

De bossen van de Utrechtse Heuvelrug; een aanzet voor een nieuwe, geïntegreerde typologie

P.W.F.M. Hommel
A.H.F. Stortelder

Vanaf 1988 wordt in een gemeenschappelijk project door De Dorschkamp en het Staring Centrum gewerkt aan een nieuwe, geïntegreerde classificatie van boscosecosystemen ten behoeve van het bosbeheer. Met de term "geïntegreerd" wordt hier bedoeld dat het systeem gebaseerd is op kenmerken van zowel de plantengemeenschap (inclusief de veelal aangeplante boomlaag), alsmede op eigenschappen van het abiotische milieu en het bosbeheer. Het opstellen van een typologie voor alle actuele bosvegetatietypen, inclusief de jonge, instabiele systemen, vormt een essentieel onderdeel van het onderzoek. Hoewel het uiteindelijke doel van het onderzoek een classificatiesysteem van bossen op landelijk niveau te leveren is, leek het zinvol de voorgestelde werkwijze eerst in een regionale studie te toetsen. Als studiegebied voor een dergelijk vooronderzoek werd de Utrechtse Heuvelrug gekozen.

Dit artikel gaat in op de vegetatietypologie die voor dit gebied is opgesteld en die de basis vormt voor de uiteindelijke classificatie van de boscosecosystemen (Stortelder & Hommel 1990). Na een vergelijking met reeds bestaande typologieën en een beknopte toelichting op de bostypologie van de Utrechtse Heuvelrug worden de onderscheiden vegetatietypen

kort besproken. Vervolgens worden de ecologische relaties behandeld aan de hand van de ecosysteem-bepalende factoren "fysiografie", "beheer" en "vegetatie". Tenslotte wordt ingegaan op de syndynamiek en de weergave hiervan in "bosontwikkelingsmodellen".

Waarom een nieuwe bostypologie?

Er zijn in het verleden tal van vegetatiekundige indelingen voor de Nederlandse bossen gepubliceerd. Op de eerste plaats zijn er de indelingen die gebaseerd zijn op de soortensamenstelling van min of meer natuurlijke bossen. Een voorbeeld hiervan is het overzicht van plantengemeenschappen van Westhoff & Den Held (1969). Daarnaast moeten systemen worden genoemd die geheel of gedeeltelijk berusten op toekomstige kenmerken van het bos. Voorbeelden hiervan zijn het overzicht van Potentieel-Natuurlijke Vegetatietypen (PNV), ontwikkeld door Van der Werf (1987), en het systeem van "Bosdoeltypen" van het Staatsbosbeheer (1984).

Genoemde en soortgelijke typologieën van bossen hebben een praktisch nut, maar kennen ook een aantal beperkingen. Classificatiesystemen die op niet-actuele kenmerken zijn gebaseerd, geven

de bosbeheerder weinig houvast zolang de relatie (in termen van tijdsduur en concrete beheersmaatregelen) tussen actuele en toekomstige situatie niet duidelijk is. Het buiten beschouwing laten van de sterk door de mens beïnvloedde bossen in plantensociologische overzichten wordt in de bosbouw al lange tijd als een tekortkoming ervaren. Het overgrote deel van onze bossen is immers in hoge mate door de mens bepaald. Ook waar het deze bossen betreft, bestaat bij het beheer een toenemende belangstelling voor de natuurlijke processen en daarmee voor meer ecologische informatie. Men denke hierbij bijvoorbeeld aan de beoordeling van de mogelijke betekenis van natuurlijke verjonging voor opstandswisseling en de indicatiewaarde van de spontane vegetatie voor de beoordeling van de bosbouwkundige mogelijkheden van de standplaats.

In het verleden zijn ook classificatiesystemen opgesteld die zich richten op de actuele bosvegetatie, met inbegrip van de vegetatie van jonge en sterk gestoorde bossen. Naast een aantal lokale studies (o.a. Leys 1964) moet in dit kader vooral het werk van Bannink et al. (1973) worden genoemd. Dit laatste systeem is vele jaren lang gebruikt voor het karteren van de Nederlandse boswachterijen door medewerkers van de voormalige Stichting voor Bodemkartering.

Aan het gebruik van het systeem van Bannink et al. (1973) kleeft echter ook een aantal bezwaren. Op de eerste plaats is het systeem alleen ontworpen voor de naaldhoutbossen van onze zandgronden. Weliswaar is het systeem in de loop der jaren ook in andere opstandstypen en op andere grondsoorten toegepast, maar in

de praktijk bleek dit niet altijd bevredigend te werken. Op de tweede plaats berust het systeem vooral op vegetatieopnamen uit de jaren vijftig. Recente veranderingen in het bosmilieu (met name atmosferische eutrofiëring en verzuring) hebben de soortensamenstelling van enige typen zo gewijzigd, dat enkele der onderscheiden sociologische soortengroepen niet meer geldig zijn. De reden hiervoor is dat van sommige soorten, vergeleken met 30 jaar geleden, de presenties zijn verschoven. Tenslotte is het systeem vooral gericht op de beoordeling van de standplaats, met name van die kenmerken die verband houden met de potentiële houtproductie en minder op ecosysteemontwikkeling.

De bostypologie van de Utrechtse Heuvelrug

De voor de Utrechtse Heuvelrug opgestelde typologie kan met twee trefwoorden gekarakteriseerd worden: het is een regionale typologie van de actuele vegetatie. Met "regionaal" wordt bedoeld dat de indeling gebaseerd is op de plaatselijke variatie en niet uitgaat van bestaande classificatiesystemen voor grotere gebieden, zoals de indeling van Plantengemeenschappen in Nederland (Westhoff & Den Held 1969). Dit betekent dat de typologie niet zonder meer bruikbaar is in andere gebieden, al zal het duidelijk zijn dat in grote delen van de Nederlandse bossen op de hogere zandgronden vergelijkbare vegetatietypen kunnen worden aangetroffen. De gerichtheid op de actuele situatie houdt in dat de typologie ook jonge en gestoorde bossen omvat, zelfs als de ondergroei (mede) bepaald wordt door soorten die hun optimum buiten het

bos hebben.

De bosvegetatietypen van de Utrechtse Heuvelrug zijn geheel gebaseerd op de soortensamenstelling van de struik-, kruid- en moslaag. De boomlaag is in vrijwel alle gevallen aangeplant en kan daarom niet als onderdeel van de spontane vegetatie worden beschouwd. Wel is het duidelijk dat de soortensamenstelling van de boomlaag (het "opstandstype") mede bepalend is voor de aard van de ondergroei, als gevolg van verschillen in het strooisel onder de diverse opstandstypen, maar ook als gevolg van verschillen in beschikbaarheid van licht, vocht en nutriënten. Het opstandstype kan in aan geplante bossen daarom het best beschouwd worden als een milieufactor. Onderzocht is welke combinaties van vegetatie- en opstandstypen regelmatig voorkomen.

