



Kolonisatie in jonge polderbossen

Wetenschappelijk
artikel

75 jaar onderzoek naar botanische ontwikkelingen in Flevolandse bossen

Het oudste bos in Flevoland is nu ruim 75 jaar oud. Driekwart eeuw onderzoek naar proces en patroon van kolonisatie in de bossen van de Flevoland toont verrassende ontwikkelingen. De snelheid van vestiging en ruimtelijke spreiding is niet voor alle plantensoorten gelijk. Sporenvormende windverspreiders vestigen zich snel, zaadplanten veel langzamer. De kennis kan nuttig zijn voor de ontwikkeling van nieuwe bossen in Flevoland of andere gebieden.

Kolonisatie is het zich vestigen van plant- of diersoorten in een nieuw, deels onbezet gebied. In het Nederlandse landschap is bijvoorbeeld sprake geweest van kolonisatie na de ontginning van hoogveen, na het inpolderen van buitendijks gebied met de daarna optredende verzoeting en, het meest recent, na het droogvallen van de polders binnen de voormalige Zuiderzee: de Noordoostpolder (1941-1942), Oostelijk Flevoland (1957) en Zuidelijk Flevoland (1968).

Er kan onderscheid worden gemaakt tussen primaire en secundaire kolonisatie van flora. We spreken van primaire kolonisatie bij vestiging in gebieden zonder aanwezigheid van een zaad- of sporenbank. Bij secundaire kolonisatie speelt een bestaande zaad- en sporenbank wel een rol. Bij een primaire kolonisatie zijn de ontwikkelingen veel minder voorspelbaar dan bij een secundaire kolonisatie en worden sterker bepaald door toevalsfactoren (Miles & Walton, 1993).

De kolonisatie van bosflora in Flevoland verliep in twee fasen. In eerste instantie was sprake van een gedeeltelijke secundaire kolonisatie: veel pionier- en moerassoorten ontkiemden uit de zaadbank die in de drooggevallen zeebodem aanwezig was (Feekes & Bakker, 1954; Mook *et al.*, 1995). In deze fase ontstonden uitgestrekte rietlanden en in Zuid-Flevoland ook uitgebreide bossen (Arnoldussen, 1982; Hoogesteeper, 1983). Deze natuurlijke fase is bewaard gebleven

in de Oostvaarders- en Lepelaarsplassen. Tijdens de ontginning werd de bodem geploegd, begreppeld en voorzien van een buisdrainering. Daarbij werd deze spontane vegetatie vernield, met uitzondering van de bossen. Na de ontginning werden de percelen uitgegeven aan landbouwbedrijven, op de ontgonnen gronden werden gewassen geteeld, graslanden ingezaaid en bossen geplant (Bakker, 1986).

In de Noordoostpolder werd bos vooral aangeplant op gronden die ongeschikt waren voor landbouw: keileem, veen en dikke zandafzettingen (Overdijkink & Wilmes, 1953). Deze bodems zijn bijna altijd kalkrijk vanwege de achtergebleven schelpen. In Oostelijk Flevoland werden grote bossen op zavel en klei geplant voor houtproductie en recreatie (zoals het Harderbos en Hollandse Hout, zie figuur 1). Het grootste Nederlandse kleibos, het Horsterwold, kreeg deels een natuurfunctie (Posthoorn, 1994).

In de Noordoostpolder werd aanvankelijk handmatig gemengd geplant, maar vond ook de eerste mechanische aanplant plaats (Wildschut, 1992). Begin jaren 1960 ging men over tot het vaksgewijs aanplanten van één soort binnen percelen (Van Acht & Arnoldussen, 1987). Aanplant van schietwilg (*Salix alba*) lijkt het meest op het bostype dat spontaan zou verschijnen, maar beslaat nog geen 5% van de totale bosoppervlakte (Groenhuis, 1983). In Zuidelijk Flevoland is circa

kolonisatie
polderbossen
Flevoland
dispersielimitatie
sporenplanten

P. (Piet) Bremer
Bremer Natuuradvies,
Roelingsbeek 1,
8033 BM Zwolle;
pietbremer@planet.nl

Foto Peter van Haastrecht.
Polderbos bij Almere.

320 ha spontaan wilgenbos behouden.

In Flevoland komt nu ruim 17.000 ha bos voor, waarvan 75% op kleiige gronden. Het oudste daarvan, het Voorsterbos, is nu 80 jaar oud. In de jonge polderbossen komen veel soorten bomen en struiken voor die onder natuurlijke omstandigheden veel later zouden verschijnen of er niet thuis horen.

