

BOOMSOORT BEPAALT BOSTYPE OP VERZURINGSGEVOELIGE BODEM

P.W.F.M. Hommel & R.W. de Waal

De indeling van het Nederlandse bos zoals gegeven in *De vegetatie van Nederland* (Stortelder et al. 1999) is primair gebaseerd op verschillen in floristische samenstelling van de struik- en kruidlaag. De al of niet aangeplante boomsoort speelt als onderdeel van de vegetatie bij de indeling doorgaans een ondergeschikte rol, met name in de loofbossen van de minerale gronden buiten de invloedssfeer van de grote rivieren. Ook als verklarende milieu-factor blijft de boomsoort grotendeels buiten beeld. In het algemeen worden de verschillen in bostype (in feite dus in soortensamenstelling van de ondergroei) primair verklaard vanuit verschillen in groeiplaats, waarbij verschillen in ouderdom, verstoring en beheer en ook aanplant impliciet als nuanceringen binnen het almachtige kader van de groeiplaats worden gezien. Van der Werf (1991) gaat in de toelichting bij zijn indeling nog een stap verder en stelt dat verschillen in boomsoort in vegetatiekundig opzicht 'niet leiden tot andere typen, maar tot tijdelijke afwijkingen van de typen'. De geïntegreerde ecosysteembenadering zoals uitgewerkt voor de bossen van de Utrechtse Heuvelrug (Stortelder & Hommel 1990), waarbij ook de boomsoort als gelijkwaardige verklarende factor expliciet is onderzocht, heeft tot op heden nauwelijks navolging gevonden.

In dit artikel willen wij aangeven dat de boomsoort een grote invloed kan hebben op de soortensamenstelling van de ondergroei en daarmee op de syntaxonomische positie

van het bos. De sturende mechanismen berusten hierbij vooral op verschillen in strooiselkwaliteit, dat wil zeggen op verschillen in chemische samenstelling en afbreekbaarheid. Binnen het traject van matig voedselrijke, verzuringsgevoelige groeiplaatsen blijkt de boomsoort zelfs op klasse-niveau bepalend te zijn voor de vegetatieontwikkeling.

Bostype en dominante boomsoort

Bij de elzenbroekbossen (*Alnetea glutinosae*), berkenbroekbossen (*Vaccinio-Betuletea pubescentis*) en de wilgenvaldebossen (*Salicetea purpureae*) is het verband tussen boomsoort en bosgemeenschap weliswaar evident, maar voor elk van deze klassen geldt dat (extreme) eigenschappen van de groeiplaats slechts dominantie van één boomsoort, respectievelijk -geslacht, toelaten. De groeiplaats bepaalt hier dus zowel bosgemeenschap als boomsoort. Bij de naaldbossen (*Vaccinio-Piceetea*) ligt de zaak anders: volgens de in *De vegetatie van Nederland* gehanteerde indeling wordt elke bosgemeenschap waarin de boomlaag door naaldhout wordt gedomineerd *a priori* in deze klasse geplaatst, ongeacht de soortensamenstelling van de ondergroei. Dit gebeurt omdat aansluitend bij de internationale literatuur in het systeem de fysiognomie als eerste indelingscriterium wordt gehanteerd, maar ook om pragmatische redenen: ken- en differentiërende soorten van de klasse en lagere eenheden zijn in ons land te zeldzaam om er een praktisch gebruik

bare indeling op te baseren. Het gevolg van deze benadering is wel dat binnen het *Dicrano-Pinion* en het *Quercion roboris* op (sub)associatieniveau een aantal 'parallele gemeenschappen' worden onderscheiden, dat wil zeggen gemeenschappen die in soortensamenstelling van de ondergroei sterk overeenkomen, maar louter op grond van de boomsoort in verschillende klassen worden geplaatst. De overeenkomsten in soortensamenstelling tussen deze parallele gemeenschappen duiden erop dat de desbetreffende boomsoorten in het algemeen niet sterk verschillen in invloed op de ondergroei via lichtklimaat, wortelconcurrentie of strooiselkwaliteit. Deze factoren kunnen echter binnen de klasse der naaldbossen wel degelijk van belang zijn, met name in sparrenbossen of in jonge aanplant van den of larix. Dergelijke 'donkere' opstanden worden vanwege hun spaarzame ondergroei met vrijwel uitsluitend mossen geïnclassificeerd als rompgemeenschap. Welke rompgemeenschap aanwezig is, hangt mede af van de strooiselkwaliteit en daarmee van de boomsoort. Zo herbergen opstanden van douglasspar een eutrafentere mosflora dan fijnspar-opstanden op dezelfde groeiplaats.

Voor de loofbossen van de minerale gronden (met uitzondering van de lage uiterwaarden en het zoetwatergetijdengebied) ligt de zaak aanzienlijk gecompliceerder. Binnen deze groep van bossen worden twee klassen onderscheiden, die tezamen een aanzienlijk deel van het Nederlands bos-areaal omvatten: de *Quercio-Fagetea* op voedselrijke bodem en de *Quercetea robori-petraeae* op voedselarme bodem. Het onderscheid tussen deze twee klassen is niet eenduidig terug te voeren op verschillen in boomsoort. In beide klassen zijn zomereik, beuk en soms ook ruwe berk prominent aanwezig. Wel kunnen in de *Quercio-Fagetea* een aantal boomsoorten op de voorgrond treden die gebonden zijn aan een relatief voedselrijk milieu (o.a. es, gladde iep en zoete kers) en binnen de

Quercetea robori-petraeae ontbreken. Essentieel voor de indeling is hun aanwezigheid echter allerminst. Alleen in oude beukenbossen op de arme zandgronden (associatie *Deschampsio-Fagetum*) is sprake van een duidelijke relatie tussen boomsoort en bostype (zie ook Jahn 1979). De floristische basis van deze gemeenschap is echter zwak: de associatie is vooral negatief gedefinieerd en de enige kensoort, *Pseudotaxiphyllum elegans* (= *Isopterygium elegans*), is nagenoeg beperkt tot één van de drie onderscheiden subassociaties.

Het is verwarrend dat in de benaming van de verschillende bostypen van *Quercio-Fagetea* en *Quercetea robori-petraeae* boomsoorten worden gebruikt (Berken-Eikenbos, Wintereiken-Beukenbos, Eiken-Haagbeukenbos etc.), terwijl de aanwezigheid van deze bomen in een concreet bos niet noodzakelijk is om dat bos toch tot één van die associaties te rekenen. De bostypen zijn namelijk vernoemd naar de kenmerkende boomsoort-samenstelling van natuurlijke bossen met een vergelijkbare ondergroei, waarbij veelal buitenlandse situaties als referentie worden gebruikt. Voor de dagelijkse praktijk van een Nederlandse bosbeheerder zijn de namen van de bostypen daarmee niet meer dan codewoorden, 'ongeveer zoals de naam Bakker geenszins waarborgt, dat een persoon die deze naam draagt in staat is u kadetjes te leveren' (Westhoff et al. 1973).

'Arme' bossen en 'rijke' bossen

Wij zullen ons hier verder beperken tot de loofbossen van de minerale gronden, voor zover gelegen buiten de invloed van de grote rivieren: de *Quercetea robori-petraeae* op voedselarme bodem en de *Quercio-Fagetea* op voedselrijke bodem. Dit onderscheid is gebaseerd op een groot aantal plantensoorten, die een voorkeur hebben voor één van beide klassen. De 'rijke' bossen worden gekenmerkt door een uit-

bundig en bloemrijk voorjaarsaspect, een hoge soortdiversiteit en het optreden van diverse zogenaamde oud-bossoorten (zie onder andere Hermy 1985; Honnay et al. 1999). Kenmerkende *Quercus-Fagetum*-soorten zijn onder andere *Anemone nemorosa*, *Allium ursinum* en *Primula elatior*. De *Quercetum*-bossen missen het bloemrijke voorjaarsaspect, zijn gemiddeld veel soortenarmer en herbergen minder oud-bossoorten, terwijl de meerderheid van de aanwezigende soorten ook buiten het bos kan optreden of daar zelfs zijn optimum heeft, bijvoorbeeld in bosranden en heide. Voorbeelden van soorten die wij in de 'arme' bossen aantreffen zijn onder andere *Vaccinium myrtillus*, *Deschampsia flexuosa* en *Pteridium aquilinum*.