De bostypologie van de Utrechtse Heuvelrug is gebaseerd op een groot aantal recente vegetatie-opnamen (ca. 750). Het betreft hier voornamelijk ongepubliceerde opnamen van Van Dort en Van Hees. De keuze van de proefvlakten geschiedde deels "stratified" (naar tijdstip en wijze van bebossing en naar voormalig grondgebruik), deels "random" (aselecte locatiekeuze binnen de bovengenoemde hoofdcategorieën).

Een eerste ordening van de vegetatie-opnamen werd verkregen met behulp van het computerprogramma TWINSPAN (Hill 1979a). De uiteindelijke indeling in vegetatietypen berust op een interpretatie en met de hand uitgevoerde herschikking van de computermatig verkregen clusters. Met behulp van het ordinatieprogramma DECORANA (Hill 1979b)

werd vervolgens de interne variatie van de typen onderzocht en werd een aantal goede vertegenwoordigers van elk type geselecteerd. De geselecteerde punten werden in het veld opnieuw en veel uitgebreider onderzocht, waarbij ook aandacht aan het abiotische milieu (bodem, humus, grondwater, moedermateriaal) en bosbouwkundige aspecten (groei, verjonging) werd besteed. Tevens werd voor de geselecteerde punten door middel van archiefonderzoek en gesprekken met beheerders een poging gedaan de beheersgeschiedenis te reconstrueren. Deze procedure maakte het mogelijk voor de onderscheiden typen een synoecologische interpretatie te geven en de verschillende typen aan de hand van "syndynamische modellen" te rangschikken in tijdreeksen.

De onderscheiden vegetatietypen

In totaal werden twaalf vegetatietypen onderscheiden. Een beknopt overzicht van de soortensamenstelling van elk der typen wordt gegeven in de presentietabel (Tabel 1). De mate van voorkomen van de verschillende typen in relatie tot opstandstype en groeiplaats is weergegeven in Figuur 1. Figuur 2 geeft voor elke plantengemeenschap, in combinatie met het meest voorkomende opstandstype, schematisch de vegetatiestructuur weer. Voor de afzonderlijke plantengemeenschappen is het levensvormenspectrum, sensu Raunkiaer (1934) bepaald. Enkele karakteristieke spectra zijn weergegeven in Figuur 3.

Hieronder volgt een korte beschrijving van elk der onderscheiden typen, globaal gerangschikt naar de indicatiewaarde

No. vegetatietype	1	2	4	5	6	3	7	8	10	9	11	12
Aantal opnamen	38	176	74	113	150	29	45	22	29	24	32	18

Soorten in de boomlaag

Pinus sylvestris	1	IV	V	IV	III	IV	IV	IV	II	I	I	II
Pinus nigra	1	I		I		I	I			I		
Larix kaempferi	1	I	I		II	I	I	I	I	I	II	I
Larix decidua	1						I				I	
Pseudotsuga menziesii	1	I	I		II	I	I	I		III	I	I
Picea abies	1	I	I		I			I	I	I		
Abies grandis	1										I	
Quercus robur	1	I	I	III	II	II	I	III	III	IV	III	IV
Quercus rubra	1	I	I	I	I	I	I	I	II		II	I
Fagus sylvatica	1			II	I		I	III	I	I	I	III
Betula pendula	1	I	II	III	II	II	II	III	II	II	II	II
Betula pubescens	1	I	I	I	I	I		I	I			I
Prunus serotina	1							II				I
Acer pseudo-platanus	1											I
Castanea sativa	1											I
Tilia platyphyllos	1											II
Fraxinus excelsior	1											I
Aesculus hippocastanum	1											I

Differentiërende soorten

Molinia caerulea	3	IV	I	II	I	I	II	I				
Erica tetralix	3	II	I									
Calluna vulgaris	3	III	III	I	I							
Pinus sylvestris	2	III	III	I	II	I	II	I				
Campylopus flexuosus	4	IV	IV	I	II	I	I	II				
Pteridium aquilinum	3						V					
Galium saxatile	3		I	I	I	II				I		
Agrostis capillaris	3					I			III			I
Holcus mollis	3					I			V	II		I
Moehringia trinervia	3								II			I
Poa trivialis	3								II			I
Rumex acetosella	3	I	I		I	I			I	III	II	
Plagiothecium curvifolium	4			I	I	I					III	
Plagiothecium denticulatum	4			I						I	II	
Atrichum undulatum	4	I								III		I
Castanea sativa	2								I		II	I
Acer pseudo-platanus	2						I		I		I	III
Taxus baccata	2									I		II
Hedera helix	3											I
Ribes rubrum	2											V
Ribes uva-crispi	3											II
Sambucus nigra	2								I		II	III
Tilia platyphyllos	2											III
Aesculus hippocastanum	2											II
Symphoricarpos albus	2											II
Vaccinium myrtillus	3	III	II	V	II	II	II	V			I	I
Deschampsia flexuosa	3	IV	V	V	V	V	III	V	IV	V	II	IV

Zwak differentiërende soorten

Pleurozium schreberi	4	IV	IV	IV	II	IV	I	II		I	I	
Campylopus fragilis	4	I	I		II	I				I		I
Betula pubescens	2	III	III	I	II	III	II			I	I	I
Frangula alnus	2	I	II	I	I	III	I	I		I	II	I
Pohlia nutans	4	II	II		III	I	I	II		II	I	

