

Eén van de interessante aspecten van de ontwikkeling van flora en vegetatie in Flevoland is het optreden van een primaire kolonisatie met soorten afkomstig van elders. Deze kolonisatie laat zich goed illustreren aan de ontwikkeling van de bosflora. In een eerder artikel is ingegaan op de ontwikkelingen in de kleibossen, die als min of meer geïsoleerde boscilanden zijn gesitueerd in een open akkerbouwgebied (Bremer, 1998). In dit artikel wordt ingegaan op de ontwikkeling binnen het Voorsterbos; een bebossing op keileem en kalkarm zand, dat direct gelegen is naast een belangrijk brongebied voor bosplanten, nl. het Hoge land van Vollenhove.

Piet Bremer



Een halve eeuw bosontwikkeling in het

In de Noordoostpolder vond bosaanplant vooral plaats op landbouwkundig slechte gronden. De eerste percelen werden beplant in 1944 (drie jaar na het droogvallen) op het keileem bij het kamp de Voorst. Uit het bosplan ontstond het Voorsterbos, dat het oudste bos is binnen de IJsselmeerpolders (kader 1). De bosbodem bestaat voor ca 45 % uit keileem, 45 % uit matig fijn, kalkarm zand (het zogenaamde Urkzand, ontstaan uit verweerd keileem) en voor de rest uit zavel en veen. In de periode vóór aanplant is het gebied eerst handmatig begreppeld (meer dan 300 km, tot een maximale dichtheid van 1 km/ha) en vervolgens geploegd, hoewel de natte keileem zich amper liet roeren. De aanplant vond op het keileem uitsluitend plaats met loofhout met een groot aandeel van Zomereik (*Quercus robur*), maar ook van Canadapopulier (*Populus x canadensis*). Op het zand werd zowel loofhout (ook relatief veel Zomereik) als naaldhout met Den (*Pinus spp.*) en Fijnspar (*Picea abies*) geplant. De bosontwikkeling op het zand gaat sterk in de richting van het Winter-eiken-Beukenbos, de ontwikkeling op het keileem deels ook naar het Eiken-Haagbeukenbos.

Het Voorsterbos is na de inrichting door de Dienst Noordoostpolderwerken in beheer geweest bij Staatsbosbeheer, waarbij houtoogst een belangrijk doel is geweest. Sinds 1997 vindt het beheer plaats door Vereniging Natuurmonumenten en is houtoogst geen doel meer.

Vraagstelling verspreidingsonderzoek

De afgelopen 25 jaar is onderzoek uitgevoerd aan de kolonisatie door mossen, paddestoelen, zaadplanten en varens in de polderbossen, waarbij de aandacht uitgegaan is naar de soortensamenstelling, de snelheid van verschijnen en uitbreiding en de indicatie die deze soortengroepen geven voor de ontwikkeling van bosvegetaties (Ott, 1990; Bremer & Ott, 1990; Bremer & Smit, 1999).

Het botanisch onderzoek in het Voorsterbos sluit hierbij aan. Het Voorsterbos is interessant, omdat het aan één zijde op minder dan 1 km van een brongebied voor bossoorten is gelegen en anderzijds wat betreft de bodemsamenstelling (keileem, kalkarm zand) veel gelijkenis vertoont met het aangrenzende Hoge Land van Vollenhove (fig. 1). Uit onderzoek aan kleibossen bleek dat de factoren oppervlak, tijd en afstand tot menselijke nederzettingen (= maat voor de mens als bron van aanvoer van diaspora's) verklarend waren voor het aantal (bos)planten per bos (Bremer, 1998; Bremer & Smit, 1999). De factor 'tijd' is bij de kleibossen vooral geanalyseerd door bossen van verschillende leeftijd te vergelijken. In het Voorsterbos kon de ontwikkeling sinds het begin van de jaren vijftig worden gevolgd. Er is verondersteld dat zowel menselijke nederzettingen als het aangrenzende Hoge Land van Vollenhove (vooral de omgeving van het bosrijke landgoed De Oldenhof; hier ook

aangeduid als 'oude land') als brongebied functioneren. Bij een beperkt aantal bronnen kan een goed beeld ontstaan van het dispersievermogen en af te leggen afstanden, wat elders in Nederland vaak moeilijker meetbaar is (Grashof-Bokdam 1997). Veel bossoorten staan bekend als slechte verspreiders (Peterken & Game, 1984; Hermy, 1994). Te verwachten was dan ook dat de zich snel-verspreidende soorten met wind en dieren aanvankelijk een belangrijk aandeel zouden hebben en dat langzaam-verspreidende soorten pas later een rol zouden gaan spelen, zoals bleek bij de kolonisatie van wegbermen (Nip van der Voort et al., 1979) en in de polderkleibossen (Bremer, 1998). Ook wordt verondersteld dat soorten die na een eerste vestiging tot een goede vorming van zaden/sporen komen zich sneller in het gebied uitbreiden dan soorten zonder of met beperkte productie van diaspora's. In dit artikel wordt voorts ingegaan op de betekenis van variatie in habitats en de relatie met beheer/inrichting.

Karteringen

Het Voorsterbos is op de bosflora floristisch gekarteerd in de perioden 1973-1978, 1985-1988 en 1999-2000. In eerstgenoemde periode was de bosflora nog weinig ontwikkeld en is de kartering minder uitvoerig geweest dan in beide andere perioden. Vindplaatsen van bossoorten werden vanaf 1985 ingetekend op veldkaarten (schaal > 1 : 10000). Van diverse bossoorten werden aanvullende gegevens



In het Voorsterbos wordt de variatie bewust vergroot door het omdruwen van hoogopgaande bomen, waardoor wortelgaten en dood hout van formaat ontstaan.

Naam Voorsterbos

In de naam van het Voorsterbos komt tweemaal dezelfde betekenis voor. Het bos is genoemd naar de Voorst; de naar het westen gelegen klifkust zuidelijk van Vollenhove. De naam 'Voorst' heeft niet met deze positie te maken. Voorst is verwant met het engelse 'forest' en wijst op het bos dat hier vroeger voorkwam (Bremer, 1999). Tot in de 16e eeuw en mogelijk nog later kwam hier beweide eikenbos voor. De relatie met het 'oude land' is historisch duidelijk aanwezig. De keileembodem van het Voorsterbos is de voortzetting van de keileemopduiking van het Hoge Land van Vollenhove. Het weggeslagen keileem is als zogenaamd Urkzand nabij de Voorst afgezet. Het Voorsterbos behoort tot het 'nieuwe land', dat in meerdere opzichten een nauwe relatie heeft met het 'oude land'.