Het is opvallend dat het onderscheid tussen arme en rijke bossen in het veld qua soortensamenstelling vaak duidelijk en abrupt is, terwijl in het abiotisch milieu veelal sprake is van geleidelijke overgangen. Overgangen tussen rijk en arm bos in vegetatiekundige zin bestaan wel, maar zijn zeldzaam en veelal gebonden aan heel specifieke milieu's, zoals (letterlijk) dubbele bodems: arm dekzand op relatief rijke keileem of oppervlakkig ontkalkt duinzand.

Vanuit plantensociologisch perspectief is een groot verschil in soortensamenstelling tussen twee 'aangrenzende' klassen natuurlijk verheugend. De vraag is echter hoe een dergelijke discontinuïteit in soortensamenstelling binnen een overduidelijk abiotisch continuüm van arm naar rijk verklaard kan worden. Het lijkt onwaarschijnlijk dat er sprake zou zijn van één factor in het abiotisch milieu die voor een groot aantal plantensoorten exact dezelfde drempelwaarde zou vertonen, te meer daar beide klassen op een breed scala aan typen moeder materiaal voor blijkt te kunnen komen. De verklaring van het ogenschijnlijk merkwaardige fenomeen van contrasterende bostypen in een abiotisch

continuüm is dat de ontwikkeling van rijke dan wel arme bossen (in vegetatiekundige zin) berust op een tweetal fundamenteel verschillende processen in de ontwikkeling van de bosbodem. Beide processen hebben een zichzelf versterkend karakter, waardoor het na verloop van tijd steeds moeilijker wordt de ingeslagen successie-weg te verlaten. Verschillen in humusvorm spelen hierbij een doorslaggevende rol (Hommel et al. 2001).

Humus als sturende factor

Voor een goed begrip van de verschillen in ecosysteemontwikkeling binnen de rijke en de arme bossen is het nuttig om, in navolging van Jenny (1961), een onderscheid te maken tussen onveranderlijke (onafhankelijke) en veranderlijke (afhankelijke) groeiplaatsfactoren.

De bosontwikkeling op uitgesproken voedselrijke groeiplaatsen wordt blijvend bepaald door onveranderlijke factoren, zoals de basen- en voedselrijkdom van het moeder materiaal (De Waal 1996). In een voedsel- en basenrijk milieu vindt namelijk een snelle strooiselvertering plaats en door het rijke bodemleven treedt een intensieve menging van humus en minerale bodemdeeltjes op. Hierbij ontstaat een luchtige, 'milde' *inwendige* strooisellaag (*mull*). Verzuring treedt hierbij nauwelijks op en zowel voedingsstoffen als basen blijven voor de kruidlaag beschikbaar.

In bossen op uitgesproken voedselarme groeiplaatsen daarentegen wordt de invloed van de onveranderlijke factoren geleidelijk minder groot en wordt de wederzijdse beïnvloeding van de veranderlijke factoren als vegetatie, bodem en humus steeds belangrijker. In een voedsel- en basenarm milieu zijn het vooral - langzaam werkende - schimmels die het strooisel afbreken, terwijl de invloed van de bodemfauna gering is. Zowel de diversiteit als het aantal van de

bodemdieren is laag; doormenging van humus speelt nauwelijks een rol. Door de traagheid van de strooiselvertering en het ontbreken van doormenging ontstaat op het minerale bodemprofiel een *uitwendige* strooisellaag (*mor* of *moder*). In de minerale ondergrond is uitspoeling van humus, calcium, ijzer en aluminium het belangrijkste bodemvormende proces. Hierbij ontstaat een (micro)podzol. Deze ontwikkeling gaat gepaard met een gestage verzuring en verarming. Hierbij is duidelijk sprake van een zichzelf versterkend effect: bij omzettingen in de uitwendige strooisellaag ontstaan namelijk organische zuren die het laatste restje van de buffercapaciteit in de minerale bovengrond verbruiken. Door de verzuring neemt de activiteit van de bodemfauna verder af, waardoor het strooisel nog trager verteert en er meer strooisel boven op de minerale bodem blijft liggen. Het resultaat is dat er weer meer organische zuren de bodem inspoelen, waardoor in steeds sneller tempo verzuring en verarming plaatsvindt (zie o.a. Kuiters 1987).

In het overgangsgebied van een arm naar een rijk milieu is het niet op voorhand duidelijk of het bos zich zal ontwikkelen in de richting van een rijk dan wel een arm ecosysteem. In een eerder artikel betoogden wij dat juist in dit 'machtsvacuüm' de boomsoort de doorslag zou kunnen geven (Hommel et al. 2001).

De rol van de boomsoort

De boomsoort beïnvloedt de ondergroei vooral via de factoren licht, wortelconcurrentie en strooisel. Op plaatsen waar de ontwikkeling naar een rijk dan wel een arm systeem niet *a priori* vaststaat, is vooral de laatstgenoemde factor van belang (Miles 1985). De chemische eigenschappen van het strooisel zijn afhankelijk van de boomsoort, al heeft ook de basenrijkdom van het

moedermateriaal daar enige invloed op. Zo is bekend dat het strooisel van de meeste boomsoorten op voedselrijke gronden rijker aan mineralen is dan op arme gronden (Muys 1991). Op vergelijkbare groeiplaatsen treden echter grote verschillen in strooiselkwaliteit op tussen de verschillende boomsoorten, met name wat het kalkgehalte betreft (Duvigneaud & Denaeyer-De Smet 1973; Muys 1991; Sioen et al., 1991). De kwaliteit van het strooisel (nutriënten- en basenrijkdom, zuurgraad) is vervolgens bepalend voor de activiteit van diverse soorten bodemdieren. Hoe groter de activiteit van de bodemfauna, des te sneller verloopt de afbraak. Dit resulteert in grote verschillen in strooiselvertering. Zo blijkt onder linde, iep, es en berk de vertering veel sneller te verlopen dan onder eik en beuk, en de verschillen zijn groter naarmate de groeiplaats zuurder en armer is (Heath et al. 1966).

De conclusie is dat op groeiplaatsen met intermediaire trofie- en zuurgraad de boomsoort bepalend is voor de humusvorm, basenhuishouding en zuurgraad van de bosbodem. Daarmee bepaalt de boomsoort ook of de ecosysteemontwikkeling leidt in de richting van een rijk bos (*Quercus-Fagetum*) dan wel in de richting van een arm bos (*Quercetum robori-petraeae*). Een indirecte aanwijzing hiervoor vinden wij ook bij Rackham (1980), die voor Engelse bosgroeiplaatsen per boomsoort de zuurgraad geeft waarbij een omslag plaatsvindt van inwendige naar uitwendige humusprofielen.