No. vegetatietype	1	2	4	5	6	3	7	8	10	9	11	12
Polytrichum formosum	4	III	II	I	III	I		II	I	II	I	I
Leucobryum glaucum	4	II	I	I	III	I	II	IV	I		I	
Betula pendula	2	I	III	II	II	II	I	II	I	I		
Quercus rubra	2	I	II	I	II	I	I	II	II		I	I
Dryopteris carthusiana	3	II	II	II	II	II			II	II	I	
Carex pilulifera	3	I	I		I	I			II	I	I	
Dryopteris dilatata	3	I		I	II	II	I	I	I	II	I	
Pseudotsuga menziesii	2	I	I		II	I	I			II	I	I
Dicranella heteromalla	4	I		I	III	I	II	II	II	IV	II	
Lophocolea heterophyll	4	I	I	I	II	I	I	I		III	I	
Pseudoscleropod. purum	4			I	I	I	I		II	II		
Eurhynchium praelongum	4	I		I	I	I	I	I	I	III	I	
Brachythecium rutabulum	4		I	I	I	I		I	II	II	I	
Corydalis claviculata	3					I			II	I	II	I
Amelanchier lamarckii	2	II	II	I	I	II	I	I	I	II	III	I
Stellaria media	3			I		I			II	I	II	I
Fagus sylvatica	2		I	III	II	I	II	IV	I	II	III	III
Lonicera periclymenum	3								IV	II	II	
Mnium hornum	4				II	I	I	II	II	I	III	III
Rubus fruticosus	3	I	I	I	I	II	I	I	I	IV	II	III
Urtica dioica	3									I	I	I
Ilex aquifolia	2				I	I		I	I	II	II	III
Galeopsis tetrahit	3									I	II	II
Constante soorten												
Quercus robur	2	II	IV	IV	II	III	I	III	I	V	II	III
Prunus serotina	2	III	III	II	III	IV	I	III	V	V	IV	IV
Sorbus aucuparia	2	II	III	IV	IV	IV	II	IV	IV	IV	IV	III
Dicranum scoparium	4	V	V	IV	IV	III	II	IV	III	I	III	I
Hypnum cupressiforme	4	V	V	V	V	V	III	IV	III	III	IV	II

Vegetatietypen:

- 1 Gemeenschap van *Molinia caerulea*
- 2 Gemeenschap van *Deschampsia flexuosa* en *Calluna vulgaris*
- 3 Gemeenschap van *Pteridium aquilinum*
- 4 Gemeenschap van *Deschampsia flexuosa* en *Vaccinium myrtillus*
- 5 Gemeenschap van *Hypnum cupressiforme* en *Campylopus flexuosus*
- 6 Gemeenschap van *Deschampsia flexuosa* en *Dryopteris dilatata*
- 7 Gemeenschap van *Vaccinium myrtillus* en *Leucobryum glaucum*
- 8 Gemeenschap van *Prunus serotina*
- 9 Gemeenschap van *Hypnum cupressiforme* en *Atrichum undulatum*
- 10 Gemeenschap van *Holcus mollis* en *Lonicera periclymenum*
- 11 Gemeenschap van *Acer pseudoplatanus* en *Amelanchier lamarckii*
- 12 Gemeenschap van *Acer pseudoplatanus* en *Hedera helix*

 Presentie van de soorten
in de opnamen:

- | | |
|-----|----------|
| I | < 20% |
| II | 20 - 40% |
| III | 40 - 60% |
| IV | 60 - 80% |
| V | > 80% |

Tabel I: Presentietabel. De arabische cijfers achter de taxa hebben betrekking op de laag waarin de soorten voorkomen (1 = boomlaag; 2 = struiklaag; 3 = kruidlaag; 4 = moslaag). Soorten met lage presentie (in geen enkel vegetatietype meer dan I) zijn niet opgenomen.

voor de voedselrijkdom van het milieu en wel van arm naar rijk. Voor elk der typen wordt tevens een korte typering van de syntaxonomische positie gegeven, waarbij naast associaties ook rompgemeenschappen en derivaatgemeenschappen worden onderscheiden (zie Schaminée et al. 1990).

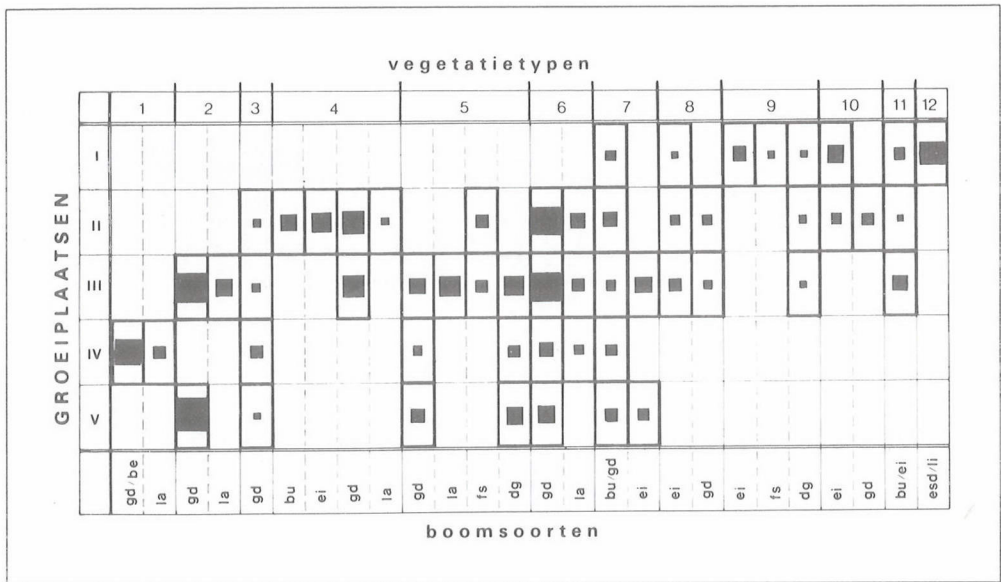
1. Gemeenschap van *Molinia caerulea*. Lichte naald- en loofbossen met dominantie van *Molinia caerulea* in de kruidlaag. Meestal is ook *Deschampsia flexuosa* aanwezig, maar nooit met een hoge bedekking. In de struiklaag komt veel *Betula* (beide soorten) voor, vaak samen met *Sorbus aucuparia* en *Prunus serotina*. *Erica tetralix* en *Betula pubescens* hebben in dit type hun optimum, hetgeen evenals de dominantie van *Molinia caerulea* wijst op een relatief vochtig milieu. Deze gemeenschap kan gezien worden als een verarmde vorm van het *Quercus roboris*-*Betuletum molinietosum*.

2. Gemeenschap van *Deschampsia flexuosa* en *Calluna vulgaris*. Dit is, met het verwante type 6, het meest algemene type van de Utrechtse Heuvelrug. Het betreft voornamelijk lichte naaldbossen, met dominantie van *Deschampsia flexuosa* in de kruidlaag. *Calluna vulgaris*, *Pleurozium schreberi* en *Campylopus flexuosus* hebben in dit type hun optimum. De laatste soort groeit opvallend vaak in afstervende pollen *Leucobryum glaucum*. Stekelvarens komen nauwelijks voor; *Dryopteris dilatata* is in dit type zelfs geheel beperkt tot opstanden van Oostenrijkse en Corsicaanse Den. Dit vegetatietype kan beschouwd worden als een Rompgemeenschap van het *Quercus roboris*-*petraeae*.

