg, T. Reijnders & G. van Wirdum 1994. Effectgerichte maatregelen tegen verzuring in De Weerribben. 76 p. f 30,-

085 H.F. van Dobben, M.J.M.R. Vocks, E. Jansen & G.M. Dirkse 1994. Veranderingen in de ondergroei van het Nederlandse dennenbos over de periode 1985-1993. 37 p. f 20,-

087 M. Claringbould 1994. Vlaardingens Broekpolder: de groene optie. 55 p. f 45,-

089 W. Schuring, A. Boekestein, K. Hulsteijn & J.G. Kornet 1994. De verdamping van stadsbomen: verdamping in relatie tot bladeigenschappen; aanbeveling voor de praktijk. 48 p. f 20,-

090 R. Ketelaar 1994. Mogelijkheden voor begrazing in het natuurgebied "De Douwelerkolk" bij Deventer. 63 p. f 30,-

092 A. Augustijn-van Buuren, E.W. de Jonge & A.M. Langezaal-van Swaay 1994. Een groenstructuurplan voor NS?; onderzoek naar de noodzaak van een groenstructuurplan voor de spoorwegterreinen. 27 p. f 30,-

093 H. Koop 1994. Beheervisie Amsterdamse Bos; deelrapport 1. 59 p. f. 40,-

094 N.H. Edelenbosch 1994. Economische evaluatie van mengteelt van bomen met landbouwgewassen; interimrapport over mengteelt van populieren met suikerbieten, snijmaïs en gras. 74 p. f 40,-

096 A.H.F. Stortelder, K.W. van Dort, P.W.F.M. Hommel, J.G. Vrielink, R.W. de Waal, R.J.A.M. Wolf & A.P.P.M. Clerkx 1994. Broekbossen van Nederland. 372 p. f 75,-

097 H. Koop 1994. Deelplan Natuurboszone Amsterdamse Bos; deelrapport 2. 42 p. f. 30,-

098 J.J.L. Sluijsmans 1994. Reductieprogramma chemische onkruidbestrijdingsmiddelen bij gemeenten; fase 1. Opzet van een reductieprogramma. 40 p. f 30,-