Waar kunnen we nu deze 'overgangsgroeiplaatsen' vinden? Gedefinieerd naar grondsoort en kalkrijkdom betreft het alle kalkloze of kalkarme, lemige zanden, ontcalcite lemen (lössleem, keileem en oude terrasleem) en ondiep ontcalcite, leemarme zandgronden (vooral in de kustduinen), alsmede kalkloze zanden voor zover deze op een ondergrond van keileem

of 'potklei' liggen. Dergelijke gronden vinden wij in heel verschillende delen van ons land: onder andere op de Zuid-Limburgse plateau randen, op de Drentse keileemplateaus, op oude rivierterrassen langs de Maas in Midden-Limburg, langs de binnenduinrand, in stuwwallandschappen zoals de Veluwe en de Utrechtse Heuvelrug, en in de beekdalen van Oost-, Midden- en Zuid-Nederland. Natuurlijk bestaan al deze gebieden niet alleen maar uit overgangsgroeiplaatsen, maar bij elkaar gaat het wel om een aanzienlijk deel van de zand- en leemgronden van ons land.

Traditioneel wordt in het bosbeheer op al de hierboven genoemde groeiplaatsen gekozen voor soorten die verzuring en verarming bevorderen (eik, beuk en naaldhout) en in vrijwel alle gevallen bestaat de actuele vegetatie dan ook uit arm bos, veelal met een relatief lage natuurwaarde. Toch zijn op veel plaatsen bosfragmenten aan te wijzen waar dankzij de aanplant van boomsoorten met rijk strooisel een van de omgeving afwijkende ondergroei is ontstaan.

Rijk bos op arme bodem?

Om de veronderstelde relaties tussen boomsoort, strooiselkwaliteit en ondergroei te toetsen, werd in een zestal oude bosge-

bieden op verschillende groeiplaatsen in Nederland onderzoek verricht (Hommel et al. 2002). In elk gebied werden twee aangrenzende loofhoutopstanden onderzocht: één opstand met overwegend producenten van 'rijk' strooisel en een vegetatie behorend tot de *Quercus-Fagetum* (*Carpinion betuli* of *Ulmion carpinifoliae*), en één opstand met overwegend producenten van 'arm' strooisel en een vegetatie behorend tot de *Quercetum robori-petraeae* (*Quercion roboris*). In één gebied (Heekenbroek) werden twee rijke opstanden onderzocht; het totaal aantal onderzochte opstanden bedraagt dus dertien. Als voorbeeld van een arme opstand werd steeds voor zomereik gekozen en niet voor beuk om te voorkomen dat verschillen in lichtklimaat en wortelconcurrentie de veronderstelde effecten van de strooiselkwaliteit zouden overheersen (Tabel 1).

De zes gebieden verschillen onderling sterk in hun landschappelijke positie en de aard van het moedermateriaal. Zij komen onderling overeen in die zin dat het in alle gevallen om matig voedselrijke, verzuringsgevoelige gronden gaat. Een andere overeenkomst is dat het, blijkens oude topografische kaarten, steeds oude boscomplexen betreft. Dit is gedaan omdat een belangrijk deel van de voor dit onderzoek

Gebied	Groeiplaats	Bodemtype*	belangrijkste strooiselproducenten	
			'arm' bos (<i>Quercetum r.p.</i>)	'rijk' bos (<i>Fago-Quercetum</i>)
Duinvlief (NH)	strandwal	duinvaag	eik	linde
Doorwerth (Ge)	stuwwal	moderpodzol	eik	linde
Hackfort (Ge)	opgevulde laagte	enkeerd	eik	linde en eik
Heekenbroek (Ge)	oud rivierterras	oude rivierklei	eik	(1) populier en esdoorn (2) eik en hazelaar
Limbrichterbos (L)	zandig lössplateau	kuilbrik	eik en hazelaar	es, populier en hazelaar
Geulhem (L)	plateaurand	bergbrik/ooivaag	eik	esdoorn

Tabel 1. Overzicht van de onderzochte gebieden.

* bodemtype volgens De Bakker & Schelling (1986).

relevant geachte differentiërende soorten tussen arm en rijk bos behoort tot de groep van de zogenaamde oud-bossoorten (zie o.a. Honnay et al. 1999) en om eventuele storende invloeden van recent landbouwkundig gebruik te vermijden.

Voor elk der onderzochte opstanden werden vegetatie en humusvorm beschreven. De relatie tussen de aangetroffen bosgemeenschappen en humusvormen wordt weergegeven in Tabel 2. Tevens werd het minerale bodemprofiel beschreven en op verschillende diepten bemonsterd.

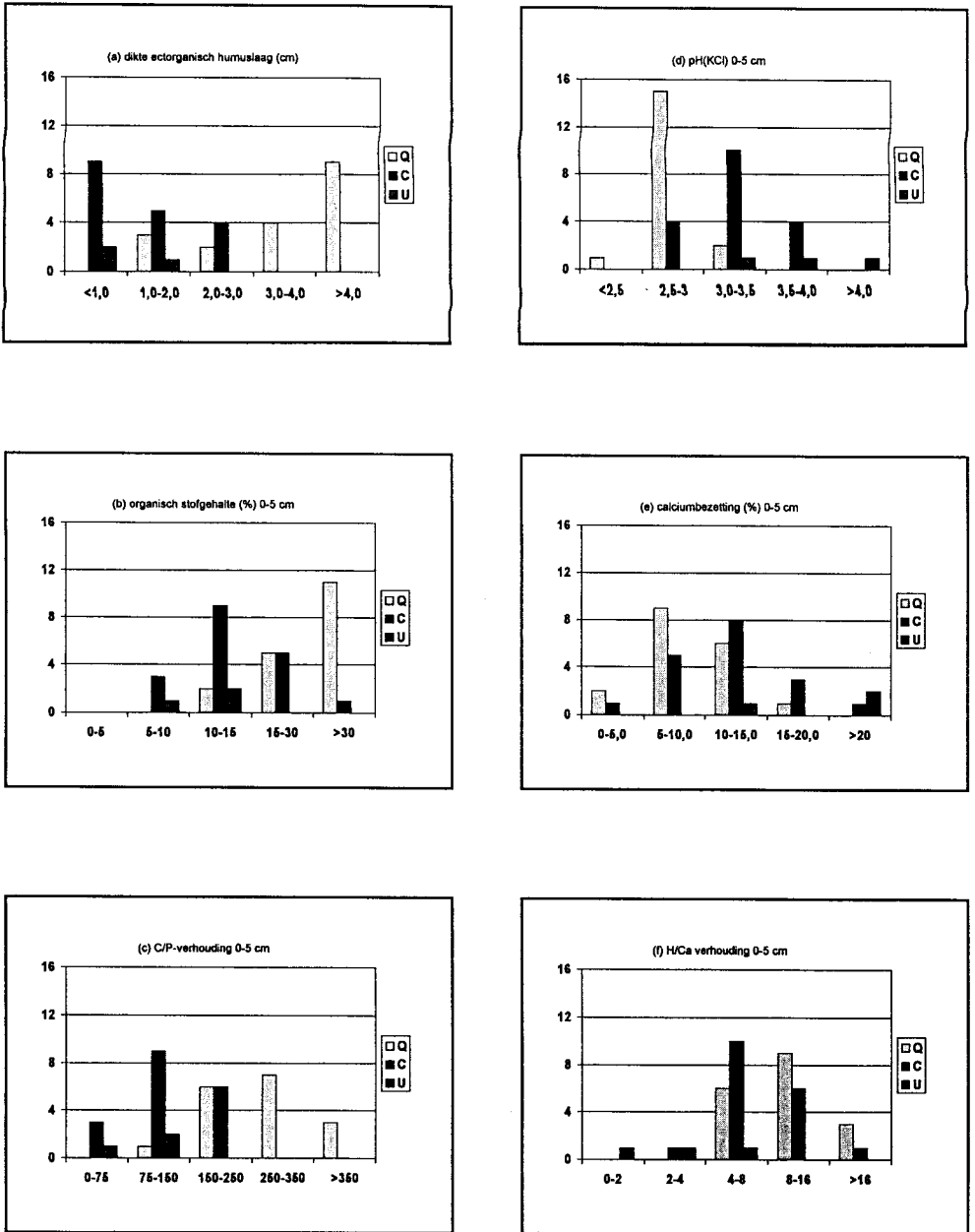
Om te kunnen aantonen dat de gevonden verschillen in ondergroei en humusvorm zijn toe te schrijven aan verschillen in boomsoortsamenstelling en niet aan verschillen in moeder materiaal of bemestingsgeschiedenis werd, opnieuw in navolging van Jenny (1961), een onderscheid gemaakt tussen onveranderlijke (onafhankelijke) en veranderlijke (afhankelijke) bodemkenmerken. Uit uitgebreide bodem-

analyses bleek dat binnen elk onderzoeksgebied de beide opstanden niet of nauwelijks verschilden in onafhankelijke factoren (textuur, ontkalkingsdiepte en mineralogische rijkdom). Ook werden geen indicaties voor vroeger landbouwkundig gebruik of bosbemesting gevonden. De verschillen in afhankelijke factoren zijn echter aanzienlijk.