3. Gemeenschap van *Pteridium aquilinum*. Dit type komt vooral voor in lichte naaldbossen en wordt gekenmerkt door dominantie van *Pteridium aquilinum* in de kruidlaag. Opvallend is dat er vrijwel geen constant begeleidende soorten in mos- en kruidlaag aanwezig zijn. Het betreft hier een Rompgemeenschap van het *Quercus roboris*-*petraeae*.

4. Gemeenschap van *Deschampsia flexuosa* en *Vaccinium myrtillus*. Een nogal variabel type dat vooral voorkomt in lichte loof- en naaldbossen. Het wordt gekenmerkt door een hoge bedekking van *Deschampsia flexuosa* in combinatie met een matige tot hoge bedekking van *Vaccinium myrtillus*. De variatie binnen dit type is sterk gekoppeld aan het opstandstype. Zo komt in ongemengd Grove Dennenbos van dit type *Pleurozium schreberi* tot hoge bedekkingen, terwijl deze soort in pure Eikenbossen vrijwel ontbreekt. Ook de relatief lage bedekking van *Vaccinium myrtillus* in de ongemengde Eikenopstanden is opvallend. Op grond van de actuele soortensamenstelling ligt syntaxonomische plaatsing binnen het *Quercus roboris*-*Betuletum* voor de hand. De successie op de door deze gemeenschap bedekte groeiplaatsen zal verlopen in de richting van het *Fago-Quercetum petraeae*.

5. Gemeenschap van *Hypnum cupressiforme* en *Campylopus flexuosus*. Deze gemeenschap is vooral te vinden in donkere naaldbossen. Waar zij ook in loof- en lichte naaldhoutbossen voorkomt, betreft het doorgaans nog jonge en erg dichte opstanden. Kenmerkend is de schaarse ondergroei, gedomineerd door oligotrafente mossen, zoals *Campylopus pyriformis*, *Campylopus flexuosus*, *Pohlia nutans*



Figuur 1: Relatieve oppervlakte waarop de bos-ecosystemen op de Utrechtse Heuvelrug voorkomen, op basis van 750 opnamen (de grootte van de blokjes correspondeert met de oppervlakte).

(gd = (Grove) den, be = Berk, la = Lariks, bu = Beuk, ei = Eik, fs = Fijnspar, dg = Douglasspar, esd = Esdoorn, li = Linde).

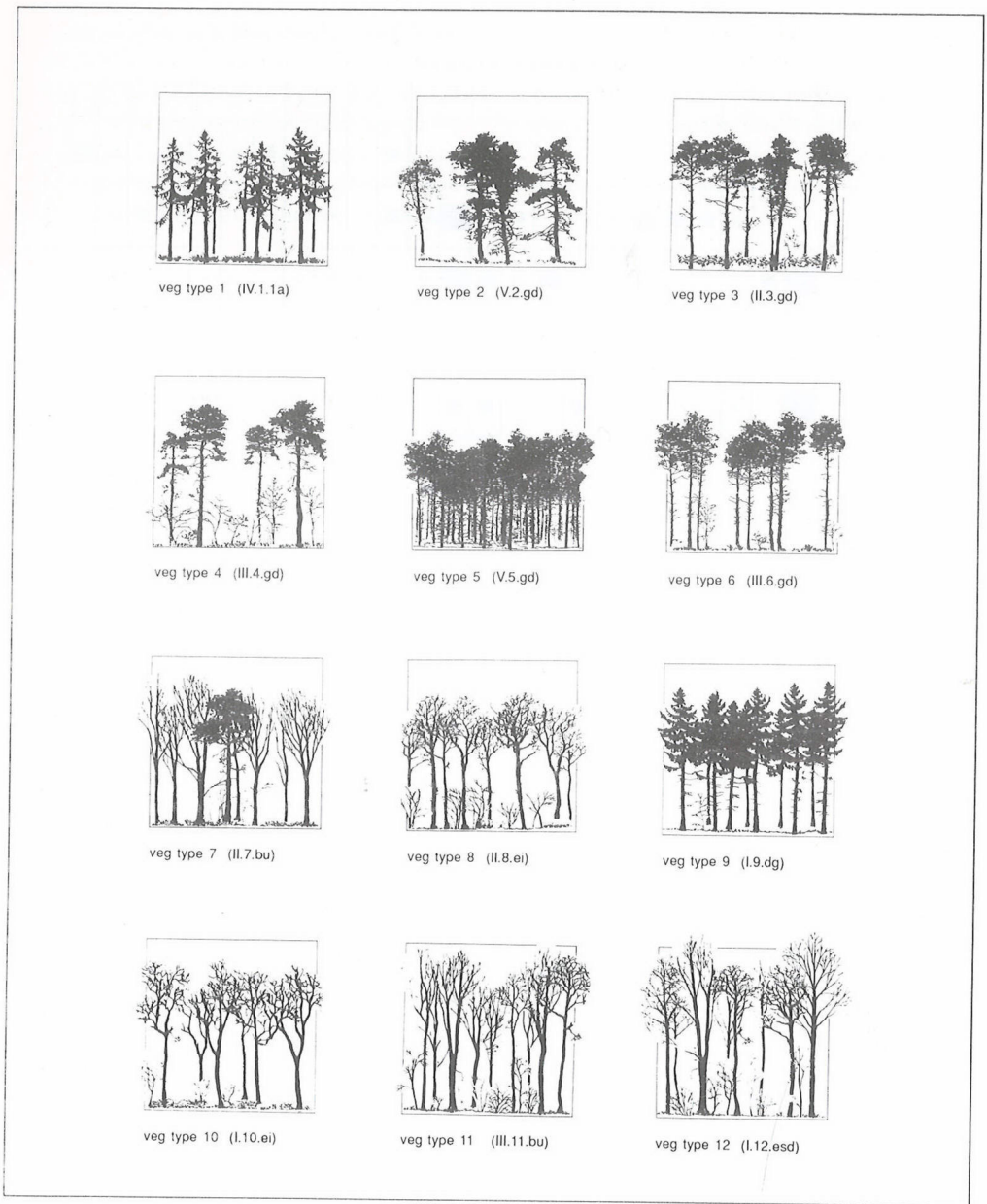
Groeiplaats I: Rijke oude bouwlanden. Groeiplaats II: Rijke gronden binnen het stuwwal-complex en arme oude bouwlanden. Groeiplaats III: Arme gronden binnen het stuwwal-complex en rijke stuifzandgronden. Groeiplaats IV: Vochtige tot natte dekzanden en uitgestoven laagten. Groeiplaats V: Droge dekzanden en arme stuifzanden.

en *Leucobryum glaucum*. Het betreft hier een Rompgemeenschap van het *Quercion robori-petraeae*.