Voorsterbos, Flevolands oudste bos

verzameld betreffende o.a. omvang van de groeiplaatsen, fertiliteit en verjonging. Sinds 1983 is een kartering van bosplanten uitgevoerd op het Hoge Land van Vollenhove, omdat er vanuit is gegaan dat dit gebied voor diverse bossoorten als brongebied functioneert. Karteringen zijn hier ook uitgevoerd in het kader van het flora/vegetatie-onderzoek van de provincie Overijssel.

Aantal soorten

In totaal komen in het Voorsterbos 64 bos- en bosrandsoorten voor, waarvan 53 nauwkeurig in kaart zijn gebracht (tabel 1). In het gebied groeien zes Rode Lijstsoorten, waaronder Borstelkrans (*Satureja vulgaris*) en Grote keverorchis (*Listera ovata*). 75% van de soorten zijn binnen Flevoland vrij zeldzaam tot zeer zeldzaam. De soorten behoren tot enkele bosgemeenschappen. Na 50 jaar is al 70 % van de op grond van de zich ontwikke-

lende bosgemeenschappen verwachte soorten aanwezig. Enkele bossoorten hebben zich na vestiging een periode weten te handhaven, maar zijn uiteindelijk verdwenen. De Addertong (*Ophioglossum vulgatum*) vestigde zich binnen 10 jaar na aanplant en heeft zich 40 jaar weten te handhaven in lichte aanplanten op keileem. De soort is o.a. door strooiselophoping en overschaduwning verdwenen. De Addertong lijkt zich te gedragen als pioniersoort van lichte, iets grazige bossen met een belangrijk aandeel van de Es (Bremer, 1988).

Het totaal aantal bos- en bosrandsoorten laat een continue toename zien, die naar verwachting na 2010 zal afvlakken, omdat het aantal te verwachten soorten steeds geringer wordt (fig. 2). De afvlakking lijkt al ingezet voor de soorten van het Eiken-Haagbeukenbos en de Elzen-Vogelkersbossen. Opvallend is de toename in de categorie 'overige'. Het gaat hier o.a. om soorten van naald- en ravijnbossen. Stijve naalddaren (*Polystichum aculeatum*) en Tongvaren (*Asplenium scolopendrium*) zijn soorten die zich recent gevestigd hebben in de diepere bosgreppels op neutraal keileem. Figuur 2 geeft ook de toename van het aantal soorten blad- en levermossen, dat kenmerkend is voor de zich ontwikkelende bosgemeenschappen. Vestiging vond plaats in de eerste 25 jaar, waarna sprake is van verzadiging. Voor de mossen geldt bovendien dat binnen een beperkt aantal jaren de geschikte terrestrische plekken zijn

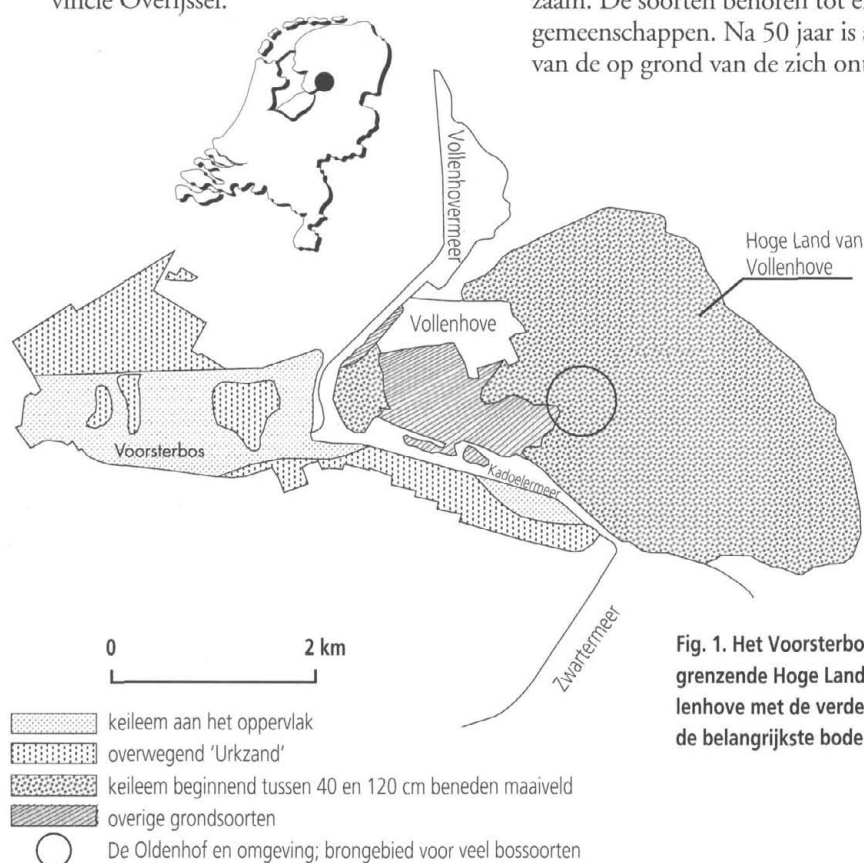


Fig. 1. Het Voorsterbos en aangrenzende Hoge Land van Vollenhove met de verdeling van de belangrijkste bodemtypen.

Tabel 1. Lijst van bos- en bosrandsoorten in het Voorsterbos met een aantal eigenschappen per soort. De volgorde is gebaseerd op de Nederlandse naam.

1985 = aantal 50x50 meter vakken bezet door soort in 1985;

2000 = aantal bezette vakken in 2000;

ver = aantal verwachte te bezetten vakken na beëindiging van kolonisatie (uitgaande van de huidige omstandigheden)

? = aantal laat zich moeilijk berekenen.