In Figuur 1 wordt voor een selectie van de onderzochte afhankelijke bodem- en humuskenmerken een frequentieverdeling gegeven van de gevonden waarden in de opnamen van het *Quercion*, het *Carpinion* en het *Ulmion*. Alle diagrammen hebben betrekking op kenmerken van het humusprofiel: de linker kolom op de organische stof, de rechter kolom op de basen- en zuurhuishouding. Uit Figuur 1a blijkt dat in *Carpinion*- en *Ulmion*-bossen gemakkelijk verteerbaar strooisel wordt geproduceerd en dat nauwelijks stapeling van onverteerd strooisel plaatsvindt. In veel

Vegetatieklasse	Vegetatietype	moedermateriaal	fluviaatiele hydromull	zure zandmull / zure wormmull	Ectozandmull / ectowormmull	vage zandmullmoder	leemmullmoder / wormhydromullmode	duinmullmoder	humusnormoder / bosnormoder
Quercio-Fagetea (‘rijk’ bos)	Stellario-Carpinetum typicum (Carpinion betuli)	leem	3	3					
	Violo odoratae-Ulmetum scilletosum (Ulmion carpiniifoliae)	zand		2		1			
	Stellario-Carpinetum oxalidetosum (Carpinion betuli)	leem/zand		3	3	3	1	2	
Quercetia robori-petraeae (‘arm’ bos)	Fago-Quercetum convallarietosum (soortenarme vorm) (Quercion roboris)	leem/zand			2	1	3	3	
	Fago-Quercetum pteridietosum (Quercion roboris)	leem/zand				3		3	3

Tabel 2. Relatie tussen vegetatietypen en humusvormen. Aangegeven wordt het aantal gevonden combinaties gebaseerd op 39 waarnemingen verdeeld over 13 opstanden. Indeling humusvormen naar Kemmers et al. (2001).



Figuur 1. Frequentie-verdelingen voor een aantal afhankelijke kenmerken van de bovengrond, gebaseerd op 3 profielbeschrijvingen (incl. monsternamen) per opname. De bovengrens van het ectorganisch humusprofiel werd als maaiveldhoogte beschouwd. Q = *Quercus roboris* (N = 18), C = *Carpinion betuli* (N = 18) en U = *Ulmenion carpinifoliae* (N = 3).

gevallen ontstaan humusvormen zonder ectorganische strooisellagen (*mull*) of dunne ectorganische (uitwendige) lagen met een hoge activiteit van de bodemfauna (*mullmoder* en dunne *moder*). In het *Quercion* daarentegen komen geen humusprofielen zonder uitwendige strooisellaag voor. De meeste profielen behoren tot de *moders* met een dikke uitwendige strooisellaag of zelfs tot de arme en zure *mormoders*. Aangezien de bovengrens van het uitwendige humusprofiel als maaiveldhoogte wordt beschouwd, is het logisch dat het organische-stofgehalte van de bovengronden in de *Quercion*-bossen relatief hoog is (Figuur 1b). De C/P-verhouding geeft de beschikbaarheid van fosfor weer. In strooisellagen is in absolute zin veel fosfor aanwezig. De hoge C/P verhoudingen in de uitwendige strooisellagen in de *Quercion*-opstanden betekenen echter dat de beschikbaarheid van fosfor voor de planten hier lager is dan in rijkere bossystemen (Figuur 1c).

In Figuur 1d is de pH(KCl) van de bovengrond aangegeven; deze ligt gemiddeld 0,5 lager dan de veel gebruikte pH(H₂O). Het diagram geeft aan dat in de *Quercion*-opnamen de pH van de bovengrond duidelijk lager is dan in de bosopnamen van de rijkere bostypen. Dieper in de bodem nemen de verschillen geleidelijk af. In sterk doorlatende moedermaterialen als dek- of duinzand zijn de verschillen in pH echter soms nog tot op een diepte van meer dan een meter aantoonbaar. De calciumbezetting is, evenals de H/Ca-verhouding, vooral op overgangen van arm naar rijk een betrouwbaardere indicatie voor verzuring dan de pH. De calciumbezetting geeft de hoeveelheid calcium die gebonden is aan de leemfractie en de organische stof in de bodem. Zij vormt een goede maat voor de beschikbaarheid van calcium. Deze blijkt in de rijke bossen duidelijk groter te zijn dan in de arme bossen (Figuur 1e). Het omge-

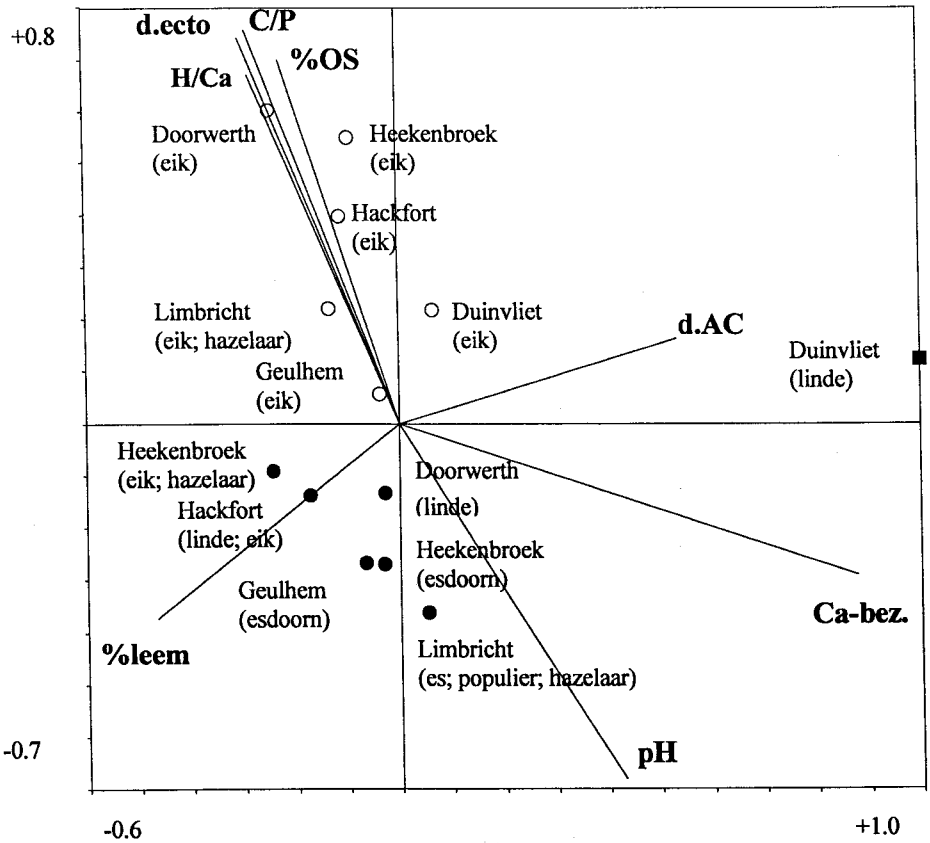
keerde geldt voor de H/Ca-verhouding (Figuur 1f). Deze waarde is een goede maat voor de mate van verzuring.