Na de ontginning en de aanplant van bos ontstond een nieuw leefgebied voor bosflora. Direct na de aanplant van bos was bosflora afwezig en begon hier een primaire kolonisatie. Deze situatie bood een unieke kans voor onderzoek naar het kolonisatieproces.

Dit artikel geeft een overzicht van de resultaten van verschillende studies naar de kolonisatie in de Flevolandse polderbossen. Hoe snel verliep de kolonisatie, welke landschapsecologische factoren waren van belang en welke verschillen deden zich voor tussen verschillende soortgroepen? En wat kunnen we hier-

van leren voor nieuwe bosaanplant in het kader van de bossenstrategie, in de provincie Flevoland maar ook in de rest van Nederland? (Provincie Flevoland, 2021; Strootman *et al.*, 2020). Data zonder referenties in dit artikel komen voort uit niet eerder gepubliceerde langdurige jaarlijkse monitoring en vlakdekkende karteringen van een aantal bospercelen (o.a. Bremer, 2015).

Ruimtelijke factoren

In de nieuw aangeplante bossen begon een primaire kolonisatie van alle vaatplanten, maar ook van vrijwel alle bosbewonende paddenstoelen en mossen. Van een sporenbank van deze soorten, ontstaan voor het droogvallen, lijkt amper sprake (De Groot & During, 2013). Voor een deel van de moerasflora was wel een zaadbank aanwezig, bij deze soorten was dus sprake van een gedeeltelijk secundaire kolonisatie.

De rol van ruimtelijke factoren bij kolonisatie is in de Flevolandse kleibossen voor het eerst uitgebreid onderzocht. De Flevolandse kleibossen liggen als 'boseilanden' min of meer geïsoleerd van elkaar en verschillen onderling sterk in oppervlakte, leeftijd, afstand tot het oude land en afstand tot de dorpen. Oppervlakte en isolatie, leeftijd en afstand tot de dorpen bleken van invloed op het aantal kenmerkende bosplanten (Bremer, 2007, Pierik *et al.*, 2010).

Bij een aantal bossoorten was het effect te zien van voetpaden en boswegen, waarlangs zaden of diasporen worden verspreid door mens en (huis)dier. Soorten die door dieren via de huid of vacht worden verspreid bleken algemener in bossen met een hogere dichtheid aan bospaden (Pierik *et al.*, 2010).

Soorten die zich moeilijk verspreiden zijn gevoelig voor isolatie. Deze komen minder voor in verder van

het oude land gelegen bossen, die als brongebied kunnen fungeren.

Hoewel binnen de groep van vaatplanten de varens het grootste dispersievermogen hebben bleken deze niet altijd als eerste aanwezig. De aanwezigheid van bosgreppels bleek gunstig voor een aantal zeldzame varensoorten (Bremer, 2007).

Bij de keileembossen speelt de oppervlakte van het bos eveneens een rol. In het grootste keileembos, het Voorsterbos, hebben zich meer soorten gevestigd dan in de kleinere bossen. Ook de kleinere afstand tot het oude land als brongebied was hier zichtbaar in het patroon van vestiging (Bremer, 2015).

Bij de kalkrijke zandbossen bleek bij dennenbossen een duidelijk leeftijdseffect voor zowel vaatplanten, varens als mossen. Dit effect heeft te maken met het beschikbaar komen van dood hout na de eerste dunningen.