Voor de niet gekarteerde soorten geldt de volgende aanduiding:

a = vrij algemeen, aa = algemeen,

aaa = zeer algemeen, z = vrij zeldzaam,

zz = zeldzaam;

Z/K: Z = soort komt significant meer

voor op zandgrond, K = soort komt

significant meer voor op keileem;

dis = verbredingstype, zie kader 2, p.20;

dt = type van kolonisatie:

1 = met oost-west gradiënt vanaf

Oldenhof en directe omgeving,

2 = nederzettingen als brongebied,

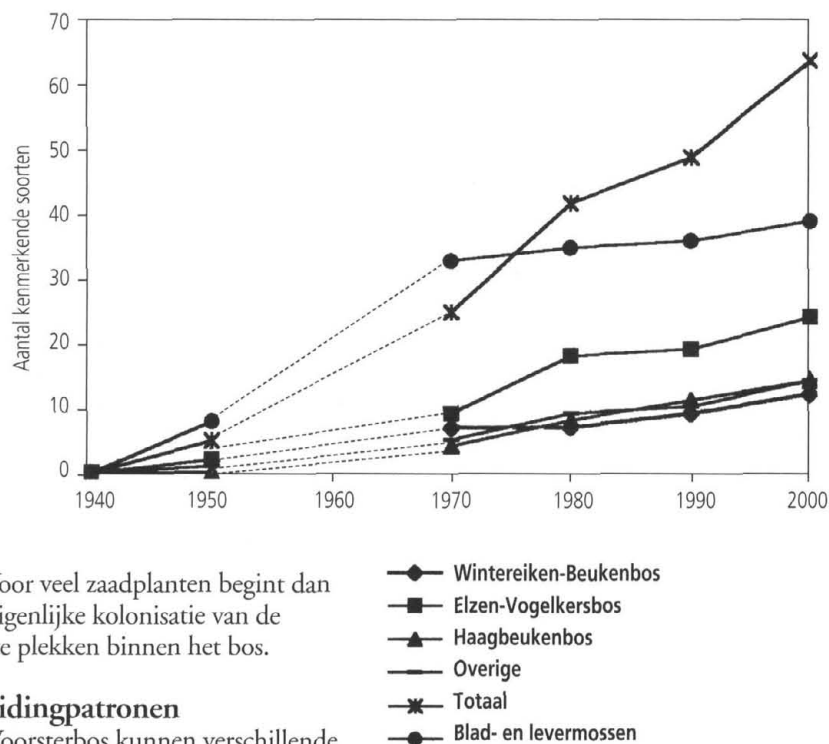
3 = met tuinafval in bos beland,

4 = geen duidelijk patroon, de eerste vestiging is niet duidelijk in relatie te brengen met brongebied,

5 = soorten die verzadigd lijken, het patroon is in 15 jaar weinig veranderd;

dgb = de kortste afstand (km) tussen groeiplaats in het bos en populatie op het 'oude land', die mogelijk als brongebied heeft gediend.

	1985	2000	ver	Z/K	dis	dt	dgb
Gekarteerde soorten							
Aalbes (<i>Ribes rubrum</i>)	54	130	800		En	2	0,3
Addertongvaren (<i>Ophioglossum vulgatum</i>)	11	0	0	K	An1	5	10
Borstelkrans (<i>Satureja vulgaris</i>)	2	1	0		B	5	100
Bosandoorn (<i>Stachys sylvatica</i>)	2	3	100		Ep	1	0,8
Bosbies (<i>Scirpus sylvaticus</i>)	40	45	45	Z	B	5	3
Bosgierstgras (<i>Milium effusum</i>)	55	70	200	Z	B	1	1,1
Bosvergeetmijnietje (<i>Myosotis sylvatica</i>)	4	4	?		Ep	2,3	0,5
Bosviooltje (<i>Viola riviniana</i>)	0	1	50		B	4	1,1
Brede wespenorchis (<i>Epipactis helleborine</i>)	22	70	80	K	An1	5	12
Dagkoekoeksbloem (<i>Silene dioica</i>)	3	14	100		An3	1,4	0,5
Dubbeloof (<i>Blechnum spicant</i>)	0	1	?		An1	4	15
Elzenzegge (<i>Carex elongata</i>)	2	2	?		H	1	1,2
Framboos (<i>Rubus idaeus</i>)	4	12	150		En	4	1
Gebogen driehoeksvaren (<i>Gymnocarpium dryopteris</i>)	0	2	4		An1	5	12
Geel nagelkruid (<i>Geum urbanum</i>)	32	180	1025		Ep	4	1
Geschubde mannetjesvaren (<i>Dryopteris pseudomas</i>)	9	7	10		An1	5	13
Gewone bosaardbei (<i>Fragaria vesca</i>)	0	1	20		En	4	15
Gewone eikvaren (<i>Polypodium vulgare</i>)	4	6	10		An1	5	2
Gewoon heksenkruid (<i>Circaea lutetiana</i>)	0	40	700	K	Ep	4	12
Groot springzaad (<i>Impatiens noli-tangere</i>)	0	3	60		Au	4	6
Grote keverorchis (<i>Listera ovata</i>)	5	14	15	K	An1	5	15
Grote muur (<i>Stellaria holostea</i>)	0	1	240		B	1	1,1
Grote salomonszegel (<i>Polygonatum multiflorum</i>)	2	1	1100		En	1	1,4
Heggedoornzaad (<i>Torilis japonica</i>)	3	18	60	Z	Ep	4	0,3
Hoge cyperzegge (<i>Carex pseudocyperus</i>)	0	1	1		H	1	3
Holpijp (<i>Equisetum fluviatile</i>)	1	1	1		An1	5	4
Hulst (<i>Ilex aquifolium</i>)	14	100	1100		En	1	1
Ile zegge (<i>Carex remota</i>)	5	30	135	K	H	1,4	1,1
Klimop (<i>Hedera helix</i>)	14	44	910		En	1	1,1
Knopig helmkruid (<i>Scrophularia nodosa</i>)	0	2	?		An3	1	1,5
Kraailook (<i>Allium vineale</i>)	0	3	40		B	4	2
Kruipend zenegroen (<i>Ajuga reptans</i>)	0	1	50		M	4	6,5
Kruisbes (<i>Ribes uva-crispa</i>)	23	38	320		En	2	1,1
Lievrouwewedstro (<i>Galium odoratum</i>)	2	3	?		Ep	3	0,5
Look-zonder-look (<i>Alliaria petiolata</i>)	20	90	300		B	4	1,2
Maarts viooltje (<i>Viola odorata</i>)	0	2	?		B	2,4	0,5
Moeraszegge (<i>Carex acutiformis</i>)	17	17	20		H	5	0,1
Pluimzegge (<i>Carex paniculata</i>)	1	3	10		H	4	2
Rankende helmblom (<i>Ceratocarpus claviculata</i>)	60	110	300	Z	M	1	0,3
Reuzenzwenkgras (<i>Festuca gigantea</i>)	0	11	135		Ep	4	1,8
Robertskruid (<i>Geranium robertianum</i>)	17	37	250		Ep	1,4	1,1
Ruwe smele (<i>Deschampsia caespitosa</i>)	2	0	50		Ep	?	1
Schaduwgras (<i>Poa nemoralis</i>)	4	4	150		An3	1	1,1
Speenkruid (<i>Ranunculus ficaria</i>)	2	9	900		B	1,4	0,3
Stekelzegge (<i>Carex spicata</i>)	3	9	25	K	B	4	3
Stijve naaldvaren (<i>Polystichum aculeatum</i>)	0	4	10		An1	4	12
Stinkende gouwe (<i>Chelidonium majus</i>)	0	1	?		M	4	10
Tongvaren (<i>Asplenium scolopendrium</i>)	0	3	20		An1	4	4
Welriekende agrimonie (<i>Agrimonia procera</i>)	0	2	?		Ep	4	16
Wilde kamperfoelie (<i>Lonicera periclymeum</i>)	42	70	1100		En	1	1,1
Zachte naaldvaren (<i>Polystichum setiferum</i>)	0	2	10		An1	4	12
Zachte witbol (<i>Holcus mollis</i>)	18	9	280		An3	1	0,9
Zwarte bes (<i>Ribes nigrum</i>)	25	65	145	K	En	2	3,5
Niet gekarteerde soorten							
Bergbasterdwederik (<i>Epilobium montanum</i>)	a	a	aa		An2	5	1
Bloedzuring (<i>Rumex sanguineus</i>)	0	zz	a		B	?	1
Bosveldkers (<i>Cardamine flexuosa</i>)	a	a	aa		An2	?	1
Braam (<i>Rubus fruticosus</i> s.l.)	aa	aa	aa		En	5	0,2
Brede stekelvaren (<i>Dryopteris dilatata</i>)	aa	aa	aa		An1	5	1
Drienerfmuur (<i>Moehringia trinerva</i>)	z	z	a		B	?	1
Grote brandnetel (<i>Urtica dioica</i>)	aaa	aaa	aaa		An2	5	0,2
Klimopereprijs (<i>Veronica hederifolia</i>)	a	a	a		M	?	1
Mannetjesvaren (<i>Dryopteris filix-mas</i>)	aa	aa	aa		An1	5	0,3
Smalle stekelvaren (<i>Dryopteris carthusiana</i>)	aa	aa	aa		An1	5	1
Wijfjesvaren (<i>Athyrium filix-femina</i>)	aa	aa	aa		An1	5	1