Met behulp van het programma CANOCO (Ter Braak 1996) werd de correlatie tussen de 'verklarende' afhankelijke en onafhankelijke standplaatsfactoren enerzijds en de aanwezige plantengemeenschappen anderzijds berekend. In het CCA-ordinatiediagram (Figuur 2a) blijken de opnamen op grond van hun totale soortensamenstelling (exclusief boomsoorten) in drie groepen uiteen te vallen, die overeenkomen met de drie (onder)verbonden waaraan wij de opnamen hebben toe gedeeld: *Quercion roboris*, *Carpinion betuli* en *Ulmion carpinifoliae*. Zoals reeds is aangegeven, omvat het eerste verbond de 'arme' bossen en de andere twee de 'rijke' bossen. Uit het diagram blijkt verder dat de verschillen tussen rijk en arm voornamelijk gecorreleerd zijn met een vijftal factoren. Een dikke ectorganische laag, een hoog organisch stofgehalte, een hoge C/P-verhouding en een lage pH in de bovengrond, en een hoge H/Ca-verhouding (tot op een diepte van 100 cm) gaan samen met het voorkomen van een arm *Quercion*-bos. De grote verschillen in soortensamenstelling tussen de twee typen rijk bos zijn gecorreleerd met verschillen in textuur, Ca-bezetting in de bovengrond en dikte van de AC-horizont (overgangslaag tussen humusrijke boven- en humusarme ondergrond). Aangezien de plaatsing van het *Ulmion* in het ordinatiediagram slechts berust op één locatie (rijk bos in Duinvliet), die door zijn afwijkend gedrag het zicht op de verschillen tussen de overige punten enigszins vertroebelt, is dezelfde bewerking nogmaals toegepast op uitsluitend de *Quercion*-en *Carpinion*-punten.

In het tweede ordinatiediagram (Figuur 2b) zien wij dat op grond van hun soortensamenstelling de opnamen in vier groepen uiteenvallen (in elk kwadrant van het as-

senkruis één), die overeenkomen met de vier onderscheiden subassociaties (zie tabel 2). De hoofdstructuur van het diagram wordt opnieuw bepaald door de combinatie van een hoge C/P-verhouding, een hoog organische-stofgehalte, een dikke ectorganische laag en een lage pH, die alle vier

kenmerkend zijn voor het *Quercion roboris* (rechts). Opvallend is echter dat in deze meer gedetailleerde ordinatie een lage H/Ca-verhouding samen met de calcium-bezetting (een relatief gunstige basen-voorziening) kenmerkend zijn voor het optreden van de relatief rijke vorm van het

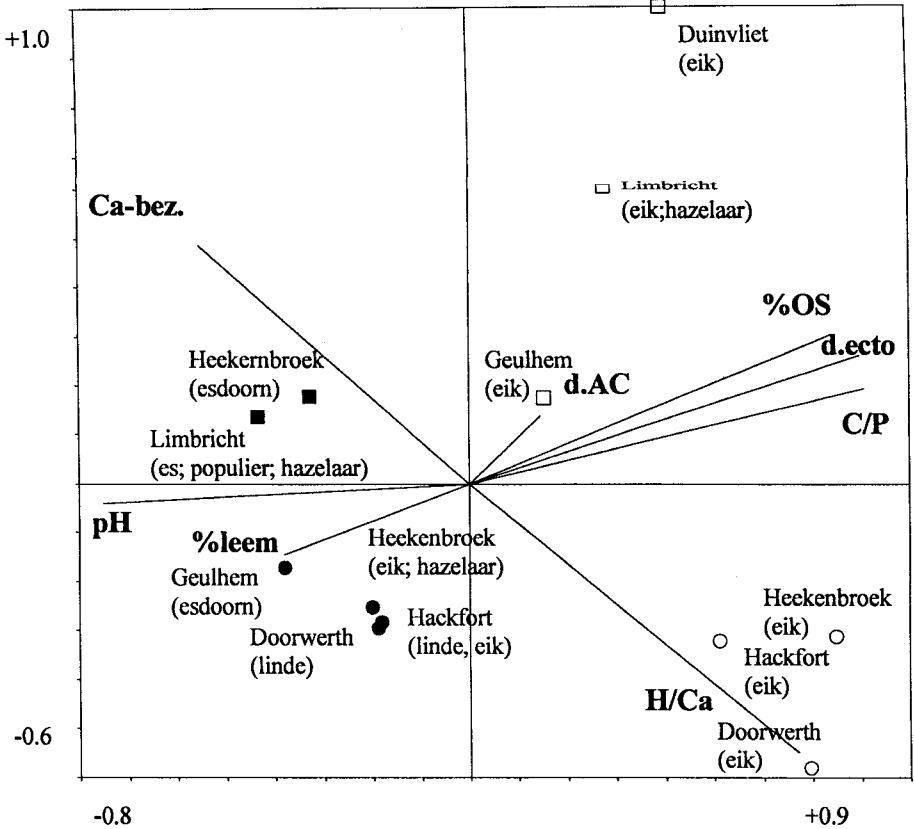


Figuur 2a. Ordinatie diagram (CCA) van vegetatie-opnamen en een selectie van standplaatsfactoren: alle vegetatie-opnamen; indeling maar (onder)verbond.

Indeling vegetatie op (onder)verbondsniveau: gesloten rondjes: *Carpinion betuli* ('rijk' bos); gesloten vierkantje: *Ulmion carpiniifoliae* ('rijk' bos); open rondjes: *Quercion roboris* ('arm' bos). %leem: natuurlijke logaritme uit leempercentage (15-20 cm); %OS: percentage organische stof (0-5 cm); C/P: C-P-verhouding (0-5 cm); d.ecto: dikte ectorganische laag; Ca-bez.: Ca-bezetting (0-5 cm); pH: pH-KCl (0-5cm); d.AC: dikte AC-horizont; H/Ca: H-Ca-verhouding (80-100 cm). Verklaarde variantie: 77%.

aanwezige bostype (subassociatie *convallarietosum* in het *Fago-Quercetum*; subassociatie *typicum* in het *Stellario-Carpinetum*). Opvallend is ook dat in deze

reeks opnamen de dikte van de AC-horizont (afhankelijk) en de textuur (onafhankelijk) nauwelijks onderscheidend zijn (korte pijlen),



Figuur 2b. Ordinatie diagram (CCA) van vegetatie-opnamen en een selectie van standplaatsfactoren: vegetatie-opnamen betreffen alleen het *Quercion roboris* en het *Carpinion betuli*; indeling op subassociatieniveau.

Indeling vegetatie op subassociatieniveau: gesloten vierkantjes: *Stellario-Carpinetum typicum* ('rijk' bos); gesloten rondjes: *Stellario-Carpinetum oxalidetosum* ('rijk' bos); open vierkantjes: *Fago-Quercetum convallarietosum* ('arm' bos); open rondjes: *Fago-Quercetum pteridietosum* ('arm' bos). % leem: natuurlijke logaritme uit leempercentage (15-20 cm); % OS: percentage organische stof (0-5 cm); C/P: C-P-verhouding (0-5 cm); d.ecto: dikte ectorganische laag; Ca-bez.: Ca-bezetting (0-5 cm); pH: pH-KCl (0-5cm); d.AC: dikte AC-horizont; H/Ca: H-Ca-verhouding (80-100 cm). Verklaarde variantie: 79%.