6. Gemeenschap van *Deschampsia flexuosa* en *Dryopteris dilatata*. Evenals type 2 betreft het hier een door tapijten van *Deschampsia flexuosa* gedomineerd type van lichte naaldbossen. De samenstelling van de ondergroei wijst echter op rijkere milieu-omstandigheden. *Erica tetralix* en *Calluna vulgaris* ontbreken geheel; oligotrafente mossoorten van het geslacht

Campylopus (*C. pyriformis* en *C. flexuosus*) komen weinig voor, en er is nauwelijks verjonging van Grove Den. Daartegenover staat het voorkomen van een hele reeks soorten kruiden en mossen van een rijker milieu, waarvan *Dryopteris* de meest opvallende is. Ook dit vegetatietype kan beschouwd worden als een Rompgemeenschap van het *Quercion robori-petraeae*.

7. Gemeenschap van *Vaccinium myrtillus* en *Leucobryum glaucum*. Dit is een vege-



Figuur 2: Geschematiseerde structuurtekeningen van een twaalftal bostypen; voor elk vegetatietype is één tekening opgenomen. De codes (tussen haakjes) hebben betrekking op de groeiplaats, het vegetatietype en de dominante boomsoort.

tatietype van loofbossen en gemengde loofnaaldbossen met een schaarse ondergroei. Alleen *Vaccinium myrtillus* kan plaatselijk tot hoge bedekkingen komen. In de ongemengde Beukenbossen echter is ook de bedekking van *Vaccinium myrtillus* erg gering. Kenmerkend is het constante voorkomen van *Leucobryum glaucum*, een soort die op de Utrechtse Heuvelrug in dit type zijn optimum heeft. Opvallend is niet alleen de hoge presentie van de soort, maar ook de relatief hoge bedekking en de grote vitaliteit, tot uitdrukking komend in de grootte van de pollen. Een andere opvallende, zij het minder algemene soort van deze bossen is *Dicranum majus*. Ook voor dit type geldt dat op grond van de huidige soortensamenstelling een syntaxonomische plaatsing binnen het *Quercus roboris-Betuletum* voor de hand ligt. De successie zal, althans op een deel van de door deze gemeenschap bedekte groeiplaatsen, verlopen in de richting van het *Fago-Quercetum petraeae*.

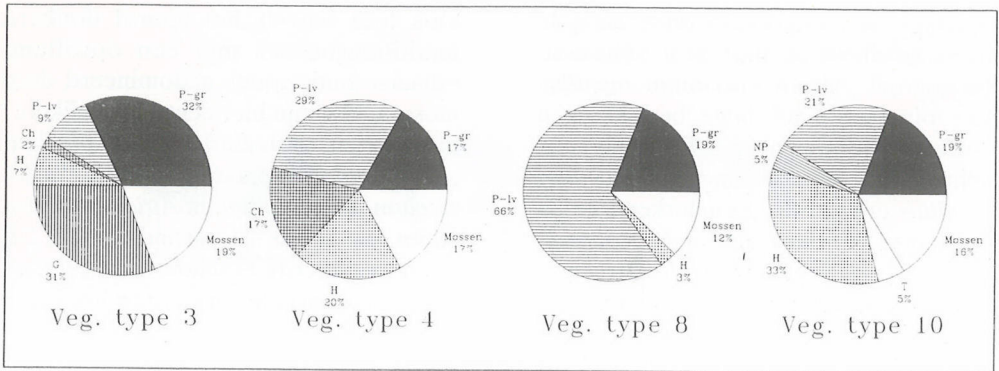
8. Gemeenschap van *Prunus serotina*. Een ondergroei die gekenmerkt wordt door een hoge bedekking van *Prunus serotina* (in struik- en/of kruidlaag) komt vooral voor in loofbossen, met name onder Zomereik. Naast *Prunus serotina* komen opvallend weinig soorten in deze bossen voor. De begeleidende soorten die wel voorkomen hebben een opvallend lage gemiddelde bedekking. Het betreft hier een Derivaatgemeenschap van het *Quercion robori-petraeae*.

9. Gemeenschap van *Hypnum cupressiforme* en *Atrichum undulatum*. Dit vegetatietype kan beschouwd worden als de relatief voedselrijke tegenhanger van type 5.

Ook hier betreft het vooral donkere naaldhoutbossen met een opvallend schaarse ondergroei, gedomineerd door mossen. Het zijn hier echter de "rijkere" mossoorten, zoals *Eurhynchium praelongum*, *Pseudoscleropodium purum*, *Plagiothecium denticulatum* en *Atrichum undulatum*, die op de voorgrond treden. Dit vegetatietype kan beschouwd worden als een zeer verarmde variant van het *Fago-Quercetum petraeae*.

10. Gemeenschap van *Holcus mollis* en *Lonicera periclymenum*. Het betreft hier een karakteristiek vegetatietype van lichte loof- en naaldhoutbossen. Kenmerkend zijn de hoge bedekking van *Holcus mollis*, alsmede het voorkomen van *Moehringia trinervis* en *Poa trivialis*. *Lonicera periclymenum* komt in dit type zeer algemeen en vaak weelderig ontwikkeld voor. De verdere floristische samenstelling is mede afhankelijk van het opstandstype. Zo komt onder Grove Den *Pseudoscleropodium purum* frequent voor, terwijl in Eikenbossen die tot dit type behoren regelmatig natuurlijke verjonging van Beuk wordt aangetroffen. Opvallend is tenslotte het geringe aantal mossoorten. Het type wordt syntaxonomisch aangeduid als de Rompgemeenschap van *Holcus mollis* van het *Quercion robori-petraeae*.

11. Gemeenschap van *Acer pseudoplatanus* en *Amelanchier lamarckii*. Dit is een enigszins ruderaal type van gemengde loofbossen. De ondergroei is schaars, maar het aantal soorten dat in de struiklaag voorkomt is relatief groot. Een tweetal soorten van deze laag heeft in dit type zijn optimum, namelijk *Amelanchier lamarckii* en *Castanea sativa*. *Acer pseudo-*



Figuur 3: Vier levensvormenspectra van Grove dennenbos op groeiplaats II (rijke gronden binnen het stuwwalcomplex en arme oude bouwlanden). Het eerste spectrum heeft betrekking op oude bossen met een ondergroei van de geofyt *Pteridium aquilinum* (veg. type 3). In ongestoorde bossen (veg. type 4) komen chamae fyten (*Vaccinium*, *Calluna*) veel voor. In Grove dennenbos dat volgegroeid is met *Prunus serotina* (veg. type 8) hebben de fanero- fyten de overige levensvormen bijna geheel verdrongen. De hemicryptofyten *Holcus mollis* en *Agrostis capillaris* hebben hun optimum in jonge bossen en oude bouwlanden (veg. type 10).

platanus is algemeen en komt alleen in het hierna te bespreken type (no. 12) met een hoger presentiecijfer voor. Het betreft hier een verstoorde vorm van *Fago-Quercetum petraeae*.