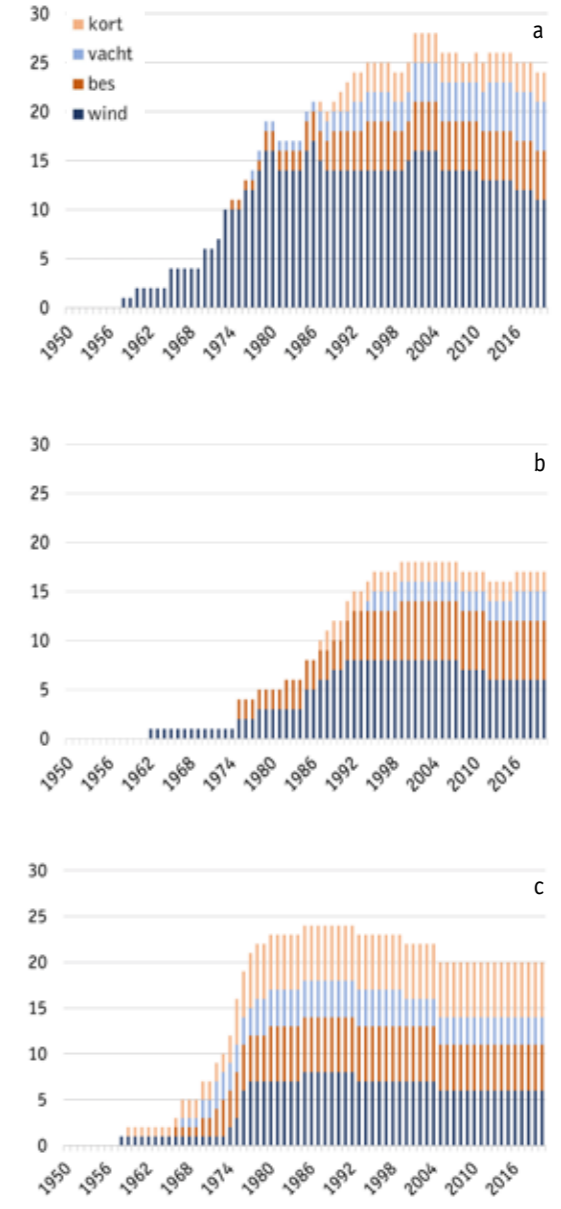
Een heel eigen ontwikkeling geldt voor het Kuinderbos, met afzettingen van kalkrijk fijn zand op veen. Dit betreft een groot, geïsoleerd gebied met om het bos heen een bosvrije zone van 10 km breed. Windverspreiders waren hier vanaf het begin in het voordeel, met een sterke vertegenwoordiging van varensoorten: 32 soorten en hybriden vestigden hier zich sinds de jaren 1960, terwijl een beperkt aantal soorten was verwacht. Het is overigens ook zeer waarschijnlijk dat de machines van houtkapbedrijven - die van bos naar bos worden verslept - een dispersiefactor vormen (Bremer, 2007).

Voor alle bossen direct naast dorpen en steden is te zien dat bebouwd gebied een stapsteen is voor een aantal soorten. Hier speelt de mens een rol, door soorten uit te planten of tuinafval te dumpen. Daarbij gaat het vaak om gebiedsvreemde soorten, zoals hangende

Figuur 1 Flevoland met de bossen en het open water. De in de tekst genoemde bossen en natuurgebieden zijn aangegeven:

Figure 1 Woodlands and open water in the province of Flevoland and areas listed in the text:

Kuinderbos (KB), Voorsterbos (VB), Emmelerbos (EB), Harderbos (HB), Hollandse Hout (HH), Horsterwold (HW), Lepelaarsplassen (LP) en Oostvaardersplassen (OVP).



Figuur 2 Het aantal kenmerkende bossoorten per jaar verdeeld over 4 dispersie-categorieën in 3 intensief onderzochte bospercelen: a. fijn zand-op-veen (Kuinderbos), b. keileem (Voorsterbos) en c. klei-zavel (Emmelerbos) gedurende 75 jaar (niet eerder gepubliceerde data).

wind = windverspreider, bes = verspreiding van bessen door vogels, vacht = verspreiding via vacht van dieren en kleding/huid van mensen, kort = zaden vallen onder de planten of worden over korte afstand verspreid.

Figure 2 The number of characteristic woodland inhabiting species per year within 4 categories of dispersal (by wind, by birds with berries, by animals/humans by skin or fur and at short distance) in 3 intensively researched forest plots: a. fine sand-on-peat (Kuinderbos), b. boulder clay (Voorsterbos), c. clay-sand (Emmelerbos), during 75 years (previously unpublished data).

Figuur 3 Patronen van kolonisatie op een bosperceel (standaard 300 m breed) in een polderbos voor: a. vaatplanten met dispersie langs paden en wegen (bruin), b. vaatplanten met vestiging niet gekoppeld aan infrastructuur, met sterk klonale dan wel patch vormige uitbreiding, c. polynucleaire kolonisatie met clustering rondom moederplanten, vooral gekoppeld aan greppelinfrastructuur (blauw), d. meervoudige onafhankelijke stagnerende kolonisatie, e. kolonisatie door paddenstoelen (plaatjeszwammen, *Agaricales*). t = jaren na vestiging; verzadiging is gearceerd weergegeven. Compilatie van langjarige karteringen door de auteur en deels gebaseerd op Bremer (2007).