Soortenrijkdom en oud-bossoorten

Onder invloed van de verschillen in boomsoort en strooiselkwaliteit blijken in de 'rijke' opstanden significant meer plantensoorten voor te komen dan in de aangrenzende 'arme' opstanden (rijk: gemiddeld

25, maximaal 38; arm: gemiddeld 18, maximaal 27). Hetzelfde geldt voor de groep van oud-bossoorten: in alle gevallen is de rijke opstand ook het rijkst aan oud-bossoorten met gemiddeld 8 soorten tegen slechts 3 in de arme opstanden (zie tabel 3). Het grootste aantal (12) werd aangetroffen in de rijke

Vegetatieklasse:	Quercetea robori-petraeae (‘arm’ bos)	Quercu-Fagetea (‘rijk’ bos)
Aantal opnamen:	6	7
Totaal aantal oud-bossoorten:	11	21
Gem. aantal oud-bossoorten:	3,0	8,0

	P (%)	B (%)	P (%)	B (%)
Vooraf in ‘arm’ bos:				
Blechnum spicant	17	2	-	-
Mespilus germanica	17	1	-	-
Pteridium aquilinum	67	58	57	2
Niet onderscheidend:				
Convallaria majalis	50	3	43	4
Dryopteris carthusiana	17	2	29	2
Luzula pilosa	17	2	14	1
Vooraf in ‘rijk’ bos:				
Anemone nemorosa	-	-	86	25
Corylus avellana	17	38	71	36
Polygonatum multiflorum	17	2	71	3
Adoxa moschatellina	-	-	57	4
Oxalis acetosella	17	2	57	41
Milium effusum	17	3	57	5
Athyrium filix-femina	-	-	43	2
Maianthemum bifolium	17	2	43	2
Viola riviniana	-	-	29	3
Lamium galeobdolon	-	-	29	2
Allium ursinum	-	-	14	88
Arum maculatum	-	-	14	2
Euonymus europaeus	-	-	14	2
Teucrium scorodonia	-	-	14	2
Circaea lutetiana	-	-	14	2
Narcissus pseudonarcissus	-	-	14	2
Scilla non-scripta	-	-	14	2

Tabel 3. Presentie en bedekking van oud-bossoorten in ‘arm’ en ‘rijk’ bos (lijst oud-bossoorten (naar Honnay et al. 1999). P: presentie; B: bedekking (gemiddelde bepaald over opnamen waarin de betreffende soort voorkomt)

esdoornopstand bij Geulhem in Zuid-Limburg. Opvallend is verder dat in ondergroei die wordt gedomineerd door Adelaarsvaren (steeds onder monocultures van zomereik) andere oud-bossoorten vrijwel geen kans krijgen (Doorwerth, Hackfort en Heekenbroek).

Omdat het hier steeds gaat om paren van aangrenzende bosopstanden binnen oude boscomplexen, kan de geringe dispersiesnelheid van deze soortengroep (vgl. Grashof-Bokdam 2003) geen verklaring vormen voor de waargenomen grote verschillen in de ondergroei. De enige plausible verklaring is dat onder invloed van verschillen in strooiselkwaliteit verschillen in het abiotisch milieu zijn ontstaan, resulterend in uiteenlopende soortencombinaties in de kruidenlaag. Om een beeld te krijgen welke afhankelijke standplaatsfactoren van belang zijn voor de vestiging van oud-bossoorten is opnieuw een ordinatie met behulp van het programma Canoco uitgevoerd. Soorten die slechts eenmaal voorkomen, alsmede de sterk afwijkende *Ulmion*-opname in Duinvliet zijn in de analyse niet meegenomen. Het ordinatie-diagram wordt weergegeven in Figuur 3.

De hoofdstructuur van dit ordinatie-diagram wordt bepaald door de reeds uit eerdere analyses bekende set van factoren die gebundeld voorkomen en het verschil tussen 'arm' en 'rijk' bos bepalen: C/P-verhouding, organische stof-gehalte, dikte van de ectorganische laag en pH. De respons van de onderzochte soorten op deze set van factoren kan worden ingeschat door hun plaats in het diagram te projecteren op de diagonale hoofdas. Wat opvalt is dat slechts weinig soorten gebonden zijn aan de arme kant van deze gradiënt. Alleen *Pteridium aquilinum*, *Convallaria majalis* en *Luzula pilosa* vertonen een zwakke (!) voorkeur voor het arme deel van de gradiënt. Alle andere soorten vertonen een voorkeur voor het 'rijkere' deel, waarbij ook hier een

tweede as, gerelateerd aan de basen-huishouding (Ca-bezetting en H/Ca-verhouding), voor een nadere specificatie van de standplaatsvoorkeur zorgt. *Maianthemum bifolium*, een soort die te boek staat als kensoort van het *Fago-Quercetum* (*Quercion*), wordt aan de zure kant van dit spectrum weergegeven, maar op de hoofdgradiënt nog net aan de kant van de rijke bossen. Opvallend is verder de conclusie dat het verklarend vermogen van de geselecteerde afhankelijke factoren groot is: de verklaarde variantie bedraagt 73%. Toevoeging van de (onafhankelijke) factor textuur levert slechts een geringe verbetering op: de verklaarde variantie neemt in dat geval toe met 6%. Ondanks de zeer grote verschillen in textuur in de onderzochte opstanden wordt de variatie in oud-bossoorten dus grotendeels verklaard door de afhankelijke, veranderlijke kenmerken van het bosesysteem.

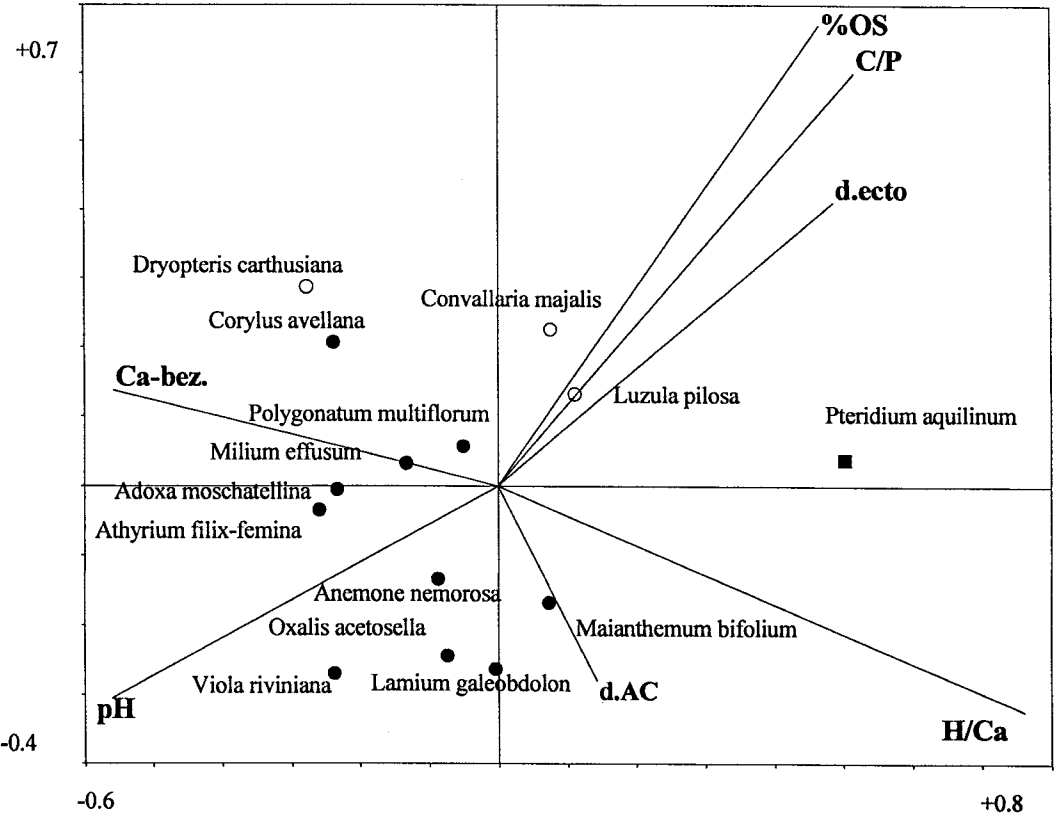
Terug naar het lindenwoud?