bezet. Voor veel zaadplanten begint dan pas de eigenlijke kolonisatie van de geschikte plekken binnen het bos.

Verbreidingspatronen

In het Voorsterbos kunnen verschillende ruimtelijke patronen van kolonisatie worden onderscheiden, die samenhangen met de herkomst van de diasporen. Voor 12 soorten geldt een sterke relatie met het Hoge Land van Vollenhove en is sprake van een gradiënt met afnemende dichtheid naar het westen. Het patroon is echter per soort verschillend. Hulst (*Ilex aquifolium*) voldoet goed aan het verwachte patroon dat in de loop van de tijd de soort naar het westen toeneemt en tegelijkertijd ook de dichtheid in het al gekoloniseerde gebied (fig. 3). Dit patroon is ook herkenbaar bij de Wilde kamperfoelie (*Lonicera periclymenum*). De Rankende helmbloem (*Ceratocarpus claviculata*) is de enige soort van deze groep met een snelle kolonisatie in het hele gebied. Voor de drie bessorten (*Ribes spp.*), maar ook voor het Bosvergeetmijnietje (*Myosotis sylvatica*), geldt een relatie met menselijke nederzettingen (boerderijen, dorp). Dit stemt overeen met de situatie in de polderkleibossen (Bremer, 1998). Het gaat enerzijds om soorten die door vogels worden verspreid, anderszijds door de mens zelf en vooral via honden (epizoöchorie). Soms speelt tuinafval een rol (bijv. Lievewrouwebedstro *Galium odoratum*) en waren de 'geïntroduceerde' soorten niet in staat om zich verder uit te breiden. In kleibossen kan tuinafval een rol spelen bij vestiging en kolonisatie van soorten (Bremer, 1998).

Voor diverse andere soorten is geen duidelijke relatie met een bron aan te

geven, omdat deze in de directe nabijheid ontbreekt. Het lijkt voor de hand te liggen dat door dieren verbreiding over grotere afstand plaatsvond en dat vanuit de eerste vestiging(en) verder uitbreiding plaatsvond. De mooiste voorbeelden hiervan betreffen Gewoon heksenkruid (*Circaea lutetiana*) en Heggedoornzaad (*Torilis japonica*).

Ten slotte zijn er soorten waarvan het huidige verspreidingspatroon en de trend van de afgelopen 25 jaar (tabel 1) indiceren dat de kolonisatie op macro-schaal beëindigd is. Het gaat vooral om diverse varensorten. Opvallend is dat deze groep betrekkelijk klein is.

83 % van de zaadplanten en varens is waarschijnlijk afkomstig van groeiplaatsen die op een afstand van minder dan 10 km van het bos zijn gelegen (tabel 1). Ook bij andere groepen organismen komen duidelijke relaties naar voren met het aangrenzende oude land, echter het minst bij mossen en paddenstoelen (Bremer, 1997).

Fig. 2. De verdeling van het aantal bossoorten (varens en zaadplanten) gedurende 60 jaar over de vegetatiekundige soortgroepen. In de figuur is ook de toename van het totaal aantal voor genoemde syntaxa kenmerkende blad- en levermossen weergegeven.