12. Gemeenschap van *Acer pseudoplatanus* en *Hedera helix*. Dit gemengde loofbostype wordt gekenmerkt door een goed ontwikkelde, relatief soortenrijke struiklaag met als ondergroei vaak tapijten van kruipende *Hedera helix*. De soortensamenstelling wijkt sterk af van alle overige typen, met uitzondering van die van type 11 dat een overgangspositie inneemt, maar minder soortenrijk is en duidelijk meer ruderaal. De soortensamenstelling wijst op een voor de Utrechtse Heuvelrug hoge voedselrijkdom van de standplaats. Naast het voorkomen van soorten die in de andere typen (vrijwel) ontbreken, zo-

als *Hedera helix*, *Ribes rubrum* en *Taxus baccata*, is ook het ontbreken van een aantal elders constante soorten zoals *Deschampsia flexuosa* en *Hypnum cupressiforme* opvallend. Syntaxonomisch komt dit type goed overeen met het door Van der Werf (1987) onderscheiden *Fago-Quercetum petraeae hederetosum*.

Factoren die het ecosysteem bepalen

Het ecosysteem wordt pragmatisch gedefinieerd als een vaste combinatie van vegetatietype, groeiplaats en opstandstype. In Figuur 1 worden 54 boscossysteemttypen onderscheiden. De verdeling van de vegetatietypen over de groeiplaatseenheden en opstandstypen is niet willekeurig. Toch is niet elk vegetatietype gebonden aan een vaste combinatie van groeiplaats en opstandstype. Verschillen

in beheer en tijdsduur van de bosontwikkeling kunnen de verscheidenheid aan vegetatietypen vergroten, maar ook een convergentie bewerkstelligen. Er is sprake van een complex netwerk van relaties tussen de vegetatietypen en de achterliggende ecologische factoren.

Een praktisch hulpmiddel om de belangrijkste richtingen in dit labyrint van ecologische relaties te onderscheiden is het door Vos & Stortelder (1988) geïntroduceerde begrip van ecosysteem bepalende factoren. Hierbij wordt een onderscheid gemaakt in door de fysiografie, door het beheer en door de vegetatie bepaalde systemen, waarbij uiteraard ook tussenvormen voorkomen. Ten aanzien van de bossen van de Utrechtse Heuvelrug zijn de volgende relaties aan te geven.

De invloed van het abiotische milieu op de vegetatie-ontwikkeling in de bossen op de Utrechtse Heuvelrug is evident. De verdeling van de vegetatietypen over de groeiplaatseenheden geeft een diagonale structuur te zien. Dit is niet verwonderlijk, aangezien de volgorde van de groeiplaatsen voornamelijk wordt bepaald door een afnemende voedselrijkdom van de bodem; hetzelfde geldt voor de vegetatietypen, die globaal gerangschikt zijn naar de indicatiewaarde voor voedselrijkdom.

De diagonaal is echter niet strak: sommige vegetatietypen zijn duidelijk gebonden aan één of twee groeiplaatsen, andere komen over een bredere abiotische range voor. Het sterkst door de fysiografie bepaalde bostypen komen voor op plaatsen die binnen de Utrechtse Heuvelrug als extreem beschouwd kunnen worden. Esdoorn-/Lindebossen met een ondergroei van *Hedera helix* (type 12) komen alleen

voor op gronden met diep verwerkte, met compost verrijkte, dikke cultuurdekken. Grove Den- en Lariksbossen met een ondergroei van *Molinia caerulea* (type 1) zijn kenmerkend voor arme, vochtige tot natte dekzanden en uitgestoven laagten. Ook de bossen met een ondergroei van *Deschampsia flexuosa* en *Vaccinium myrtillus* (type 4) of dominantie van *Holcus mollis* (type 10) zijn sterk door de fysiografie bepaald. Hoewel deze beide vegetatietypen op twee verschillende groeiplaatseenheden kunnen voorkomen, is het voorkomen toch beperkt tot een duidelijk te definiëren milieutype: respectievelijk glaciële afzettingen zonder cultuurdek en cultuurdekken van minimaal 30 cm dikte.

In het geval van de bossen met een ondergroei van *Holcus mollis* is er bovendien sprake van door het beheer bepaalde ecosystemen. Het betreft hier namelijk relatief jonge bosbodems, waarop na de bosaanleg eerst een hakhoutbeheer is gevoerd. Nog dominanter is de beheersinvloed in de bossen met een ondergroei van *Deschampsia flexuosa* en *Dryopteris dilatata*, één van de meest algemene vegetatietypen op de Heuvelrug. Het betreft hier voornamelijk jonge productiebossen van Grove Den. Het type komt voor op bijna alle groeiplaatsen, maar de leeftijd van de bosbodem is nooit zeer hoog. Ook de opstanden zelf zijn relatief jong en er is geen sprake van een hakhoutvoorgeschiedenis, noch van voormalig beheer als parkbos.

Bosecosystemen die in sterke mate door de vegetatie worden bepaald zijn minder algemeen. Het meest sprekende voorbeeld is het (veelal gemengde) Beuken-

bos met een ondergroei van *Vaccinium myrtillus* en *Leucobryum glaucum* (type 7). Deze bossen komen op alle onderscheiden groeiplaatseenheden voor. Het betreft oude opstanden van Beuk op oude bosbodems. De Beuk, als dominante boomsoort, is er hier in geslaagd om het milieu zodanig om te vormen dat het gehele ecosysteem tot op zekere hoogte onafhankelijk is geworden van de primaire groeiplaats. Processen die hierbij van belang zijn, zijn onder andere opbouw van het humusprofiel en wortelconcurrentie. De bedoelde bostypen benaderen in feite de Potentieel-Natuurlijke Vegetatie meer dan elk ander bostype op de Heuvelrug.