De belangrijkste conclusie uit het onderzoek is dat de boomsoort, via strooiselkwaliteit, basenhuishouding en humusvorm, sterk bepalend is voor de ondergroei. Op een zeer breed scala aan groeiplaatsen, variërend van zwak lemige stuwwalgronden tot lösslemen en rivierlemen (oude kleigronden), blijkt de boomsoort zelfs op klasse-niveau bepalend te zijn voor de vegetatieontwikkeling. Wel bleek het 'scharnierpunt' tussen arme en rijke bossystemen groeiplaats-afhankelijk: een bepaalde combinatie van strooiselproducten, bijvoorbeeld een eikenbos met ondergroei van hazelaar, levert op de ene groeiplaats een arm en op de andere groeiplaats een rijk bos op. Opvallend is verder dat de effecten van de boomsoort op ondergroei en humusprofiel relatief snel waarneembaar zijn (tenminste binnen enkele decennia) en op termijn leiden tot

verschillen in chemische kenmerken die tot diep in het bodemprofiel meetbaar zijn (80-120 cm).

Voor de bosbeheerder is het van belang dat hij via de boomsoortkeuze invloed kan uitoefenen op de bosontwikkeling en daarmee op termijn ook op het totaal aantal plantensoorten, het aantal oud-bossoorten

en de rijkdom aan voorjaarsbloeiërs. Diversiteit en oud-bossoorten zijn van belang voor de natuurwaarde van het bos; planten met opvallende bloemen, zoals de voorjaarsbloeiërs *Anemone nemorosa* en *Oxalis acetosella*, verhogen de aantrekkelijkheid van het bos voor recreanten. In alle gevallen werden de hoogste aantallen aangetroffen



Figuur 3. Ordinatiediagram (CCA) van oud-bossoorten en een selectie van secundaire standplaatsfactoren. Alleen soorten die meer dan eenmaal voorkomen opgenomen; vegetatie-opnamen betreffen alleen het *Quercion roboris* en het *Carpinion betuli*.

Gesloten rondjes: soorten met een voorkeur voor het *Carpinion betuli* ('rijk' bos), gesloten vierkantje: soort met een voorkeur voor het *Quercion roboris* ('arm' bos); open rondjes: soorten zonder duidelijke voorkeur (zie tabel 3). % OS: percentage organische stof (0-5 cm); C/P: C-P-verhouding; d.ecto: dikte ectorganische laag; Ca-bez.: Ca-bezetting (0-5 cm); pH: pH-KCl (0-5cm); d.AC: dikte AC-horizont; H/Ca: H-Ca-verhouding (80-100 cm). Verklaarde variantie: 73%.

in de rijke bossen. Dit is met name voor de oud-bossoorten verrassend en kan de gedachten over accessibiliteit en versnippering bij het op deze soortengroep gerichte bosbeleid wellicht nuanceren. Het gaat bij de vestigingskansen voor oud-bossoorten niet alleen om dispersie maar wel degelijk ook om kenmerken van de groeiplaats.

Uit de literatuur blijkt dat ook op rijkere groeiplaatsen de dominante boomsoort bepalend kan zijn voor de bosgemeenschap (Kristiaansen & Dalsgaard 2000; Feijen & Van Oijen 2002; Hommel et al. 2003). Zowel in een *Stellario-Carpinetum* op keileemgronden als op lösslemen met een kalkrijke ondergrond werd geconstateerd dat verschillen in ondergroei (de arme subassociatie *oxalidetosum* versus de rijkere subassociatie *typicum*) gerelateerd kunnen worden aan verschillen in boomsoort en strooiselkwaliteit. Dit betekent dat een nog bredere scala aan oud-bossoorten (onder andere *Paris quadrifolia* en *Mercurialis perennis*) van het rijk-strooiseffect kan profiteren.

Studies naar de chemische samenstelling en verteringssnelheid van de bladeren van verschillende boomsoorten geven aan dat van de onderzochte soorten de linde het best in staat is de zuurgraad en voedingstoestand in de bovengrond op peil te houden en te herstellen. Daarbij spelen verschillende factoren een rol: het vermogen van de linde om kalk te accumuleren in het bladstrooisel (Duvigneaud & Denaeyer-De Smet 1973; Sioen et al. 1991), de aantrekkelijkheid van lindestrooisel voor de macrofauna (Heath et al. 1966) en waarschijnlijk ook het ontbreken van verzurende stoffen in de bladeren en de intensieve doorworteling van de bodem. Ook de resultaten van ons onderzoek duiden erop dat van de verschillende rijk-strooiselproducenten de linde de beste kansen biedt om op een breed scala aan arme groeiplaatsen de bosontwikkeling om te buigen naar een (soorten)rijker

systeem. Hierbij gaat het dan in de eerste plaats om de winterlinde, een soort die in standplaatseisen tussen beuk (arm) en esdoorn (iets rijker) in staat. De gebruiksmogelijkheden van de relatief veeleisende zomerlinde op minder voedselrijke groeiplaatsen zijn beperkt.

Al met al lijken inmiddels voldoende argumenten aanwezig om op een breed scala aan bosgroeiplaatsen in ons land tot reïntroductie van winterlinde over te gaan. Daarmee wordt een boomsoort gerehabiliteerd die millennia-lang de bossen in deze streken heeft gedomineerd maar thans bijna is uitgestorven (Maes & Van Vuure 1989). Belangrijker is echter dat met reïntroductie van de winterlinde een weg wordt ingeslagen die in meer dan één opzicht zal leiden naar rijkere bosesystemen.

Dankwoord

Graag willen wij Bas van Delft bedanken voor zijn hulp bij de Canoco-berekeningen. Verder danken wij het Staatsbosbeheer en de onderzoeksprogramma's Functievervulling natuur, bos en landschap (DWK-programma 381) en Regionale identiteit en natuurontwikkeling (DWK-programma 382) voor de financiële bijdragen aan het onderzoek.

Tree species determining forest community on soils sensitive to acidification

In the Netherlands broad-leaved forests on mineral soils (excluding floodplains) can be allotted to two phytosociological classes: the *Quercus-Fagetum* on relatively nutrient- and base-rich sites and the *Quercetum robori-petraeae* on nutrient-poor, acid sites. Both classes are floristically well-defined and have only few species in common. It is surprising that intermediate stands, in a phytosociological sense, are

uncommon, whereas the abiotic environment often presents a continuum. It is argued that in a broad range of intermediate sites not properties of the parent material, but the dominant tree species determines which plant community will develop. At such intermediate sites, oak and beech favour the development of a 'poor' *Quercetea robori-petraeae* community, whereas ash, lime, elm, maple and hazel further a 'rich' *Quercu-Fagetea* community. The key factor is considered to be litter quality, which directly effects the base and nutrients contents, and thus indirectly determines the floristic composition of the undergrowth.