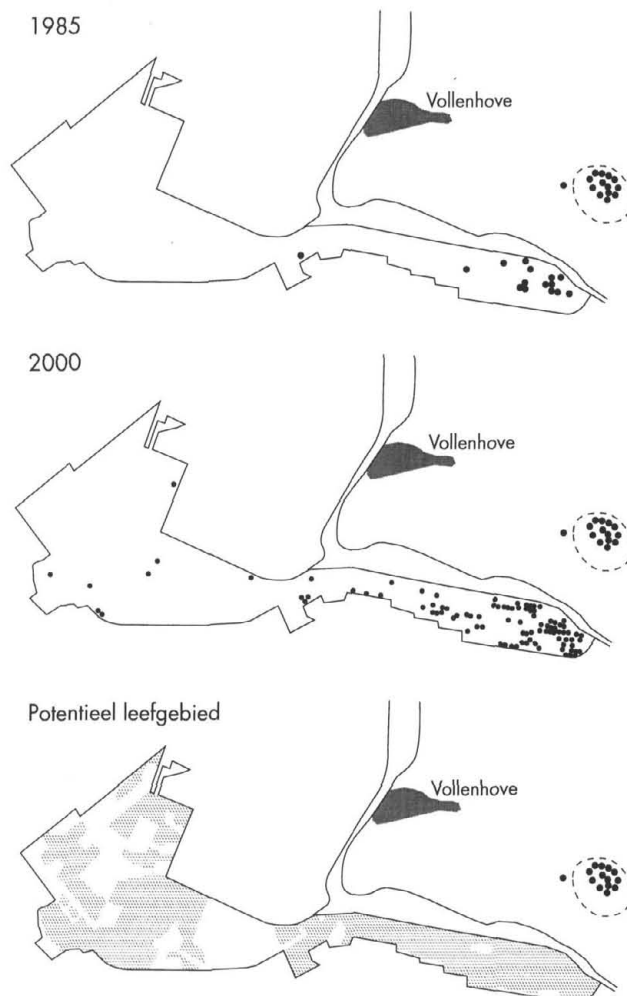


Fig. 3. Het verloop van de verspreiding van Hulst in het Voorsterbos. Het potentieel leefgebied gaat uit van de aanwezigheid in 50 x 50 m vakken en is gebaseerd op bodemsamenstelling, waterhuishouding en samenstelling van boom- en kruidlaag.

Secundaire kolonisatie

Essentieel voor een definitieve vestiging is dat een soort in staat is zich op een groot aantal plekken te vestigen. Hierbij zijn drie soortgroepen te onderscheiden.

Voor soorten als Hulst en Schaduww-
gras (*Poa nemoralis*) geldt dat elke vestiging onafhankelijk is van andere vestigingen en afhankelijk blijft van aanvoer van zaden van buiten het gebied.

Anderzijds zijn er soorten waarvan één of enkele plekken zich onafhankelijk hebben ontwikkeld en waarbij de eerste plekken als lokale bronpopulaties zijn gaan fungeren. Gewoon heksenkruid is van deze groep het duidelijkste voorbeeld. De soort heeft zich laat gevestigd (late immigrant) en vertoonde daarna een snelle uitbreiding. Verspreid langs boswegen en in het bos zijn de ronde tot ovale plekken te vinden. Ook Aalbes (*Ribes rubrum*), Bosgierstgras (*Milium effusum*) en Geel nagelkruid (*Geum urbanum*) behoren tot deze groep.

Een derde groep neemt een tussenpositie in. Wanneer een soort na een eerste vestiging niet in staat is tot uitbreiding is het risico van verdwijnen groot. Ruwe smele (*Deschampsia caespitosa*) is een voorbeeld van een soort die na vestiging verdween, terwijl Grote salomonszegel (*Polygonatum multiflorum*) en Grote muur (*Stellaria holostea*) in de gevarenszone verkeren (ondanks een groot potentieel leefgebied!). Beide soorten komen vrij algemeen tot algemeen voor op het Hoge Land van Vollenhove, maar zijn zelden in staat tot lange-afstandsverspreiding.

Snelheid van vestiging	Verbreidingstypen				
	An	En	Ep	kort	totaal
< 5%	0	2	2	9	13
5-25%	2	6	4	6	18
26-50%	4	1	1	3	9
> 50%	11	1	0	2	14
?	1	0	3	6	10
totaal per verbreidingstype	18	10	10	26	64

Tabel 2. De relatie tussen verbreidingstype (zie kader 2) en snelheid van kolonisatie voor bossoorten gebaseerd op literatuur en op waarnemingen in het Voorsterbos en andere polderbossen. De snelheid van vestiging is gebaseerd op het aantal in 2000 bezette 50 x 50 m vakken in relatie tot het aantal potentiële vakken, uitgaande van de huidige omstandigheden (zie ook tabel 1, kolom ver).

? = soorten met weinig vestigingen, waarvan toekomstige ontwikkeling moeilijk te schatten is.
An = efficiënte anemochoor,
En = endozoöchoor,
Ep = epizoöchoor,
kort = categorie met barochoren, myrmecochoren, autochoren, hydratochoren en korte afstandverbreiding met de wind (An3).

Verbreidingstypen en toekomstverwachting

Het vermogen om zich te verbreiden (dispersie) is essentieel om nieuw gebied te kunnen koloniseren. Tabel 2 laat zien dat de snelheid van vestiging samenhangt met het verbreidingstype (kader 2). Windverspreiders of anemochoren hebben het vermogen tot snelle kolonisatie. Soorten die hun diasporen maar over een korte afstand kunnen verspreiden, zoals de barochoren, behoren tot de zeer langzaam koloniserende soorten. Soorten die zich sneller vestigen dan verwacht op grond van hun disperstie-type zijn Bosgierstgras, Klimopereprijs (*Veronica hederifolia*) en de Rankende helmblom.