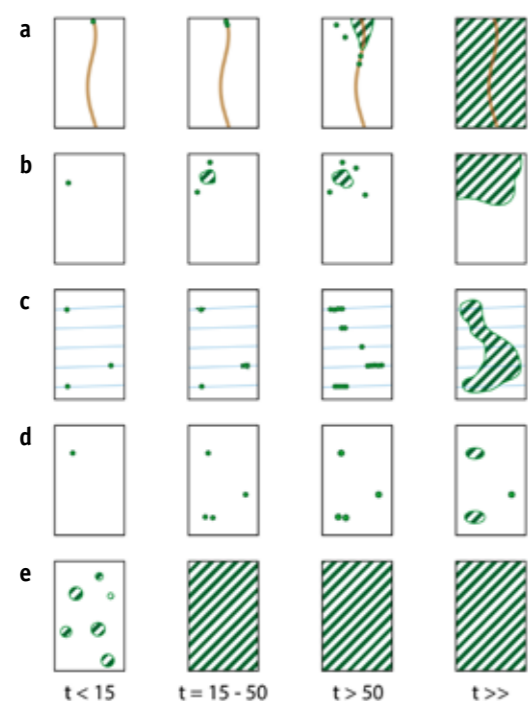


Figure 3 Patterns of dispersal at a woodland parcel (standard width of 300 m) in a polder woodland for: a. vascular plant species with dispersal along roads and paths, b. dispersal of vascular plant species not linked with infrastructure, c. poly nuclear colonization with clustering around founding plants and related to dry ditches, d. poly nucleair colonization with stagnation, e. colonization by mushrooms (*Agaricales*). Compilation of long-term mapping by the author and partly based on Bremer (2007).

zegge (*Carex pendula*) of gevlekte aronskelk (*Arum maculatum*). Gerichte uitzaai van bossoorten, zoals geel nagelkruid (*Geum urbanum*) en robertskruid (*Geranium robertianum*), vond voor het eerst plaats in de Noord-oostpolder, en later in beperkte mate ook in de jongere polders. Voor een aantal soorten lijkt de kolonisatie hierdoor te zijn versneld, al was het deze soorten ook zonder uitzaai uiteindelijk wel gelukt om de bossen te bereiken (Koridon & Smit, 1972; Bremer, 2007)

Windverspreiders

Voor windverspreiders kan het brongebied ook buiten Nederland liggen. Zo was 20% van de varensoorten die zich in de Flevolandse polderbossen vestigden in ons

land niet bekend, waaronder lansvaren (*Polystichum lonchitis*) (Bremer, 2007). Met genetisch onderzoek maakte De Groot (2012) aannemelijk dat de tongvaren (*Asplenium scolopendrium*) in het Kuinderbos verwant is aan populaties uit verschillende delen van Europa. Voor de blad- en levermossen geldt dat 40% van de soorten niet of heel zelden in ons land sporuleert. Vestiging moet dus uit het buitenland zijn opgetreden (Bremer & Ott, 1990). In berggebieden in de ons omringende landen vindt vruchtzetting algemeen plaats, herkomst uit deze gebieden ligt daarom voor de hand. Met wind en regen is er een voortdurende aanvoer van hoogdispersieve soorten. Dit geldt ook voor paddenstoelensoorten, al ligt hier aanvoer vanuit het buitenland wat minder voor de hand (Bremer *et al.*, 2007). Er zijn meer dan 1.600 soorten paddenstoelen in de Flevolandse bossen kenmerkende soorten waren ten tijde van de eerste vondst al in ons land bekend of bleken nadien buiten de polders voor te komen. Verzadiging van het aantal soorten treedt het eerst op bij windverspreiders, waarna ook soorten weer kunnen verdwijnen (figuur 2). Sommige soorten zijn niet in staat gebleken een startpopulatie op te bouwen, wat bij sommige varens samenhangt met het onvermogen tot zelfbestuiving (De Groot, 2012).

Patronen van kolonisatie

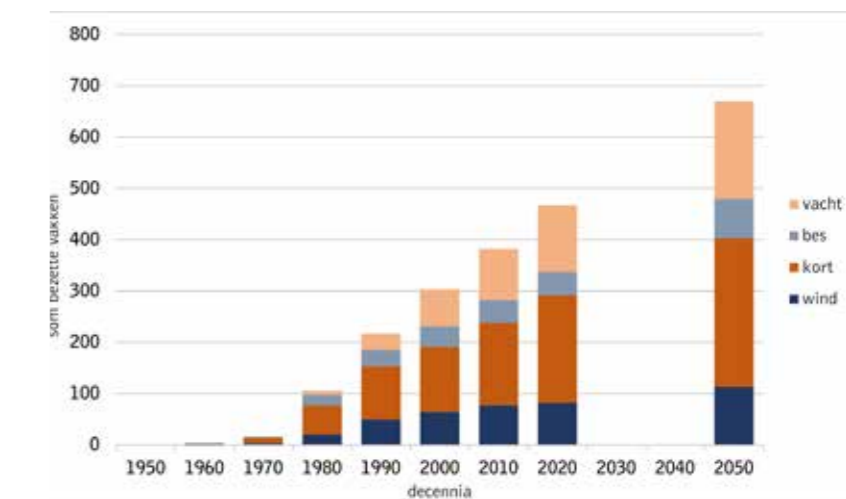
Van een aantal bosgedeelten op zavel, keileem en kalkhoudend zand zijn lange tijdreeksen van vestiging van soorten opgebouwd, die zowel zicht geven op de eerste vestiging (figuur 2) als op het vervolg van kolonisatie in het bos (figuur 3). Bij zaadplanten zijn patronen van kolonisatie herkenbaar langs bospaden of boswegen (figuur 3a). Ook