To prove this hypothesis, a field study was carried out in six forest areas on various types of parent material. In each area two adjacent stands were selected: one dominated by oak, and the other by a species producing easily humifying, base-rich litter. All sites are located in ancient woodlands and were not influenced by agricultural use or fertilisation. Within each forest area, the two stands did not differ in terms of primary site factors such as soil texture, depth of decalcification and mineral contents of the parent material. Nevertheless, the two types of stand proved to differ strongly in terms of secondary site factors. In all cases, in the oak stands more ectorganic humus was accumulated, whereas the topsoils had a lower pH, a lesser availability of calcium and a higher C/P ratio, indicating a lower availability of phosphate.

As for the floristic composition of the undergrowth, it was proved that all oak stands but one could be classified as *Fago-Quercetum* (class *Quercetea robori-petraeae*); all other stands could be classified as *Stellario-Carpinetum* or *Violo odoratae-Ulmetum* (class *Quercu-Fagetea*). Moreover, in each study area the 'rich' *Quercu-Fagetea* stand proved to contain more plant species than the adjacent 'poor' *Quercetea robori-petraeae* stand. The same holds for

the number of so-called ancient woodland species which were more numerous on the rich site.

It is concluded that on the intermediate forest sites which are moderately rich in nutrients but are sensitive to acidification, growth of tree species with favourable litter qualities should be preferred to oak, beech or coniferous trees. On the base of literature data and our own results, it is argued that small leaved lime (*Tilia cordata*) is best suited to maintain or restore the buffer capacity of the topsoils in our impoverished forests. Reintroduction of this species, which has become virtually extinct in Dutch forest areas, is recommended.

Literatuur

- Bakker, H. de & J. Schelling (1986). Systeem van bodemclassificatie voor Nederland. De hogere niveaus. Pudoc, Wageningen. 217 pp.; 2 bijlagen.
- Braak, C.J.F. ter (1996). Unimodal models to relate species to environment. DLO-Agricultural Mathematics Group, Wageningen. 266 pp.
- Duvigneaud, P. & S. Denaeyer-De Smet (1973). Biological Cycling of Minerals in Temperate Deciduous Forests. In: D.E. Reichle (red.). Analysis of Temperate Forests Ecosystems: 199-225.
- Feijen, J.M. & D.C.C. van Oijen (2002). The distribution of ancient woodland species in relation to humus characteristics, tree species and light. Thesis 2002-33. Forest Ecology and Forest Management / Nature Conservation and Plant Ecology. Wageningen-UR, Wageningen. 113 pp.
- Grashof-Bokdam, C.J. (2003). Ruimtelijke rangschikking. In: K.W. van Dort, C.J. Grashof-Bokdam, A.F.M. van Hees, P.W.F.M. Hommel, J.T.R. Kalkhoven & M.J. Schelhaas. Kleine bossen in het landelijk gebied: geschiedenis,

- waarde en beheer. Rapport 643. Alterra, Research Instituut voor de Groene Ruimte, Wageningen. 125 pp.
- Heath, G.W., M.K. Arnold & C.A. Edward (1966). Studies in leaf litter breakdown. I. Breakdown rates of leaves of different species. *Pedobiologica*, Bd. 6: 1-12.
- Hermly, M. (1985). Ecologie en fytosociologie van oude en jonge bossen in Binnen-Vlaanderen. Dissertatie Rijksuniversiteit Gent, 755 pp.
- Hommel, P.W.F.M., P.C. de Hullu, J. den Ouden, Th. Spek & R.W. de Waal (2001). Terug naar het lindenwoud? Alternatieve boomsoortkeuze verhoogt ecologische en recreatieve waarde van bossen op verzuringsgevoelige bodem. *Nederlands Bosbouw Tijdschrift* 73(6): 12-23.
- Hommel, P.W.F.M., T. Spek & R.W. de Waal (2002). Boomsoort, strooiselkwaliteit en ondergroei op verzuringsgevoelige bodem; een verkennend literatuur- en veldonderzoek. Rapport 509. Alterra, Wageningen. 112 pp.
- Hommel, P.W.F.M., T. Spek & R.W. de Waal (2003). Oude lindenbossen op Jutland: referentiebeelden voor bosontwikkeling in Nederland? *Nederlands Bosbouw Tijdschrift* 74(2): 13-21.
- Honnay, O., M. Hermly & P. Coppin (1999). Effects of area, age and diversity of forest patches in Belgium on plant species richness, and implications for conservation and reforestation. *Biological Conservation* 87: 73-84.
- Jahn, G. (1979). Zur Frage der Buche im nordwestdeutschen Flachland. *Forstarchiv* 50(5): 85-95.
- Jenny, H. (1961). Derivation of state factor equations of soils and ecosystems. *Proceedings Soil Science Society of America* 25(5).
- Kemmers, R.H., R.W. de Waal & S.P.J. van Delft (2001). Ecologische typering van bodems. Deel 3: van typering naar kartering. Rapport 352. Alterra, Wageningen. 49 pp.
- Kristiaansen, M. & K. Dalsgaard (2000). Soil evolution in the remnants of natural forest vegetation: an example from an old oak-lime coppice wood in Denmark. *Danish Journal of Geography (Geografisk Tidsskrift)* 100: 27-36.
- Kuiters, A.T. (1987). Phenolic acids and plant growth in forest ecosystems. Proefschrift Vrije Universiteit. Free University Press, Amsterdam.
- Maes, N. & T. van Vuure (1989). De Linde in Nederland. Verspreiding, ecologie en toekomstmogelijkheden van de lindensoorten in Nederland en aangrenzende gebieden. Stichting Kritisch Bosbeheer, Utrecht. 166 pp.
- Miles, J. (1985). The pedogenic effects of different species and vegetation types and the implications of succession. *Journal of Soil Science* 36: 571-584.
- Muys, B. (1991). Strooisel en humus: onbekend is onbemind. *Groene band* 83-84: 11-35. Gent.
- Rackham, O. (1980). *Ancient Woodland; its history, vegetation and uses in England*. Edward Arnold, London. 402 pp.
- Sioen, G., J. Neiryneck, D. Maddelein & B. Muys (1991). Site classification in a mixed hardwood forest (Hallerbos, Belgium) with a homogeneous ground vegetation dominated by *Hyacinthoides non-scripta* (L.) Chouard ex Rothm. Voordracht gepresenteerd op IUFRO-congres. Clermont-Ferrand. 11 pp.
- Stortelder, A.H.F. & P.W.F.M. Hommel (red.) (1990). *De bossen van de Utrechtse Heuvelrug; classificatie van bosecosystemen op basis van groeciplaats, boomsoort en ondergroei*. Rapport 615. De Dorschkamp, Wageningen. 144 pp.
- Stortelder, A.H.F., J.H.J. Schaminée & P.W.F.M. Hommel (1999). *De vegetatie van Nederland. Deel 5. Plantengemeenschappen van ruigten, struwelen*

en bossen. Opulus Press, Uppsala / Leiden. 376 pp.

Waal, R.W. de (1996). Dynamiek van strooisellagen in bosccosystemen op de overgang van kalkrijk naar kalkarm. In: R.H. Kemmers (red.), De dynamiek van strooisellagen. Voordrachten gehouden tijdens een themamiddag op 6 oktober 1995. DLO-Staring Centrum, Wageningen

Werf, S. van der (1991). Bosgemeenschappen. Natuurbeheer in Nederland. Deel. 5. Pudoc, Wageningen. 375 pp.

Westhoff, V. , P.A. Bakker, C.G. van Leeuwen, E.E. van der Voo & I.S. Zonneveld (1973). Wilde Planten; flora en vegetatie in onze natuurgebieden. Deel 3: de hogere gronden. Vereniging tot Behoud van Natuurmonumenten in Nederland, 's-Graveland. 359 pp.