In tabel 3 wordt een relatie gelegd tussen verbreidingstype en afstand tot brongebied en zijn tevens de eigenschappen voor de nu nog ontbrekende soorten vermeld (categorie B). Het valt op dat veel van de verwachte soorten zich over korte afstand verbreiden en op het aangrenzende Hoge Land ontbreken, wat vestiging op korte termijn niet waarschijnlijk maakt. Figuur 4 geeft veranderingen in de tijd in relatie tot twee verbreidingstypen en de afstand tot een brongebied. Wat opvalt is dat ook voor windverspreiders een effect bestaat van de afstand tot een vermoedelijk brongebied. Adelaarsvaren (*Pteridium aquilinum*) bijvoorbeeld ontbreekt nog in het gebied, maar komt op korte afstand voor en wordt verwacht. Bij soorten die zich over zeer korte afstand verbreiden is dat verschil nog veel groter. Het gaat dan bijv. om soorten als Witte klavervaring (*Oxalis acetosella*) en Bosanemoon (*Anemone nemorosa*), die beide ook ontbreken op het aangrenzende Hoge Land van Vollenhove, mogelijk vanwege de geïsoleerde ligging van deze pleistocene opduiking. Merkwaardig is ook de toename van windverspreiders na 1990 die van grotere afstand komen. Het gaat vooral om varensoorten waarvoor mogelijk het varenrijke Kuinderbos als brongebied fungeert.

In figuur 5 (p.22) is het verloop van de kolonisatie en de verwachte kolonisatie voor een aantal soorten weergegeven. Voor elke soort is een maximaal aantal vindplaatsen bepaald, waarbij is uit gegaan van de presentie in 50 x 50 m

Kader 2

De onderscheiden verbreidingstypen

Indeling en aanduiding per soort gebaseerd op Dzwonko & Loster (1989), Feekes & Bakker (1954) en Grime et al. (1989).

korte-afstandsverbreiding; zaden blijven dicht bij de ouderplant.

An3 = Anemochoor: windverbreider over korte afstand, tot tientallen meters, bijv. bij Knopig helmkruid.

B = Barochoor: zaden vallen onder plant, bijv. Grote muur

M = Myrmecochoor: verbreiding door mieren, bijv. Gewoon bosviooltje

Au = Autochoor: verbreiding door opspringen van vrucht, bijv. Groot springzaad.

lange-afstandsverbreiding; zaden kunnen over grote afstand worden verspreid (maar ook bij deze soorten komen veel zaden/sporen in de buurt van de ouderplant terecht!).

An1 = Anemochoor: windverbreider over grote afstand, bij stormen over afstand van kilometers, bijv. varens

An2 = Anemochoor: windverbreider over matige afstand, bij stormen over afstand van honderden meters, bijv. Bergbasterdwederik

En = Endozoöchoor: soorten met bessen, verspreid door dieren, bijv. Hulst en Klimop.

Ep = Epizoöchoor: zaden of vruchten met stekels of kafnaalden, verbreiding met vacht of veren van dieren, bijv. Gewoon heksenkruid en Geel nagelkruid.

H = Hydratochoor: verbreiding met oppervlaktewater; in Voorsterbos waarschijnlijk op andere manier aangevoerd, bijv. Moeraszegge.



De Wilde kamperfoelie is een langzaam koloniserende soort met een duidelijke oost-west gradiënt. De meerderheid van vestigingen is ontstaan uit bessen die aangevoerd zijn met vogels vanaf het aangrenzende Hoge Land van Vollenhove.

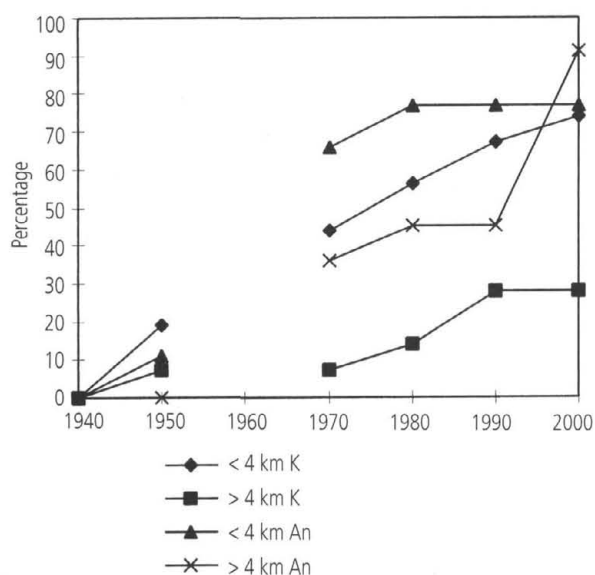


Fig. 4. De toename van bos- en bosrandsoorten in het Voorsterbos in relatie tot verspreidingstype en afstand tot bron-gebied.

< 4 km K = soorten die op minder dan 4 km vanaf het Voorsterbos op het 'oude land' voorkomen en zich over korte afstand verspreiden;
> 4 km An = efficiënte windverspreiders, die op meer dan 4 km vanaf het Voorsterbos op het 'oude land' voorkomen. Weergegeven is een percentage. 100 % komt overeen met alle soorten die tot één categorie bijv. '> 4 km An' behoren, waarbij zowel de soorten die al in het gebied verschenen zijn als de nog verwachte soorten zijn meegerekend.

Verspreidingstypen					
A. D	An	En	Ep	kort	totaal
0 - 4 km	10	9	8	21	48
> 4 km	9	1	2	4	16
totaal	19	10	10	25	64
B.	An	En	Ep	kort	
0 - 4 km	2	2	1	2	7
> 4 km	1	1	2	6	10
totaal	3	3	3	8	17

Tabel 3. De relatie tussen verspreidingstype en afstand tussen Voorsterbos en dichtstbijgelegen huidige groeiplaatsen van bos- en bosrandsoorten in twee afstandsklassen. D = afstand tussen het Voorsterbos en meest nabijgelegen vindplaatsen.

Alle groeiplaatsen op het Hoge Land van Vollenhove liggen ca binnen 4 km vanaf het bosgebied.

A: Bossoorten die zich in het Voorsterbos hebben gevestigd, B: Bossoorten die nu ontbreken, maar zich waarschijnlijk nog zullen vestigen in de

komende tientallen jaren, zoals Muursla, Witte klaverzuring en Adelaarsvaren.

An = windverspreiders,

En = endozoöchoren,

Ep = epizoöchoren,

kort = soorten met overwegend verspreiding over (zeer) korte afstand.

vakken (maximaal 2200 vakken). Het aantal potentiële groeiplaatsen is gebaseerd op het 'ecologisch gedrag' van een soort in dit gebied, bijv. een voorkeur voor lichte aanplanten op keileem en op nauwkeurig kaartmateriaal betreffende bodem, waterhuishouding, samenstelling boomlaag en kruidlaag (Bremer, 2001).