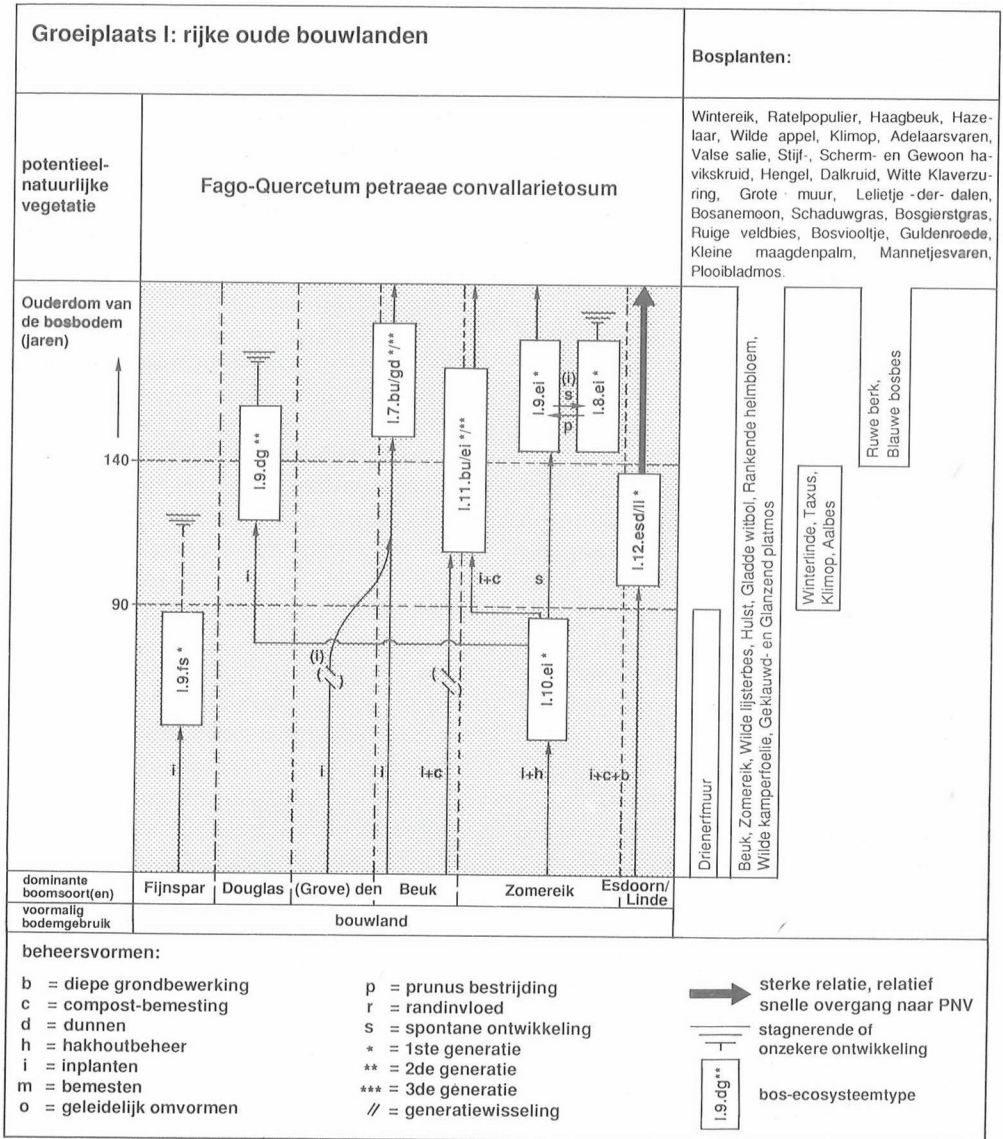
Een ander voorbeeld van in hoge mate door de vegetatie bepaalde systemen wordt gevormd door de bossen met een ondergroei van *Pteridium aquilinum* (type 3). Hier is het de Adelaarsvaren die door middel van wortelconcurrentie en opbouw van de strooisellaag andere plantesoorten uit het systeem weert. Overigens speelt bij het ontstaan van de Adelaarsvarenvelden ook het beheer een rol. Zij ontstaan namelijk veelal na kaalkap, al dan niet gevolgd door tijdelijke begrazing.

Ook de overige, hier niet besproken ecosysteemttypen kunnen binnen deze drie hoofdrichtingen van ecosysteemontwikkeling geplaatst worden, veelal als intermediair van twee der besproken hoofdtypen. Aparte vermelding verdienen de opgaande "donkere" bossen (d.w.z. opstanden van Fijnspaar, Douglasspar en andere, minder algemene sparresoorten), die een min of meer intermediaire positie innemen tussen de drie genoemde hoofdtypen. Zij worden enerzijds sterk bepaald door het beheer, want het betreft mono-

cultures van exoten. Anderzijds worden zij echter ook door de vegetatie bepaald: door hoge lichtconcurrentie en het type strooisel bepalen de bomen de (zeer beperkte) mogelijkheden voor de ontwikkeling van de kruidlaag. In beperkte mate worden zij tenslotte door de fysiografie bepaald, omdat de ondergroei ("arm" dan wel "rijk" mossen-type, respectievelijk vegetatietype 5 en 9) samenhangt met de kwaliteit van de groeiplaats.

Syndynamiek en bosontwikkelingsmodellen

De onderscheiden bostypen zijn geen onveranderlijke eenheden; het ene type ontwikkelt zich uit het andere door spontane processen (successie) of door veranderend bosbeheer, een proces dat wij "vervanging" noemen (bijv. als gevolg van opstandswisseling). In de praktijk lopen successie en vervanging door elkaar heen. Het leggen van temporele verbanden tussen de onderscheiden bostypen is daardoor een complexe zaak en deels een kwestie van "best professional judgement". Wij hebben ons bij het opstellen van ontwikkelingsreeksen beperkt tot de bostypen die in het kader van deze studie zijn onderscheiden. Om de geconstateerde temporele relaties inzichtelijk te maken zijn de onderscheiden ecosysteemttypen per groeiplaats gerangschikt naar ouderdom van de bosbodem, beheersmaatregelen, voormalig grondgebruik en aangeplante boomsoort. Het resultaat is een "syndynamisch model". Figuur 4 geeft een voorbeeld van een dergelijk syndynamisch model en wel voor groeiplaats I: de rijke oude bouwlanden. Met de term "rijke oude bouwlanden" wordt hier bedoeld: gronden met een cul-



Figuur 4: Ontwikkeling van de bosecosystemen op rijke oude bouwlanden (groeiplaats I).

tuurdek dikker dan 50 cm en gronden met een cultuurdek van 30 tot 50 cm in tenminste zwaklemig of lemig zand (resp. enkeerd- en loopodzolgronden; De Bakker & Schelling 1989). Al deze gronden zijn vroeger, veelal tot in de negentiende eeuw, als bouwland in gebruik geweest; het cultuurdek is ontstaan door stelselmatige, vaak eeuwenlange bemesting met een uit de potstal afkomstig mengsel van dierlijke mest, zand, heideplaggen, bosstrooisel, e.d. Op de Utrechtse Heuvelrug komen deze gronden onder andere veel voor op de flanken van de dekzandruggen.