patronen met concentrische uitbreiding zijn zichtbaar, op micro- en mesoschaal en van zowel klonale als niet-klonale soorten, waarbij één vestiging binnen 30 jaar kan leiden tot een open cluster met een doorsnede van circa 0,5 km (figuur 3b). Bij varens is sprake van vrijwel gelijktijdige, onafhankelijke vestigingen van individuen met een hoge mate van zelfbestuiving, wat leidt tot een sterke verjonging rondom deze eerste vestigingen (De Groot, 2012; figuur 3c), maar dit geldt niet voor alle soorten. Bij pleurocarpe bladmossen is ook sprake van een meervoudige, onafhankelijk kolonisatie zonder fertiele regeneratie, hoewel ook in geringe mate een vegetatieve uitbreiding plaatsvindt rondom de eerste vestigingen (figuur 3d). Bij beide genoemde groepen zijn greppelkanten belangrijk als plaats van vestiging. Bij paddenstoelen lijkt sprake van een snelle kolonisatie en verzadiging (figuur 3e). In deze groep is ook een successie herkenbaar, waarbij pioniersoorten verdwijnen en soorten van ouder bos verschijnen. Extrapolatie van data van een goed onderzocht kleibos laat zien dat het voor de zaadplanten meer dan een eeuw duurt voor het punt van verzadiging wordt bereikt (figuur 4). In keileembos zal dit nog veel langer duren (Bremer, 2015).

Onverwachte soorten

In de Flevolandse bossen zijn soorten aangetroffen die niet direct werden verwacht. Het meest verrassend was de oververtegenwoordiging binnen de groep van varens (Bremer, 2007). Dit laat het grote dispersievermogen van deze soortgroep zien, in combinatie met de grote oppervlakte aan geschikt habitat: een verdrinken veengrond met afzettingen van kalkrijke fijn zand. Opmerkelijk is dat soorten verschenen die gevoelig zijn voor vorstschade. Deze soorten nemen sinds 2000

in de jonge kleibossen in West-Nederland duidelijk toe, als gevolg van de klimaatverandering (Gonggrijp, 2017). In Flevoland viel in de jaren 1980 de relatieve rijkdom aan epifytische mossen op. Hierbij speelde de grote oppervlakte beplant met canadapopulieren (*Populus x canadensis*) op vochtige bodems een rol. De daling van de SO₂-vervuiling eind vorige eeuw heeft na 2000 tot een indrukwekkend herstel geleid van de epifyten in heel Nederland, inclusief Flevoland (Van Dort *et al.*, 2017). In het Horsterwold werden vier voor ons land nieuwe soorten haarmutsmos (*Orthotrichum spp.*) ontdekt (Van der Pluijm, 2004). Voor terrestrische bladmossen geldt dat er vondsten zijn gedaan van zeldzame pleurocarpe soorten. Bij de paddenstoelen trok het massaal optreden van op het oude land zeldzame soorten de aandacht (Tjallingii & Tjallingii-Beukers, 1983; Van Zanen *et al.*, 2000). In de groep van zaadplanten zijn weinig onverwachte soorten gevonden.



Figuur 4 De mate van ruimtelijke bezetting van een kleibos (Emmelerbos), gebaseerd op de bezetting van kenmerkende soorten in 50 x 50 m vakken en de verwachte bezetting uitgedrukt als percentage (bezette vakken x soorten). Na 70 jaar is 67% bezet. Een 100% bezetting kan na ruim een eeuw na bosaanplant worden gehaald (niet eerder gepubliceerde data).

Figure 4 The degree of spatial occupation of a clay forest (Emmelerbos) based on the occupancy of characteristic species in 50 x 50 m sections and the expected occupancy expressed as a percentage (occupied boxes x species). After 70 years, 67% is occupied. A 100% occupancy can be achieved after more than a century after forest planting (previously unpublished data).