Sommige soorten hebben al hun geschikte plekken bereikt bijv. bijna alle bladmossen, Brede stekelvaren (*Dryopteris dilatata*), maar ook Bosbies (*Scirpus sylvaticus*). Voor Hulst is berekend dat verzadiging nog tientallen jaren op zich laat wachten. Voor nog andere soorten, zoals Speenkruid (*Ranunculus ficaria*) en Grote salomonszegel is er een heel groot verschil tussen actueel en potentieel en kan verwacht worden dat de kolonisatie nog veel langer gaat duren.

Variatie binnen bos en vegetatieontwikkeling

Achttien soorten komen uitsluitend of significant meer voor op het keileem, tegenover zes soorten op het Urkzand (tabel 1, p.18). Op het keileem zijn het soorten van het Elzen-Vogelkersbos en Eiken-Haagbeukenbos, zoals bijv. Brede wespenorchis (*Epipactis helleborine*) en Grote keverorchis. Met name onder Es gelijkt de terrestrische moslaag sterk op die van het Eiken-Haagbeukenbos, met o.a. een groot aandeel van het Gerimpeld sterremos (*Plagiomnium undulatum*) en Geplooid laddermos (*Eurhynchium striatum*). Op het niveau van willekeurige proefvakken kan vanwege het ontbreken van kenmerkende zaadplanten (nog) niet

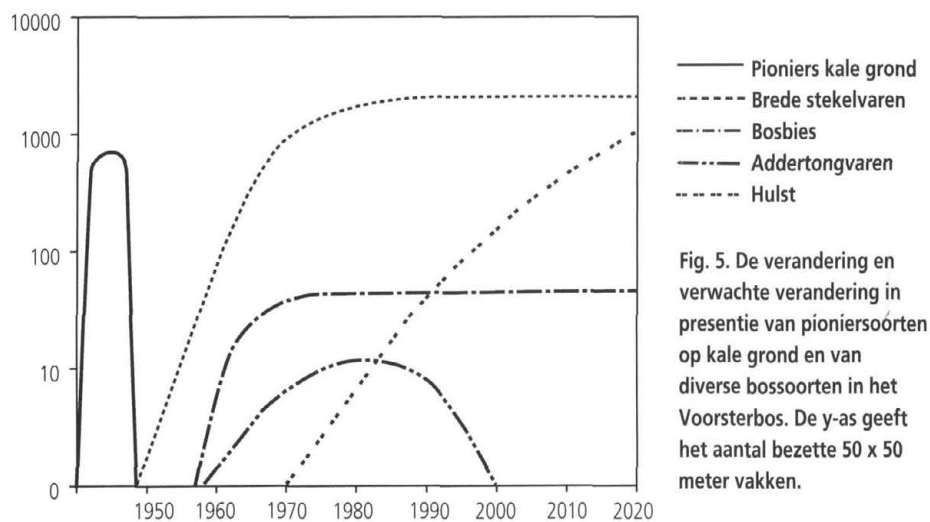


Fig. 5. De verandering en verwachte verandering in presentie van pioniersoorten op kale grond en van diverse bossoorten in het Voorsterbos. De y-as geeft het aantal bezette 50 x 50 meter vakken.

gesproken worden van een Eiken-Haag-beukenbos. Op de plek met de sterkste gelijkenis met dit bostype komen o.a. Klimop, Bosgierstgras en Geplooid laddersmos tezamen voor.

Ontwikkelingen richting het Winter-eiken-Beukenbos (Fago-Quercetum) zijn het best waarneembaar in opstanden van de Zomereik op Urkzand. Door het ontbreken, dan wel de lage presentie van kenmerkende soorten, horen de vegetaties tot de Rompgemeenschap Holcus-Dryopteris-[Quercion roboris] (Stortelder et al., 1999). De enige kensoort van de gemeenschap, Dalkruid (*Maianthemum bifolium*), kwam tot enkele jaren geleden met één kloon op het Hoge Land van Vollenhove voor. Deze plek is echter overgroeid met Braam (*Rubus fruticosus* s.l.) en gedoemd te verdwijnen. De overige groeiplaatsen liggen op meer dan 20 km afstand. Hoewel de soort bessen vormt, zijn deze niet erg in trek bij dieren en is Dalkruid geen efficiënte verspreider. De kans dat Dalkruid zal verschijnen in het Voorsterbos is dan ook erg klein.

Veertien soorten zijn geheel of grotendeels gebonden aan bosgreppels. Het gaat om varensoorten zoals Gewone eikvaren (*Polypodium vulgare*) en Dubbelloof (*Blechnum spicant*), die afhankelijk zijn van steile greppelkanten (geen bladophoping, gunstig microklimaat), en om enkele vochtminnende soorten. Bosbies is hiervan de meest uitgesproken soort. Klonen zijn meestal ontstaan in bosgreppels en hebben zich van daaruit uitgebreid naar de bosakkers. In de bosgreppels is sprake van een basenrijk substraat, terwijl op de bosakkers de wortelstokken in een sterk verzuurde zandbodem leven. Bosbies indiceert een lokaal kwelgebied,

waarvan het kwelwater alleen tot in de bosgreppels reikt. Begeleidende soorten zijn o.a. Moeraszegge (*Carex acutiformis*), Holpijp (*Equisetum fluviatile*) en Wijfjesvaren (*Athyrium filix-femina*).

Beheer en inrichting

Tot 1997 heeft een beheer plaatsgevonden dat gericht was op houtoogst door middel van regelmatige dunningen en soms door kaalkap (Populier). Deze dunningen hebben ervoor gezorgd dat in van nature donkere opstanden (Beuk, Gewone esdoorn) zich een beperkte kruidlaag kon ontwikkelen. Waar in opstanden van de Zomereik de Es voorkwam, hebben de dunningen geleid tot een sterke verjonging van laatstgenoemde. Hoewel deze opstanden in de jonge boomfase verkeren, kan meer dan 75 % van de struiklaag uit verjonging bestaan, wat door beschaduwning negatief uitwerkt op de mos- en kruidlaag. In het algemeen kan gezegd worden dat dunningen in het verleden zowel negatief als positief hebben uitgekapt. Negatief door of het versterken van de verrijking met soorten als Braam en Grote brandnetel (*Urtica dioica*), of een te massale bosverjonging. Positief door een te donkere staken- en jonge boomfase regelmatig te doorbreken en daardoor vestiging van soorten mogelijk te maken. Per saldo is een groot deel van het bos geschikt voor vestiging van bosplanten.