Uit Figuur 4 valt af te leiden dat op deze groeiplaats bijna uitsluitend loofbossen zijn aangetroffen. Opvallend is vooral het grote aandeel van de eikenbossen. Douglas- en Fijnsparbossen komen sporadisch voor, Lariks en (ongemengde) dennenbossen ontbreken. Een niet zeer algemeen, maar voor deze groeiplaats karakteristiek bostype is het hoogopgaande, gemengde landgoedbos met soorten als Gewone Esdoorn, Beuk, Paardekastanje en Winterlinde in de boomlaag en een ondergroei van *Hedera helix* en *Acer pseudoplatanus* (I.12.esd/li).

De jongste bossen, die nog in deze eeuw werden aangeplant op deze groeiplaats, betreffen opstanden van Fijnspar (I.9.fs) en Zomereik (I.10.ei). Onder de Fijnspar is de ondergroei schaars; onder eik daarentegen is de ondergroei goed ontwikkeld. Dit geldt in het bijzonder voor de kruidlaag, waarin grassoorten tot hoge bedekking komen (met name *Holcus mollis*, die in de bossen van de Heuvelrug typisch is voor oude bouwlanden). De ondergroei van de eikenbossen die aanvankelijk als hakhout

werden beheerd en via een spaartelgenfase zijn omgevormd naar opgaand bos, kan na verloop van tijd overgaan in diverse andere vegetatietypen. De Fijnspar is op deze groeiplaats geen stabiel element in de bosontwikkeling.

De omvorming van eikehakhout naar Douglasopstanden is niet van grote betekenis; het betreft hier slechts een geringe oppervlakte. Op landgoederen werden voormalige eikehakhoutpercelen ook wel omgezet in gemengde loofbossen, vooral met Beuk. Vaak werd hierbij compostbemesting toegepast; ook werden wel bolgewassen ingebracht.

Als gevolg van spontane ontwikkeling gaat type I.10.ei (voormalig eikehakhout met een ondergroei van *Holcus mollis*) over in type I.9.ei, waarbij de bedekking van de mossen sterk toeneemt. Dit bosecosysteem kan door spontane vestiging van *Prunus serotina* overgaan in I.8.ei. Massale vestiging van *Prunus serotina* vindt vooral plaats in de nabijheid van zwaar-bemeste cultuurgronden. Door bestrijding van de "bospest" kan opnieuw type I.9.ei ontstaan. Bij achterwege blijven van zuivering (het verwijderen van de spontane verjonging) vestigt zich in dit type de Beuk en treedt een geleidelijke verschuiving op naar een beukenbos.

Het ecosysteemtype I.7.bu/gd betreft bossen met dominantie van Beuk, al dan niet gemengd met een klein aandeel Grove Den. Dit bostype komt voor op oude bosbodems (bosaanleg voor 1850) en kan ontstaan zijn zowel door aanplant van Beuk, als door aanplant van Grove Den. In het laatste geval wordt de Grove Den na verloop van tijd door spontaan gevestigde Beuk verdrongen, hetgeen uiteindelijk resulteert in een min of meer zuiver Beukenbos.

Voor elk der onderscheiden groei-plaatseenheden is er sprake van een tweetal ontwikkelingsrichtingen. Op de eerste plaats zal bij toenemende ouderdom van de bosbodem het aantal typische bosplanten geleidelijk toenemen. Op de tweede plaats wordt, bij achterwege blijven van bosbouwkundig beheer, per groeiplaats een convergentie van de vegetatie-ontwikkeling in de richting van de Potentieel-Natuurlijke Vegetatie verwacht. In het hierboven als voorbeeld gepresenteerde geval van de rijke oude bouwlanden is dit het *Fago-Quercetum petraeae convallarietosum* (zie ook Van der Werf 1987). Hoe de Potentieel-Natuurlijke Vegetatie zich exact zal ontwikkelen is echter onzeker, gezien de ingrijpende verandering van de groeiplaatsen als gevolg van milieuverontreiniging.

Gerefereerde literatuur

- Bakker, H. de & J. Schelling (1989).** Systeem voor bodemclassificatie van Nederland. Tweede druk. Wageningen. 144 pp.
- Bannink, J.F., H.N. Leys & I.S. Zonneveld (1973).** Vegetatie, groeiplaats en boniteit in naaldhoutbossen in Nederland. Mededelingen van de Stichting voor Bodemkartering, Bodemkundige Studies 9. Wageningen.
- Hill, M.O. (1979a).** 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.
- Hill, M.O. (1979b).** DECORANA. A FORTRAN program for detrended correspondence analysis and reciprocal averaging. Cornell University, Ithaca. New York.
- Leys, H.N. (1964).** Een vegetatiekartering van het Speulderbos. De Levende Natuur 67 (1): 17-24.
- Raunkiaer, C. (1934).** The life-forms of plants and statistical plant-geography. Oxford.
- Schaminée, J.H.J., A.H.F. Stortelder & V. Westhoff (1990).** Plantengemeenschappen van Nederland. De identificatie en classificatie van plantensociologisch onverzadigde gemeenschappen. Intern rapport, Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Leersum. 19 pp.
- Staatsbosbeheer (1984).** Meerjarenplan bosbouw. Beleidsvoornemen. Staatsuitgeverij, 's-Gravenhage.
- Stortelder, A.H.F. & P.W.F.M. Hommel (1990).** De bossen van de Utrechtse Heuvelrug; classificatie van boscosystemen op basis van groeiplaats, boomsoort en ondergroei. De Dorschkamp, rapport 615. Wageningen. 144 pp.
- Vos, W. & A.H.F. Stortelder (1988).** Vanishing Tuscan landscapes. Landscape ecology of a Submediterranean-Montane area (Solano Basin, Tuscany, Italy). Diss., G.U. Amsterdam. 510 pp.
- Werf, S. van der (1987).** Natuurtechnisch bosbeheer. II: Bosgemeenschappen en hun beheer. Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Leersum. Manuscript.
- Westhoff, V. & A.J. den Held (1969).** Plantengemeenschappen in Nederland. Zutphen. 324 pp.