Tabel 1 Terrestrische 'on-verwachte' soorten (situatie 2020, voor paddenstoelen 2000 als referentie). Weergegeven zijn soorten die zich in minimaal 2 bossen vestigden (maximum 73 bossen). Deze soorten verschenen in de Flevolandse bossen in een niet bekend habitat (afwijkende groeiplaatsen) of ontbraken in de directe omgeving (ca. 100 km) geheel of vrijwel geheel.

soorten: * met onderzoekerseffect (De Vries, 2000); *n bos:* in aantal bossen gevonden (1990 – 2020); *uniciteit:* * in niet verwacht boshabitat, ** gedurende > 20 jaar grootste populatie in Nederland, *** in polderbos nieuw of herontdekt voor Nederland, u = om andere reden uniek.

Table 1 Not expected species listed in the groups of ferns, bryophytes, mushrooms, horsetails and seedplant. These species established at least at 2 woodlands. They colonized in Flevoland new habitats or were absent in the Netherlands.

n bos: number of woodlands; *uniciteit:* at not expected woodland habitat, ** over more than 20 years the largest population in the Netherlands, *** species for first time recorded in the Netherlands in the woodlands of Flevoland, u = unique for other reason.

Soortgroep	Soorten	n bos	uniciteit
Varens	geschubde mannetjesvaren (<i>Dryopteris affinis</i>)	16	***
	tongvaren (<i>Asplenium scolopendrium</i>)	15	**
	gebogen driehoeksvaren (<i>Gymnocarpium dryopteris</i>)	14	**
	stijve naaldvaren (<i>Polystichum aculeatum</i>)	14	**
	zachte naaldvaren (<i>Polystichum setiferum</i>)	10	***
	kamvaren (<i>Dryopteris cristata</i>)	6	*
	moerasvaren (<i>Thelypteris palustris</i>)	5	*
Blad- en levermossen	pluimstaartmos (<i>Rhythidiadelphus triquetrus</i>)	8	u
	grof etagemos (<i>Hylocomium brevirostere</i>)	7	**
	glansmos (<i>Hookeria lucens</i>)	4	**
	grof snavelmos (<i>Eurhynchium angustirete</i>)	4	**
	vierkantsmos (<i>Preissia quadrata</i>)	4	u
	kammos (<i>Ctenidium moluscum</i>)	4	u
	Paddenstoelen	donkere pronkridderzwam (<i>Calocybe obscurissima</i>)	24
lentefranjehoed (<i>Psathyrella fatua</i>)		12	**
populier zijdetruffel (<i>Hymenogaster populetorum</i>)*		10	***
voorjaarsgordijnzwam (<i>Cortinarius romagnesii</i>)		10	**
bultige kogelzwam (<i>Entoleuca mammatum</i>)		9	**
eenkleurige vaalhoed (<i>Hebeloma bruchetii</i>)		9	**
grijze zijdetruffel (<i>Hymenogaster arenarius</i>)*		9	***
olijfbruine zijdetruffel (<i>Hymenogaster olivaceus</i>)*		8	***
rode vloksteelsatijnzwam (<i>Entoloma strigossimum</i>)		8	**
bleke zandpadvezelkop (<i>Inocybe pruinosa</i>)		8	**
sparreveertjes (<i>Pterula multifida</i>)		8	**
gewone zijdetruffel (<i>Hymenogaster vulgaris</i>)*		6	***
aangebrande kluijeszwam (<i>Helvella confusa</i>)		4	***
knolmijtertje (<i>Heyderia sclerotipes</i>)		4	**
bergvaalhoed (<i>Hebeloma marginatum</i>)		4	***
zijdesteelgrauwkop (<i>Lyophyllum ozes</i>)	3	**	
Paardenstaarten	reuzenpaardenstaart (<i>Equisetum telmateia</i>)	3	**
	schaafstro (<i>Equisetum hyemale</i>)	2	*
Zaadplanten	boskortsteel (<i>Brachypodium sylvaticum</i>)	3	u
	donderkruid (<i>Inula conyza</i>)	3	u
	stofzaad (<i>Monotropa hypotitys</i>)	2	u

Richtlijnen voor nieuw bos in de polders

Uit de onderzoeken naar de kolonisatie van bosflora in de Flevolandse bossen kunnen we een aantal richtlijnen formuleren voor de ruimtelijke ligging en inrichting van nieuwe bossen, zowel in Flevolandse polders als daarbuiten. Belangrijk voor het ontstaan van een goede bosvegetatie lijken de nabijheid van een dorp of stad, openstelling met bospaden en de aanwezigheid van reliëf (Bremer, 2007). Dorpen functioneren als extra *stepping stone* voor een aantal wilde soorten en functioneren dan als brongebied. Langs bospaden en boswegen worden door dier en mens verplaatste soorten sneller verspreid. Reliëf met greppels of stormval is gunstig voor mossen en varens, onder meer omdat zich hier geen strooisel ophoopt.