Het huidige beheer is erop gericht om in te spelen op het lichtklimaat. Hierbij worden diverse beheersvormen toegepast. Waar langzame groei van bomen (vooral Zomereik) samengaat met hoge botanische waarden is niets doen op dit moment de beste beheers-

vorm, mede gezien de dunningen die in het verleden zijn uitgevoerd en die een verrijking hebben versterkt. In hoog opgaand Beukenbos wordt sinds 1999 de gaten- of mozaïekmethode toegepast (van der Burgh et al., 1995). Door de gaten ontstaan meer lichtgradiënten in het bos. Toekomstig onderzoek zal moeten uitwijzen hoe gunstig dit is voor de vestiging van bosplanten. Waar sprake is van bospercelen met een jonge, dichte boomfase zullen dunningen bijdragen aan de vestiging van bosplanten. Variabele dunningen hebben hierbij de voorkeur boven de traditionele gelijkmatige dunningen, omdat ze de variatie vergroten en het risico van verrijking verkleinen.

In het Voorsterbos groeien diverse karakteristieke soorten van bosranden. Het Heggedoornzaad neemt sterk toe, terwijl de Welriekende agrimonie (*Agrimonia procera*) met een grote groeiplaats aanwezig is. Deze en andere soorten worden begunstigd door de ontwikkeling van een vlinderinfrastructuur, waarbij langs boswegen vele kilometers aan overgangen met zomen/mantels worden ontwikkeld. Met deze inrichting is in de winter van 2000/2001 een start gemaakt.

Literatuur

- Bremer, P., 1988. *Ophioglossum vulgatum* in de bossen van de IJsselmeerpolders. Gorteria 14: 131 - 137.
- Bremer, P., 1997. Over de relatie tussen oude land en nieuwe land. Een analyse van de omgeving van de Voorst. Vriendenkring 37 (3): 28 - 38.
- Bremer, P., 1998. De ontwikkeling van de flora in de Flevolandse kleibossen. De Levende Natuur 99 (4): 153 - 159.
- Bremer, P., 1999. De bijzondere begroeiing van een klifkust. Vriendenkring 39 (4): 43 - 49.
- Bremer, P., 2001. Flora en vegetatie in het Voorsterbos. Rapport.
- 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. & A. Smit, 1999. Colonization of polder woodland plantations with particular reference to the ferns. The Fern Gazette 15 (8): 289 - 308.
- Burgh, F. van der, A. van der Molen & H. Koop, 1995. Mozaïekmethode. Omvorming naar meer natuurlijk bos. Nieuwland Advies.
- Dzwonko, Z. & S. Loster, 1989. Distribution of vascular plant species in small woodlands on the Western Carpathian foothills. Oikos 56: 77 - 86.
- Feeke, W. & D. Bakker, 1954. De ontwikkeling van de natuurlijke vegetatie in de Noordoostpolder. Van Zee tot Land nr. 6.
- Grashof-Bokdam, C., 1997. Colonization of forest plants: the role of fragmentations. IBN Scientific Contributions 5. Dissertation.



Door bladophoping blokkeert de afvoer vanuit bosgreppels waardoor een groot deel van het Voorsterbos in winter en voorjaar nat is (grondwaterpeil $< 0,5$ m beneden maaiveld). Op de foto een soortenrijke opstand van Es-Haagbeuk met o.a. Gewone bosaardbei en Tongvaren.

Grime, J.P., J.G. Hodgson & R. Hunt, 1989. The abridged comparative plant ecology. London.

Hermý, M., 1994. Effects of former land use on plant species diversity and pattern in European deciduous woodlands. In: T. J.B. Boyle & C.E.B. Boyle. Biodiversity, Temperate Ecosystems, and Global Change. NATO ASI Series, Series I, Vol. 20: 123 - 144.

Nip-Van der Voort, J., R. Hengeveld & J. Haeck, 1979. Immigration rates of plant species in three Dutch polders. *Journal of Biogeography* 6: 301 - 308.

Ott, E.C.J., 1990. Vegetatie-ontwikkeling in drie bostypen op keileem in het Voorsterbos (Noordoostpolder). Zonderwijk en V.P.O. 1980-1990. Landbouwniversiteit Wageningen: 213 - 219.

Peterken, G.F. & M. Game, 1984. Historical factors affecting the number and distribution of vascular plant species in the woodlands of central Lincolnshire. *Journal of Ecology* 72: 155 - 182.

Stortelder, A.F.H., J.H.J. Schaminée & P.W.F.M.

Hommel, 1999. De vegetatie van Nederland. Deel 5. Plantengemeenschappen van ruigten, struwelen en bossen. Uppsala/Leiden.

Summary

The colonization of the oldest wood in the youngest province Flevoland

The colonization of the Voorsterbos by wood-inhabiting plant species has been monitored and reviewed for a period of fifty years. The number of characteristic bryophytes stabilized after c. 25 years, while the number of vascular species will stabilize after c. 70 years. The colonization of 'safe' sites will continue for a long time afterwards. For *Ilex aquifolium* e.g. the colonization of 'safe' sites will continue for tens of years.

83 % of the established and potential wood-inhabiting species are growing within a distance of 10 kilometer from the area. At least twelve species came from an adjacent pleistocene area with a concentration of wood-inhabiting species. Other species came from human settlements (*Ribes spp.*) or were transported over larger distances (e.g. *Circaea lutetiana*). Anemochorous species are more successful in colonization than species with an epizoöchorous, endozoöchorous or short distance dispersal. But there are numerous species more successful than expected, e.g. *Ceratocarpus claviculata* and *Milium effusum*. The management of the area is focussed on the microclimate (light) in order to get a herb layer with characteristic species.

Dankwoord

Met dank aan Natuurmonumenten, die het mogelijk maakte in 1999/2000 het gebied opnieuw te karteren en aan de beheerder van het gebied, Jan Akkerman, voor de plezierige samenwerking.

Drs. P. Bremer
Roelingsbeek 1
8033 BM Zwolle
email: P.Bremer@prv-Overijssel.nl