Discussie

De langjarige verzameling van data in Flevolandse bossen heeft veel kennis en inzichten opgeleverd. Het heeft laten zien hoe snel de kolonisatie verloopt voor sporenplanten en juist langzaam voor zaadplanten.



Dit hangt vooral samen met de wijze van dispersie: soorten die hun zaden vooral op korte afstand verspreiden zijn sterk in het nadeel. Verspreiding door de mens speelt een grote rol, waarbij bewoond gebied een *stepping stone* kan zijn voor een aantal soorten.

Het onderzoek heeft ook het inzicht opgeleverd dat we bij sporenplanten meer op Europees niveau moeten denken dan vanuit Nederland. In Flevoland bleken zich op onverwachte plekken onverwachte soorten sporenplanten te vestigen. Vooral in de groep van paddenstoelen worden jaarlijks nog veel voor Nederland nieuwe soorten gevonden. Wat in Flevoland overtuigend is aangetoond, kan ook elders in ons land gelden (Gonggrijp, 2017).

Ook is gebleken dat na een eerste vestiging nog een lange tijd nodig is om de rest van het gebied te koloniseren en het punt van verzadiging te bereiken, vooral voor zaadplanten. Voor sporenplanten lijkt de snelheid toe te nemen in de volgorde van varens – mossen – paddenstoelen, samenhangend met afnemende sporengrootte.



Figuur 5 (links) Een kloon van groot heksenkruid (*Circaea lutetiana*) in het Voorsterbos. Deze soort behoort tot de laat verschijnende soorten.

Figuur 5 (left) A clone of broad-leaved enchanter's nightshade (*Circaea lutetiana*), a late-appearing species, in Voorsterbos.

Figuur 6 (rechts) In Flevoland komt al meer dan een halve eeuw de grootste Nederlandse populatie voor van gebogen driehoeksvaren (*Gymnocarpium dryopteris*).

Figuur 6 (right) Flevoland has had the largest population of bent oak fern (*Gymnocarpium dryopteris*) in the Netherlands for more than half a century.

In kleibossen zal verzaaiing het eerst worden bereikt, wat samenhangt met de wijze van dispersie van soorten van deze bodems. Op kalkrijke zandbodems gaat dit langzamer, omdat de hier verwachte bolgewassen slechte verspreiders zijn. Op keileem kan dit nog langer duren - juist in leembossen komen veel aan oude bossen gebonden soorten voor, wat in belangrijke mate samenhangt met hun beperkte dispersievermogen (Rackham, 2006). De rol van de bodem, waaronder de mate van rijping, profiel en opbouw, is niet onderzocht. Dit verdient meer aandacht.

Summary

Colonization in young polder woodlands. 75 years of research into botanical developments in Flevoland woodlands.

Piet Bremer

Colonization, polder woodlands, Flevoland, dispersion limitation, spore plants

In Flevoland (three reclaimed polders from the former Zuiderzee, IJsselmeer) 17.000 ha of woodlands have been planted since 1941, most of them on clayish soils. For over 75 years the colonization by plant species in various taxonomic groups has been monitored at different scale levels. Spore producing groups as ferns, bryophytes and mushrooms are the first to colonise the herb layer within 25 years and a significant group (especially in ferns and bryophytes) depended on populations elsewhere in Europe.

Ook het uitplanten en uitzaaien van gewenste soorten blijft een punt van aandacht (Koridon & Smit, 1972). De situatie van de jonge polderbossen in Flevoland blijft anders dan die van de bossen op het oude land en dit zal ook nog lang zo blijven. Bij verstoring kunnen makkelijk weer pioniersoorten kiemen die horen bij de fase van voor de bosaanplant (Bremer, 2010). Het valt dan ook te verwachten dat de Flevolandse bossen er wat betreft hun bosflora anders zullen blijven uitzien dan de bossen elders in ons land.

Seed producing species have a much lower rate of colonization, due to isolation, size of source populations and time. In the woodlands a large group of not expected species appeared, with the ferns as most successful group. After a first colonization species can also disappear for various reasons, not being able to build up an extending founder population. It is expected that the woodland vascular plant layer will remain undersaturated over a long period, on boulder clay even centuries, while the point of saturation for spore producing plants was within decades after planting.

Literatuur

Acht, W.N.M. van & A.H. Arnoldussen, 1987. Bosontwikkeling in Zuidelijk Flevoland. *Cultuurtechnisch Tijdschrift* 27(1): 45–62.

Arnoldussen, A., 1982. Bossen en beplantingen. In: Oostelijk van de knardijk. De ontwikkeling en inrichting van Oostelijk Flevoland in de jaren 1957 - 1980. Lelystad. Rijksdienst voor de IJsselmeerpolders.

Bakker, D., 1986. De ontwikkeling der flora van de Noordoostpolder. In: *Wording en opbouw van de Noordoostpolder. Deel 1. Het landbouwkundig onderzoek.* Flevovericht 269: 95–107.

Bremer, P., 2007. The colonisation of a former sea-floor by ferns. Wageningen. PhD-thesis, Wageningen Universiteit.

Bremer, P., 2010. The colonisation of woodland gaps by ferns and horsetails. *Fern Gazette* 18(7): 308–317.

Bremer, P., 2015. De flora van het Voorsterbos en Waterloopbos. Zwolle. Rapport Bremer Natuuradvies.

Bremer, P. & E.C.J. Ott, 1990. The establishment and distribution of bryophytes in the woods of the IJsselmeerpolders, The Netherlands. *Lindbergia* 16: 3-18.

Bremer, P., C.G.N van Zanen & M.T. Veerkamp, 2007. The macrofungi on a former sea floor. *Field Mycology* 8(2): 45–58.

Dort, K. van, B. van Gennip & M. Schrijvers-Gonlag, 2017. De vegetatie van Nederland – 6. Mossen- en korstmossen gemeenschappen. Utrecht. KNNV uitgeverij.

Feekes, W. & D. Bakker, 1954. De ontwikkeling van de natuurlijke vegetatie in de Noordoostpolder. Van Zee tot Land nr. 6. Zwolle. Tjeenk Willink.

Gonggrijp, S., 2017. Een nieuw varenlandschap in Nederland. *Planten* 6: 4–5.

Groenhuys, B., 1983. Ontwikkelingen van de bosbouwkundige visie en de modellen bij de aanleg en het beheer van beplantingen in de Flevopolders. *Flevovericht* 216: 17–44.

Groot, G.A., de., 2012. The fate of a colonizer: successful but lonely. The establishment of inter- and intraspecific diversity in ferns by means of long-distance dispersal. Utrecht. PhD thesis, Universiteit Utrecht.

Groot, G.A. de & H. During, 2013. Fern spore longevity in saline water: can sea bottom sediments maintain a viable spore bank? *PLoS ONE* 8(11):e79470. doi:10.1371/journal.pone.0079470

Hoogsteeger, J., 1983. De natuurlijke wilgenbossen in Zuidelijk Flevoland. *Flevovericht* 216: 191–197.

Koridon, A.H. & A. Smit, 1972. Vestigingsmogelijkheden van bosplanten na uitzaai in bossen van de IJsselmeerpolders. IJelystad. Rijksdienst voor de IJsselmeerpolders. Intern Rapport 305.

Miles, J. & D.W.H. Walton (red.), 1993. Primary succession on land. Oxford. Blackwell Scientific Publications.

Mook, J., J. Haeck & J. van der Toorn, 1995. Kolonisatie door planten en dieren. Zuidelijk Flevoland als voorbeeld. *Landschap* 95(4): 7–22.

Overdijkink, G.A. & L.W. Wilmes, 1953. Beplantingsplan en uitvoering van de beplanting in de Noordoostpolder. Van Zee tot Land nr. 9. Zwolle. Tjeenk Willink.

Pierik, M., J. van Ruijven, T.M. Bezemer & F. Berendse, 2010. Travelling to a former sea floor: colonization of forests by understory plant species on land recently reclaimed from the sea. *Journal of Vegetation Science* 21: 167–176.

Pluijm, A. van der, 2004. Species of *Orthotrichum* new to the Netherlands. *Lindbergia* 29: 17–32.

Posthoorn, R., 1994. Bosontwikkeling stille kern. Inrichtingsvoorstel. Rijkswaterstaat Directie Flevoland.

Provincie Flevoland, 2021. Bossenstrategie provincie Flevoland. Lelystad.

Rackham, O., 2006. Woodlands. HarperCollins UK.

Strootman, B., R. Groot & N. van Dooren, 2020. Landschap versterken met bomen en bos. Advies voor het ontwikkelen van een Bossenstrategie. Den Haag. College van Rijksadviseurs.

Tjallingii F. & D. Tjallingii-Beukers, 1983. De IJsselmeerpolders, een paddestoelenparadijs. *Coolia* 26(4): 121–130.

Wildschut, J.H., 1992. De geschiedenis van het Staatsbosbeheer in de Noordoostpolder. Historisch onderzoek naar het beheer van bossen en natuurterreinen. Driebergen. Staatsbosbeheer. Rapport 1992–3.

Zanen, G.C.N. van, P. Bremer, H. van der Aa et al., 2000. Paddestoelen in Flevoland. Utrecht. KNNV uitgeverij.